

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БЕНТОСА В НИЖНЕЙ РИТРАЛИ р. ПОРОНАЙ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ НЕКОТОРЫХ АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ

В. С. Лабай

Сахалинский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии (Южно-Сахалинск)

ВВЕДЕНИЕ

Понятие ритрали, соответствующей лососевой области реки, населенной специфичным донным населением – ритроном, ввел в гидробиологическую науку Дж. Иллиес (Illies, 1971 – цит. по: В. Я. Леванидов, 1981). Концепция экосистем лососевых рек Дальнего Востока была разработана В. Я. Леванидовым (1981) и развита в трудах В. В. Богатова (1994, 1995, 2001, 2003). Было показано, что фаунообразующим в пределах водотока фактором является температура воды (Illies, Votošaneanu, 1963; Леванидов, 1981). При переходе от кренали к ритрали, сопровождаемом увеличением линейных размеров русла и расхода воды, возрастает роль подбирающих коллекторов и фильтраторов (Takemon et al., 2007). На локальном биотопическом уровне биоразнообразие определяется структурной комбинацией плес–перекат (Kani, 1981; Takemon, 1997; Тиунова, 2003). Микрораспределение беспозвоночных в пределах биотопических единиц может быть обусловлено физико-химическими факторами, преимущественно типом грунта (Minshall, 1984; Danehy et al., 1999; Takemon et al., 1999; Ciutti et al., 2001; Takeda et al., 2001; и др. – см. обзор ниже) или иными (Тиунова, 2003). Развитие этой идеи наблюдается в работе М. В. Чертопруда (2006), который выявил четыре основных реотопа – камни, макрофиты, песок и ил, с соответствующими им жизненными формами донных беспозвоночных (учитывались степень подвижности и способ захвата пищи). Еще одним фактором, влияющим на микрораспределение донных гидробионтов в пределах биотопа, является влияние поступления кормового ресурса, в первую очередь аллохтонной органики, представленной в лососевых реках листовым опадом и тушками умерших лососей. Воздействие этого фактора наиболее полно описано для макроизмельчителей (например, бокоплавов). Этой проблеме посвящен огромный пласт научной литературы, в том числе работы Т. М. Тиуновой с соавторами (2003) и Т. Ито (Ito, 2003, 2003а).

К настоящему времени накопился обширный объем данных о систематике и биогеографии водных организмов водотоков острова Сахалин, обобщенный в материалах международного сахалинского проекта (Растительный и животный...,

2004, 2005). При всем этом приходится признать, что наши знания о водной биоте лососевых рек острова Сахалин все еще далеки от совершенства.

Река Поронай является одной из крупнейших водных артерий острова Сахалин. Ее длина составляет 350 км, площадь водосбора в районе поста Красный Октябрь – 6080 км², а осредненный годовой сток – 2,49 млн. м³, максимальный среднемесячный расход воды наблюдается в период весеннего паводка в июне – 279 м³/сек., следующий по значимости дождевой паводок характеризует ноябрь – 111 м³/сек., минимальный расход отмечен в апреле – 7,95 м³/сек. (Многолетние данные..., 1987). Однако данные о донных сообществах реки и факторах, обуславливающих их распределение, крайне скудны и не отражены в научной литературе.

В настоящей работе представлены результаты исследований донного населения р. Поронай в сентябре–октябре 2004 и 2005 гг. Выявленные особенности формирования речного русла и условий среды, в первую очередь гидродинамические характеристики, определяющие изменения сообществ макрозообентоса в нижней ритрале реки, позволят прогнозировать типы донных сообществ и количественные характеристики бентоса.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводились на реке Поронай с 27 сентября по 6 октября 2004 г. и с 9 по 20 сентября 2005 г. Работы выполнялись в нижней ритрале на различных биотопах: каменисто-гравийно-галечном перекате в 1,5 км ниже впадения реки Онокра, на галечно-песчаном перекате (район Смирныховской КНС у пос. Абрамовка), на плесах (район Смирныховской КНС у пос. Абрамовка и ниже впадения р. Орловка) и в песчано-глинистой протоке (близ впадения р. Житница) (рис. 1). Всего отобрано и обработано 152 пробы бентоса.

Отбор проб макробентоса осуществлялся на небольшой глубине бентометром Леванидова (0,12 м²) (Методические рекомендации..., 2003), глубже пробы инфавны отбирались малым дночерпателем Ван-Вина (0,0225 м²) (Эллиотт и др., 1981). В месте отбора каждой пробы зондом СМ-4 измеряли скорость течения (V) у дна и визуально оценивали тип грунта.

Первичную обработку проб бентоса проводили сотрудники лаборатории гидробиологии СахНИРО Т. С. Шпилько и М. Г. Роготнев. Видовую идентификацию личинок и куколок хирономид проводил Е. А. Макаренко (Биолого-почвенный институт РАН, г. Владивосток); малощетинковых червей – сотрудник лаборатории промысловых беспозвоночных СахНИРО Е. В. Расщепкина; определение прочих организмов макробентоса и их количественных характеристик – автор статьи. Ряд видов, по которым возникли трудности с идентификацией, или представленные в пробах фрагментарно, определены только до ранга рода или семейства.

Трофическая характеристика водных беспозвоночных принята по работам В. Я. Леванидова (1981) и Т. М. Тиуновой (2006).

Для описания структуры донных сообществ использовались стандартные показатели плотности: численность (N) и биомасса (B). Частота встречаемости видов макробентоса рассчитывалась как доля проб, в которых вид был встречен, к общему количеству проб (ЧВ, %). Определяющим при структуризации сообществ был коэффициент относительности (КО), рассчитываемый как произведение относительной средней биомассы (B, %) на частоту встречаемости (ЧВ, %) (Палий, 1961) и имеющий четкое ограничение максимально возможной величиной 10000.

