

DOI 10.17516/1997-1389-0401

EDN PKLMXC

УДК 577.115.3+577.359

## Characterization of Zoobenthos and Export of Biomass and Polyunsaturated Fatty Acids due to Emergence of Midges (Diptera, Chironomidae) from Three Saline Lakes of South Siberia

Irina A. Demina<sup>a, b</sup>, Svetlana P. Shulepina<sup>a</sup>,  
Alexandr V. Ageev<sup>a</sup> and Nadezhda N. Sushchik<sup>\*a, b</sup>

<sup>a</sup>Siberian Federal University  
Krasnoyarsk, Russian Federation

<sup>b</sup>Institute of Biophysics  
Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center  
of Siberian Branch of Russian Academy of Sciences”  
Krasnoyarsk, Russian Federation

Received 01.07.2021, received in revised form 14.08.2021, accepted 25.08.2021

**Abstract.** During two growing seasons, we studied the biomass, the number, and the species composition of zoobenthos in three saline lakes, Shira, Shunet, and Uchum, located in arid steppe of South Siberia, Russia. We also estimated productivity and export of biomass and physiologically significant omega-3 polyunsaturated fatty acids (PUFAs) associated with the emergence of amphibiotic insects from these lakes. All zoobenthic communities had low taxonomic diversity with insect larvae of Chironomidae and Ceratopogonidae families and amphipod *Gammarus lacustris* constituting their major portion. Overall taxonomic composition and productivity of the lakes differed considerably. Among amphibiotic insects, larvae of *Polypedilum bicornatum*, *Chironomus nigrifrons*, and *Glyptotendipes salinus* were the most abundant in Lake Shira. In Lake Shunet, in addition to the dominant *P. bicornatum*, zoobenthos was mainly represented by larvae of *Chironomus salinarius* and two *Procladius* species. Benthos of Lake Uchum was distinctly dominated by the *Procladius* genus, Orthocladiinae subfamily, and Ceratopogonidae family larvae. Production of chironomids in Shira, Shunet, and Uchum was  $16.1 \pm 4.1$ ,  $45.6 \pm 13.6$ , and  $9.6 \pm 4.6$  g wet weight / m<sup>2</sup> for 30 days, respectively, increasing with an increase in E. V. Balushkina's index, which estimates water quality. Potential export of chironomid biomass ranged from 0.6 to 3.1 g wet weight / m<sup>2</sup> of aquatic area per year. We suggested that productivity and biomass

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

\* Corresponding author E-mail address: labehe@ibp.ru

ORCID: 0000-0002-5768-1084 (Demina I.); 0000-0003-3759-0510 (Shulepina S.); 0000-0001-5587-9807 (Sushchik N.)

export were related with the quantity of food (organic matter) in the sediments. *Glyptotendipes* adults, which emerged from Lakes Shunet and Shira, and Orthocladiinae adults, which emerged from Lake Uchum, had similar contents of omega-3 PUFAs per unit of wet weight. Thus, productivity rather than taxonomic composition of chironomid communities might be a more important factor for export of PUFAs from saline lakes.

**Keywords:** saline lakes, Chironomidae, production, emergence, polyunsaturated fatty acids.

**Acknowledgements.** The work was supported by grants of Russian Foundation for Basic Research (projects no. 19–34–90099 and 20–04–00346a) and state assignments within the framework of the fundamental research program of the Russian Federation (topic no. 0287–2021–0019).

Citation: Demina I. A., Shulepina S. P., Ageev A. V., Sushchik N. N. Characterization of zoobenthos and export of biomass and polyunsaturated fatty acids due to emergence of midges (Diptera, Chironomidae) from three saline lakes of South Siberia. *J. Sib. Fed. Univ. Biol.*, 2022, 15(4), 507–528. DOI: 10.17516/1997-1389-0401



## Характеристика зообентоса и экспорта биомассы и полиненасыщенных жирных кислот при вылете хирономид (Diptera, Chironomidae) из трех соленых озер Южной Сибири

И. А. Демина<sup>а, б</sup>, С. П. Шулепина<sup>а</sup>,  
А. В. Агеев<sup>а</sup>, Н. Н. Сущик<sup>а, б</sup>

<sup>а</sup>Сибирский федеральный университет  
Российская Федерация, Красноярск  
<sup>б</sup>Институт биофизики СО РАН  
Федеральный исследовательский центр  
«Красноярский научный центр СО РАН»  
Российская Федерация, Красноярск

**Аннотация.** В течение двух вегетационных сезонов определяли таксономический состав, численность, биомассу зообентоса трех соленых озер: Ши́ра, Шунет и Учум, расположенных в аридных степях Южной Сибири. Мы также оценили продукцию, потенциальный экспорт биомассы и физиологически ценных омега-3 полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК) на сушу при вылете комаров-звонцов (Diptera, Chironomidae). Зообентосные сообщества изученных водоемов характеризовались низким таксономическим разнообразием и были представлены в основном личинками насекомых сем. Chironomidae и Ceratopogonidae, а также рачками *Gammarus lacustris* в озерах Ши́ра и Шунет. В целом таксономический состав, численность и продуктивность изученных сообществ амфибионтных насекомых существенно различались. В оз. Ши́ра доминантами являлись личинки *Polypedilum bicrenatum*, *Chironomus nigrifrons*

и *Glyptotendipes salinus*. В оз. Шунет основную часть численности сообщества обеспечивали личинки рода *Procladius* и *Chironomus salinarius*, наряду с *P. bicrenatum*. Бентос оз. Учум был представлен личинками рода *Procladius*, подсем. Orthoclaadiinae и сем. Ceratorogonidae. Продукция хирономид озера Ши́ра, Шунет и Учум за период 30 дней составила в среднем  $16,1 \pm 4,1$ ,  $45,6 \pm 13,6$  и  $9,6 \pm 4,6$  г сырой массы / м<sup>2</sup>, соответственно, увеличиваясь с ростом индекса Е. В. Балускиной, оценивающего степень загрязненности воды. Потенциальный экспорт биомассы имаго хирономид из озера колебался от 0,6 до 3,1 г сырой массы / м<sup>2</sup> акватории в год. Величина продуктивности и экспорта биомассы на сушу, вероятно, определялась количеством пищи (органического вещества) в донных отложениях. Имаго *Glyptotendipes*, вылетающие из озера Шунет и Ши́ра, и имаго Orthoclaadiinae, роившиеся близ озера Учум, имели близкие величины содержания ПНЖК на единицу сырой массы. Таким образом, продуктивность, а не таксономический состав хирономидного сообщества, может быть более важным фактором при экспорте ПНЖК из соленых озера.

**Ключевые слова:** соленые озера, Chironomidae, продукция, экспорт биомассы, полиненасыщенные жирные кислоты.

**Благодарности.** Работа поддержана грантами РФФИ 19–34–90099, 20–04–00346а и Государственным заданием в рамках программы фундаментальных исследований РФ 0287–2021–0019.

Цитирование: Демина И. А. Характеристика зообентоса и экспорта биомассы и полиненасыщенных жирных кислот при вылете хирономид (Diptera, Chironomidae) из трех соленых озера Южной Сибири / И. А. Демина, С. П. Шулепина, А. В. Агеев, Н. Н. Сущик // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2022. 15(4). С. 507–528. DOI: 10.17516/1997-1389-0401

## Введение

Соленые озера и реки являются обычными элементами ландшафта аридных регионов всего мира, незначительно уступая по площади пресноводным объектам (Williams, 2002). Экосистемы соленых водоемов весьма чувствительны к колебаниям различных факторов, например, количеству осадков, температуре и т.п., вызывающим перестройку таксономического состава биоты и функционирования трофических цепей. Происходящие изменения климата ведут к аридизации некоторых регионов, что способствует повышению уровня солености водных экосистем, деградации и пересыханию соленых водоемов (Williams, 2002; Zadereev et al., 2020).

Южная Сибирь представляет собой обширный регион с аридным климатом, в котором расположено большое количество минерализо-

ванных озера, варьирующих по морфологическим характеристикам, степени солености и прочим гидрофизическим и гидрохимическим показателям (Parnachev, Degermendzhy, 2002). Хорошо развитые представления и модели, описывающие структуру и функционирование соленых водоемов данного региона, основаны на многочисленных данных о динамике планктонных сообществ (Задереев и др., 2021; Degermendzhy et al., 2010; Rogozin et al., 2018). В противоположность этому донная фауна соленых водоемов Южной Сибири за последние несколько десятков лет была исследована лишь для оз. Ши́ра на примере единичного вегетационного сезона (Толмеев и др., 2018).

Вместе с тем сообщества донной фауны могут образовывать не меньшее количество продукции соленых экосистем, чем биота

планктона. Так, в большинстве изученных озер Крымского полуострова при солености от 28 до 182 г/л продукция зообентоса была в несколько раз больше продукции зоопланктона (Golubkov et al., 2018). Высокие значения численности и биомассы придонной биоты отмечаются в многолетних исследованиях экосистем бассейна гипергалинного озера Эльтон (Волгоградская область) (Зинченко и др., 2019). Бентосная фауна соленых экосистем зачастую отличается низким видовым разнообразием (Williams, 1998; Millan et al., 2011; Gutiérrez-Cánovas et al., 2019), но вместе с тем значительным доминированием амфибионтных насекомых отр. Diptera, прежде всего комаров-звонцов (сем. Chironomidae), таксона, отличающегося повсеместным распространением (Ferrington, 2008).

Наряду со значением для водных пищевых цепей бентосные сообщества играют важную роль и в трофических взаимодействиях с наземными экосистемами за счет распространности бентосной жизненной формы у личинок амфибионтных насекомых (Armitage et al., 1995; Shadrin et al., 2019). Как известно, бентосные сообщества поставляют значительное количество органического вещества, так называемые водные субсидии (aquatic subsidies), на сушу при вылете имаго амфибионтных насекомых (Schindler, Smits, 2017). Субсидии водного органического вещества имеют особое значение для территорий аридных ландшафтов, обладающих относительно низкой продуктивностью (Gutiérrez-Cánovas et al., 2019). Продукция водных экосистем, выносимая при вылете амфибионтных насекомых, отличается от наземной биохимическим составом, а именно содержит значительные количества омега-3 полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК). Эти вещества необходимы многим всеядным и хищным животным, поскольку входят в состав клеточных мембран и регулируют физиологические процессы, являясь

предшественниками специфических медиаторов (Arts, Kohler, 2009; Twining et al., 2016). В то же время омега-3 ПНЖК не синтезируются продуцентами суши и большинством наземных консументов в нужных количествах, поэтому основным источником для последних являются субсидии водной продукции, в том числе биомасса амфибионтных насекомых (Gladyshev et al., 2013, 2019; Moys, 2020).

