ЭКОЛОГИЯ, 2016, № 6, с. 449–454

УДК 574.587.(282.471.45)

СОЛЕНОСТНАЯ ТОЛЕРАНТНОСТЬ ТАКСОНОВ МАКРОЗООБЕНТОСА МАЛЫХ РЕК ПРИЭЛЬТОНЬЯ

© 2016 г. Л. В. Головатюк, В. К. Шитиков

Институт экологии Волжского бассейна РАН, 445003 Тольятти, ул. Комзина, 10

e-mail: gollarisa@mail.ru

Поступила в редакцию 05.11.2014 г.

Представлены результаты исследований распределения встречаемости таксонов макрозообентоса по градиенту минерализации в малых соленых реках Приэльтонья, рассчитаны оптимумы и толерантные интервалы для массовых видов. Установлены виды, проявляющие наибольшую устойчивость к обитанию в высокоминерализованной водной среде.

Ключевые слова: высокоминерализованные реки, градиент минерализации, макрозообентос, соленостная толерантность, оптимум, толерантный интервал.

DOI: 10.7868/S0367059716060056

Наряду с такими факторами, как скорость течения, тип биотопа и температура воды, на состав и распределение зообентоса в речных экосистемах большое влияние оказывает уровень минерализации (Piscart et al., 2005; Зинченко и др., 2014). Воздействие температуры и речной гидравлики изучено достаточно широко (Жизнь пресных вод..., 1950; Богатов, 1994; Vannote et al., 1980; Townsend, 1989), тогда как роль минерализации исследована недостаточно (Piscart et al., 2005; Kefford et al., 2003).

Отмечающиеся на протяжении последних десятилетий тенденции изменения климатических условий и возрастание хозяйственной деятельности затрагивают в первую очередь аридные и субаридные экосистемы, которые характеризуются наибольшей экологической уязвимостью (Williams, 1987). К числу негативных последствий относится возрастание минерализации внутренних вод, которое рассматривается в настоящее время как наиболее серьезная проблема для окружающей среды на всех континентах (Kefford et al., 2005; Velasco et al., 2006). Во внутренних областях, где реки и ручьи стекают в бессточные озера, высокая минерализация вод является природным феноменом (Hart et al., 1991). Изучение биотической составляющей таких бассейнов дает возможность получить информацию о природных сообществах водных экосистем этого типа и проследить влияние высокого уровня минерализации вод на фауну (Gallardo-Mayenco, 1994).

Макрозообентос является одним из основных компонентов биоты высокоминерализованных лотических систем, в которых воздействие минерализации на донные сообщества зависит в первую очередь от толерантности отдельных видов и особей (Williams, Williams, 1998). Толерантность (выносливость) и резистентность (устойчивость) по отношению к определенному фактору, чаще всего абиотическому, – важнейшие характеристики особи (Хлебович, 2012).

Цель настоящей работы – дать оценку соленостной толерантности различных таксонов макрозообентоса в широком градиенте минерализации рек Приэльтонья в сравнительном аспекте с реками других аридных регионов мира.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Результаты работы основаны на многолетних (апрель–ноябрь 2006–2013 гг.) сборах донных беспозвоночных в малых высокоминерализованных реках: Хара, Ланцуг, Чернавка, Солянка, Большая Сморогда, Малая Сморогда, Карантинка (Волгоградская область, Приэльтонье, 49°13′ с.ш., 46°40′ в.д.). Отбор проб производили дночерпателем Экмана–Берджа (площадь захвата 25 см^2) по 8 подъемов на каждой станции и гидробиологическим скребком (площадь облова 1000 см^2) на постоянных станциях от истока до устья рек. Пробы фиксировали 4%-ным раствором формальдегида. Камеральную обработку осуществляли стандартными гидробиологическими методами (Жадин, 1960; Методика изучения..., 1975). Для анализа соленостной толерантности видов были использованы 95 проб зообентоса, в точках отбора которых измеряли уровень минерализации воды.

