

СОЛЕНОСТНАЯ ТОЛЕРАНТНОСТЬ, СЕЗОННАЯ И МНОГОЛЕТНЯЯ  
ДИНАМИКА МОКРЕЦОВ (Diptera, Ceratopogonidae)  
В СООБЩЕСТВАХ МАКРОЗООБЕНТОСА СОЛЕННЫХ РЕК  
БАСЕЙНА оз. ЭЛЬТОН (РОССИЯ)

© 2023 г. Л. В. Головатюк<sup>a, b, \*</sup>

<sup>a</sup>Самарский федеральный исследовательский центр Российской академии наук,  
Институт экологии Волжского бассейна Российской академии наук, Тольятти, Россия

<sup>b</sup>Институт биологии внутренних вод имени И.Д. Папанина Российской академии наук,  
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

\*e-mail: gollarisa@mail.ru

Поступила в редакцию 12.11.2022 г.

После доработки 12.05.2023 г.

Принята к публикации 06.06.2023 г.

Представлены результаты многолетних исследований мокрецов (Diptera, Ceratopogonidae) в сообществах макрозообентоса пяти соленых рек бассейна гипергалинного оз. Эльтон. Фауна цератопогонид включает пять галофильных и эвригалинных видов, среди которых преобладают представители подсем. Palpomyiinae. Таксономический состав семейства различается в реках с разным уровнем минерализации. В мезогалинных водотоках Хара, Ланцуг и Большая Саморода широко распространены виды *Sphaeromias miricornis* и *Culicoides riethi*, в полигалинных реках Чернавка и Солянка – *Palpomyia schmidtii*. Предполагается развитие двух генераций вида *Sphaeromias miricornis* и пяти генераций вида *Palpomyia schmidtii*. Вылет первой генерации *P. schmidtii* приходится на середину мая, *Sphaeromias miricornis* – на конец мая–начало июня. Отмечается увеличение среднепогодных показателей численности и биомассы мокрецов и их доли в донных сообществах полигалинных рек по сравнению с мезогалинными.

**Ключевые слова:** полупустынная зона, высокоминерализованные реки, мокрецы, устойчивость к солености

DOI: 10.31857/S0320965223060128, EDN: KFWNZA

## ВВЕДЕНИЕ

Мокрецы – важный компонент сообществ макрозообентоса пресных, солоноватых и соленых вод (Глухова, 1979; Grogan, Lysyk, 2015). В мировой фауне насчитывается ~4000 видов сем. Ceratopogonidae, в России – несколько сотен видов (Кривошеина, 2012). Мокрецы распространены на всех континентах, во всех ландшафтных зонах, где часто достигают высокой численности. Это затрудняет, а нередко делает невозможным пребывание человека на открытом воздухе (Glukhova, Przhiboro, 1995; Borkent, Spinelli, 2007).

Вплоть до начала XX в. специальных исследований, касающихся сем. Ceratopogonidae, не проводили. Из первых научных данных о личинках мокрецов наибольшего внимания заслуживают работы Мейера (Maier, 1934), Гетгебура и Ленца (Goetghebuer, Lenz, 1934). В дальнейшем большой вклад в изучение мировой фауны мокрецов внесли А.В. Гуцевич (1973), В.М. Глухова (1979, 1989),

Боркент, Спинелли (Borkent, Spinelli, 2007), Сзадзиевски и др. (Szadziwski et al., 2016) и др. Современные данные, касающиеся распространения таксонов рода *Culicoides*, их доминирования и сроков активного лета в разных климатических зонах России и сопредельных территорий, обобщены в работе А.В. Спрыгина с соавт. (Sprygin et al., 2014), механизмы устойчивости семейства к экстремальным условиям обитания изучала М.Г. Кривошеина (2004).

Анализ литературных данных показывает, что основная масса публикаций освещает вопросы морфологии сем. Ceratopogonidae, сведения о местах и сроках выплода видов рода *Culicoides*, экологию взрослых насекомых всех подсемейств или способы борьбы с комарами (Виноградов и др., 2023), однако биологические и экологические характеристики личиночных стадий изучены мало и в пресноводных, и в высокоминерализованных водных объектах.

Наряду с тем, что многие виды мокрецов служат переносчиками патогенных вирусов или простейших (Romiti et al., 2022), они играют существенную роль в водных и наземных экосистемах как источники пищи для других беспозвоночных, рыб, птиц и пресмыкающихся (Borkent, Spinelli, 2007; Сухарев, 2015).

Соленые реки бассейна оз. Эльтон, которые были объектом наших исследований, используются абorigенными и перелетными водоплавающими птицами в качестве мест откорма (Zinchenko et al., 2014). Рацион птиц, наряду с другими видами гидробионтов, включает личинок и куколок комаров-мокрецов, что делает актуальным изучение биологических и экологических характеристик их популяций в сезонном и многолетнем аспектах.

Цель работы – изучить таксономический состав, сезонную и многолетнюю динамику развития видов сем. *Ceratorogonidae* в условиях градиента абиотических факторов пяти соленых рек бассейна оз. Эльтон.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Характеристика района исследований.** Природный комплекс Приэльтоне (49°07'30" с.ш., 46°30'40" в.д.) расположен в полупустынной области Русской равнины, на территории Прикаспийской низменности. В границах рассматриваемого района, относящегося к геохимической провинции континентального засоления, протекают семь рек, принадлежащих бассейну гипергалинного оз. Эльтон: Ланцуг, Хара, Чернавка, Б. Саморода, Солянка, Малая Саморода, Карантинка (рис. 1). Описание климатических особенностей территории, а также гидролого-гидрографическая и гидрохимическая характеристики водотоков приведены в работах (Zinchenko et al., 2017, 2019; Golovatyuk et al., 2022).

Реки отличаются высокой минерализацией воды. Согласно Венецианской системе, реки Хара, Ланцуг и Б. Саморода относятся к мезогалинным (средний уровень минерализации 9.76–14.23 г/л), реки Чернавка и Солянка – к полигалинным (26.9–28.3 г/л). Минерализация воды в устьевых участках мезогалинных рек в отдельные периоды может достигать 41 г/л, что обусловлено кратковременным поступлением гипергалинных вод оз. Эльтон в результате ветровых нагонных явлений. Верховья рек пересыхают в летний период в связи с поступлением недостаточного количества осадков.

**Отбор и обработка проб.** В реках Хара, Ланцуг, Чернавка, Солянка, Б. Саморода пробы макрозообентоса отбирали в апреле–сентябре 2006–2019 гг. Образцы грунта собирали на 19 станциях (рис. 1) гидробиологическим скребком (протягивание

0.5 м) и штанговым дночерпателем Экмана–Берджи (1/400 м<sup>2</sup>, по восемь подъемов на каждой станции). Пробы промывали через капроновое сито (размер ячеек 300–333 мкм) с последующей фиксацией 4%-ным формалином.