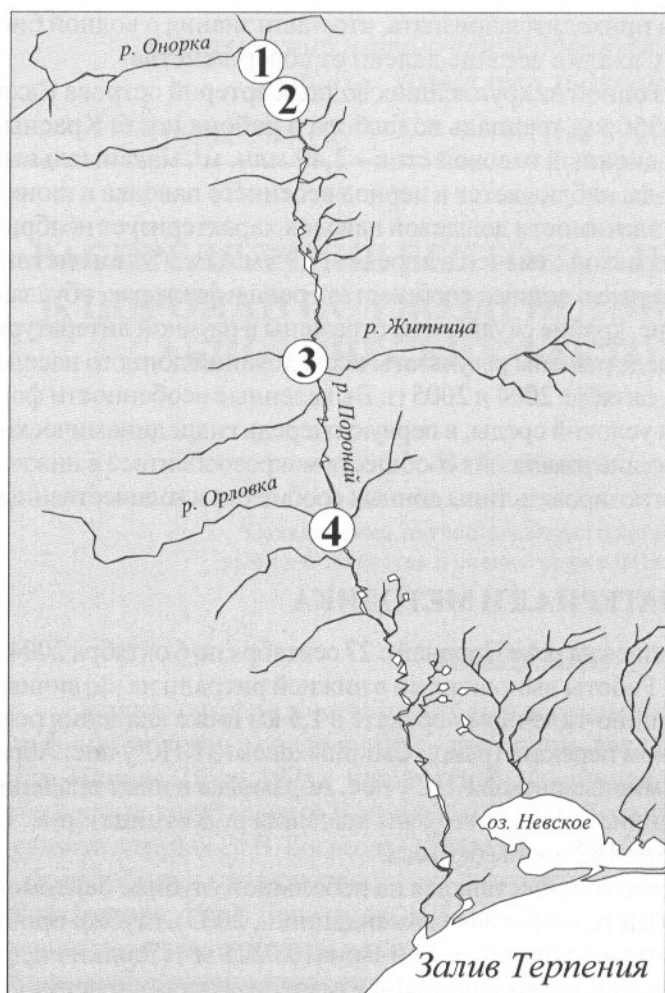


Рис. 1. Карта-схема района исследований: 1 – каменисто-гравийно-галечный перекат в 1,5 км ниже впадения р. Онорка; 2 – перекат и плес у пос. Абрамовка; 3 – протока у впадения р. Житница; 4 – плес ниже впадения р. Орловка

При вычислении значимости отдельной формы и для более полной количественной характеристики учитывали вклад каждого вида в создание средней общей биомассы, ЧВ и КО при превалировании КО. Вид считается доминирующим, если значение КО попадало в предел 10000–1000; характерным первого порядка (субдоминантным) – 1000–100; характерным второго порядка – 100–10; второстепенным первого порядка – 10–1; второстепенным второго порядка – менее 1.

При сопоставлении сообществ на станциях x и y использовали выражаемый в процентах индекс ценотического сходства (Шорыгин, 1939; Песенко, 1982):

$$C_{xy} = 100 - 0,5 \sum (p_x - p_y), \quad (1)$$

где p – доля (%) данного вида в общей биомассе соответственно на станциях x и y .

Корреляция рассчитывалась как для абсолютных значений показателей, так и для логарифмированных ($\text{Log}N$ или $\text{Log}(N+1)$ при наличии нулевых значений). Для приведения такого качественного показателя, как состав грунтов, к количественному виду была применена шкала соответствия, где определенному типу грунта (ДО) присваивался порядковый номер от 1 до 8 с увеличением крупности и твердости: ил – 1, глина – 2, мелкий песок – 3, средний песок – 4, крупный песок – 5, галька – 6, гравий – 7, крупный гравий (камни) – 8.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Каменисто-гравийно-галечный перекаат

Река Поронай в 1,5 км ниже впадения р. Онорка представлена обширным мелководным перекаатом. Основное русло выстлано галькой, гравием и крупными камнями. Мелководность перекаата обусловлена выходом скалистой платформы, слабо размываемой потоком. Берега сформированы галькой (намывной берег) и глиной (подмывной берег). Глубина достигает 1 м в русле чуть ниже перекаата и нескольких сантиметров по основной площади перекаата. Скорость течения на стремнине достигает 1 м/сек. и более. На перекаате у берега образуются небольшие заливчики, где скорость потока падает до 0 м/сек. Вдоль правого размывного берега перекаата проходит узкий фарватер с глубиной 1 м и более и скоростью течения около 1 м/сек. На фарватере и вдоль размывного берега отбор проб бентоса не представлялся возможным.

Население перекаата было сформировано почти исключительно водными стадиями развития амфибиотических насекомых – 47 видов из 52. Если основу разнообразия видов формировали три отряда насекомых: двукрылые (17 видов), поденки (12 видов) и ручейники (11 видов), то по количественным показателям наиболее значимой группой бентоса были ручейники, на их долю приходилось 64% общей численности донных гидробионтов и почти 80% совокупной биомассы. Доминантами среди донного населения на этом участке являлись три вида сетеплетущих ручейников: *Stenopsyche marmorata*, *Ceratopsyche nevae* и *Arctopsyche amurensis*, создававшие почти 70% от общей биомассы бентоса. Осредненная плотность поселения организмов бентоса составляла 682 ± 53 экз./м² при биомассе, равной $8,923 \pm 0,706$ г/м². Средние количественные характеристики бентоса каменисто-гравийно-галечникового перекаата представлены в таблице 1.

Таблица 1

Количественные характеристики бентоса перекаатов

Таксон	Каменисто-гравийно-галечный перекаат	Мелкогалечно-песчаный перекаат	Плес у пос. Абрамовка	Плес у впадения р. Орловка	Протока
Количество видов					
Trichoptera	11	6	4	6	2
Plecoptera	5	6	6	3	0
Ephemeroptera	12	8	8	9	2
Diptera	17	6	7	14	9
Прочие	7	4	4	8	6
Численность, %					
Trichoptera	63,9	42,4	9,1	4,6	2,3
Plecoptera	5,0	13,5	12,9	0,6	0
Ephemeroptera	17,9	29,1	55,5	72,2	75,5
Diptera	12,2	10,1	15,5	10,5	15,9
Прочие	0,9	4,8	6,9	12,2	6,4
Биомасса, %					
Trichoptera	79,3	60,6	12,5	15,5	1,0
Plecoptera	6,9	9,4	5,9	0,3	0
Ephemeroptera	9,4	15,5	39,1	46,5	93,2
Diptera	2,8	11,5	10,0	6,4	3,4
Odonata	0,7	0,0	31,0	0,3	0
Agnatha	0,0	0,0	0,0	24,6	0,5
Прочие	0,9	3,1	1,6	6,4	1,9

В распределении количественных характеристик бентоса – численности и биомассы, отмечено их возрастание у галечно-гравийных островков, опоясывающих по периметру зону переката (рис. 2). Численность донных беспозвоночных превышала здесь 900 экз./м². Низкая плотность гидробионтов (менее 450 экз./м²) характеризовала участки с относительно спокойным течением у юго-западного края переката и в центре переката бассейна.