Соленостная толерантность гидробионтов была установлена по диапазонам минерализации,

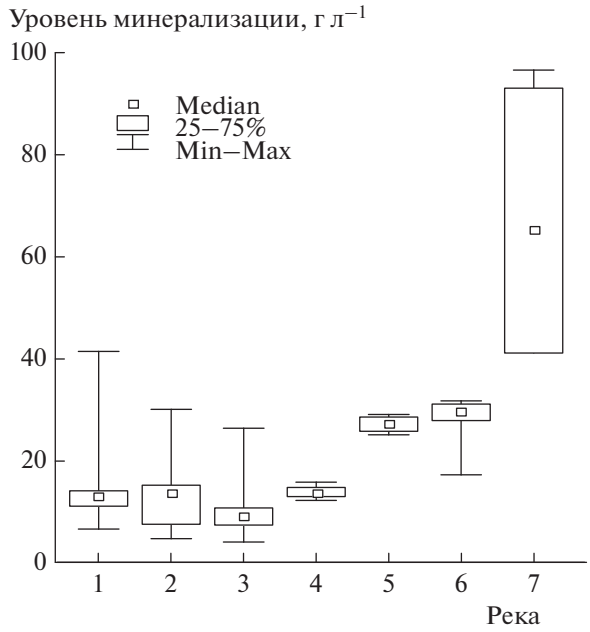

Рис. 1. Уровень минерализации воды рек: 1 – Хара, 2 – Ланцуг, 3 – Большая Сморогда, 4 – Карантинка, 5 – Солянка, 6 – Чернавка, 7 – Малая Сморогда (апрель–ноябрь 2006–2013 гг.).

при которых виды обитали в реках (Зинченко, Головатюк, 2013). Для определения оптимума и толерантного интервала солености была использована унимодальная гауссова модель (Gaussian response curve – GAUS) распределения встречаемости массовых видов макрозообентоса по градиенту (Gauch et al., 1974; Шитиков и др., 2012). Эта модель отражает зависимость популяционной плотности y вида от величины воздействующего фактора x и имеет форму симметричной колоколообразной кривой с тремя интерпретируемыми параметрами: $y = he^{-(x-\mu)^2/2\sigma^2}$, где μ – оценка среднего, определяющая экологический оптимум вида на оси x, которому соответствует максимум обилия h; σ – стандартное отклонение на шкале градиента относительно этого оптимума. Величина $\pm 2\sigma$ соответствует ширине экологической ниши, т.е. в данном случае – диапазону толерантности. Эта закономерность изменения отклика традиционно используется в рамках градиентного анализа и теоретически основана на представлениях о лимитирующем ресурсе и законе толерантности Шелфорда (Guisan, Thuillier, 2005).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Средние значения минерализации в реках Хара, Ланцуг, Большая Сморогда и Карантинка находились в пределах 4–16 г л$^{-1}$, Чернавка и Солянка – 25–31 г л$^{-1}$, Малая Сморогда – 41–91 г л$^{-1}$. Наиболее высокие показатели, существенно отклоняющиеся от средних величин, обусловлены поступлением гипергалинных вод озера в устьевые участки водотоков в результате сгонно-нагонных явлений (рис. 1).

В донных сообществах рек зарегистрирован 91 вид макрозообентоса из 19 семейств (рис. 2). В составе фауны не выявлены такие распространенные в пресных водах таксоны, как веснянки, поденки, ручейники, моллюски и пиявки, низкая устойчивость которых к высокому уровню минерализации вод неоднократно отмечалась исследователями (Лукин, 1976; Лепнева, 1964; Определитель пресноводных..., 1997; Hart et al., 1991). В то же время известно, что в реках Австралии, США, Канады, Испании, Франции и Германии некоторые виды пиявок обитают при минерализации до 4–8 г л$^{-1}$, веснянок – до 2–9 г л$^{-1}$, поденок – до 9.2–75 г л$^{-1}$, моллюсков – до 2.7–32.1 г л$^{-1}$ (Short et al., 1991; Gallardo-Mayenco, 1994; Ubero-Pascal et al., 1998; Kay et al., 2001; Rutherford, Kefford, 2005; Velasco et al., 2006).