Сезонную динамику численности и биомассы личинок *Ceratorogonidae* в мезогалинной р. Большая Саморода изучали на среднем и устьевом участках с мая 2013 г. по апрель 2014 г., в полигалинной р. Чернавка – с октября 2018 г. по сентябрь 2019 г. Пробы отбирали 2 раза в месяц штанговым дночерпателем Экмана–Берджи. При расчете численности и биомассы мокрецов и их доли в донных сообществах в многолетнем аспекте использовали осредненные данные сборов макрозообентоса на среднем и устьевом участках рек (р. Б. Саморода – ст. 14, 15; р. Чернавка – ст. 17, 18; р. Хара – ст. 4, 5, 7; р. Ланцуг – ст. 8, 9; р. Солянка – ст. 11, 12) (рис. 1).

Всего за период исследований было собрано и обработано 367 проб макрозообентоса. Камеральную обработку с последующим микроскопированием и определением систематической принадлежности гидробионтов проводили согласно общепринятым методам.<sup>1</sup> Идентификацию вида *Palpomyia schmidtii* осуществляли на всех фазах метаморфоза путем выведения имаго в лабораторных условиях, видов *Sphaeromyias miricornis* и *Culicoides riethi* – на основании морфологических признаков личинки и куколки. При определении видовой принадлежности цератопогонид получены консультации профессора R. Szadziewski (Department of Invertebrate Zoology and Parasitology, University of Gdańsk, Poland). Поскольку определение видов рода *Culicoides* по личинке может быть недостоверным, при описании сезонной и многолетней динамики количественных показателей учитывали комплекс видов *Culicoides riethi* + *Culicoides* sp.

Общую минерализацию определяли портативным рефрактометром АТАГОАТС-S/Mill-E, гидрохимический анализ воды проводили в специализированной аккредитованной лаборатории. Статистическую обработку данных выполняли в программе Canoco for Windows, v. 4.5. Взаимосвязь между популяционной плотностью видов макрозообентоса и гидролого-гидрохимическими показателями анализировали на основе канонического корреспондентного анализа (Canonical Correspondence Analysis – CCA) (Ter Braak, 1986).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Таксономический состав и распределение цератопогонид.** В составе сем. *Ceratorogonidae* за пе-

<sup>1</sup> Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. М.: Наука.

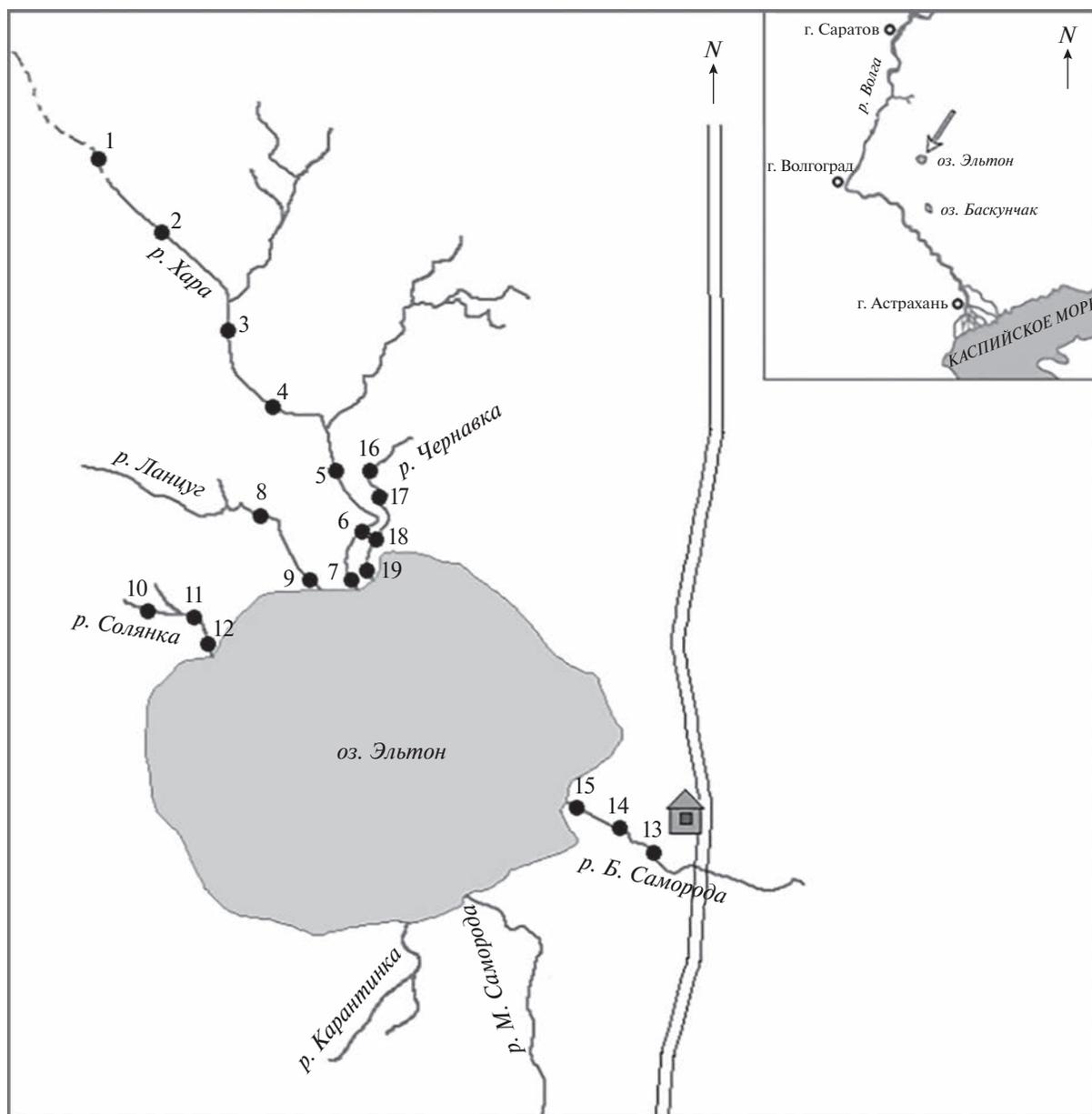


Рис. 1. Карта-схема оз. Эльтон и впадающих в него рек. 1–19 – станции отбора проб.

риод исследований зарегистрировано пять таксонов, идентифицированных до вида или рода (табл. 1), – 5.5% общего разнообразия макрозообентоса рек бассейна оз. Эльтон (Zinchenko et al., 2019).

Видовой состав цератопогонид существенно различается в реках с разным уровнем минерализации. В мезогалинных водотоках Хара, Ланцуг и Б. Саморода отмечено пять таксонов, из них широко распространены *Culicoides riethi* и *Sphaeromias miricornis*, в полигалинных реках Чернавка и Солянка зарегистрировано лишь по два вида с абсолютным преобладанием по частоте встречаемо-

сти личинок *Palpomyia schmidtii*. В р. Ланцуг чаще встречались мокрецы *Culicoides riethi*, в р. Б. Саморода – *Sphaeromias miricornis*. Частота встречаемости видов из родов *Mallochohelea* и *Dasyhelea* не превышала 5% (табл. 1).