Показано, что представители сем. Chironomidae характеризуются значительной вариабельностью содержания незаменимых омега-3 ПНЖК в зависимости от таксономической принадлежности и источников питания на личиночных стадиях (Zinchenko et al., 2014; Makhutova et al., 2016, 2017). Однако в отношении обитателей соленых экосистем это заключение основывается лишь на ограниченном числе видов из небольшого числа местообитаний.

Таким образом, целью настоящей работы была оценка значения бентосных сообществ хирономид для экспорта органического вещества и незаменимых ПНЖК в экосистемы суши аридного ландшафта Южной Сибири. Для достижения поставленной цели решали следующие задачи: i) определить таксономический состав и количественные характеристики зообентоса (численность, биомассу, продукцию) в трех соленых озерах с близкими гидрохимическими и гидрофизическими характеристиками; ii) оценить роль хирономид в донных сообществах исследованных озер; iii) сравнить содержание ПНЖК у доминирующих представителей сем. Chironomidae при вылете их имаго на сушу.

## Материалы и методы

Исследуемые озера Ши́ра (54°30' N, 90°12' E), Шунет (54°36' N, 90°20' E) и Учум (55°05' N, 89°43' E) находятся в регионе, занятом суббореальными континентальными межгорными и предгорными равнинами с типично-степными

ландшафтами (Ландшафтная карта СССР, 1980). Водоемы, выбранные для данного исследования, меромиктические, являются характерными водными объектами для данного типа ландшафта (Rogozin et al., 2018). Все три водоема относятся к типу соленых озер (соленость выше 10,0 г/л), классификация и значения солёности приведены согласно работе (Задереев и др., 2021). Наиболее крупное из них, озеро Ши́ра площадью ~36 км<sup>2</sup>, имеет солёность 14–16 г/л. Озера Шунет и Учум имеют меньшую площадь 0,5 и 4 км<sup>2</sup> и солёность 28 и 18 г/л соответственно. На части мелководья озер присутствует высшая водная растительность (гростник), имеются заболоченные участки, рыбы в озерах нет. Вокруг озер расположены травянистые степные экосистемы с колками кустарниковых зарослей (Природный комплекс., 2011).

Пробы донных сообществ отбирали дночерпателем Экмана-Берджи (площадь захвата 0,01 м<sup>2</sup>) в июне – августе 2019 г. (3 даты пробоотбора) и мае – июле 2020 г. (3 даты пробоотбора). Одновременно проводили замеры температуры воды в пробе с помощью ручного термометра Cole-Parmer. На оз. Ши́ра пробы были собраны на станциях 1 и 3, расположение станций соответствовало указанным в работе (Толмеев и др., 2018); на озерах Шунет и Учум отбирали по одной станции. На каждом озере/станции пробы бентоса отбирали на глубинах 1, 3 и 5–6 метров, что соответствовало оксигенным зонам. В грунтах всех озер отмечены глина, ил, детрит, в оз. Ши́ра и Шунет – также песок и каменистые обломочные породы.

Пробы промывали через мельничный газ с размером ячеек 200 мкм, дальнейшая обработка проб происходила в лабораторных условиях. В лаборатории живые организмы беспозвоночных (макрозообентоса) выбирали из пробы с помощью пинцетов и фиксировали в 80 %-ном этаноле. При камеральной обработке проб бентосных животных разбирали по группам,

учитывали численность и взвешивали на аналитических весах (Mettler-Toledo, Швейцария) с дискретностью определения массы до 0,1 мг.

Анализ таксономического состава (до личиночной группы) зообентоса проводили согласно следующим определителям (Панкратова, 1977, 1983; Определитель., 1994, 1997, 1999). Видовая принадлежность хирономид р. *Glyptotendipes* была ранее уточнена по имаго выплывшихся самцов (Толмеев и др., 2018). Также по препаратам имаго самцов, собранных близ озер Ши́ра и Шунет, уточняли видовую принадлежность хирономид р. *Chironomus*. При характеристике структуры бентосных сообществ использована классификация Чельцова-Бebutова в модификации В. Я. Леванидова: доминанты – 15 % и более, субдоминанты – 5,0–14,9 %, второстепенные виды – 1,0–4,9 % (Чебанова, 2009).

Для сравнительной оценки качества воды в исследованных озерах был рассчитан хирономидный индекс Е. В. Балускиной. Значения индекса от 0,136 до 1,08 характеризуют чистые воды; 1,08–6,5 – умеренно загрязненные; 6,5–9,0 – загрязненные, 9,0–11,5 – грязные (Руководство по гидробиологическому..., 1992).

Суточную продукцию сообщества хирономид бентоса озер вычисляли с использованием уравнений, связывающих продукцию популяции со скоростью энергетического обмена и удельную скорость роста с температурой воды (Голубков, 2000). Рассчитывали среднесуточное значение продукции за весь период наблюдений (2 вегетационных сезона) и вычисляли величину продукции за 30-дневный период, отражавший «условный» летний месяц. С использованием среднесуточных значений вторичной продукции для каждого озера оценили годовой вылет амфибионтных насекомых (мг сырой массы / м<sup>2</sup> акватории), приняв длительность периода, в течение которого может происходить выплод хирономид из водоемов в исследуемом регионе,

за 112 суток (Борисова и др., 2019). Рассчитали максимально возможный вылет, основанный на обобщении ряда данных, согласно которому вылет амфибионтных насекомых составляет около 24 % от годовой вторичной продукции бентосных личинок (Huryn, Wallace, 2000). Также был рассчитан вылет с применением регионального коэффициента 1,8 %, вычисленного из сопоставления уловистости плавающих и полупогруженных ловушек и среднесуточной вторичной продукции, измеренных ранее на оз. Шира (Борисова и др., 2019).

В течение летнего периода 2020 г. в прибрежной зоне с помощью энтомологического сачка были собраны пробы имаго вылетевших хирономид: подсем. Orthoclaadiinae (n=4) близ оз. Учум и р. *Glyptotendipes* (n=3) близ оз. Шунет для определения состава и содержания жирных кислот в биомассе. Отловленных особей имаго усыпляли быстрым охлаждением, взвешивали на весах HR-150AZ (A&D, Япония) с точностью до 0,1 мг. Далее биомассу помещали в смесь хлороформ-метанол и хранили при  $-20^{\circ}\text{C}$  до последующей обработки.

Анализ жирных кислот подробно описан в работе (Gladyshev et al., 2020). Липиды экстрагировали хлороформом и метанолом в соотношении 2:1, далее жирные кислоты (ЖК) суммарных липидов пошагово омыляли и метилировали при температуре  $85^{\circ}\text{C}$ . Анализ метиловых эфиров ЖК выполнен на газовом хроматографе с масс-спектрометрическим детектором (модель 6890N/5975, «Agilent Technologies», США), оснащенный капиллярной колонкой HP-FFAP длиной 30 м, внутренним диаметром 0,25 мм. Условия анализа были следующими: скорость газа-носителя гелия 1,2 мл/мин, температура инъекционного порта  $230^{\circ}\text{C}$ , программирование температуры печи от  $120$  до  $180^{\circ}\text{C}$  со скоростью  $5^{\circ}\text{C}/\text{мин}$ , 10 минут изотермально, затем до  $220^{\circ}\text{C}$  со скоростью  $3^{\circ}\text{C}/\text{мин}$ , 5 минут изотермально, затем

до  $230^{\circ}\text{C}$  со скоростью  $10^{\circ}\text{C}/\text{мин}$  и 20 минут изотермально; температура хромато-масс-интерфейса  $230^{\circ}\text{C}$ , источника ионов –  $230^{\circ}\text{C}$ , квадруполь –  $180^{\circ}\text{C}$ ; энергия ионизации детектора 70 эВ, сканирование в диапазоне 45–500 атомных единиц со скоростью 0,5 сек/скан. Данные анализировали и обсчитывали в программе ChemStation («Agilent Technologies», США). Пики метиловых эфиров жирных кислот идентифицированы по полученным масс-спектрам. Количественное содержание жирных кислот в биомассе определялось по величине пика внутреннего стандарта, нонадекановой кислоты (Sigma-Aldrich, США), фиксированное количество которой добавляли в пробы перед экстракцией липидов.

Для проведения сравнительного статистического анализа были использованы данные о жирнокислотном составе имаго хирономид р. *Glyptotendipes*, собранных в летние периоды 2016–2019 гг. в прибрежье оз. Шира (Sushchik et al., 2021). Достоверность различий между средними значениями содержания ЖК в биомассе хирономид разных таксонов и местообитаний оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа и HSD-теста Тьюки, а при отсутствии нормального распределения – с помощью теста Крускалла-Уоллиса. Различия считали достоверными при  $p < 0,05$ . Вычисления проводили в стандартном пакете программ Statistica-9 (StatSoft Inc., Tulsa, OK, США).

## Результаты

В составе зообентоса трех изученных соленых озер обнаружено 18 таксонов различного уровня с преобладанием личинок сем. Chironomidae (отр. Diptera) и рачков-бокoplавов Amphipoda; также встречались личинки сем. Ceratopogonidae (отр. Diptera), отр. Trichoptera, имаго видов отр. Coleoptera и Heteroptera (табл. 1). Следует отметить

отсутствие представителей Oligochaeta (Annelida) и Mollusca.

На исследованных станциях 1 и 3 оз. Ши́ра в 2019–2020 гг. доминировали по численности и биомассе некто-бентосные рачки *Gammarus lacustris* (табл. 1). Личинки сем. Chironomidae в общей численности и биомассе бентоса составляли 44–75 % и 19–89 % соответственно (рис. 1). Доминировали следующие виды хирономид: *Polypedilum bicrenatum*, *Chironomus nigrifrons*, *Glyptotendipes salinus*, частота встречаемости которых находилась в пределах 33–76 % (табл. 1). Перечисленные таксоны составляли в сумме до 95 % от значения средней численности сем. Chironomidae (рис. 2). Общая численность и биомасса зообентосных организмов, численность сем. Chironomidae на ст. 1 и 3 имели близкие значения, тогда как биомасса сем. Chironomidae была заметно выше на станции 3 (табл. 1).