Ракообразные в донных сообществах рек бассейна оз. Эльтон представлены амфиподами *Gammarus* (*Rivulogammarus*) *lacustris*, которые достигали высокой численности (до 6.5 тыс. экз. м$^{-2}$) в зарослях макрофитов прибрежных участков рек Хара, Ланцуг и Большая Сморогда. Уровень минерализации в местах их находок не превышал 15.77 г л$^{-1}$. Оптимальный уровень минерализации для этого вида, рассчитанный с использованием GAUS, составляет 7.33 г л$^{-1}$, а толерантный интервал находится в пределах 6.55–13.11 г л$^{-1}$ (см. таблицу и рис. 3).

Малощетинковые черви из семейств Naididae, Enchytraeidae и Tubificidae в массе обитают в соленых реках Приэльтонья при минерализации 3.97–26.32 г л$^{-1}$ (см. рис. 2). Наибольшую устойчивость проявляют *Paranais simplex* и *Nais elinguis*, выдерживающие концентрацию солей в воде до 26.32 г л$^{-1}$. Рассчитанные нами оптимальные уровни минерализации для различных видов олигохет колеблются в широких пределах: от 6.50 г л$^{-1}$ для *Limnodrilus hoffmeisteri* до 15.12 г л$^{-1}$ для *Uncinais uncinata* (см. таблицу и рис. 3). Наибольшим толерантным интервалом характеризуются олигохеты *Paranais simplex* (6.50–23.45 г л$^{-1}$), тогда как *Limnodrilus profundicola* имеют узкий диапазон толерантности (6.55–8.79 г л$^{-1}$). Распространенные в соленых реках олигохеты *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Nais communis*, *N. elinguis*, *Paranais simplex*, *Uncinais uncinata* могут быть отнесены к эвригалинным видам, так как достигают массового развития в реках Средней и Нижней Волги с уровнем минерализации до 1 г л$^{-1}$ (Зинченко и др., 2007; Головатюк, 2011). В специальной литературе указываются находки малощетинковых червей в реках Австралии с солено-

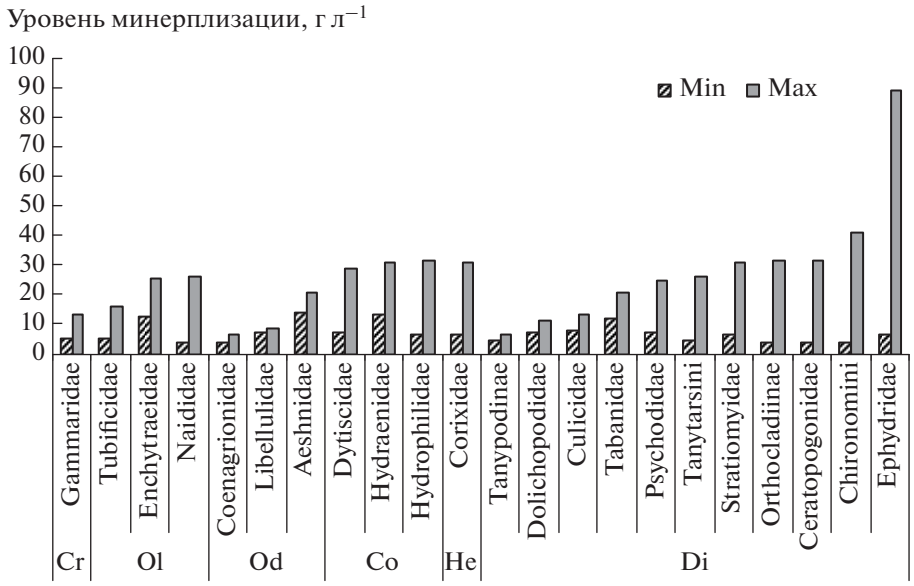

Рис. 2. Диапазоны минерализации (min–max), в которых таксоны макрозообентоса отмечены в малых реках Приэльтонья (Cr – Crustacea, Ol – Oligochaeta, Od – Odonata, Co – Coleoptera, He – Heteroptera, Di – Diptera).