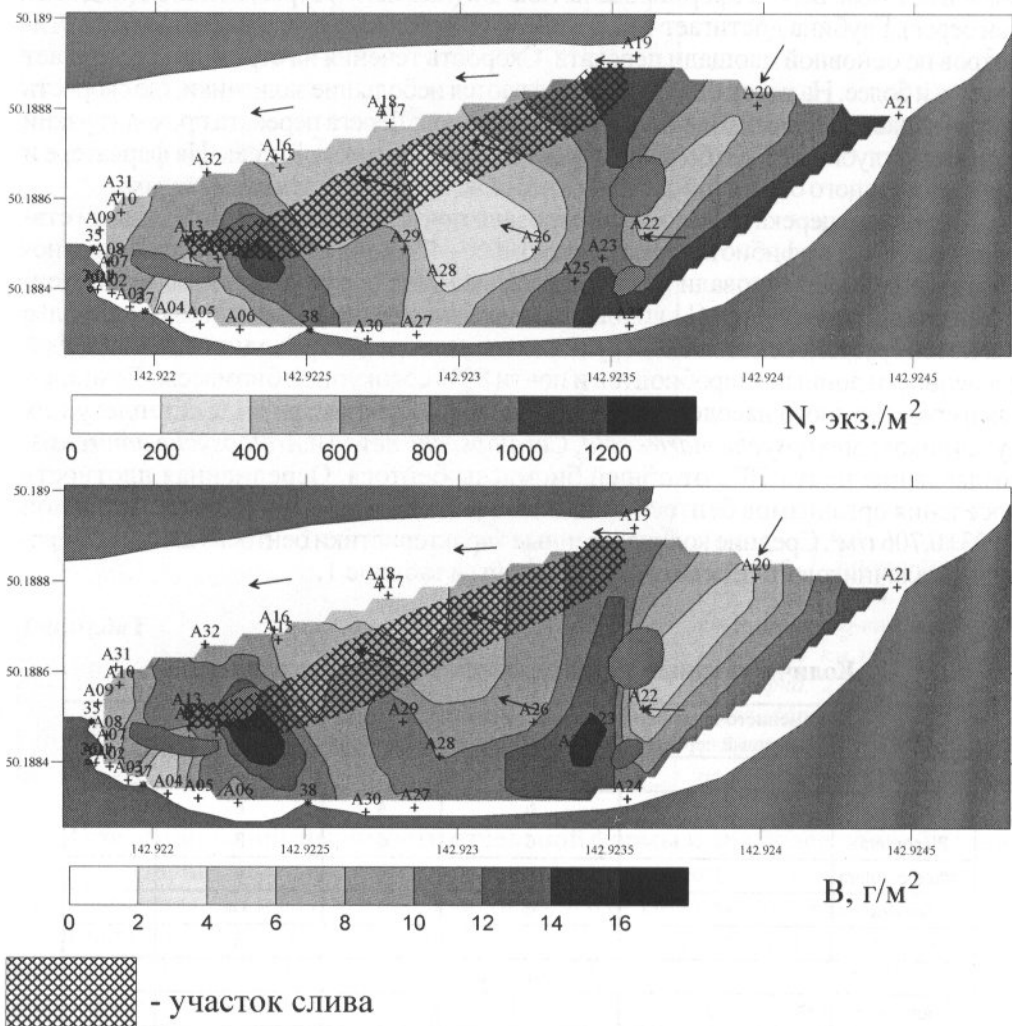


Рис. 2. Распределение количественных характеристик бентоса на каменисто-галечно-песчаном перекате

Состав и распределение групп ритрона по типу захвата пищи довольно ярко характеризует зону переката. Основу бентоса по биомассе составляет группа фильтрующих коллекторов (сюда же отнесены и факультативные хищники-коллекторы – такие, как *S. nevae*) – 62%. К этой группе относятся все доминирующие на перекате виды ручейников. Распределение тотальной биомассы этой группы довольно близко к таковому в целом для бентоса (рис. 3а), но распределение относительной биомассы бентоса показывает резкое снижение показателей этой группы по краю фарватера и на затишных участках у внешнего края переката. Такое распределение вполне согласуется с выводами С. Л. Кочариной (2001) о предпочтительной скорости течения для сете-

плетуших ручейников 0,2–0,8 м/сек. 19% интегральной биомассы бентоса представляют подбирающие коллекторы, среди которых наиболее значимыми представителями были поденки *Ephemera orientalis*, оккупировавшие область у юго-западного края переката с очень спокойным течением, на остальной акватории обследованного участка их биомасса не превышала 15% от общей биомассы беспозвоночных (рис. 3б). Следующей по значимости группой (12%) были хищники, представленные веснянками *Kamimuria* indet., ручейниками рода *Rhyacophila*, стрекозами *Ophiogomphus obscurus* и пиявками *Hemiclepsis marginata*. Абсолютная биомасса этой группы наиболее велика в центральной области переката, но относительные значения велики не только на перекаде, но и в предперекатном бассейне. Соскребатели формировали только 5% интегральной биомассы бентоса. В этой группе ведущую роль играли ручейники *Glossosoma* indet. и *Apatanya cryptophila*, обитающие на камнях в протоках, ограничивающих перекат с внешней стороны и со стороны фарватера. Доля макро- и микроразмельчителей листового опада и растительного детрита не превышала 2%.

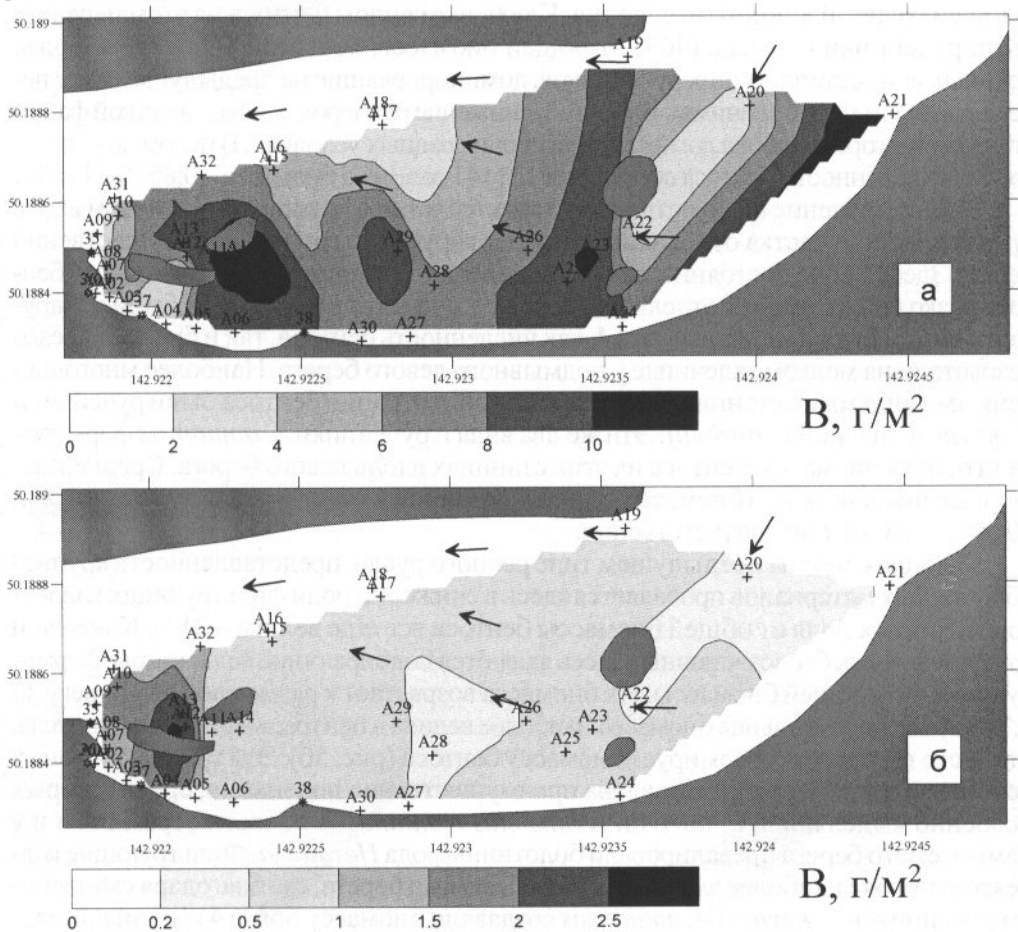


Рис. 3. Распределение биомассы фильтрующих (а) и подбирающих (б) коллекторов на каменисто-галечно-галечном перекаде

Мелкогалечно-песчаный перекат

Данный тип перекаатов широко распространен в нижней ритрале р. Поронай. На обследованном перекаде левый берег подмывной, обрывистый. Правый берег пологий, отличается наличием низкого намывного песчаного острова, отчленяю-

щего от основного русла мелководную протоку. С правого берега сформирована обширная песчаная коса. От фарватера к левому берегу наблюдалась галька, к правому берегу до острова и от острова до косы дно выстлано песками различной крупности. Глубина достигала 0,4 м при скорости течения до 1,45 м/сек. Скорость течения уменьшалась от фарватера к берегам, рукав реки за островом характеризовался относительно небольшой скоростью течения – максимум до 0,7 м/сек.