В бентосе оз. Шунет также присутствовали некто-бентосные рачки *Gammarus lacustris* с существенными межгодовыми колебаниями численности (табл. 1). Вместе с тем в этом озере выраженными доминантами бентосно-

го сообщества являлись личинки хирономид, обеспечивавшие 87–93 % общей численности и 62–82 % общей биомассы (рис. 1). Преобладали следующие виды данного таксона: *Procladius ferrugineus*, *P. choreus*, *Chironomus salinarius*, *P. bicrenatum* (табл. 1). Относительный вклад этих и иных видов хирономид в общую численность приведен на рис. 2. Среди обнаруженных в бентосе озер Ши́ра и Шунет 9-ти таксонов хирономид общими являлись 4 таксона. При этом структура бентосных сообществ этих озер отличалась по видам-доминантам и субдоминантам.

Бентосное сообщество оз. Учум характеризовалось значительным преобладанием в общей численности представителей семейств Ceratopogonidae и Chironomidae и отр. Coleoptera (рис. 1). Имаго и личинки отр. Coleoptera и Heteroptera характеризовались относительно большой встречаемостью (табл. 1). Доля хирономид в общей численности и биомассе варьировала в разные годы от 5 до 66 % и от 17 до 72 % (рис. 1). Среди личинок хирономид доминировали *Psectrocladius nevalis* (подсем. Orthoclaidiinae) и виды рода

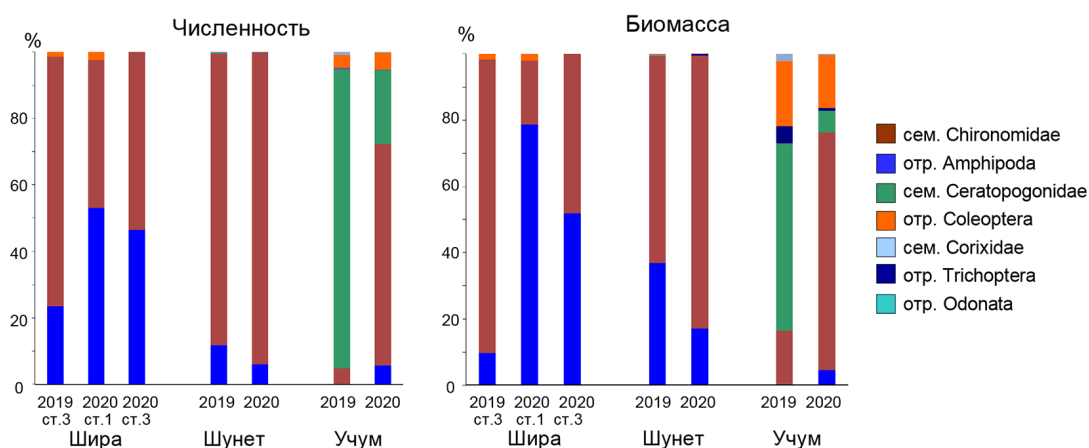


Рис. 1. Вклад таксонов (%) в средние численность и биомассу зообентоса озер Ши́ра, Шунет, Учум в 2019–2020 гг.

Fig. 1. Portions (% of the total) of major taxa in the mean number and biomass of zoobenthos in Lakes Shira, Shunet, and Uchum, 2019–2020

Таблица 1. Средние численность (над чертой, экз/м<sup>2</sup> ± стандартная ошибка) и биомасса (под чертой, г/м<sup>2</sup> ± стандартная ошибка) таксонов зообентоса на глубинах 1–6 метров соленых озер (Хакасия, Красноярский край), май-август 2019–2020 г. n – число проб, F – частота встречаемости таксона в пробах из озера, %

Table 1. Mean number (above the line, ind/m<sup>2</sup> ± standard error) and biomass (under the line, g/m<sup>2</sup> ± standard error) of zoobenthic taxa inhabiting saline lakes at 1–6 meter depths (Khakassia, Krasnoyarsk Region), May-August 2019–2020. n – sample number, F – frequency of occurrence in all samples from a lake, %

Вид	оз. Шира 2020, ст. 1		оз. Шира 2019, ст. 3		оз. Шира 2020, ст. 3		оз. Шира 2019		оз. Шунет, 2020		оз. Шунет, 2019		оз. Учум, 2020		оз. Учум, 2019		F, %		
	n = 9	оз. Шира 2020, ст. 1	n = 3	оз. Шира 2019, ст. 3	n = 9	оз. Шира 2020, ст. 3	n = 3	оз. Шира 2019	n = 8	оз. Шунет, 2020	n = 3	оз. Шунет, 2019	n = 7	оз. Учум, 2020	n = 3	оз. Учум, 2019	n = 7	F, %	
<b>Arthropoda: Crustacea</b>																			
<i>Gammarus lacustris</i> Sars	1356±774 8,74±4,49	1033±524 1,32±1,05	1000±258 7,32±2,13	2000±1114 10,27±4,51	388±160 2,20±0,90	243±210 0,32±0,22	30	75											
<b>Insecta: Diptera (Chironomidae)</b>																			
<i>Chironomus nigrifrons</i> Linevitch et Erbaeva, 1971	111±56 1,82±0,94	633±633 9,31±9,31	278±163 4,67±2,82			33													
<i>Chironomus salinarius</i> Kieffer 1915	-	-	-						2188±1437 4,37±2,41					43±30 0,04±0,04					20
Chironominae	-	-	11±11 0,04±0,04	5					13±13 0,01±0,01	8									
<i>Cryptochironomus defectus</i> Kieffer, 1921	56±29 0,05±0,03	200±153 0,10±0,06	11±11 0,01±0,01	29															
<i>Cryptotendipes nigronitens</i> (Edwards, 1929)	-	-	-						33±29 0,02±0,01	42									
<i>Glyptotendipes salinus</i> (Michailova, 1987)	25±15 0,08±0,07	233±120 2,01±1,18	244±108 1,79±0,85	38					738±457 1,89±1,02	33									
<i>Polyopedium bicrenatum</i> Kieffer, 1921	944±437 0,19±0,10	2333±1304 0,53±0,29	578±315 0,16±0,10	76					2800±1405 1,00±0,57	42									
<i>Procladius choreus</i> Meigen, 1804	-	-	-						2433±907 3,38±1,05	67				100±0 0,36±0,14					40
<i>Procladius ferrugineus</i> Kieffer, 1919	-	-	33±33 0,13±0,13	5					863±425 1,47±0,72	92				100±58 0,11±0,06					70
<i>Psectrocladius nevalis</i> Kieffer, 1924	-	-	-						1694±854 2,65±1,37	60				100±58 0,15±0,08					
Сумма Chironomidae	1133±448 2,12±0,87	3300±1060 11,96±8,00	1156±273 6,82±2,71						15000±5629 17,44±5,46					6000±1996 10,60±3,76					



Вид	оз. Шири 2020, ст. 1	оз. Шири 2019, ст. 3	оз. Шири 2020, ст. 3	оз. Шири 2020, ст. 3	оз. Шири 2019	оз. Шунет, 2020	оз. Шунет, 2019	оз. Шунет, 2020	оз. Учум, 2019	оз. Учум, 2020	оз. Учум
<b>Diptera (Ceratopogonidae)</b>											
Ceratopogonidae	-	-	-	-	$33 \pm 29$ 0,03±0,02	-	$33 \pm 29$ 0,03±0,02	-	$5667 \pm 4732$ 2,11±1,73	$957 \pm 315$ 0,45±0,14	90
<b>Coleoptera</b>											
<i>Donacia</i> sp.	$67 \pm 55$ 0,23±0,22	$67 \pm 67$ 0,23±0,23	-	14	$33 \pm 29$ 0,10±0,08	-	$33 \pm 29$ 0,10±0,08	-	$33 \pm 33$ 0,37±0,37	$129 \pm 129$ 0,84±0,84	20
<i>Hygrotes enneagrammus</i> (Ahrens, 1833)	-	-	-	-	$33 \pm 29$ 0,20±0,20	-	$33 \pm 29$ 0,20±0,20	-	$200 \pm 58$ 0,36±0,18	$71 \pm 36$ 0,17±0,11	60
<i>Hygrotes pectoralis</i> (Motschulsky, 1860)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	$14 \pm 14$ 0,11±0,11	10
<i>Rhantus suturellus</i> (Harris, 1828)	-	-	-	-	-	$13 \pm 13$ 0,01±0,01	-	$13 \pm 13$ 0,01±0,01	-	-	-
<b>Trichoptera</b>											
<i>Oecetis testacea</i> (Curtis, 1834)	-	-	-	-	-	$13 \pm 13$ 0,06±0,06	-	$13 \pm 13$ 0,06±0,06	$33 \pm 33$ 0,20±0,20	$14 \pm 14$ 0,06±0,06	20
<b>Heteroptera</b>											
<b>Corixidae</b>											
Сумма всех таксонов	$2556 \pm 1117$ 11,10±4,27	$4400 \pm 1800$ 13,51±7,21	$2167 \pm 485$ 14,19±4,21	-	$17167 \pm 6349$ 28,19±2,12	$6425 \pm 1964$ 12,93±4,29	$6267 \pm 4732$ 3,64±2,07	$6267 \pm 4732$ 3,64±2,07	$4329 \pm 1290$ 7,00±2,67	-	-