На ординационной диаграмме (рис. 2) представлено распределение видов в градиенте гидрологических и гидрохимических факторов, среди которых, согласно длине векторов, наиболее значим уровень минерализации. Тесная связь с минерализацией ( $M$ ) и содержанием хлоридов ( $Cl^-$ ) обнаружена у цератопогонид *Palpomyia schmidtii*, что отражает их устойчивость к высокой солено-

**Таблица 1.** Таксономический состав сем. Ceratopogonidae с указанием частоты встречаемости (%) в реках бассейна оз. Эльтон

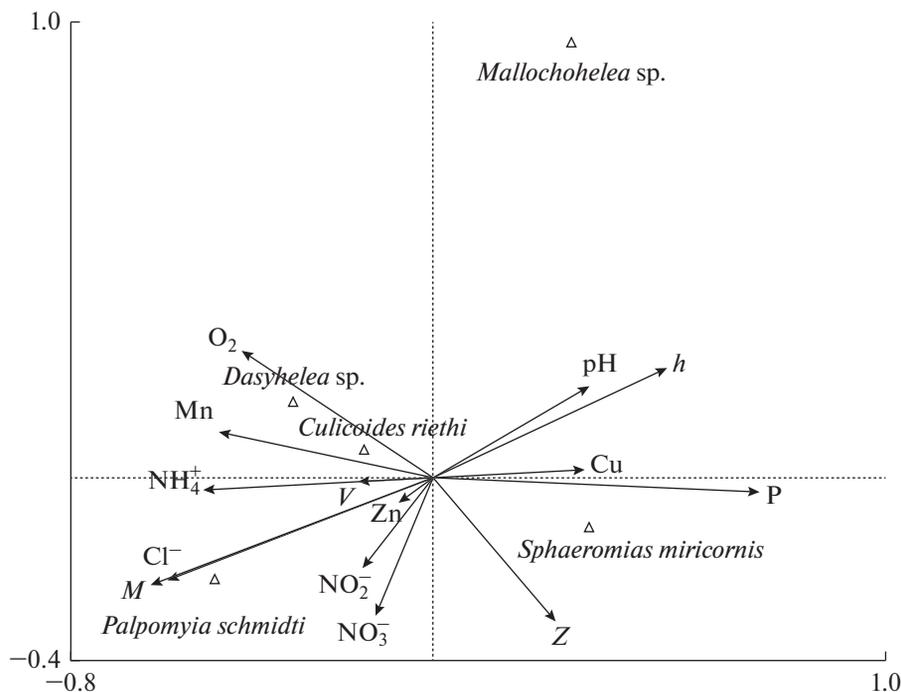
Таксон	р. Хара ( <i>n</i> = 100)	р. Ланцуг ( <i>n</i> = 56)	р. Б. Саморода ( <i>n</i> = 84)	р. Чернавка ( <i>n</i> = 85)	р. Солянка ( <i>n</i> = 42)
<i>Culicoides riethi</i> Kieffer, 1914	32	38	35	5	5
<i>Dasyhelea</i> sp.	—	4	5	—	—
<i>Mallochohelea</i> sp.	1	2	4	—	—
<i>Palpomyia schmidti</i> Goetghebuer, 1934	7	4	7	65	73
<i>Sphaeromias miricornis</i> (Kieffer, 1919)	—	5	24	—	—

Примечание. *n* — число проб, “—” отсутствуют в пробах

сти. Экологический оптимум комаров-мокрецов *Culicoides riethi* в рассматриваемом диапазоне минерализации связан с высокими концентрациями марганца, вид *Sphaeromias miricornis* приурочен к обитанию в заросших эвтрофированных участках рек, личинки рода *Dasyhelea* проявляют оксифильность. Не обнаружено четкой связи распространения мокрецов *Mallochohelea* sp. в соленых реках в зависимости от измеренных абиотических показателей.

Поскольку наиболее значимый фактор среды для гидробионтов — уровень минерализации (рис. 2), рассмотрим распределение численности цератопогонид в олигогалинных (1–4 г/л), мезо-

огалинных (5–18 г/л) и полигалинных (21–32 г/л) водах исследованных рек. Личинки *Culicoides riethi* + *Culicoides* sp. обитали в водах всех диапазонов минерализации, однако их наиболее высокую плотность (2732 экз./м<sup>2</sup>) наблюдали в мезогалинных условиях (рис. 3). Мокрыцы рода *Mallochohelea* не отмечены в олигогалинных и полигалинных водах, а *Sphaeromias miricornis* — в полигалинных. Последний из указанных таксонов имел наибольшую численность при минерализации 5–18 г/л. Устойчивость к солености проявляли цератопогониды *Palpomyia schmidti*, достигающие максимальной плотности (4326 экз./м<sup>2</sup>) в диапа-



**Рис. 2.** Ординационная диаграмма распределения таксонов сем. Ceratopogonidae в градиенте абиотических факторов (2006–2019 гг.). *M* — минерализация, *h* — глубина, *Z* — зарастаемость, *V* — скорость течения, *P* — фосфор общий,  $O_2$  — растворенный кислород,  $NH_4^+$  — азот аммонийный,  $NO_2^-$  — азот нитритный,  $NO_3^-$  — азот нитратный,  $Cl^-$  — хлориды, *Cu* — медь, *Mn* — марганец, *Zn* — цинк.

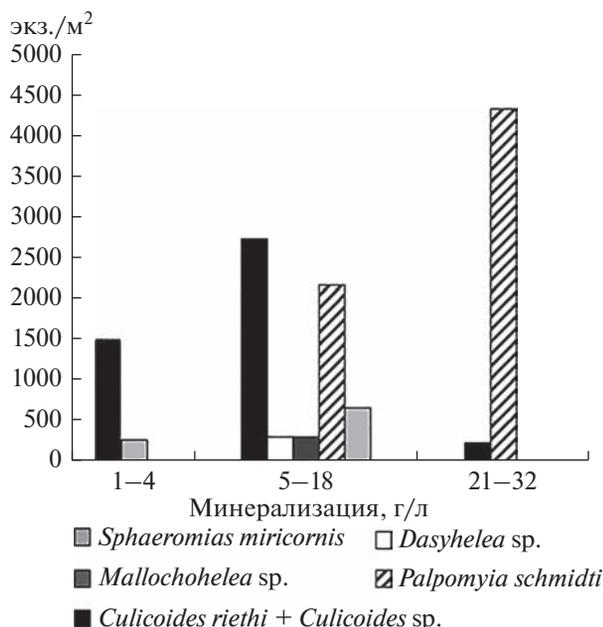


Рис. 3. Распределение средней численности (экз./м<sup>2</sup>) видов сем. Ceratopogonidae в разных диапазонах минерализации воды.

зоне 21–32 г/л с верхним пределом находки вида в месте впадения р. Солянка в оз. Эльтон (78 г/л).