На обследованном участке переката в пробах макробентоса было обнаружено 30 видов водных беспозвоночных. Как и на каменистом перекате, основу видового списка бентоса формировали различные отряды амфибиотических насекомых (в целом – 28 видов), среди которых наиболее представлены были поденки – восемь видов, по шесть видов относилось к веснянкам, ручейникам и двукрылым. Наиболее обильной группой бентоса были ручейники, создававшие более 42% совокупной численности и 61% биомассы (см. табл. 1). Хотя роль ручейников несколько снизилась, по сравнению с каменисто-гравийно-галечным перекатом, они оставались доминирующей группой донного населения. Ключевым видом бентоса на этом перекате были ручейники *C. nevae* (46% от общей биомассы бентоса). Два других более крупных вида сетеплетущих ручейников, доминировавшие на предыдущем типе перекатов, были менее значимы. Вероятно, снижение размеров осадков жесткой фации стало регулятором выбора доминант при прочих равных условиях. В целом по участку средняя численность бентоса составляла 121 ± 41 экз./м², а биомасса – $0,85 \pm 0,279$ г/м².

Резкое снижение количественных характеристик объяснялось наличием вдоль правого берега участка отложения транспортируемого грунта (преимущественно песка). Здесь в зоне постоянного перемещения и отложения представленность бентоса резко снижается, и в отдельных пробах донные гидробионты не были обнаружены вовсе. Как видно из рисунка 4, как численность бентоса, так и биомасса резко возрастали на мелком галечнике у подмывного левого берега. Наиболее многочисленными видами на станциях наибольшей концентрации бентоса были ручейники *C. nevae* и поденки *E. aurivilli*. Эти же два вида и ручейники *A. amurensis* формировали основу биомассы бентоса на этих станциях вдоль левого берега. Средневзвешенные численность и биомасса по обследованному участку переката составляли 80 экз./м² и 0,61 г/м² соответственно.

Меньшая, чем на предыдущем типе речного русла, представленность крупно-обломочных материалов проявляется здесь в снижении роли фильтрующих коллекторов, хотя их доля от общей биомассы бентоса все еще велика – 31%. Ключевой группой донных беспозвоночных здесь являются подбирающие коллекторы, формирующие 49% общей биомассы. Их биомасса возрастает к размываемому берегу до 1,7 г/м², но относительная биомасса наиболее велика в центральных областях русла, где часто полностью формирует биомассу бентоса (рис. 5б). Эта группа ритрона у берега на гальке была представлена преимущественно поденками, среди которых особенно выделялись *E. aurivilli* и *Ameletus montanus*, в области стремнины и у намываемого берега превалировали болотницы рода *Hexatoma*. Фильтрующие коллекторы также наиболее значимы у размываемого берега, где благодаря скоплениям ручейников *C. nevae* и *A. amurensis* создавали биомассу более 4 г/м², значительно превышая таковую для подбирающих коллекторов, но зона их распространения была ограничена исключительно прибрежьем (рис. 5а). Еще одна значимая группа (11% от общей биомассы бентоса) – микроизмельчители, также была приурочена преимущественно к размываемому берегу, где их биомасса достигала 0,7 г/м², хотя долевая выраженность их (преимущественно веснянки) была наибольшей на отдельных станциях стремнины и у правого берега. Вклад таких групп, как макроизмельчители листового опада и соскребатели, не превышал 5%.

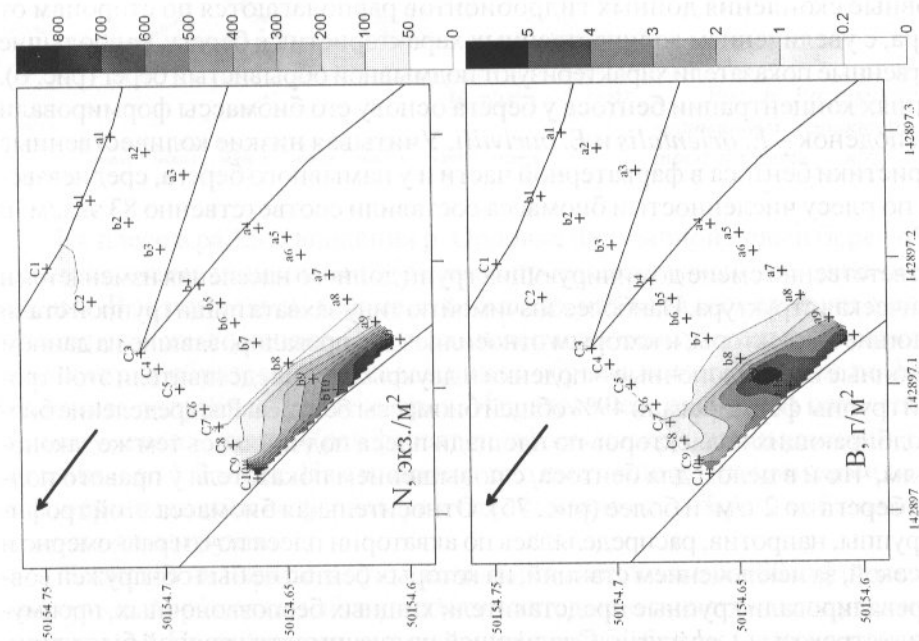


Рис. 4. Распределение количественных характеристик бентоса на мелкогалечно-песчаном перекате