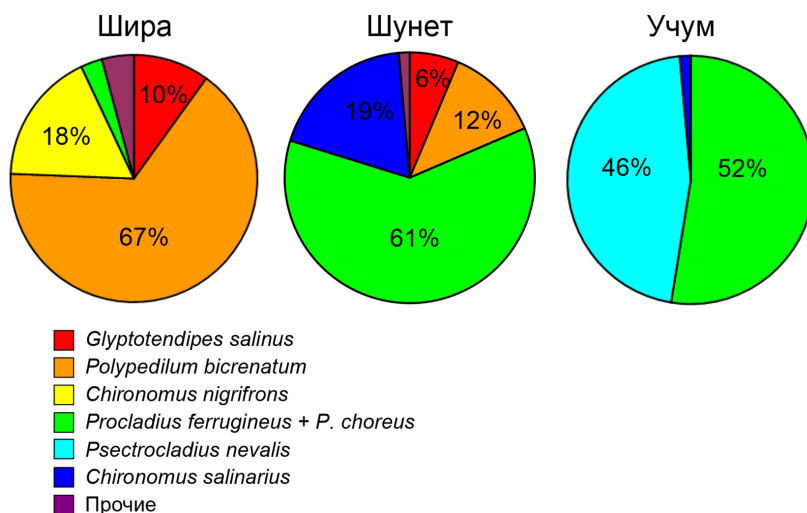


Рис. 2. Вклад таксонов (%) в среднюю численность личинок хирономид (Diptera: Chironomidae) озер Ши́ра, Шунет, Учум в 2019–2020 гг. Указаны процентные значения для таксонов с вкладом > 3 %

Fig. 2. Portions (% of the total) of species in the mean number of chironomid larvae (Diptera: Chironomidae) from Lakes Shira, Shunet and Uchum, 2019–2020. Percentages of taxa higher than 3 % are shown

*Procladius* (подсем. Tanypodinae) (табл. 1, рис. 2). В целом нужно отметить заметное отличие структуры бентосного сообщества оз. Учум от таковых оз. Ши́ра и Шунет по встречаемости и доминированию всех таксонов. Только в оз. Учум встречались ортокладины *P. nevalis*, жуки *Hydrotus pectoralis*, а также клопы сем. Corixidae (табл. 1). Вместе с тем структура бентоса озер Учум и Шунет характеризовалась сходством в отношении высокой численности и встречаемости личинок хирономид подсем. Tanypodinae (рис. 2).

Хирономидный индекс Е.В. Балушкиной изменялся от 1,26 (оз. Учум) до 10,0 (оз. Шунет), имея среднее значение для бентоса оз. Ши́ра – 6,5.

Общая численность зообентоса в оз. Шунет была максимальной, тогда как в оз. Ши́ра – минимальной среди изученных соленых озер в оба вегетационных сезона (табл. 1). Таким же было и распределение численности личинок хирономид в озерах, за исключением очень низкой численности хирономид в оз. Учум в 2019 г. В свою очередь, биомасса зообентоса

была максимальной в оз. Шунет, и минимальной – в оз. Учум (табл. 1). Средняя биомасса хирономид, рассчитанная по данным двух вегетационных сезонов, в оз. Шунет превышала таковую в Ши́ра и Учум в ~ 2 и 3 раза соответственно, хотя различия были статистически недостоверны (критерий Фишера  $F = 2,96$ ,  $p > 0,05$  при числах степеней свободы  $\nu_1=2$ ,  $\nu_2=37$ ) (рис. 3). При этом следует отметить значительный размах колебаний биомассы хирономид в оз. Шунет (табл. 1, рис. 3). Различия средних величин суточной продукции в изученных озерах были статистически достоверны:  $F = 5,51$ ,  $p < 0,05$  при  $\nu_1=2$ ,  $\nu_2=37$ . Средняя суточная продукция сообщества хирономид оз. Шунет значительно и достоверно превышала таковые для двух других озер (рис. 3). При этом продуктивность хирономид оз. Учум была наименьшей, но достоверно не отличалась от суточной продукции в оз. Ши́ра (рис. 3).

Продукция личинок хирономид озер Ши́ра, Шунет и Учум за период 30 дней (условный месяц летнего сезона) составила в среднем  $16,1 \pm 4,1$ ,  $45,6 \pm 13,6$  и  $9,6 \pm 4,6$  г

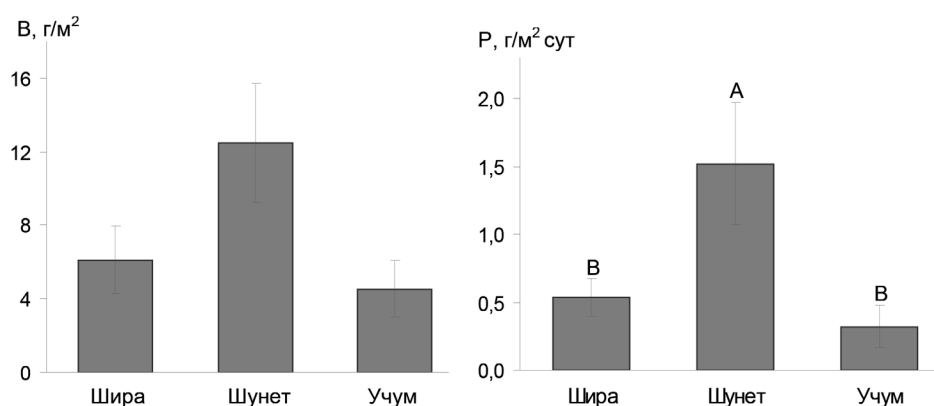


Рис. 3. Средние за 2 вегетационных сезона (2019–2020 гг.) биомасса и суточная продукция сообществ личинок хирономид, обитавших на глубинах 1–6 метров озер Ши́ра, Шунет, Учум. Указаны величины стандартных ошибок средних. Средние, обозначенные одинаковыми буквами, достоверно не отличались по критерию HSD (наиболее значимого различия) Тьюки для *post hoc*-теста в однофакторном дисперсионном анализе

Fig. 3. Means for 2 growing seasons (2019–2020) of biomass and daily production of chironomid larvae communities inhabiting Lakes Shira, Shunet, and Uchum at 1–6 meter depths. Lines show values of standard errors. Means labelled with the same letters are not significantly different according to Tukey HSD *post hoc* test in ANOVA

сырой массы / м<sup>2</sup> соответственно. В свою очередь, максимально возможный годовой вылет имаго хирономид из исследуемых соленых водоемов колебался от 8,6 до 40,1 г сырой массы / м<sup>2</sup>. Вылет хирономид, рассчитанный с применением регионального коэффициента (см. Материалы и Методы), был равен 0,6, 1,1 и 3,1 г сырой массы / м<sup>2</sup> акватории в год для озер Учум, Ши́ра и Шунет соответственно.

Мы сравнили жирнокислотный состав имаго хирономид, собранных в прибрежье исследованных озер. Близ озер Ши́ра и Шунет роились имаго р. *Glyptotendipes*. Процентное содержание кислот 15:0, br15–17 (сумма насыщенных и моноеновых ЖК с разветвленной цепью), 18:3n-6 и 20:4n-6 в особях имаго этого таксона, вылетающих из оз. Шунет, было достоверно выше, а таковая кислоты 18:3n-3 достоверно ниже, по сравнению со значениями у имаго того же рода, собранных близ оз. Ши́ра (табл. 2). В свою очередь, в прибрежье оз. Учум наблюдалось роение имаго подсем. Orthoclaadiinae. Ортокладии-

ны, вылетающие из оз. Учум, отличались достоверно большими процентными уровнями короткоцепочечных кислот, а именно 12:0, 14:0, суммы 12:1–14:1 изомеров, и меньшими значениями насыщенных и моноеновых кислот с 18–20 атомами, 18:0, 18:1n-7, 20:0, суммы 20:1 изомеров, а также 20:5n-3, по сравнению с хирономидами р. *Glyptotendipes*, вылетающими из двух других озер (табл. 2). Кроме того, средние значения некоторых ЖК у ортокладиин Учума достоверно отличались от таковых у глиптотендипесов из одного из водоемов: например, уровни 16:0, 18:3n-3, 18:4n-3 были ниже, а 15:0, br15–17, 16:1n-7 – выше, чем у имаго из оз. Ши́ра (табл. 2). Важно отметить, что количественное содержание незаменимой эйкозапентаеновой кислоты (ЭПК, 20:5n-3, мг на г сырой массы) у рассмотренных таксонов в изученных местообитаниях не различалось, тогда как содержание общей суммы жирных кислот у хирономид, населявших прибрежье оз. Учум, было почти в два раза выше, чем у остальных имаго (табл. 2).

Таблица 2. Содержание жирных кислот (% от суммы или мг/г сырой массы, среднее значение ± стандартная ошибка) в биомассе имаго хирономид, отловленных близ озер Учум, Шунет, Ши́ра, май–август 2016–2020 гг., n – число проб. ЖК, имеющие статистически достоверные различия средних значений ( $p < 0.05$ ), приведены жирным шрифтом. Средние, обозначенные одинаковой буквой (по строкам), не имеют достоверных различий по HSD-тесту Тьюки либо тесту Крускалла-Уоллиса

Table 2. Levels and contents of fatty acids (% of total or mg/g of wet weight, mean ± standard error) in biomass of chironomidae adults caught near Lakes Uchum, Shunet, Shira, May–August 2016–2020, n – sample number. Fatty acid values that are in bold differ statistically significantly ( $p < 0.05$ ) in ANOVA. Means labelled with the same letter are not significantly different according to the relevant test, Tukey HSD *post hoc* or Kruskal-Wallis