**Многолетняя динамика численности и биомассы мокрецов.** Многолетняя динамика численности и биомассы цератопогонид по данным за август 2008–2019 гг. представлена на рис. 4. Количе-

ственные показатели мокрецов в разные годы исследований варьировали в широких пределах. В мезогалинных реках максимальные численность и биомассу личинок наблюдали в 2010 г. (р. Б. Саморода, 3700 экз./м<sup>2</sup> и 3.7 г/м<sup>2</sup>) за счет развития цератопогонид *Culicoides riethi* + *Culicoides sp.* В полигалинных реках пик плотности отмечали в 2011 г. (р. Солянка, 18760 экз./м<sup>2</sup>), биомассы – в 2014 г. (р. Чернавка, 15.2 г/м<sup>2</sup>), что обусловлено массовым размножением личинок *Palpomyia schmidtii*. Среднемноголетние численность и биомасса мокрецов в мезогалинных реках Хара, Ланцуг и Б. Саморода были в несколько раз ниже (624 экз./м<sup>2</sup>, 0.54 г/м<sup>2</sup>), чем в полигалинных (4308 экз./м<sup>2</sup>, 3.0 г/м<sup>2</sup>).

Мокрецы в соленых реках, наряду с хирономидами, олигохетами, гаммаридами и жуками, – одна из доминирующих групп макрозообентоса во все годы исследований (рис. 5). Доля цератопогонид в составе донных сообществ мезогалинных рек в отдельные годы достигала 79% (р. Б. Саморода, 2012 г.), полигалинных – 93% (р. Солянка, 2011 г.) со среднемноголетними значениями 13 и 57% соответственно.

**Сезонная динамика мокрецов.** В мезогалинной р. Б. Саморода начало развития личинок зарегистрировано в апреле, когда в среднем течении (ст. 14) вода прогрелась до 8.5°C (рис. 6а, 6б). Пики численности и биомассы мокрецов на этом участке отмечены в июне (3500 экз./м<sup>2</sup> и 1.5 г/м<sup>2</sup>) с последующим постепенным уменьшением показателей к сентябрю.

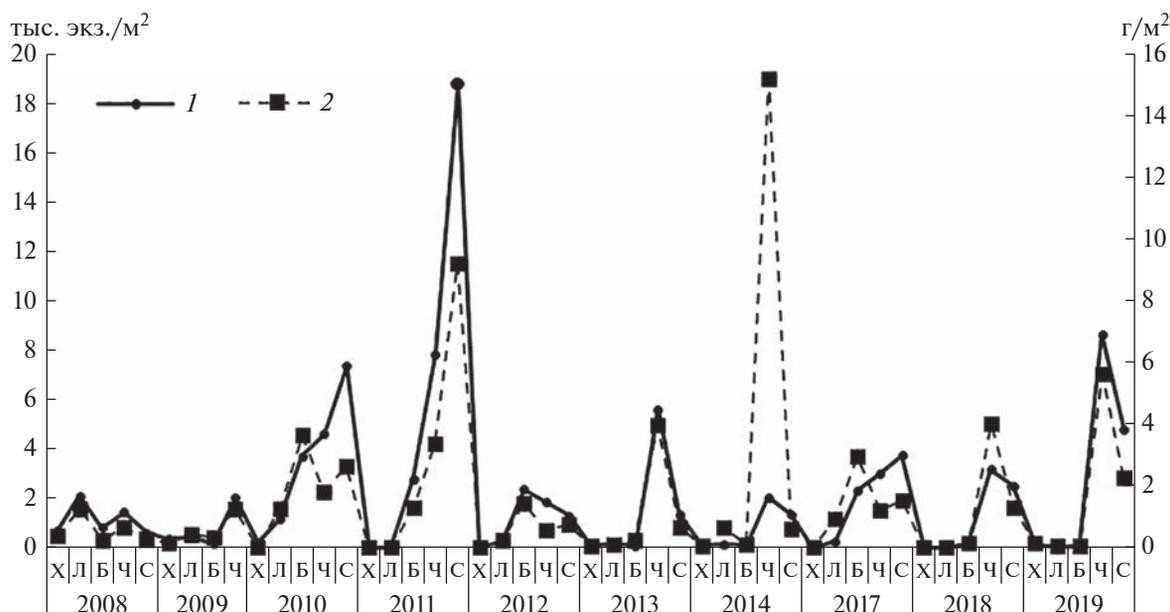


Рис. 4. Многолетняя динамика численности (1) и биомассы (2) мокрецов (август 2008–2019 гг.). По оси абсцисс: X – р. Хара, Л – р. Ланцуг, Б – р. Б. Саморода, Ч – р. Чернавка, С – р. Солянка.

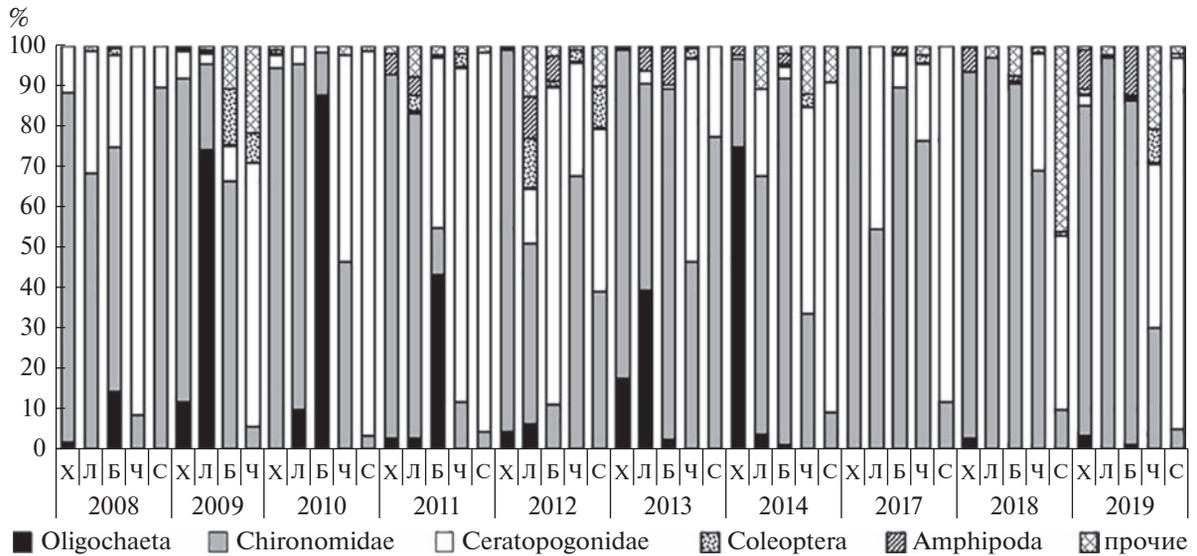


Рис. 5. Многолетняя динамика соотношения таксономических групп макрозообентоса в реках бассейна оз. Эльтон (август 2008–2019 гг.). Обозначения рек, как на рис. 4.