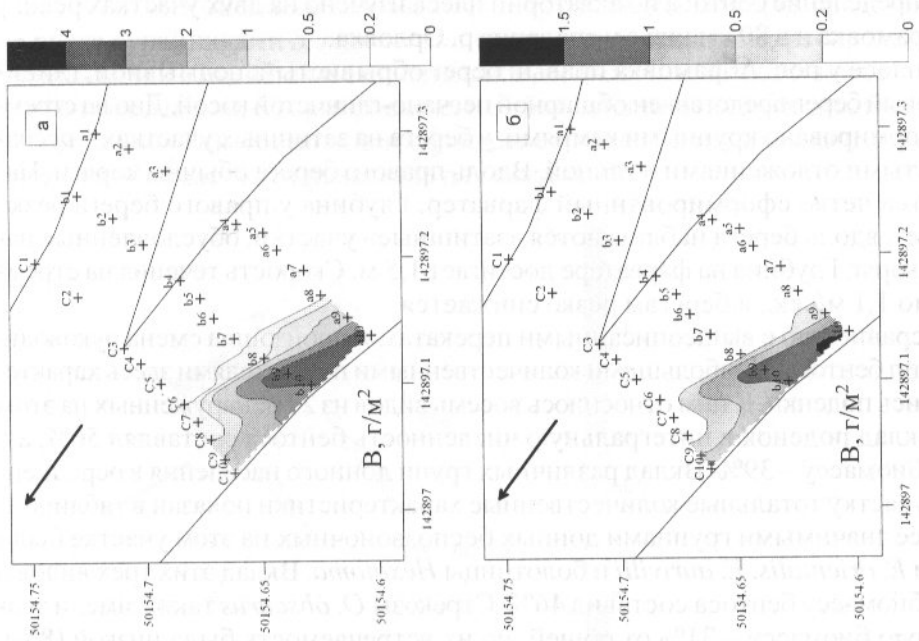


Рис. 5. Распределение биомассы фильтрующих (а) и подбирающих (б) коллекторов на мелкогалечно-песчаном перекате

Плес

Распределение бентоса по акватории плеса изучено на двух участках реки: у пос. Абрамовка и в 80 км ниже у впадения р. Орловка.

На плесе у пос. Абрамовка правый берег обрывистый, подмывной, глинистый; левый берег представлен обширной песчано-глинистой косой. Дно на стремнине сформировано крупными камнями, у берега на затишных участках – песчано-илистыми отложениями и глиной. Вдоль правого берега обычны коряги. Наблюдается четко сформированный фарватер. Глубина у правого берега резко нарастает, вдоль берега наблюдаются «затишные» участки, обусловленные наличием коряг. Глубина на фарватере достигает 1,5 м. Скорость течения на стремнине – до 1,1 м/сек., к берегам резко снижается.

По сравнению с вышеописанными перекатами, произошла смена руководящих групп бентоса. Наибольшими количественными показателями здесь характеризовались поденки. К ним относилось восемь видов из 29 обнаруженных на этом плесе, вклад поденок в интегральную численность бентоса составлял 56%, а в общую биомассу – 39%. Вклад различных групп донного населения в осредненные по участку тотальные количественные характеристики показан в таблице 1. Наиболее значимыми группами донных беспозвоночных на этом участке были поденки *E. orientalis*, *E. aurivilli* и болотницы *Hexatoma*. Вклад этих трех видов в общую биомассу бентоса составил 46%. Стрекозы *O. obscurus* также имели значительную биомассу – 31% от общей, но их встречаемость была низкой (8%). Роль ручейников, обильных на перекатах, на плесе была невелика, они создавали только 12% общей биомассы. Средние численность и биомасса составили по участку 110 ± 39 экз./м² и $0,714 \pm 0,344$ г/м².

В распределении численности и биомассы бентоса по плесу наблюдаются те же закономерности, что и для близлежащего мелкогалечно-песчаного переката: основные скопления донных гидробионтов располагаются по сторонам от фарватера, с увеличением количественных характеристик к берегу, наибольшие количественные показатели характеризуют подмывной обрывистый берег (рис. 6). На станциях концентрации бентоса у берега основу его биомассы формировали два вида поденок – *E. orientalis* и *E. aurivilli*. Учитывая низкие количественные характеристики бентоса в фарватерной части и у намывного берега, средневзвешенные по плесу численность и биомасса составили соответственно 83 экз./м² и 0,44 г/м².

Соответственно смене доминирующих групп донного населения изменяется и его трофическая структура. Наиболее значимой по типу захвата пищи группой стали подбирающие коллекторы, к которым относились все преваляровавшие на данном участке донные беспозвоночные – поденки и двукрылые. Представители этой трофической группы формировали 49% общей биомассы бентоса. Распределение биомассы подбирающих коллекторов по площади плеса подчинялось тем же закономерностям, что и в целом для бентоса, с повышением показателя у правого подмывного берега до 2 г/м² и более (рис. 7б). Относительная биомасса этой трофической группы, напротив, распределялась по акватории плеса почти равномерно и была высокой, за исключением станций, на которых бентос не был обнаружен вовсе или преваляровали крупные представители хищных беспозвоночных, преимущественно стрекозы *O. obscurus*. Следующей по значимости группой были хищники, вклад которых в общую биомассу составлял 33%. Хищный бентос на плесе был представлен веснянками *Kamimuria* и стрекозами *O. obscurus*. Последние

из-за своих крупных размеров формировали на отдельных станциях биомассу более 5 г/м^2 . Каких-либо закономерностей в их распределении обнаружено не было. Еще 10% общей биомассы создавали фильтрующие коллекторы, представленные на плесе ручейниками *S. marmorata*, *C. nevae* и *A. amurensis*, распределение их биомассы, как общей, так и относительной, полностью соответствовало таковому для бентоса в целом, с формированием наибольших значений у подмывного правого берега (рис. 7а). Остальные трофические группы были малозначимы, их относительная биомасса не превышала для каждой 4%.

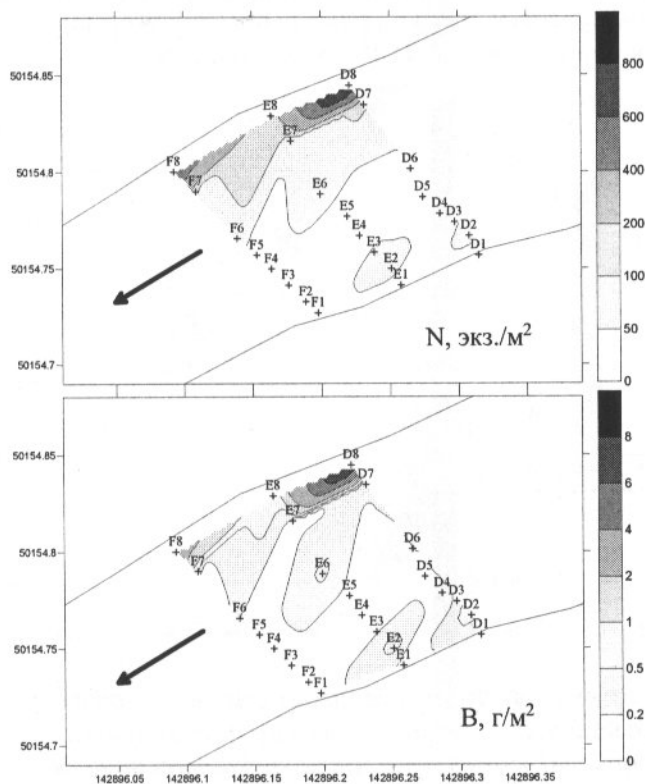


Рис. 6. Распределение количественных характеристик бентоса на плесе у пос. Абрамовка

На плесе в районе впадения р. Орловка подмывной левый берег представлен невысокими глинистыми обрывами; противоположный – галечно-песчаными косами. В значительном количестве на косах наблюдались створки гладкой, или сахалинской жемчужницы. Вдоль размываемого левого берега наблюдаются скопления коряг, образованные падающим с обрыва лесом. Глубина по фарватеру достигает полутора и более метров. У правого берега глубина нарастает постепенно, у левого – резко. Край фарватера оформлен крупными камнями. Скорость течения – до 1,7 м/сек. На стремнине дно выстлано крупными камнями и галькой, переходящими на фарватере в песок; в заводях у берега наблюдаются песчано-илистые грунты.