ЖК	оз. Учум Orthocladinae n = 4		оз. Шунет <i>Glyptotendipes</i> n = 3		оз. Ши́ра <i>Glyptotendipes</i> n=17	
%						
<b>12:0</b>	<b>9,2</b>	± 0,6 <sup>A</sup>	<b>0,2</b>	± 0,0 <sup>B</sup>	<b>0,3</b>	± 0,0 <sup>B</sup>
<b>14:0</b>	<b>5,2</b>	± 0,2 <sup>A</sup>	<b>1,3</b>	± 0,0 <sup>B</sup>	<b>1,3</b>	± 0,1 <sup>B</sup>
<b>Σ12:1–14:1</b>	<b>7,6</b>	± 0,3 <sup>A</sup>	<b>0,1</b>	± 0,0 <sup>B</sup>	<b>0,2</b>	± 0,0 <sup>B</sup>
<b>15:0</b>	<b>0,5</b>	± 0,0 <sup>B</sup>	<b>0,4</b>	± 0,0 <sup>B</sup>	<b>0,2</b>	± 0,0 <sup>A</sup>
<b>16:0</b>	<b>12,6</b>	± 0,2 <sup>B</sup>	<b>15,3</b>	± 0,7 <sup>AB</sup>	<b>15,9</b>	± 0,4 <sup>A</sup>
16:1n-9	0,9	± 0,1	0,5	± 0,0	0,8	± 0,1
<b>16:1n-7</b>	<b>8,7</b>	± 0,2 <sup>B</sup>	<b>5,6</b>	± 0,3 <sup>AB</sup>	<b>4,4</b>	± 0,5 <sup>A</sup>
16:2n-4	0,8	± 0,0	0,8	± 0,1	0,8	± 0,0
<b>Σbr15–17</b>	<b>1,1</b>	± 0,0 <sup>B</sup>	<b>0,9</b>	± 0,0 <sup>B</sup>	<b>0,5</b>	± 0,0 <sup>A</sup>
17:0	0,8	± 0,0	1,0	± 0,0	0,8	± 0,0
Σ17:1	0,7	± 0,0	0,4	± 0,0	0,3	± 0,0
<b>18:0</b>	<b>4,2</b>	± 0,1 <sup>A</sup>	<b>8,1</b>	± 0,3 <sup>B</sup>	<b>7,9</b>	± 0,2 <sup>B</sup>
18:1n-9	8,7	± 0,2	8,4	± 0,3	8,3	± 0,2
<b>18:1n-7</b>	<b>2,0</b>	± 0,0 <sup>A</sup>	<b>7,9</b>	± 0,2 <sup>B</sup>	<b>7,5</b>	± 0,1 <sup>B</sup>
18:2n-6	14,7	± 1,0	18,1	± 0,2	15,0	± 0,6
<b>18:3n-6</b>	<b>0,1</b>	± 0,0 <sup>B</sup>	<b>0,6</b>	± 0,0 <sup>A</sup>	<b>0,1</b>	± 0,0 <sup>B</sup>
<b>18:3n-3</b>	<b>5,0</b>	± 0,2 <sup>A</sup>	<b>4,7</b>	± 0,4 <sup>A</sup>	<b>11,1</b>	± 0,1 <sup>B</sup>
<b>18:4n-3</b>	<b>0,3</b>	± 0,0 <sup>A</sup>	<b>1,3</b>	± 0,1 <sup>AB</sup>	<b>1,5</b>	± 0,2 <sup>B</sup>
<b>20:0</b>	<b>0,6</b>	± 0,0 <sup>A</sup>	<b>1,5</b>	± 0,1 <sup>B</sup>	<b>1,7</b>	± 0,1 <sup>B</sup>
<b>Σ20:1</b>	<b>0,1</b>	± 0,0 <sup>A</sup>	<b>0,4</b>	± 0,0 <sup>B</sup>	<b>0,4</b>	± 0,0 <sup>B</sup>
<b>20:4n-6</b>	<b>1,7</b>	± 0,1 <sup>A</sup>	<b>2,5</b>	± 0,1 <sup>B</sup>	<b>1,7</b>	± 0,0 <sup>A</sup>
<b>20:5n-3</b>	<b>11,1</b>	± 0,5 <sup>A</sup>	<b>18,6</b>	± 1,1 <sup>B</sup>	<b>17,4</b>	± 0,6 <sup>B</sup>
мг/г						
20:5n-3	3,5	± 0,1	3,5	± 0,3	3,1	± 0,2
<b>сумма ЖК</b>	<b>31,8</b>	± 0,8 <sup>A</sup>	<b>18,8</b>	± 0,6 <sup>B</sup>	<b>18,5</b>	± 1,6 <sup>B</sup>

## Обсуждение

В период исследований, включавший два вегетационных сезона, выявлены существенные различия таксономического состава и продуктивности трех соленых озер аридно-

го ландшафта. В зообентосе оз. Ши́ра в 2019–2020 гг. сохраняются те же доминирующие виды, что и при наблюдениях несколькими годами ранее, а именно амфиподы *G. lacustris*, личинки хирономид *G. salinus*, *C. nigrifrons*,

*P. bicrenatum* (Толмеев и др., 2018). Однако средняя продуктивность хирономидного сообщества оз. Ши́ра за условный летний месяц была заметно ниже, чем в предыдущий период исследований (17,9 и 46,2 г сырой массы / м<sup>2</sup> для глубин 1 и 6 м соответственно) (Толмеев и др., 2018).

Зообентос некоторых озер данного региона, включая оз. Шунет, был ранее рассмотрен в односезонном мониторинговом исследовании (Андрианова и др., 2015). Так же, как и в цитируемой работе, мы обнаружили в оз. Шунет доминирование *G. lacustris*, тогда как видовой состав хирономид заметно отличался. Общая биомасса и численность бентоса в 2019–2020 годах оказались заметно выше, чем ранее.

В свою очередь, данные о зообентосном сообществе соленого озера Учум получены впервые.

Гидробиологические исследования изученных водоемов были сосредоточены преимущественно на характеристиках планктонных сообществ (Tolomeev et al., 2010; Rogozin et al., 2018). Хотя многие гидрофизические и гидрохимические показатели водной толщи изученных трех озер близки, водоемы различаются по уровню солености, а также по составу планктонной биоты (Rogozin et al., 2018). Например, в оз. Учум не был обнаружен некто-бентосный рачок *G. lacustris*, распространенный в оз. Ши́ра и Шунет. Также были отмечены различия в таксономическом составе сообществ водорослей и микроорганизмов с доминированием зеленых водорослей и цианобактерий в оз. Ши́ра, и криптофитовых, гетеротрофных флагеллят и инфузорий – в оз. Шунет (Tolomeev et al., 2010). Полученные нами данные о бентосных сообществах выявили большее сходство видового состава озер Ши́ра и Шунет, хотя они почти вдвое отличаются по уровню солености.

Следует отметить появление в субдоминантах бентоса оз. Шунет личинок *C. salinarius*, распространенного обитателя водоемов и рек Центральной Европы, Америки и Азии с различной степенью солености (Зинченко и др., 2019; Fuentes et al., 2005; Cartier et al., 2010). В условиях лабораторного эксперимента показано, что данный вид обладает наибольшей толерантностью к водам с низкой соленостью, до 5 г/л, и водам с высокой соленостью, 20–30 г/л (Cartier et al., 2011). Возможно, именно относительно высокая соленость оз. Шунет являлась фактором, обеспечивающим субдоминирующую позицию данного таксона в хирономидном сообществе. С другой стороны, некоторые авторы отмечают, что *C. salinarius* предпочитал водоемы с большей степенью эвтрофирования (Fuentes et al., 2005). Однако согласно обзорному исследованию озер данного региона по параметрам прозрачности по диску Секки, мутности и концентрации общего фосфора оз. Шунет не следует относить к эвтрофированным (Задереев и др., 2021). Вместе с тем этот водоем активно используется в рекреационных целях (как место отдыха неорганизованных туристов), а также, по нашим полевым наблюдениям, для водопоя скота, что с учетом небольших размеров озера может давать заметную биогенную нагрузку. В оз. Шунет доминантами по численности были личинки рода *Procladius* из подсем. Tanypodinae. Виды этого подсемейства предпочитают донные отложения, обогащенные органическим веществом (Яныгина, Крылова, 2007).

Озеро Учум характеризовалось совсем другим населением бентоса по сравнению с оз. Ши́ра, имеющим близкую величину солености. Наряду с доминирующими хирономидами здесь с высокой частотой встречаемости присутствовали личинки мокрецов, личинки и имаго водных жуков и клопов. Наличие упомянутых таксонов нередко для

соленых и слабоминерализованных водоемов. Так, личинки мокрецов были многочисленными в соленых реках Приэльтонья Волгоградской области (Golovatyuk et al., 2018), а кориксиды были фоновыми таксонами водоемов степей и лесостепей Западной Сибири (Sushchik et al., 2016). В свою очередь, личинки подсемейства Orthoclaadiinae, относящиеся к роду *Psectrocladius*, также встречаются в соленых и олигогалинных водоемах (Armitage et al., 1995; Reuss et al., 2013). Но чаще присутствие личинок *Psectrocladius* отмечается в олиготрофных холодноводных экосистемах, расположенных, например, в Гренландии, на Камчатке, в Мурманской области (Reuss et al., 2013; Nazarova et al., 2017; Denisov et al., 2020). В целом же доминирование ортоклаидин в хирономидных сообществах указывает на относительно чистые воды (Яныгина, Крылова, 2007). Действительно, оз. Учум отличалось наименьшим значением хирономидного индекса Е. В. Балускиной (1,26), близким по величине к порогу, установленному для чистых вод (1,08).

Следует отметить, что значения данного индекса увеличивались с ростом биомассы и продуктивности хирономидных сообществ исследованных водоемов: так, в оз. Учум наблюдалась минимальная среднесуточная продуктивность сообщества хирономид, тогда как в оз. Шунет, где индекс был равен 10,0, среднесуточное значение продукции было выше почти в пять раз.

Средняя биомасса личинок хирономид, составлявших донные сообщества соленых озер юга Сибири, была сопоставима с таковой в ряде минерализованных водных объектов, расположенных в аридных регионах России и мира: Приэльтонье Волгоградской области (Зинченко и др., 2019), Крыму (Golubkov et al., 2018), Забайкальском крае (Matafonov, Bazarova, 2018), Центральной и Западной Ка-

наде (Cannings, Scudder, 1978; Hammer et al., 1990). Однако в большинстве вышеуказанных регионов имелись соленые реки либо озера, в которых биомасса бентосных сообществ в несколько раз превышала уровень, найденный в исследованных сибирских озерах. Исключение составило озеро Зун-Торей, расположенное в гористом районе Забайкальского края (Matafonov, Bazarova, 2018), где биомасса доминирующих хирономид была ниже, чем в оз. Шира и Шунет.

Разрозненные исследования, рассматривающие продуктивность донных сообществ и экспорт биомассы амфибионтных насекомых, включая хирономид, на сушу из различных водоемов и водотоков, либо нескольких объектов в одном регионе интенсивно проводятся несколько десятилетий (например, Kimerle, Anderson, 1971; Gray, 1989). Но лишь в последние годы появились обобщающие работы, сравнивающие экспорт биомассы при вылете амфибионтных насекомых из водоемов и водотоков различных географических и климатических регионов – биомов (Gladyshev et al., 2019; Моюо, 2020). Все данные приводятся, как правило, на единицу сухой массы с квадратного метра акватории в год, и получены в результате прямых измерений потока с помощью ловушек различных конструктивных типов, за исключением измерений вылета насекомых с развитыми летательными способностями.