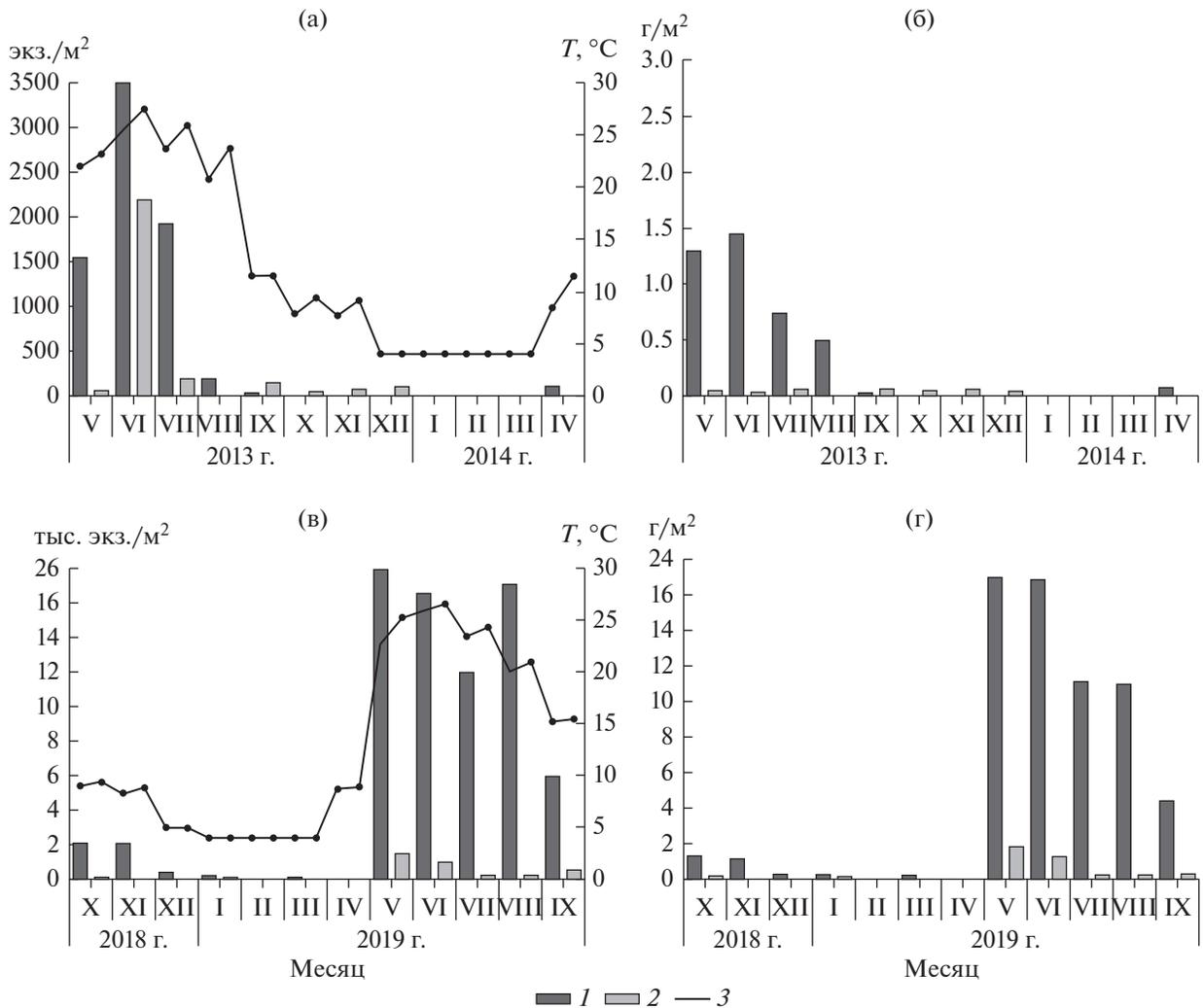
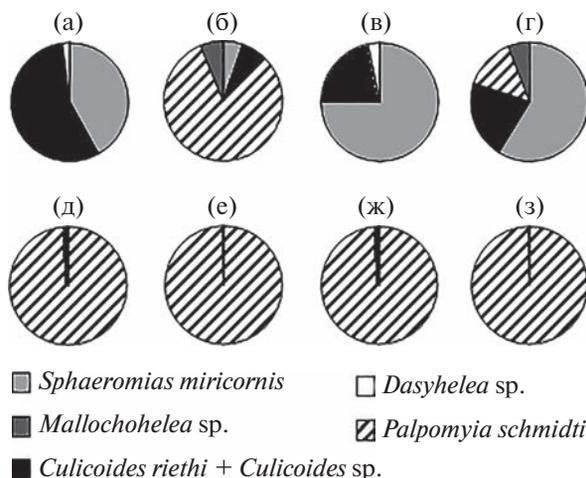


Рис. 6. Динамика численности (а, в) и биомассы (б, г) цератопогонид в среднем течении (ст. 14, 17) и устье (ст. 15, 18) рек Б. Саморода (а, б) и Чернавка (в, г). 1 – ст. 14, 17; 2 – ст. 15, 18; 3 – температура.



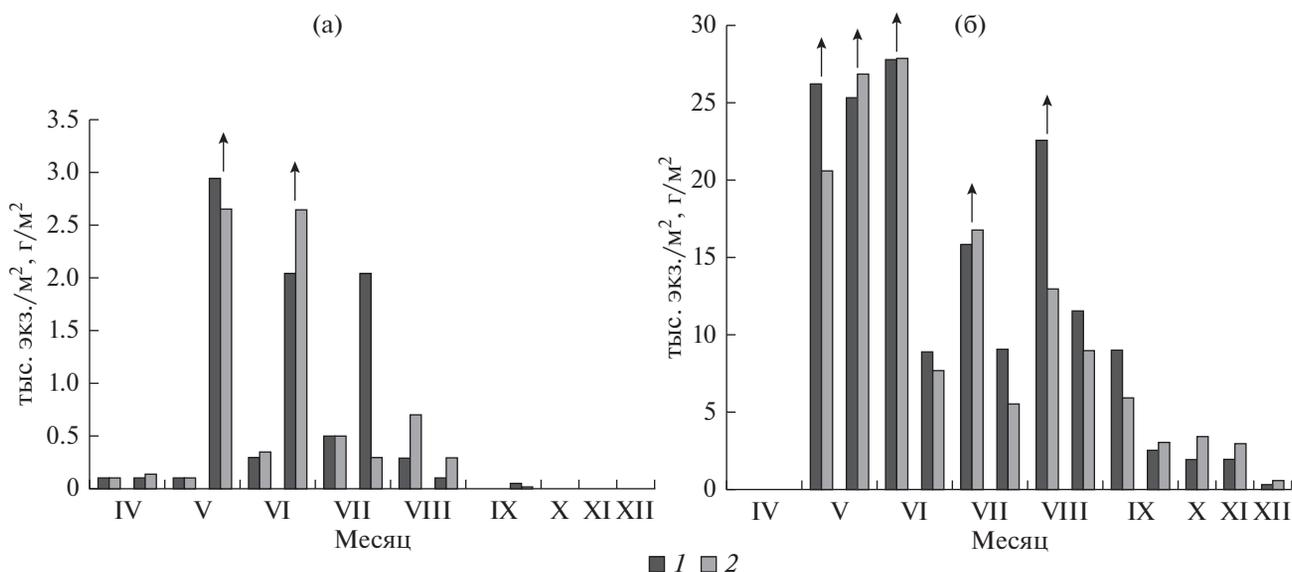
**Рис. 7.** Доля видов в численности (а, б, д, е) и биомассе (в, г, ж, з) сем. Ceratopogonidae в среднем течении (а, в, д, ж) и устье (б, г, е, з) рек Б. Саморода (а–г) и Чернавка (д–з).