Несмотря на значительную удаленность данного плеса (80 км) от уже описанного у пос. Абрамовка, наблюдается значительное сходство между ними по ряду параметров. Прежде всего, руководящей группой бентоса здесь также являлись поденки, к которым относилось 72% общей численности донных гидробионтов и 46% биомассы. Видовой список этой группы формировался девятью видами из

40 обнаруженных на плесе. Большую длину видового списка имели только двукрылые – 14 видов, роль которых в формировании интегральных численности и биомассы бентоса была не столь значима. К ручейникам относилось шесть видов, имевших совместно достаточно значимый вклад в общую биомассу – 15%. Еще одна группа – круглоротые, представленная личинками миног рода *Lethenteron*, создавала еще 25% биомассы (см. табл. 1). Доминантой на обследованном участке, как и на плесе у пос. Абрамовка, были поденки *E. orientalis*. Совместно с еще тремя массовыми видами – пескоройками, болотницами *Hexatoma* и бокоплавами *Gammarus lacustris*, они формировали 79% общей биомассы донных гидробионтов. В среднем по обследованному участку плеса плотность поселения организмов бентоса составила 268 ± 96 экз./м², биомасса – $2,751 \pm 0,657$ г/м².

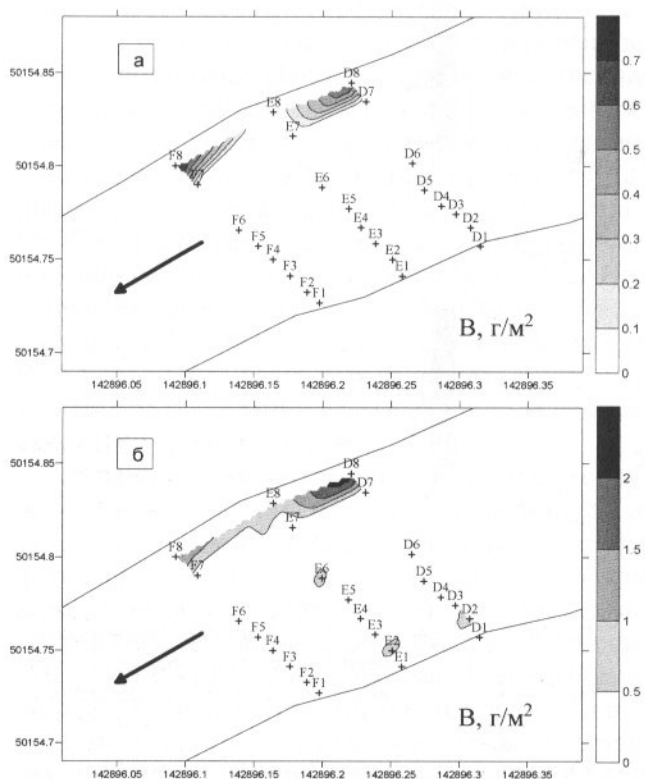


Рис. 7. Распределение биомассы фильтрующих (а) и подбирающих (б) коллекторов на плесе у пос. Абрамовка

Анализируя распределение количественных показателей по акватории, отметим наличие тех же особенностей, что и на плесе у пос. Абрамовка, – численность и биомасса бентоса возрастают от фарватера к берегам, причем наибольшие значения показателей (до 20 г/м²) наблюдались у подмываемого левого берега (рис. 8). Здесь преобладали поденки *E. orientalis*, при массовой представленности бокоплавов и личинок миног. На обширном мелководье у правого берега преобладали те же виды, но порядок их значимости менялся по станциям, на отдельных станциях было отмечено монодоминирование пескороек, имевших биомассу до 9 г/м². Несмотря на довольно высокие средние по станциям значения численности и биомассы, средневзвешенные показатели были гораздо ниже – 164 экз./м² и 1,604 г/м² соответственно. Это объясняется достаточно густой сеткой станций на мелководье у берегов, где наблюдались основные скопления донных организмов, и редкой – на фарватерной части, где бентос был беден.

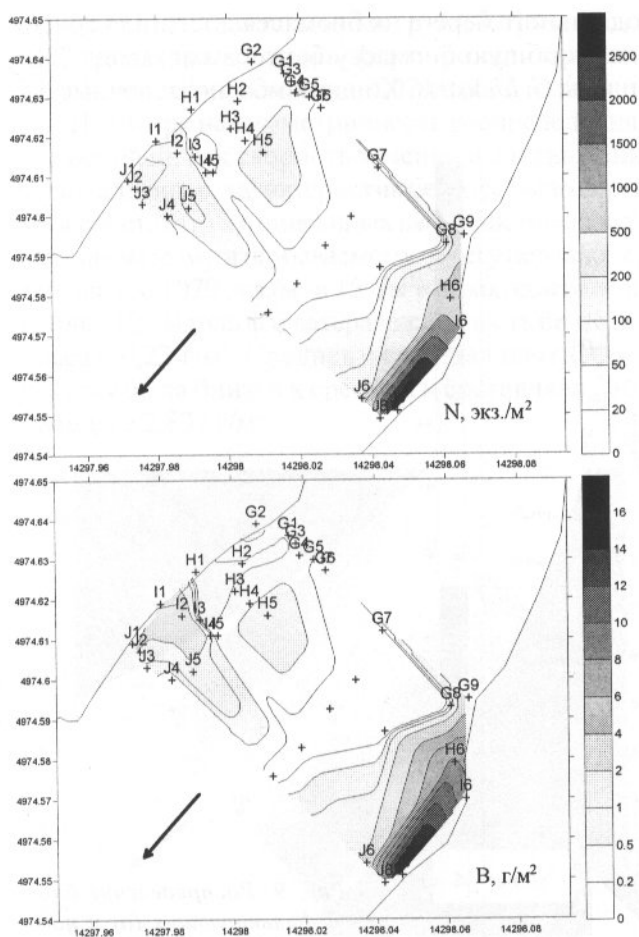


Рис. 8. Распределение количественных характеристик бентоса на плесе ниже впадения р. Орловка