Мы пересчитали средние величины экспорта биомассы с учетом измеренной влажности имаго одного из доминирующих видов хирономид – *G. salinus*, 71,5 % (Makhutova et al., 2017). Они составили 0,18, 0,31 и 0,87 г сухой массы / м<sup>2</sup> акватории в год для озер Учум, Шира и Шунет соответственно. Следует также подчеркнуть, что эти данные хоть и получены путем расчета из величин вторичной продукции хирономидных сообществ, вы-

числены с применением коэффициента, связывающего продукцию и прямые измерения вылета с литорали одного из водоемов данного региона (Борисова и др., 2019). Сравнение полученных нами значений с таковыми в вышеупомянутых обзорах показывает, что они находятся в приводимом диапазоне величин экспорта для биомов умеренного и холодного климата, но заметно меньше значений экспорта биомассы в биомов с более теплым климатом (Gladyshev et al., 2019). Отличия от водоемов, расположенных в более теплом климате, объясняются, как очевидно, менее продолжительным вегетационным сезоном, позволяющим осуществить всего 1–2 пика массового вылета в год. Вместе с тем величины экспорта биомассы хирономид из изученных соленых озер были меньше и многих значений вылета той же группы амфибионтных насекомых, измеренных для водных систем умеренного климата, например озера Миватн, находящегося в геотермальном районе Исландии (Dreyer et al., 2015), болот Финляндии (Paasivirta et al., 1988), ветландов юго-восточной части США (Stagliano et al., 1998), ручьев и прудов Германии (Rolaufts et al., 2001). Очевидно, что относительно небольшие величины вылета хирономид отражали невысокую продуктивность бентосных сообществ изученных озер. Причиной последней была, вероятно, совокупность факторов: достаточно суровый – засушливый и вместе с тем выраженно континентальный – климат изученного региона, высокая соленость воды и отсутствие выраженной биогенной и антропогенной нагрузки на водоемы.

В литературе имеется достаточно сведений о жирнокислотном составе и содержании незаменимых ПНЖК у личинок различных таксонов сем. Chironomidae (Goedkoop et al., 2000; Sauvanet et al., 2013; Makhutova et al., 2016, 2017; Vesterinen et al., 2021). Вместе

с тем данные о биохимическом составе вылетевших имаго, доступных для питания наземных консументов, немногочисленны, что отмечено в обзорном мета-анализе (Gladyshev et al., 2019), а также в экспериментальном исследовании вылета хирономид из мезокосмов (Scharnweber et al., 2020). Известно, что содержание различных ЖК у личинок хирономид может изменяться в зависимости от питания (Strandberg et al., 2020). Кроме того, содержание ЖК являлось таксон-специфичным для подсемейств и родов данного семейства (Makhutova et al., 2017), отличающегося большим филогенетическим разнообразием (Зинченко, 2011; Armitage et al., 1995).

Как очевидно, жирнокислотный состав короткоживущих имаго в значительной степени отражает питание особей на «водных» личиночных стадиях. Мы сравнили ЖК состав у имаго одного и того же вида хирономид, *G. salinus*, вылетавшего из двух разных соленых озер Ширы и Шунет. Процентные уровни большинства ЖК у двух популяций были близкими, за исключением различий в содержании некоторых кислот, являющихся биомаркерами отдельных источников пищи в водных трофических цепях. Так, повышенный уровень 18:3n-3 у хирономид, роившихся близ оз. Ширы, мог быть связан с большей долей зеленых водорослей в диете личинок в этом водоеме (Napolitano, 1999; Kelly, Scheibling, 2012). Более высокое содержание суммы разветвленных 15–17ЖК, маркеров гетеротрофных бактерий (Napolitano, 1999) и омега-6 ПНЖК, маркеров органики наземного происхождения (Gladyshev et al., 2015), у хирономид, вылетавших из оз. Шунет, скорее всего, было обусловлено большей долей детрита наземного органического вещества в питании личинок в этом биотопе.

Если ЖК-состав некоторых таксонов имаго подсемейств Chironominae и Tanypodinae

ранее был охарактеризован (Borisova et al., 2016; Makhutova et al., 2017), то данные о биохимическом составе имаго подсемейства Orthoclaadiinae получены впервые. ЖК-состав этого таксона хирономид имел уникальные черты: суммарный вклад короткоцепочечных (12–14 атомов в углеродной цепи молекулы) насыщенных и моноеновых кислот составлял в среднем 22 % от общей суммы, при том что эти ЖК обычно составляют не более 6–8 % у различных водных и наземных насекомых (Sanchez-Muros et al., 2014). Высокие уровни C12–14 ЖК сопровождалось снижением относительной доли длинноцепочечных ЖК (с 18–20 атомами углерода). Среди амфибионтных насекомых повышенный уровень короткоцепочечных ЖК ранее наблюдали лишь у некоторых видов кровососущих комаров сем. Culicidae (Sushchik et al., 2013). Также есть сведения о способности некоторых наземных представителей отр. Diptera, личинок черной львинки *Hermetia ilucens* и мухи-журчалки ильницы *Eristalis tenax*, накапливать до 22–52 % таких ЖК от общей суммы (Barroso et al., 2014). Короткоцепочечные насыщенные ЖК, содержащиеся в перечисленных двукрылых насекомых, являются, скорее всего, продуктом собственного биосинтеза, благодаря наличию специфической ацилтиоэстеразы (Stanley-Samuelson et al., 1988). Физиологическое значение накопления короткоцепочечных ЖК у отдельных видов насекомых остается неясным. Хотя данные ЖК и не являются уникальными веществами, их повышенное содержание у вновь изученного таксона хирономид может быть использовано как важный маркерный признак при рассмотрении водно-наземных трофических связей. Подобным образом, в качестве биомаркеров вещества водного происхождения, ранее были использованы уровни 20:5n-3 и суммы омега-3 ЖК у пауков, обитавших на различном удалении

от берега реки Кови, ЮАР (Chari et al., 2020). В работе отмечена зависимость содержания этих веществ в телах наземных консументов от расстояния до береговой линии, указывающая на увеличенное потребление имаго амфибионтных насекомых в прибрежном биотопе.

Поскольку вылетающие имаго хирономид выносят на сушу не только органическое вещество, но и омега-3 ПНЖК, являющиеся физиологически важными веществами для многих всеядных и хищных наземных животных (Gladyshev et al., 2019), мы сравнили их количественное содержание у особей, отловленных близ исследованных озер. Несмотря на различия пищевых источников одновидовых популяций озер Ши́ра и Шунет, а также таксон-специфичные различия подсемейств Chironominae и Orthoclaadiinae, все три исследованные популяции хирономид характеризовались практически одинаковым содержанием незаменимых ПНЖК (обнаружена только ЭПК), что с учетом средней влажности биомассы имаго – 71,5 % составляло 10,9–12,3 мг/г сухой массы. Этот диапазон соответствовал медианному значению содержания незаменимых ПНЖК у имаго амфибионтных насекомых, 11,4 мг/г сухой массы, из различных местообитаний (Gladyshev et al., 2019). Расчеты величины экспорта незаменимых веществ при вылете имаго на сушу обычно выполняются как произведение продуктивности (или вылета на сушу) биомассы за единицу времени на содержание ПНЖК в биомассе вылетающих амфибионтных насекомых (Zinchenko et al., 2014; Gladyshev et al., 2019). Близкие значения содержания омега-3 ПНЖК у хирономид из изученных соленых озер позволяют сделать вывод о большем влиянии продуктивности, чем таксономического состава хирономидного сообщества на величину экспорта этих незаменимых веществ на сушу. Этот вывод согласуется с данными



эксперимента на мезокосмах К. Scharnweber и коллег (2020), исследовавших экспорт ПНЖК при вылете пяти видов хирономид в условиях трофического градиента.

### Заключение

Несмотря на локализацию в одном и том же климатическом регионе и схожие гидрофизические и гидрохимические характеристики, исследованные соленые озера юга Сибири отличались как по структуре, так и по продуктивности бентосных сообществ. Наиболее продуктивным и, следовательно, обеспечивающим наибольшую величину вылета амфибионтных насекомых оказалось оз. Шунет, имеющее малые размеры, относительно высокую соленость, за счет доминирования в бентосном сообществе личинок двух подсемейств, хирономид и таниподин.

Изучение жирнокислотного состава доминирующих в озерах таксонов на стадии имаго выявило специфичность ЖК-маркёров у представителей разных подсемейств, а также различия в содержании маркёров, связанных с пищевыми источниками водоёма. Выявленные ЖК-маркёры хирономид могут быть использованы в дальнейшем для оценки вклада органического вещества водного происхождения в наземные трофические сети. Вместе с тем пищевая ценность изученных имаго хирономид из всех трех соленых озер, как источников омега-3 ПНЖК для наземных консументов, была одинакова. Таким образом, продуктивность соленых озер, а не таксономический состав хирономидного сообщества, может быть более важным фактором для величины экспорта ПНЖК из воды на сушу в данном ландшафте.