стью до 82 г л$^{-1}$; высокую устойчивость проявляют представители семейств Tubificidae (до 39.6 г л$^{-1}$), Enchytraeidae (25.9 г л$^{-1}$) и Naididae (22.6 г л$^{-1}$) (Rutherford, Kefford, 2005), что вполне согласуется с данными, полученными нами для рек бассейна оз. Эльтон.

Немногочисленные личинки **стрекоз** *Sympetrum sanguineum*, *Ischnura elegans* и *Aeschna* sp. из семейств Coenagrionidae, Libellulidae и Aeschnidae собраны в реках Хара и Ланцуг в зарослях рдеста, а также на илистых грунтах с примесью глины и растительных остатков (см. рис. 2). Наибольшая устойчивость отмечена для личинок *Aeschna* sp. (21.17 г л$^{-1}$), тогда как верхняя граница минерализации для *Ischnura elegans* составила всего 6.55 г л$^{-1}$. Стрекозы *Ischnura elegans* ранее были зарегистрированы в реках Нижней Волги (Съезжая, Чапаевка) при минерализации до 0.63 г л$^{-1}$ (Зинченко и др., 2007). Согласно литературным данным (Gallardo-Mayenco, 1994; Rutherford, Kefford, 2005; Velasco et al., 2006), виды из семейств Coenagrionidae, Aeschnidae, Gomphidae, Libellulidae, Hemicorduliidae и Lestidae обитают в водах рек Австралии и Испании с уровнем солености от 3.50 до 40 г л$^{-1}$.

Личинки и имаго **клопов** в регионе исследований представлены семейством Corixidae (см. рис. 2), в составе которого зарегистрированы представители родов *Callicorixa*, *Paracorixa* и *Sigara*. Установлено, что толерантность видов из этих родов существенно различается. Так, клопы *Callicorixa gebleri* не зарегистрированы при минерализации выше 6.82 г л$^{-1}$, а *Sigara assimilis* достигает массового развития в водах рек Солянка и Чернавка с соленостью до 29.0–31.60 г л$^{-1}$. Соответственно оптимальный уровень минерализации для *Callicorixa gebleri* составляет 6.80 г л$^{-1}$, для *Sigara assimilis* – 30.12 г л$^{-1}$ (см. рис. 3). Эти виды характеризуются узкими диапазонами толерантности, в то время как толерантный интервал для *Sigara lateralis* находится в пределах 10.55–23.10 г л$^{-1}$ (см. таблицу). Из других аридных регионов мира также известна высокая устойчивость клопов из семейств Corixidae, Veliidae и Notonectidae, обитающих в водах с соленостью до 2.60–100 г л$^{-1}$ (Gallardo-Mayenco, 1994: Kay et al., 2001; Piscart et al., 2005; Rutherford, Kefford, 2005).

Малые реки аридных областей мира часто являются убежищем и для отдельных видов **жуков** различных экологических групп. Нами в составе отряда Coleoptera зарегистрированы представители семейств Dytiscidae, Hydraenidae и Hydrophilidae (см. рис. 2). Наибольшим числом видов характеризуется сем. Hydrophilidae (9 видов), в сем. Hydraenidae отмечены 2 вида, в сем. Dytiscidae – один. Виды родов *Berosus*, *Ochthebius*, *Enochrus*, *Hygrotus*, *Paracymus*, *Helochares* и др. обитают при солености 6.82–31.60 г л$^{-1}$ (см. таблицу). Среди галофильных видов жуков следует выделить *Berosus bispina* и *Hygrotus enneagrammus*, экологический оптимум которых по отношению к минерализации достигает 28.12 и 18.78 г л$^{-1}$ соответственно (см. таблицу и рис. 3). Таксономическое разнообразие жуков семейств Dytiscidae, Hydraenidae и Hydrophilidae также характерно для соленых рек Испании и юго-западной Австралии, где они обитают в водах с концентрацией солей до 81–135 г л$^{-1}$