Во все сезоны года в среднем течении реки основную долю численности и биомассы составляли мокрецы *Sphaeromias miricornis* и *Culicoides riethi* + *Culicoides* sp. (рис. 7а, 7в). Массовое развитие первого весеннего поколения *Sphaeromias miricornis* наблюдали 27.05.2013 г. при минерализации 7.8 г/л, следующий пик численности отмечали 30.06.2013 г. (рис. 8а). В указанные даты в пробах присутствовали многочисленные куколки, что предполагает наличие, как минимум, двух генераций *S. miricornis*.

На устьевом участке р. Б. Саморода (ст. 15) численность и биомасса цератопогонид во все месяцы года были существенно ниже, чем в сред-

нем течении (рис. 6а, 6б) с максимальным показателем плотности в июне (2200 экз./м<sup>2</sup>). По численности преобладали мокрецы *Palpomyia schmidtii* (рис. 7б), по биомассе – *Sphaeromias miricornis* (рис. 7г).

В полигалинной р. Чернавка цератопогонид регистрировали в пробах круглогодично, за исключением февраля и апреля (рис. 6в, 6г). Наибольшие численность и биомасса комаров на обоих участках реки (ст. 17, 18) были характерны для весеннего периода (май), однако пики количественных показателей, зарегистрированные в среднем течении (25800 экз./м<sup>2</sup> и 23.8 г/м<sup>2</sup>), на порядок превышали таковые в устье реки



**Рис. 8.** Сезонная динамика численности (1) и биомассы (2) цератопогонид *Sphaeromias miricornis* в среднем течении р. Б. Саморода (а) и *Palpomyia schmidtii* в среднем течении р. Чернавка (б). Стрелками обозначены вылеты насекомых.

(1400 экз./м<sup>2</sup> и 1.9 г/м<sup>2</sup>). Во все сезоны года основу численности и биомассы составляли цератопогониды *Palpomyia schmidti*, доля *Culicoides riethi* была ≤0.1% (рис. 7д–7з).

Вылет первой генерации *Palpomyia schmidti* в среднем течении реки приходился на вторую декаду мая (12.05.2019 г.) (рис. 8б). В наблюдаемый весенне-летний период на данном участке при температуре воды не ниже 20.8°C зарегистрировано пять пиков численности и биомассы в популяции этого вида, а также наличие в пробах куколок. С середины мая до середины июня пики численности наблюдали с интервалом ~15 сут, с середины июня до конца августа они были ~30 сут. По-видимому, вылет имаго был растянут, поскольку численность вида на этом участке реки с мая по август включительно не опускалась ниже 8900 экз./м<sup>2</sup>.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Личинки двукрылых – одна из преобладающих групп гидробионтов в сообществах макрозообентоса высокоминерализованных рек аридных регионов мира (Kefford et al., 2016). Богатство фауны отряда в реках подобного типа можно объяснить общим высоким таксономическим разнообразием Diptera, составляющих во внутренних водах Палеарктического региона до 41% всех известных видов пресноводных насекомых (Balian et al., 2007). Кроме того, соленость не является ограничивающим фактором для ряда видов этого отряда в связи с их эволюционной историей (Kefford et al., 2016).

До настоящих исследований в реках бассейна оз. Эльтон указывали обитание цератопогонид *Dasyhelea* sp. и *Mallochohelea* sp.,<sup>2</sup> однако их количественные и структурные характеристики не были изучены. Продукция мокрецов в реках Чернавка, Солянка и питание вида *Palpomyia schmidti* представлены в работе (Golovatyuk et al., 2018). Подробный анализ сезонной динамики развития отдельных видов мокрецов и их циклов развития в реках бассейна оз. Эльтон в условиях градиента факторов среды ранее не приводили.

Все зарегистрированные нами за период 2006–2019 гг. в соленых реках таксоны, за исключением *Culicoides riethi*, относятся к представителям подсем. Palpomyiinae. Преимагинальные стадии мокрецов *Palpomyia schmidti* впервые описаны из типового местообитания р. Чернавка (Szadziwski et al., 2016). Этот вид представляет собой меридиональный фаунистический элемент в Палеарктическом ре-

гионе или сахаро-аравийский элемент. Известен из Ирака, Венгрии, Испании, Словакии, России, Украины, Азербайджана, Таджикистана, Казахстана, Ирана, Южной Сибири и Монголии (Szadziwski et al., 2016).

Цератопогониды *Sphaeromyias miricornis* широко распространены в пресных и в высокоминерализованных водах озер и прудов. Вид отмечен в Центральной и Северной Европе, Азербайджане, Туркменистане, Казахстане, Киргизии, Монголии, Японии (Глухова, 1979; Szadziwski et al., 2007).

*Culicoides riethi* – переносчик Блутанга и болезни Шмалленберга (Спрыгин и др., 2015) часто размножается в сильно минерализованных водоемах, имеются сведения об обитании *C. riethi* в гипергалинном оз. Баскунчак (Gutsevitch, 1952). Вид распространен в России, средней и южной полосах Западной Европы, в Северной Африке, Иране, Монголии, Северном Китае и Японии (Глухова, 1979; Спрыгин и др., 2015).

Представители рода *Dasyhelea* встречаются в широком диапазоне водных и полуводных местообитаний, в том числе в покровных водорослях по краям прудов, медленно текущих ручьев и небольших рек. Присутствие таксона ранее отмечали в высокоминерализованных водотоках (Rutherford, Kefford, 2005).

Личинки рода *Mallochohelea* обычны в пресноводных реках и озерах, где населяют песчаные и песчано-илистые биотопы на небольшой глубине, часто встречаясь в зарослях макрофитов (Определитель..., 1999).

Наибольшая соленость, при которой мокрецы обнаружены в реках бассейна оз. Эльтон, достигала 87 г/л, в реках США личинки рода *Culicoides* sp. собирали при минерализации ≤31 г/л (Short et al., 1991), в реках западной Австралии – ≤53.8 г/л (Rutherford, Kefford, 2005), в реках Испании ≤108 г/л (Velasco et al., 2006).