### Список литературы / References

Андрианова А. В., Апонасенко А. Д., Макарская Г. В., Постникова П. В., Пономарева Ю. А., Тарских С. В. (2015) Структурные характеристики биологических сообществ экосистем озер с различной степенью минерализации (Республика Хакасия). *Вода: химия и экология*, 12: 41–47 [Andrianova A. V., Aponasenko A. D., Makarskaia G. V., Postnikova P. V., Ponomareva Yu. A., Tarskikh S. V. (2015) Structural characteristics of the biological communities of ecosystems of the lakes with different degrees of mineralization (Republic of Khakassia). *Water: Chemistry and Ecology* [Voda: khimiya i ekologiya], 12: 41–47 (in Russian)]

Борисова Е. В., Толмеев А. П., Дроботов А. В., Сущик Н. Н. (2019) Вылет хирономид (Chironomidae, Diptera) из соленого озера как источник органического углерода и незаменимых биохимических веществ для аридных экосистем юга Сибири. *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 12(2): 196–215 [Borisova E. V., Tolmееv A. P., Drobotov A. V., Sushchik N. N. (2019) Emergence of midges (Chironomidae, Diptera) from a saline lake as a source of organic matter and essential biochemical compounds for arid ecosystems in South Siberia. *Journal of Siberian Federal University. Biology* [Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya], 12(2): 196–215 (in Russian)]

Голубков С. М. (2000) *Функциональная экология личинок амфибиотических насекомых*. СПб., ЗИН РАН, 294 с. [Golubkov S. M. (2000) *Functional ecology of amphibiotic insect larvae*. St. Petersburg, Zoological Institute of Russian Academy of Sciences, 294 p. (in Russian)]

Задереев Е. С., Дроботов А. В., Толмеев А. П., Анищенко О. В., Ёлгина О. Е., Колмакова А. А. (2021) Влияние солености и биогенной нагрузки на экосистемы ряда озер юга Сибири. *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 14(2): 133–153 [Zadereev E. S.,

Drobotov A. V., Tolomeev A. P., Anishchenko O. V., Yolgina O. E., Kolmakova A. A. (2021) The effect of salinity and nutrient load on the ecosystems of selected lakes in the South of Siberia. *Journal of Siberian Federal University. Biology*, 14(2): 133–153 (in Russian)]

Зинченко Т. Д. (2011) *Эколого-фаунистическая характеристика хирономид (Diptera, Chironomidae) малых рек бассейна Средней и Нижней Волги: (атлас)*. Тольятти, Кассандра, 258 с. [Zinchenko T. D. (2011) *Ecological-faunistic characterization of chironomids (Diptera, Chironomidae) of small rivers from the basin of the Middle and Lower Volga River (Atlas)*. Tolyatti, Kassandra, 258 p. (in Russian)]

Зинченко Т. Д., Головатюк Л. В., Абросимова Э. В. (2019) Хирономиды (Diptera, Chironomidae) донных сообществ соленых рек при Эльтоне: разнообразие, соленостная толерантность, распределение. *Зоологический журнал*, 98(7): 804–818 [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. *Zoologicheskii Zhurnal*, 98(7): 804–818 (in Russian)]

*Ландшафтная карта СССР* (1980) Гудилин И. С. (отв. ред.). Масштаб 1:2500000 (в 1 см. 25 км.). Министерство геологии СССР. [http://www.etomesto.ru/map-atlas\\_landscape/?x=89.924782&y=54.628045](http://www.etomesto.ru/map-atlas_landscape/?x=89.924782&y=54.628045) [Landscape map of USSR (1980) Gudilin I. S. (ed.) Scale 1:2500000, 25 km per 1 cm of the map. Geological Ministry of USSR [http://www.etomesto.ru/map-atlas\\_landscape/?x=89.924782&y=54.628045](http://www.etomesto.ru/map-atlas_landscape/?x=89.924782&y=54.628045) (in Russian)]

*Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 1* (1994) Цалолыхин С. Я. (ред.) С-Пб., Издательство ЗИН РАН, 394 с. [Keys for freshwater invertebrates in Russia and adjacent territories. Vol. 1 (1994) Tsalolikhin S. Ya. (Ed.) St. Petersburg, Zoological Institute of Russian Academy of Sciences, 394 p. (in Russian)]

*Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 3* (1997) Цалолыхин С. Я. (ред.) С-Пб., Издательство ЗИН РАН, 424 с. [Keys for freshwater invertebrates in Russia and adjacent territories. Vol. 3 (1997) Tsalolikhin S. Ya. (Ed.) St. Petersburg, Zoological Institute of Russian Academy of Sciences, 424 p. (in Russian)]

*Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 4* (1999) Цалолыхин С. Я. (ред.) С-Пб., Издательство ЗИН РАН, 1000 с. [Keys for freshwater invertebrates in Russia and adjacent territories. Vol. 4 (1999) Tsalolikhin S. Ya. (Ed.) St. Petersburg, Zoological Institute of Russian Academy of Sciences, 1000 p. (in Russian)]

Панкратова В. Я. (1983) *Личинки и куколки комаров п/сем. Chironominae. Фауна СССР. (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae)*. Ленинград, Наука, 295 с. [Pankratova V. Ya. (1983) *Larvae and pupae of midges of subfamily Chironominae. Fauna of USSR. (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae)*. Leningrad, Nauka, 295 p. (in Russian)]

Панкратова В. Я. (1977) *Личинки и куколки комаров п/сем. Podonominae и Tanipodinae. Фауна СССР. (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae)*. Ленинград, Наука, 153 с. [Pankratova V. Ya. (1977) *Larvae and pupae of midges of subfamily Podonominae and Tanipodinae. Fauna of USSR. (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae)*. Leningrad, Nauka, 153 p. (in Russian)]

*Природный комплекс и биоразнообразие участка «Озеро Шира» заповедника «Хакасский»* (2011) Непомнящий В. В. (ред.) Абакан, Хакасское книжное издательство, 420 с. [Native community and biodiversity of “Lake Shira” area from the “Khakassian” natural reserve (2011) Nepomnyashchii V. V. (Ed.) Abakan, Khakassian Book Press, 420 p. (in Russian)]

*Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем* (1992) В. А. Абакумов (ред.) СПб., Гидрометеиздат, 320 с. [*Guidance for hydrobiological monitoring of freshwater ecosystems* (1992) Abakumov V.A. (ed.) St. Petersburg, Hydrometeoizdat, 320 p. (in Russian)]

Толмеев А. П., Шулепина С. П., Махутова О. Н., Агеев А. В., Дроботов А. В., Сущик Н. Н. (2018) Характеристика таксономического состава и биомассы зообентоса соленого озера Шира: изменения, произошедшие за 65 лет. *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 11(4): 367–383 [Tolmееv A. P., Shulepina S. P., Makhutova O. N., Ageev A. V., Drobotov A. V., Sushchik N. N. (2018) Taxonomic composition and biomass of zoobenthos in saline Lake Shira: shifts that happened in 65 years. *Journal of Siberian Federal University. Biology* [Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya], 11(4): 367–383 (in Russian)]

Чебанова В. В. (2009) *Бентос лососевых рек Камчатки*. М., Изд-во ВНИРО, 172 с. [Chebanova V. V. (2009) *Benthos of salmon rivers in Kamchatka*. Moscow, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, 172 p. (in Russian)]

Яныгина Л. В., Крылова Е. Н. (2007) Биоиндикация экологического состояния нижнего течения р. Томь по зообентосу. *Мир науки, культуры, образования*, 3: 34–36 [Yanygina L. V., Krylova E. N. (2007) Bioindication of ecological condition of Tom' river down-stream by zoobenthos. *World of Science, Culture and Education* [Mir nauki, kul'tury, obrazovaniya], 3: 34–36 (in Russian)]

Armitage P. D., Cranston P. S., Pinder L. C. V. (1995) *The Chironomidae: Biology and ecology of non-biting midges*. London, Chapman & Hall, 575 p.

Arts M. T., Kohler C. C. (2009) Health and condition in fish: the influence of lipids on membrane competency and immune response. *Lipids in aquatic ecosystems*. Arts M. T., Brett M. T., Kainz M. J. (eds.) Springer, N.Y., p. 237–256

Barroso F. G., de Haro C., Sanchez-Muros M.-J., Venegas E., Martinez-Sanchez A., Perez-Banon C. (2014) The potential of various insect species for use as food for fish. *Aquaculture*, 422–423: 193–201

Borisova E. V., Makhutova O. N., Gladyshev M. I., Sushchik N. N. (2016) Fluxes of biomass and essential polyunsaturated fatty acids from water to land via chironomid emergence from a mountain lake. *Contemporary Problems of Ecology*, 9(4): 446–457

Cannings R. A., Scudder G. G. E. (1978) The littoral Chironomidae (Diptera) of saline lakes in central British Columbia. *Canadian Journal of Zoology*, 56(5): 1144–1155

Cartier V., Claret C., Garnier R., Fayolle S., Franquet E. (2010) Multi-scale approach to the environmental factors effects on spatio-temporal variability of *Chironomus salinarius* (Diptera: Chironomidae) in a French coastal lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 86(4): 637–644

Cartier V., Claret C., Garnier R., Franquet E. (2011) How salinity affects life cycle of a brackish water species, *Chironomus salinarius* Kieffer (Diptera: Chironomidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 405(1–2): 93–98

Chari L. D., Richoux N. B., Moyo S., Villet M. H. (2020) Dietary fatty acids of spiders reveal spatial and temporal variations in aquatic-terrestrial linkages. *Food Webs*, 24: e00152

Degermendzhy A. G., Zadereev E. S., Rogozin D. Yu., Prokopkin I. G., Barkhatov Y. V., Tolmееv A. P., Khromechek E. B., Janse J. H., Mooij W. M., Gulati R. D. (2010) Vertical stratification of physical, chemical and biological components in two saline lakes Shira and Shunet (South Siberia, Russia). *Aquatic Ecology*, 44(3): 619–632