Преобладающей трофической группой бентоса здесь закономерно были подбирающие коллекторы, создававшие 77% общей осредненной биомассы. Наиболее яркими представителями этой группы были преваляровавшие у берега поденки *E. orientalis*, пескоройки *Lethenteron* и наиболее значимые по краю фарватера болотницы *Hexatoma*. Распределение биомассы этой группы в общих чертах аналогично таковому для всего бентоса (рис. 9б), хотя относительная биомасса подбирающих коллекторов велика у обоих берегов, за исключением нескольких станций у намываемого правого берега, где преваляровали микроизмельчители, представленные преимущественно ручейниками рода *Hydatophylax*. Значение этой группы в общей осредненной биомассе бентоса было невелико – всего 5%, но они преобладали в узкой полосе вдоль аккумулятивного берега, индицируя зону накопления древесного и растительного детрита. Фильтрующие коллекторы были второй по значимости трофической группой, их биомасса составляла 11% от общей. Распределение их абсолютной и относительной биомассы было одинаковым – данная группа локализовалась на камнях и гальке по сторонам фарватера (рис. 9а). Представителями фильтраторов у впадения р. Орловка были те же три вида сетеплетущих ручейников, что и в остальных описанных биотопах нижней ритрала р. Поронай: *A. amurensis*, *C. nevae* и *S. marmorata*. Последний вид формировал основу биомассы этой группы. Макроизмельчители были отмечены на нескольких станциях у уреза воды, как у левого, так и у правого берега, где наблюдались

скопления листового опада, у подмывного берега их биомасса достигала почти 2 г/м^2 . Вклад макроизмельчителей в общую биомассу бентоса составлял 7%. Основным видом являлись бокоплавы *G. lacustris*. Хищники-беспозвоночные на плесе были чрезвычайно редки.

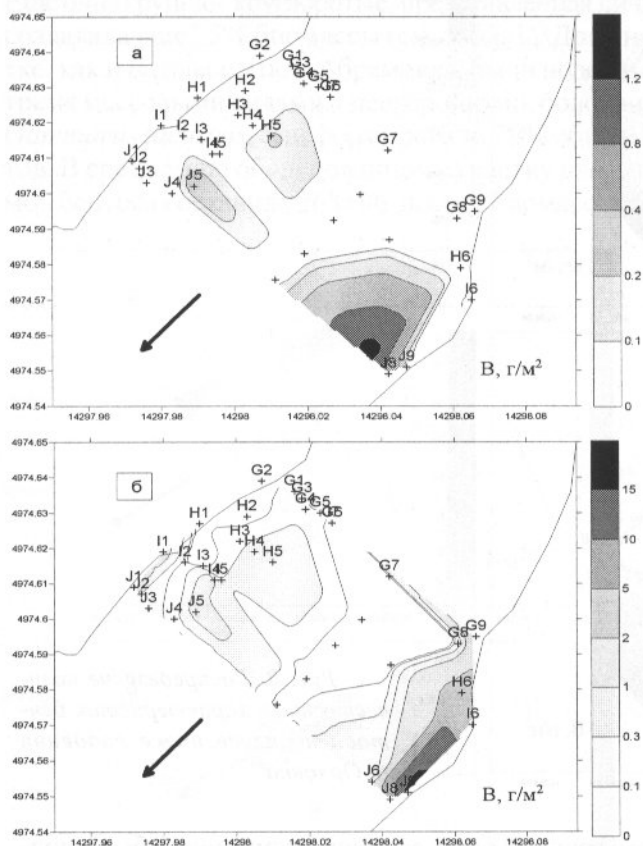


Рис. 9. Распределение биомассы фильтрующих (а) и подберирующих (б) коллекторов на плесе ниже впадения р. Орловка

Протока

Еще одним типичным биотопом ритралаи р. Поронай являются многочисленные протоки. Данный биотоп резко отличается от всех описанных выше. Берега проток глинистые, вязкие, поросшие ивняком (старым на подмываемых берегах или молодой порослью – на отлагаемых). Течение обычно незначительное, русло часто закоряжено. Донное население проток весьма схоже с таковым в некоторых равнинных притоках правого берега р. Поронай. Обследованная в сентябре 2005 г. безымянная протока несколько выше впадения р. Житница была типичной. Ширина ее варьировалась от нескольких до 10 м. Левый берег был обрывистый, глинистый, подмываемый; правый берег формировала также глинистая обширная коса. Глубина русла на обследованном участке достигала 0,8 м. Вдоль узкого фарватера, где скорость течения достигала 0,33 м/сек., дно выстлано песком, по сторонам от него – глинистое, топкое.

Доминирующим и единственным массовым видом бентоса на обследованном участке были поденки *E. orientalis*. Это обусловило значение поденок в протоке. К этой группе относилось всего два из 19 идентифицированных в пробах вида, но они формировали 75% общей численности и 93% общей биомассы (см. табл. 1). Второй по значимости группой были двукрылые (девять видов), вклад которых в плотность поселения донных гидробионтов составлял 16%, а в биомас-

су – 3%. Представители иных групп встречались в пробах эпизодически. В среднем организмы бентоса формировали среднюю тотальную численность – 293 ± 46 экз./м² и биомассу – $3,074 \pm 0,631$ г/м².

Несмотря на симметричность распределения вдоль фарватера таких важных показателей, как скорость течения и состав донных отложений, распределение количественных характеристик бентоса было неравномерным, повторяя те же закономерности, что и в описанных выше биотопах: численность и биомасса возрастают к размываемому и намываемому берегу неравномерно, наибольшие значения показателей (до 1070 экз./м² и 15 г/м²) характеризуют побережье у размываемого берега (рис. 10). Вдоль фарватера численность бентоса не превышает 130 экз./м², а биомасса – 0,22 г/м². Средневзвешенная плотность поселения по обследованному участку была близка к средней и составляла 286 экз./м² при средневзвешенной биомассе 2,837 г/м².

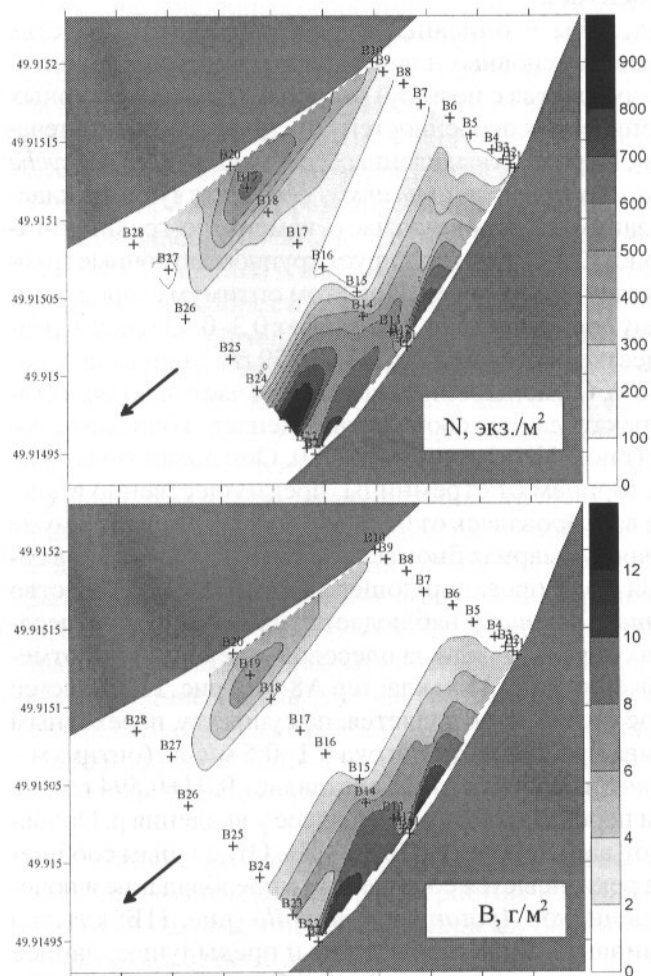


Рис. 10. Распределение количественных характеристик бентоса в протоке

По трофической характеристике весь обследованный участок был оккупирован группой подбирающих коллекторов, создававших 97% от всей биомассы бентоса. Поэтому распределение биомассы подбирающих коллекторов по площади обследованного участка совпадало с таковым для всего бентоса, а относительная биомасса этой группы была равномерно распределена и предельно велика по всей акватории.