Минерализация (min–max), при которой виды отмечены в реках бассейна оз. Эльтон, экологический оптимум и толерантный интервал на градиенте солености для некоторых таксонов макрозообентоса, рассчитанные с использованием статистической гауссовой модели отклика GAUS

Таксон	Минерализация, г л$^{-1}$		GAUS	
	min	max	оптимум, г л$^{-1}$	толерантный интервал, г л$^{-1}$
Oligochaeta				
Limnodriloides dnieprobugensis	10.92	15.77	14.15	10.03–18.26
Limnodrilus hoffmeisteri	6.82	13.34	6.50	6.50–13.35
L. profundicola	5.20	14.01	6.55	6.55–8.79
Limnodrilus sp.	6.82	16.38	8.58	6.50–18.61
Nais communis	6.82	16.78	14.77	8.75–20.76
N. elinguis	3.97	26.32	11.14	9.23–13.0
Paranais simplex	3.97	26.32	14.67	6.50–23.45
Uncinais uncinata	13.83	16.68	15.12	13.90–16.29
Crustacea				
Gammarus lacustris	5.20	15.77	7.33	6.55–13.11
Insecta				
Heteroptera				
Callicorixa gebleri	6.81	6.82	6.80	6.50–6.90
Sigara assimilis	17.17	31.6	30.12	29.67–30.57
S. lateralis	8.04	29.00	13.30	10.55–23.10
Sigara sp.	7.46	30.80	20.82	15.43–26.19
Coleoptera				
Berosus bispina	12.00	31.59	28.12	14.60–33.40
B. fulvus	6.82	31.60	13.8	6.50–21.30
Berosus sp.	8.30	31.60	20.44	14.35–26.53
Enochrus sp.	7.46	28.50	14.87	13.39–16.36
Hygrotus enneagrammus	7.17	29.00	18.78	10.72–26.81
Paracymus aeneus	6.99	27.60	6.90	6.50–11.27
Diptera				
Cricotopus ornatus	7.10	15.77	11.69	7.30–16.08
C. salinophilus	3.97	31.70	23.21	13.94–32.45
C. gr. *sylvestris*	3.97	30.0	6.50	6.50–11.76
Culicoides sp.	3.97	31.70	14.42	6.55–24.88
Ephydra sp.	7.0	89.5	41.1	36.43–41.1
Glyptotendipes paripes	9.75	14.40	10.89	9.92–11.86
G. salinus	3.97	28.58	6.55	6.55–16.40
Chironomus aprilinus	3.97	16.90	14.32	11.93–16.67
C. gr. *plumosus*	3.97	9.57	7.30	6.50–8.58
C. salinarius	6.55	41.06	18.02	6.50–32.17
Microchironomus deribae	4.64	28.58	10.6	6.5–21.0
Odontomyia schmidti	6.99	30.90	25.40	8.50–32.10
Tanytarsus kharaensis	4.64	26.32	12.90	8.62–17.20
Palpomyia schmidti	8.30	31.70	26.95	20.76–33.14
Sphaeromias pictus	4.64	12.00	8.71	6.64–10.79