- Denisov D., Terentjev P., Valkova S., Kudryavtzeva L. (2020) Small lakes ecosystems under the impact of non-ferrous metallurgy (Russia, Murmansk Region). *Environments*, 7(4): 29
- Dreyer J., Townsend P.A., Hook III J. C., Hoekman D., Vander Zanden M.J., Gratton C. (2015) Quantifying aquatic insect deposition from lake to land. *Ecology*, 96(2): 499–509
- Ferrington L. C. Jr. (2008) Global diversity of non-biting midges (Chironomidae; Insecta-Diptera) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595(1): 447–455
- Fuentes C., Green A. J., Orr J., Olafsson J. S. (2005) Seasonal variation in species composition and larval size of the benthic chironomid communities in brackish wetlands in Southern Alicante, Spain. *Wetlands*, 25(2): 289–296
- Gladyshev M.I., Kolmakova O.V., Tolomeev A.P., Anishchenko O.V., Makhutova O.N., Kolmakova A.A., Kravchuk E.S., Glushchenko L.A., Kolmakov V.I., Sushchik N.N. (2015) Differences in organic matter and bacterioplankton between sections of the largest Arctic river: Mosaic or continuum? *Limnology and Oceanography*, 60(4): 1314–1331
- Gladyshev M.I., Sushchik N.N., Makhutova O.N. (2013) Production of EPA and DHA in aquatic ecosystems and their transfer to the land. *Prostaglandins and Other Lipid Mediators*, 107: 117–126
- Gladyshev M.I., Gladysheva E.E., Sushchik N.N. (2019) Preliminary estimation of the export of omega-3 polyunsaturated fatty acids from aquatic to terrestrial ecosystems in biomes via emergent insects. *Ecological Complexity*, 38: 140–145
- Gladyshev M.I., Anishchenko O.V., Makhutova O.N., Kolmakova O.V., Trusova M.Y., Morgun V.N., Gribovskaya I.V., Sushchik N.N. (2020) The benefit-risk analysis of omega-3 polyunsaturated fatty acids and heavy metals in seven smoked fish species from Siberia. *Journal of Food Composition and Analysis*, 90: 103489
- Goedkoop W., Sonesten L., Ahlgren G., Boberg M. (2000) Fatty acids in profundal benthic invertebrates and their major food resources in Lake Erken, Sweden: seasonal variation and trophic indications. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57(11): 2267–2279
- Golovatyuk L.V., Zinchenko T.D., Sushchik N.N., Kalachova G.S., Gladyshev M.I. (2018) Biological aspects of the associations of biting midges (Diptera: Ceratopogonidae) in two saline rivers of the Elton Lake Basin, Russia. *Marine and Freshwater Research*, 69(6): 906–916
- Golubkov S.M., Shadrin N.V., Golubkov M.S., Balushkina E.V., Litvinchuk L.F. (2018) Food chains and their dynamics in ecosystems of shallow lakes with different water salinities. *Russian Journal of Ecology*, 49(5): 442–448
- Gray L.J. (1989) Emergence production and export of aquatic insects from a tallgrass prairie stream. *Southwestern Naturalist*, 34(3): 313–318
- Gutiérrez-Cánovas C., Arribas P., Naselli-Flores L., Bennis N., Finocchiaro M., Millán A., Velasco J. (2019) Evaluating anthropogenic impacts on naturally stressed ecosystems: Revisiting river classifications and biomonitoring metrics along salinity gradients. *Science of the Total Environment*, 658: 912–921
- Hammer U. T., Sheard J.S., Kranabetter J. (1990) Distribution and abundance of littoral benthic fauna in Canadian prairie saline lakes. *Hydrobiologia*, 197(1): 173–192
- Hurn A. D., Wallace J.B. (2000) Life history and production of stream insects. *Annual Review of Entomology*, 45: 83–110
- Kelly J.R., Scheibling R.E. (2012) Fatty acids as dietary tracers in benthic food webs. *Marine Ecology Progress Series*, 446: 1–22

Kimerle R. A., Anderson N. H. (1971) Production and bioenergetic role of the midge *Glyptotendipes barbipes* (Staeger) in a waste stabilization lagoon. *Limnology and Oceanography*, 16(4): 646–659

Makhutova O. N., Borisova E. V., Shulepina S. P., Kolmakova A. A., Sushchik N. N. (2017) Fatty acid composition and content in chironomid species at various life stages dominating in a saline Siberian lake. *Contemporary Problems of Ecology*, 10(3): 230–239

Makhutova O. N., Shulepina S. P., Sharapova T. A., Dubovskaya O. P., Sushchik N. N., Baturina M. A., Pryanichnikova E. G., Kalachova G. S., Gladyshev M. I. (2016) Contents of polyunsaturated fatty acids essential for fish nutrition in zoobenthos species. *Freshwater Science*, 35(4): 1222–1234

Matafonov P. V., Bazarova B. B. (2018) Spatial distribution of zoobenthos in the shallow saline lake Zun-Torey in the low-water phase. *Research Journal of Pharmaceutical, Biological and Chemical Sciences*, 9(6): 120–128

Millan A., Velasco J., Gutierrez-Canovas C., Arribas P., Picazo F., Sanchez-Fernandez D., Abellan P. (2011) Mediterranean saline streams in southeast Spain: What do we know? *Journal of Arid Environments*, 75(12): 1352–1359

Moyo S. (2020) Preliminary estimations of insect mediated transfers of mercury and physiologically important fatty acids from water to land. *Biomolecules*, 10(1): 129

Napolitano G. E. (1999) Fatty acids as trophic and chemical markers in freshwater ecosystems. *Lipids in freshwater ecosystems*. Arts M. T., Wainman B. C. (eds.) New York, Springer-Verlag, p. 21–44

Nazarova L., Bleibtreu A., Hoff U., Dirksen V., Diekmann B. (2017) Changes in temperature and water depth of a small mountain lake during the past 3000 years in Central Kamchatka reflected by a chironomid record. *Quaternary International*, 447: 46–58

Paasivirta L., Lahti T., Peratie T. (1988) Emergence phenology and ecology of aquatic and semi-terrestrial insects on a boreal raised bog in central Finland. *Ecography*, 11(2): 96–105

Parnachev V. P., Degermendzhy A. G. (2002) Geographical, geological and hydrochemical distribution of saline lakes in Khakasia, Southern Siberia. *Aquatic Ecology*, 36(2): 107–122

Reuss N. S., Hamerlik L., Velle G., Michelsen A., Pedersen O., Brodersen K. P. (2013) Stable isotopes reveal that chironomids occupy several trophic levels within West Greenland lakes: Implications for food web studies. *Limnology and Oceanography*, 58(3): 1023–1034

Rogozin D. Y., Zykov V. V., Ivanova E. A., Anufrieva T. N., Barkhatov Y. V., Khromechek E. B., Botvich I. Y. (2018) Meromixis and seasonal dynamics of vertical structure of Lake Uchum (South Siberia). *Contemporary Problems of Ecology*, 11(2): 195–206

Rolauffs P., Hering D., Lohse S. (2001) Composition, invertebrate community and productivity of a beaver dam in comparison to other stream habitat types. *Hydrobiologia*, 459: 201–212

Sanchez-Muros M.-J., Barroso F. G., Manzano-Agugliaro F. (2014) Insect meal as renewable source of food for animal feeding: a review. *Journal of Cleaner Production*, 65: 16–27

Sauvanet J., Bourdier G., Jouve L., Bec A., Desvillettes C. (2013) Feeding of pike larvae (*Esox lucius* L.) in an alluvial river backwater: fatty acid as markers of two organic matter flows. *Fundamental and Applied Limnology*, 183(4): 337–350

Scharnweber K., Chaguaceda F., Dalman E., Tranvik L., Eklöv P. (2020) The emergence of fatty acids – Aquatic insects as vectors along a productivity gradient. *Freshwater Biology*, 65(3): 565–578

Schindler D. E., Smits A. P. (2017) Subsidies of aquatic resources in terrestrial ecosystems. *Ecosystems*, 20(1): 78–93

Shadrin N. V., Belyakov V. P., Bazhora A. I., Anufriieva E. V. (2019) The role of salinity as an environmental filtering factor in the determination of the Diptera taxonomic composition in the Crimean waters. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 420: 3

Stagliano D. M., Benke A. C., Anderson D. H. (1998) Emergence of aquatic insects from 2 habitats in a small wetland of the southeastern USA: temporal patterns of numbers and biomass. *Journal of the North American Benthological Society*, 17(1): 37–53

Stanley-Samuelson D. W., Jurenka R. A., Cripps C., Blomquist G. J., de Renobales M. (1988) Fatty acids in insects: composition, metabolism, and biological significance. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 9(1): 1–33

Strandberg U., Vesterinen J., Ilo T., Akkanen J., Melanen M., Kankaala P. (2020) Fatty acid metabolism and modifications in *Chironomus riparius*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 375(1804): 20190643

Sushchik N. N., Yurchenko Y. A., Gladyshev M. I., Belevich O. E., Kalachova G. S., Kolmakova A. A. (2013) Comparison of fatty acid contents and composition in major lipid classes of larvae and adults of mosquitoes (Diptera: Culicidae) from a steppe region. *Insect Science*, 20(5): 585–600

Sushchik N. N., Yurchenko Y. A., Belevich O. E., Kalachova G. S., Kolmakova A. A., Gladyshev M. I. (2016) Waterbugs (Heteroptera: Nepomorpha and Gerromorpha) as sources of essential n-3 polyunsaturated fatty acids in Central Siberian ecoregions. *Freshwater Biology*, 61(10): 1787–1801

Sushchik N. N., Borisova E. V., Demina (Vitkovskaya) I. A., Makhutova O. N., Gladyshev M. I. (2021) Differences in fatty acid composition between orb-weaver spiders inhabiting a riparian zone and a steppe are associated with the consumption of different chironomid taxa. *Doklady Biochemistry and Biophysics*, 496(1): 40–43

Tolomeev A. P., Sushchik N. N., Gulati R. D., Makhutova O. N., Kalacheva G. S., Zotina T. A. (2010) Feeding spectra of *Arctodiaptomus salinus* (Calanoida, Copepoda) using fatty acid trophic markers in seston food in two salt lakes in South Siberia (Khakasia, Russia). *Aquatic Ecology*, 44(3): 513–530

Twining C. W., Brenna J. T., Hairston N. G. Jr., Flecker A. S. (2016) Highly unsaturated fatty acids in nature: What we know and what we need to learn. *Oikos*, 125(6): 749–760

Vesterinen J., Keva O., Kahilainen K. K., Strandberg U., Hiltunen M., Kankaala P., Taipale S. J. (2021) Nutritional quality of littoral macroinvertebrates and pelagic zooplankton in subarctic lakes. *Limnology and Oceanography*, 66(S 1): S 81–S 97

Williams W. D. (1998) Salinity as a determinant of the structure of biological communities in salt lakes. *Hydrobiologia*, 381(1–3): 191–201

Williams W. D. (2002) Environmental threats to salt lakes and the likely status of inland saline ecosystems in 2025. *Environmental Conservation*, 29(2): 154–167

Zadereev E., Lipka O., Karimov B., Krylenko M., Elias V., Pinto I. S., Alizade V., Anker Y., Feest A., Kuznetsova D., Mader A., Salimov R., Fischer M. (2020) Overview of past, current, and future ecosystem and biodiversity trends of inland saline lakes of Europe and Central Asia. *Inland Waters*, 10(4): 438–452

Zinchenko T. D., Gladyshev M. I., Makhutova O. N., Sushchik N. N., Kalachova G. S., Golovatyuk L. V. (2014) Saline rivers provide arid landscapes with a considerable amount of biochemically valuable production of chironomid (Diptera) larvae. *Hydrobiologia*, 722(1): 115–128