Результаты наших исследований показывают снижение таксономического богатства цератопогонид в полигалинных реках бассейна оз. Эльтон, по сравнению с мезогалинными, что объясняется возрастанием минерализации, при которой выживают лишь наиболее приспособленные виды. Уменьшение общего таксономического богатства макрозообентоса в ответ на повышение уровня минерализации воды ранее неоднократно отмечали исследователи (Zinchenko et al., 2019; Sowa et al., 2020).

По мере возрастания минерализации в притоках оз. Эльтон от уровня мезогалинных вод к полигалинным численность и доля цератопогонид в составе общего бентоса увеличивались. Это объясняется почти абсолютным доминированием в полигалинных реках устойчивого к минерализации вида *Palpomyia schmidti*, личинки которого

<sup>2</sup> Отчет о проведении полевых работ по изучению водно-болотных угодий природного парка “Эльтонский”, организованных в рамках проекта PIN-MATRA “Институциональное обеспечение водно-болотных угодий в Волгоградской области”. 2003. Волгоград.

имеют массовое развитие в условиях неограниченного пищевого ресурса гиперэвтрофных водотоков (Zinchenko et al., 2019). Установлено, что личинки *P. schmidtii* селективно потребляют диатомовые водоросли, численность и биомасса которых в исследованных реках, согласно содержанию хлорофилла *a*, достигают очень высоких показателей (Номоконова и др., 2013). Выявленную нами тенденцию возрастания численности таксонов сем. Ceratopogonidae ранее отмечали в р. Ред (the Red River, USA), где при увеличении минерализации с 2 до 32 г/л плотность мокрецов соответственно увеличивалась с 6 до 5475 экз./м<sup>2</sup> (Short et al., 1991).

В пределах каждой из исследованных рек бассейна оз. Эльтон, на разных участках различия в таксономическом составе и количественных показателях личинок цератопогонид объясняются различиями в уровне минерализации, степени зарастаемости, содержании биогенных веществ и тяжелых металлов (марганца). Уровень биогенных веществ, прежде всего азота и фосфора, определяет трофическое состояние водного объекта, создавая условия для развития кормовой базы отдельных видов цератопогонид через увеличение скорости развития фитопланктона (Алымов, 2009), бактериопланктона и бактериобентоса. Содержание марганца в воде способствует утилизации CO<sub>2</sub> растениями, переходу активного Fe(II) в Fe(III), что предохраняет клетку от отравления и ускоряет рост организмов. Для гидробионтов марганец относительно мало токсичен (Афанасьева, 2006).

Разброс многолетних значений численности мокрецов определяется циклами их развития, продолжительность которых зависит от сезонно-временной динамичности комплекса абиотических показателей в соленых реках, как это показано для сем. Chironomidae (Zinchenko et al., 2019). Ранее сообщалось (Спрыгин и др., 2015), что численность мокрецов подвержена значительным колебаниям под влиянием климатических особенностей и гидрологического режима водоемов.

Изучение сезонной динамики вида *Palpomyia schmidtii* в р. Чернавка, проведенное нами впервые, позволило отнести его к поливольтинным таксонам, а данные по продолжительности развития *P. schmidtii* и *Sphaeromias miricornis* (15–35 сут) согласуются с таковыми о циклах развития некоторых видов мокрецов (Глухова, 1979; Voogman, 2009).

**Выводы.** В соленых реках бассейна оз. Эльтон в массе развиваются галофильные и эвригалитные виды мокрецов, распределение которых находится в зависимости от уровня минерализации, зарастаемости участков рек, содержания биогенных веществ и тяжелых металлов. Установлено

обеднение таксономического состава семейства и увеличение численности и биомассы популяций видов при возрастании минерализации от мезогалинных вод к полигалитным. Выявлено, что вылет первой генерации *Palpomyia schmidtii* приходится на середину мая, *Sphaeromias miricornis* — на конец мая — начало июня. В соленых реках предполагается развитие не менее двух генераций вида *S. miricornis* и не менее пяти генераций вида *Palpomyia schmidtii*.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен Т.Д. Зинченко (Институт экологии Волжского бассейна РАН) за организацию экспедиционных исследований и В.А. Гусакову (Институт биологии внутренних вод РАН) за помощь в сборе полевого материала.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания по темам № 121051100109-1, 122032500063-0 и при поддержке грантов РФФИ № 13-04-00740, 17-04-00135.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алымов М.В. 2009. Динамика биогенных элементов и их влияние на фитопланктон и зоопланктон Среднего и Южного Каспия: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Астрахань. 24 с.
- Афанасьева Л.С. 2006. Экологическая химия: учебник для студ. сред. проф. учеб. заведений. М.: Изд. центр "Академия".
- Виноградов Д.Д., Синев А.Ю., Тиунов А.В. 2022. Хищники как агенты контроля численности личинок комаров в микроводоемах (Обзор). Биология внутр. вод. № 1. С. 46.  
<https://doi.org/10.31857/S0320965222010144>
- Глухова В.М. 1979. Личинки мокрецов подсемейств Palpomyiinae и Ceratopogoninae фауны СССР (Diptera, Ceratopogonidae = Heleidae). Л.: Наука.
- Глухова В.М. 1989. Кровососущие мокрецы родов *Culicoides* и *Forcipomyia* (Ceratopogonidae) // Фауна СССР. Т. 3. Вып. 5а. Насекомые двукрылые. Л.: Наука.
- Гуцевич А.В. 1973. Кровососущие мокрецы (Ceratopogonidae) // Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Л.: Наука. Т. 3. Вып. 5.
- Кривошеина М.Г. 2004. Морфологические и экологические механизмы устойчивости гидробионтных личинок двукрылых (Insecta, Diptera) к экстремальным условиям: Дис. ... докт. биол. наук. Москва.
- Кривошеина М.Г. 2012. Определитель семейств и родов палеарктических двукрылых насекомых подотряда Nematocera по личинкам. М.: Тов-во науч. изд. КМК.
- Номоконова В.И., Зинченко Т.Д., Попченко В.И. 2013. Трофическое состояние соленых рек бассейна озе-