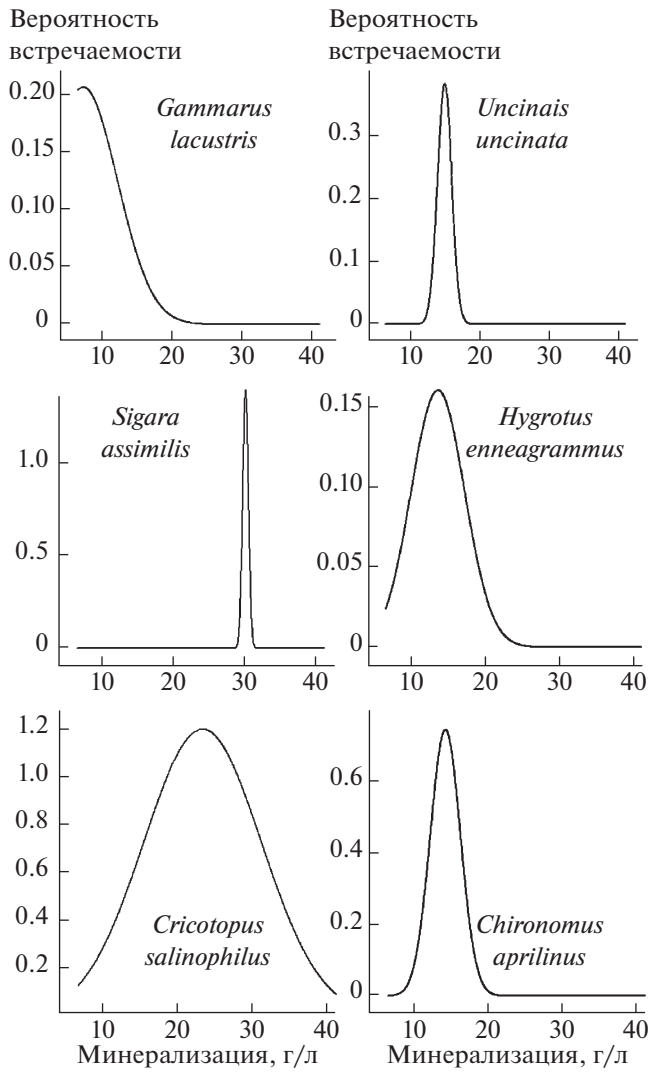

Рис. 3. Оценка распределения вероятности встречаемости некоторых видов макрозообентоса на шкале минерализации с использованием симметричной гауссовой модели отклика (GAUS).

(Bunn, Davies, 1992; Kay et al., 2001; Gallardo-Mayenco, 1994; Rutherford, Kefford, 2005; Velasco et al., 2006).

Двукрылые насекомые достигают высокого фаунистического разнообразия в соленых реках бассейна оз. Эльтон (Зинченко, Головатюк, 2010). Всего зарегистрировано 33 таксона из 8 семейств (см. рис. 2), среди которых большинство видов (25) принадлежат семейству Chironomidae. Сравнительный анализ показывает, что наибольшую резистентность к солености проявляют личинки и куколки сем. Ephydridae, выдерживающие концентрацию солей в воде до 89.5 г л$^{-1}$ (см. таблицу). Среди сем. Chironomidae высокой устойчивостью обладают виды из подсемейств Chironominae (триба Chironomini) (до 41.06 г л$^{-1}$) и Orthocladiinae (до 31.7 г л$^{-1}$), тогда как Tanypodinae зарегистрированы при солености не более 6.8 г л$^{-1}$ (см. рис. 2). Рассчитанный нами оптимальный уровень минерализации для таких видов, как *Cricotopus* gr. *sylvestris*, *Glyptotendipes salinus*, *Chironomus* gr. *plumosus*, *Microchironomus deribae*, *Sphaeromias pictus* находится в пределах 6.5–10.6 г л$^{-1}$, а верхняя граница толерантного интервала не превышает 21 г л$^{-1}$, т.е. они проявляют низкую устойчивость к солености. Напротив, личинки и куколки *Ephydra* sp., *Odontomyia* sp., *Palpomyia schmidti*, *Cricotopus salinophilus* и *Chironomus salinarius* обитают при высокой минерализации – их экологический оптимум изменяется от 18.02 до 41.1 г л$^{-1}$. Также устойчивы к высокому уровню минерализации отдельные виды из сем. Psychodidae и Tabanidae, обитающие при солености до 25.2 и 21.1 г л$^{-1}$ соответственно (см. рис. 2).

Двукрылые являются важным компонентом фауны высокоминерализованных рек и других аридных областей мира (Armitage at al., 1994; Velasco et al., 2006). Высокую резистентность проявляют представители семейств Ceratopogonidae, обитающие при солености до 108 г л$^{-1}$, Ephydridae – до 100 г л$^{-1}$ и Chironomidae – до 115 г л$^{-1}$, что отмечается рядом авторов (Short et al., 1991; Kay et al., 2001; Rutherford, Kefford, 2005; Velasco et al., 2006).

Таким образом, насекомые, малощетинковые черви и ракообразные в реках Приэльтонья обитают в широком диапазоне солености – от 3.97 до 89.5 г л$^{-1}$. Применение математических моделей позволило точнее установить экологические предпочтения видов и таксонов к уровню минерализации вод. Наибольшую устойчивость к солености проявляют представители отрядов двукрылых (сем. Ephydridae, Chironomidae, Stratiomyidae, Ceratopogonidae), жуков (сем. Hydraenidae, Hydrophilidae, Dytiscidae) и клопов (сем. Corixidae), тогда как некоторые группы гидробионтов (веснянки, поденки, ручейники и др.), широко распространенные в пресных водотоках, в соленых реках не зарегистрированы. Анализ данных показывает, что наблюдаются существенные различия в соленостной толерантности видов в пределах родов, родов – в пределах семейств и семейств – в пределах классов. Например, существенно различаются толерантные интервалы хирономид одного и того же рода: *Chironomus* gr. *plumosus* и *C. salinarius*; клопов в пределах семейства Corixidae: *Callicorixa gebleri* и *Sigara assimilis* и т.д. Были выявлены наиболее устойчивые к солености виды, достигающие массового развития в реках бассейна оз. Эльтон: *Palpomyia schmidti*, *Cricotopus salinophilus*, *Chironomus salinarius*, *Ephydra* sp., *Sigara assimilis*.

Сравнение высокоминерализованных рек Приэльтонья с реками различных аридных регионов мира обнаруживает сходство фауны макрозообентоса на уровне семейств, что свидетельствует

о высокой специализации отдельных таксонов к экстремальным условиям среды. Характерно, что в засушливых регионах мира с преобладанием высокоминерализованных речных вод (в частности, бассейн оз. Эльтон, юго-западные области Австралии) виды более приспособлены к высокой солености в отличие от территорий, где преобладают пресные воды, что обусловлено длительным периодом адаптации животных к высокоминерализованной водной среде (Armitage at al., 1994).

Работа выполнена при поддержке РФФИ (гранты № 13-04-00740, 15-04-03341).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Богатов В.В. Экология речных сообществ Российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 1994. 210 с.

Головатюк Л.В. Видовой состав и структура сообществ макрозообентоса р. Сок // Особенности пресноводных экосистем малых рек Волжского бассейна. Тольятти: Кассандра, 2011. С. 128–146.

Жадин В.И. Методы гидробиологического исследования. М.: Высшая школа, 1960. 189 с.

Жизнь пресных вод СССР // Под ред. Павловского Е.Н., Жадина В.И. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. III. 910 с.

Зинченко Т.Д., Шитиков В.К., Головатюк Л.В. Модели распределения популяционной плотности видов макрозообентоса по градиенту минерализации на примере малых рек Приэльтонья // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Владивосток, 2014. Вып. 6. С. 257–273.

Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Загорская Е.П. Структурная организация сообществ макрозообентоса равнинных рек при антропогенном воздействии // Биоиндикация экологического состояния равнинных рек / Под ред. чл.-корр. РАН Бухарина О.В. и чл.-корр. РАН Розенберга Г.С. М.: Наука, 2007. С. 113–128.

Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В. Биоразнообразие и структура сообществ макрозообентоса соленых рек аридной зоны юга России // Аридные экосистемы. 2010. Т. 16. № 3(43). С. 25–33.

Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В. Соленостная толерантность донных организмов речных вод (обзор) // Аридные экосистемы. 2013. Т. 19. № 3(56). С. 5–11.

Лукин Е.И. Пиявки пресных и солоноватых водоемов // Фауна СССР. Пиявки. Л.: Наука, 1976. Т. I. 484 с.