- ра Эльтон // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 15. № 3(1). С. 476.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 4. Высшие насекомые: Двукрылые. 1999. СПб.: Зоол. ин-т РАН.
- Спрыгин А.В., Федорова О.А., Бабин Ю.Ю. и др. 2015. Мокрецы рода *Culicoides* (Diptera, Ceratopogonidae) и их роль в распространении Блутанга и болезни Шмалленберга в России // С-х. биология. Т. 50. № 2. С. 183.
- Сухарев Е.А. 2015. Влияние пищевых ресурсов на распределение и экологическое разобщение пролетных куликов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ООО "Цифровичок".
- Balian E., Segers H., Leveque C., Martens K. 2007. Freshwater Animal Diversity Assessment. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9246-3>
- Boorman J. 2009. The maintenance of laboratory colonies of *Culicoides variipennis* (Coq.), *C. nubeculosus* (Mg.) and *C. riethi* Kieff. (Diptera, Ceratopogonidae) // Bul. Entomol. Res. V. 64. Issue 3. P. 371. <https://doi.org/10.1017/S0007485300031254>
- Borkent A., Spinelli G.R. 2007. Neotropical Ceratopogonidae (Diptera: Insecta) // Aquatic Biodiversity in Latin America. V. 2. Sofia: Pensoft Publishers.
- Glukhova V.M., Przhiboro A.A. 1995. The mass development of biting midges (Diptera: Ceratopogonidae) on the littoral of the White Sea // Parazitologiya. V. 29. № 1. P. 43.
- Goetghebuer M., Lenz F. 1934. Heleidae (Ceratopogonidae). Fam. 13 A // Die Fliegen der Palaarktischen Region. Stuttgart, Lief. 77. P. 49.
- Golovatyuk L.V., Zinchenko T.D., Sushchik N.N. et al. 2018. Biological aspects of the associations of biting midges (Diptera: Ceratopogonidae) in two saline rivers of the Elton Lake Basin, Russia // Mar. Freshwater Res. V. 69. P. 906.
- Golovatyuk L.V., Prokin A.A., Nazarova L.B., Zinchenko T.D. 2022. Biodiversity, distribution and production of macrozoobenthos communities in the saline Chernavka River (Lake Elton basin, South-West Russia) // Limnology. V. 23. № 2. P. 337. <https://doi.org/10.1007/s10201-021-00692-w>
- Grogan W.L., Jr., Lysyk T.J. 2015. A revision of the biting midges in the *Culicoides* (*Monoculicoides*) *nubeculosus-stigma* complex in North America with the description of a new species (Diptera: Ceratopogonidae) // Insecta Mundi. V. 0441. P. 1. <https://digitalcommons.unl.edu/insectamundi/947>
- Kefford B.J., Buchwalter D., Canedo-Arguelles M. et al. 2016. Salinized rivers: Degraded systems or new habitats for salttolerant faunas? // Biol. Lett. V. 12. P. 1. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.1072>
- Mayer K. 1934. Metamorphosis Ceratopogonidae (Dipt). A contribution to the morphology, systematics, ecology and biology of the juvenile stages of this family of double-winged // Archaeological Naturgesch. V. 3. P. 205.
- Romiti F., Fochetti R., Magliano A. et al. 2022. First Report of *Culicoides* Biting Midges (Diptera: Ceratopogonidae) Attacking People in Italy, With the Description of Extreme Larval Breeding Sites and Diurnal Activity of *Culicoides riethi* // J. Medical Entomol. V. 59. Issue 2. P. 772. <https://doi.org/10.1093/jme/tjab212>
- Rutherford J.C., Kefford B.J. 2005. Effects of Salinity on Stream Ecosystems: Improving Models for Macroinvertebrates. CSIRO Land and Water Technical Report 22/05. Canberra: RMIT University Publ.
- Short T.M., Black J.A., Birge W.J. Ecology of a saline stream: community responses to spatial gradients of environmental conditions // Hydrobiologia. 1991. V. 226. P. 167.
- Sowa A., Krodziewska M., Halabowski D. 2020. How Does Mining Salinisation Gradient Affect the Structure and Functioning of Macroinvertebrate Communities? // Water, Air and Soil Pollut. V. 231. P. 453. <https://doi.org/10.1007/s11270-020-04823-4>
- Sprygin A.V., Fiodorova O.A., Babin Yu.Yu. et al. 2014. *Culicoides* biting midges (Diptera, Ceratopogonidae) in various climatic zones of Russia and adjacent lands // J. Vector Ecol. V. 39 № 2. P. 306. <https://doi.org/10.1111/jvec.12105>
- Szadziewski R., Golovatyuk L.V., Sontag E. et al. 2016. All stages of the Palaearctic predaceous midge *Palpomyia schmidti* Goetghebuer, 1934 (Diptera: Ceratopogonidae) // Zootaxa. V. 4137. № 1. P. 85. <https://doi.org/10.11646/ZOOTAXA>
- Szadziewski R., Gwizdalska-Kentzer M., Sontag E. 2007. Predatory biting midges of the genus *Sphaeromias* (Diptera: Ceratopogonidae) in Europe // Polish J. Entomol. V. 76. P. 293.
- Ter Braak C.J.F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis // Ecology. V. 67. P. 1167.
- Velasco J., Millan A., Hernandez J. et al. 2006. Response of biotic communities to salinity changes in a Mediterranean hyper stream // Sal. Syst. V. 2. P. 12. <https://doi.org/10.1186/1746-1448-2-12>
- Zinchenko T.D., Gladyshev M.I., Makhutova O.N. et al. 2014. Rivers provide arid landscapes with a considerable amount of biochemically valuable production of chironomid (Diptera) larvae // Hydrobiologia. V. 722. P. 115. <https://doi.org/10.1007/S10750-013-1684-5> www.publish
- Zinchenko T.D., Golovatyuk L.V., Abrosimova E.V., Popchenko T.V. 2017. Macrozoobenthos in saline rivers in the Lake Elton basin: spatial and temporal dynamics // Inland Water Biol. V. 10. № 4. P. 384. <https://doi.org/10.1134/S1995082917040125>
- Zinchenko T.D., Golovatyuk L.V., Abrosimova E.V. 2019. Chironomids (Diptera, Chironomidae) of the bottom communities in saline rivers of the Lake Elton basin: diversity, salinity tolerance, distribution // Zool. Zh. V. 98. № 7. P. 1. <https://doi.org/10.1134/S001387381906002X>

**Salinity Tolerance, Seasonal and Multiyear Dynamics of Biting Midges  
(Diptera, Ceratopogonidae) in Macrozoobenthos Communities  
of Saline Rivers (the Lake Elton Basin, Russia)**

**L. V. Golovatyuk<sup>1, 2, \*</sup>**

<sup>1</sup>*Samara Federal Research Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Institute of Ecology of the Volga River Basin  
of Russian Academy of Sciences, Togliatti, Russia*

<sup>2</sup>*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,  
Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia*

*\*e-mail: gollarisa@mail.ru*

The results of long-term studies of biting midges (Diptera, Ceratopogonidae) in macrozoobenthos communities of five saline rivers of the hyperhaline Lake Elton basin are presented. The fauna of Ceratopogonidae includes 5 halophilic and euryhaline species, among which representatives of the tribe Palpomyiinae predominate. Taxonomic composition of the family differs in rivers with different levels of salinity. Species *Sphaeromias miricornis* and *Culicoides riethi* are widely distributed in mesohaline the Khara, the Lantsug and the Bolshaya Samoroda rivers, and *P. schmidtii* widely distributed in polyhaline the Chernavka and the Solyanka rivers. Two generations of *S. miricornis* and three generations of *P. schmidtii* were recorded. Departure of the first generation of *P. schmidtii* occurs in mid-May, *S. miricornis* in late May–early June. There is an increase in mean annual abundance and biomass of biting midges in polyhaline rivers compared to mesohaline rivers.

*Keywords:* semi-desert zone, highly mineralized rivers, wetlands, salinity tolerance