Лепнева С.Г. Личинки и куколки подотряда кольчатощупиковых (*Annulipalpia*) // Фауна СССР. Ручейники. М.; Л.: Наука, 1964. Т. 2. Вып. 1. 560 с.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Паукообразные. Низшие насекомые. СПб.: ЗИН РАН, 1997. Т. 3. 439 с.

Хлебович В.В. Экология особи (очерки фенотипических адаптаций животных). Санкт-Петербург, 2012. 143 с.

Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Розенберг Г.С. Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели. Тольятти: СамНЦ РАН, Кассандра, 2012. 257 с.

Armitage P.D., Pinder L.C.V., Cranston P.S. Biology and ecology of non-biting midges. London–Weinheim–New York–Tokyo–Melbourne–Madras: Chapman&Hall, 1994. 572 p.

Bunn S.E., Davies P.M. Community structure of the macroinvertebrate fauna and water quality of a saline river system in south-western Australia // Hydrobiologia. 1992. V. 248. P. 143–160.

Gallardo-Mayenco A. Freshwater macroinvertebrate distribution in two basins with different salinity gradients (Guadalete and Guadaira river basins, south-western Spain) // International J. of Salt Lake Research. 1994. V. 3. P. 75–91.

Guisan A., Thuiller W. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models // Ecology Letters. 2005. V. 8. P. 993–1009.

Gauch H.G., Chase G.B., Whittaker R.H. Ordination of vegetation samples by Gaussian species distributions // Ecology. 1974. V. 55. P. 1382–1390.

Hart B.T., Bailey P, Edwards R. et al. A review of the salt sensitivity of the Australian freshwater biota // Hydrobiologia. 1991. V. 210. P. 105–44.

Kay W.R., Halse S.A., Scanlon M.D., Smith M.J. Distributions and environmental tolerances of aquatic macroinvertebrate families in the agricultural zone of south-western Australia // J. of the North American Benthol. Society. 2001. V. 20. № 2. P. 182–199.

Kefford B.J., Papas P.J., Nugegoda D. Relative salinity tolerance of macroinvertebrates from the Barwon River, Victoria, Australia // Mar. Freshwater Res. 2003. № 54. P. 755–765.

Kefford B.J., Palmer C.G., Nugegoda D. Relative salinity tolerance of freshwater macroinvertebrates from the south-east Eastern Cape, South Africa compared with the Barwon catchment, Victoria, Australia // Mar. Freshwater Res. 2005. № 56. P. 163–171.

Piscart C., Moreteau J.-C., Beisel J.-N. Biodiversity and structure of macroinvertebrate communities along a small permanent salinity gradient (Meurthe River, France) // Hydrobiologia. 2005. V. 546. P. 1–10.

Rutherford J.C., Kefford B.J. Effects of salinity on stream ecosystems: improving models for macroinvertebrates // CSIRO Land and Water Technical Report 22/05. CSIRO Land and Water. Canberra, Australia, 2005. P. 1–64.

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. 167–178.

Townsend C.R. The patch dynamics concept of stream community ecology // J. North Amer. Benthological Soc. 1989. V. 8. P. 36–50.

Ubero-Pascal N.A., Puig M.A., Solar A.G. The mayflies from Segura River Basin (S.E. Spain): Faunistic study (Insecta: Ephemeroptera) // Bol. Aso. Esp. Ent. 1998. V. 22. P. 151–170.

Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W. et al. The river continuum concept // Canad. J. Fish. Aquatic Sci. 1980. V. 37. P. 130–137.

Velasco J., Millán A., Hernández J. et al. Response of biotic communities to salinity changes in a Mediterranean hypersaline stream // Saline Systems. 2. 2006. Murcia, Spain. http://www.salinesystems.org/content/2/1/12.

Williams W.D. Salinization of rivers and streams: an important environment hazard // Ambio. 1987. V. 16. №. 4. P. 180–185.

Williams D.D., Williams N.E. Aquatic insects in an estuarine environment: Densities, distribution and salinity tolerance // Freshwat. Biol. 1998. V. 39. P. 411–421.