Таким образом, при переходе от каменисто-гравийного переката к песчано-галечному и далее к песчано-галечному плесу и песчано-глинистой протоке мы наблюдаем постепенную смену трофического облика донного сообщества от малоподвижных фильтрующих коллекторов к подвижным и малоподвижным подбирающим коллекторам. Следовательно, преобладающий тип донных отложений формирует в нижней ритрале трофическую структуру сообществ. На жестких малоподвижных грунтах различной крупности развиваются сообщества с преобладанием фильтрующих коллекторов, по мере падения крупности частиц и увеличения их подвижности возрастает доля подбирающих коллекторов. Полученный вывод совпадает с данными М. В. Чертопрада (2006) для водотоков центральной европейской части России.

Основные сообщества бентоса

Сообщества бентоса выделены и описаны по дендрограммам сходства (рис. 11). Всего было описано шесть основных для метаритрале сообществ бентоса. Рассмотрим выделенные сообщества с позиций распределения структурных единиц ритрале с учетом биотопических особенностей (тип грунта, скорость течения, литодинамический режим). Первое из выделенных сообществ – *Ceratopsyche nevae*+*Stenopsyche marmorata*+*Arctopsyche amurensis*, соответствующее кластеру А7–А28 на рисунке 11А, занимает основную часть каменисто-гравийно-галечного переката на течении (рис. 12А). Оно оккупирует крупнообломочные грунты со скоростью придонного течения до 1 м/сек. При этом оптимум скорости течения, рассчитанный по правилу среднее $\pm 0,67\sigma$, составляет 0,3–0,63 м/сек. Средняя биомасса бентоса в сообществе составляет $10,243 \pm 0,959$ г/м², при вкладе доминирующих видов, равном 72%. С уменьшением крупности частиц до мелкогалечных (галечно-песчаный перекат) данное сообщество сменяется близким с доминантой *Ceratopsyche nevae* (рис. 11Б: кластер А10–С9). Оно локализовано на гальке с крупным песком по сторонам от стремнины, преимущественно в зоне размыва, где скорость течения варьировалась от 0,25 до 1,3 м/сек., при оптимуме от 0,6 до 1,1 м/сек. Осредненная суммарная биомасса донных гидробионтов составляет $2,478 \pm 0,137$ г/м², при доле превалирующего вида 47%. Сообщество *Stenopsyche marmorata*+*Ephemera orientalis* наблюдается на границе зоны перека-т-плес, на затишных участках перекатов или на плесовой стремнине, где отмечены крупнообломочные отложения (рис. 11А: кластер А8–А6; рис. 11В: кластер J6–J7; рис. 12А, Г). Выделенное сообщество является, по существу, переходным и придерживается зоны размыва при скорости потока 0,1–0,5 м/сек. (оптимум – 0,15–0,34 м/сек.). Интегральная биомасса бентоса составляет $9,04 \pm 0,894$ г/м² на каменисто-гравийно-галечном перекате и 5,65 г/м² на плесе у впадения р. Орловка, вклад доминирующих видов варьируется от 70 до 80%. Отдельным сообществом жестких грунтов плесов реки является сообщество с преобладанием поденок *Ephemerella aurivilli* и ручейников *Apatanya cymophila* (рис. 11Б: кластер Е7–D7) – 0,12 г/м², вклад доминант – 69%. Так же, как и предыдущее, данное сообщество наблюдается в зоне размыва на плесе у пос. Абрамовка, где простирается узкой полосой вдоль подмываемого берега на гравии при скорости течения от 0,05 до 0,2 м/сек. (рис. 12В). Следующее из описываемых сообществ – *Ephemera orientalis* – является основным для нижней ритрале р. Поронай (рис. 11А: кластер А10–А3; рис. 11Б: кластер D2–D8; рис. 11В: кластер G3–J2; рис. 11Г: кластер В6–В20). Оно обнаруживается как на перекатах, так и на плесах и в протоках (рис. 12А, В–Д). Сообщество наблюдалось на широком спектре грунтов – от га-

лечно-гравийных до песчано-глинистых, как в зоне размыва, так и в зоне аккумуляции, и имело наибольшую плотность поселения и биомассу все-таки в зоне размыва. В местах локализации сообщества скорость придонного потока изменялась от 0,01 до 0,57 м/сек., однако оптимум существования сообщества приходился на диапазон 0,11–0,28 м/сек. Средняя биомасса донных организмов в сообществе изменялась от 2,94 г/м² на плесе у пос. Абрамовка до 5,779±0,375 г/м² на плесе у впадения р. Орловка, при вкладе преобладающего вида 32–93%.

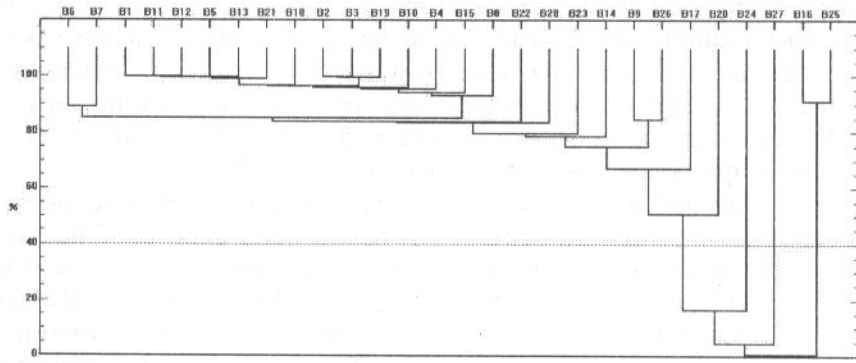
Следующая группа сообществ приспособлена к существованию в условиях транспортировки и аккумуляции песчаных грунтов. В нее входят сообщество *Hexatoma*, широко распространенное от галечно-песчаных перекатов до плесов и протоков (рис. 11Б: А8–В7; рис. 11В: кластер Н4–Н1; рис. 11Г: кластер В16–В25) и *Lethenteron* (рис. 11В: кластер I4–I1). Первое из них обычно на песках от стремнины до побережья у аккумуляционных кос (рис. 12Б–Д) и обитает в очень широком диапазоне придонных скоростей течения: от 0 до 1,45 м/сек., но его оптимум лежит в гораздо более узких пределах – 0,22–0,75 м/сек. Интегральная биомасса бентоса в нем варьировалась от 5,779±0,375 г/м² в глинистой протоке до 0,492±0,03 г/м² на плесе у впадения р. Орловка. Доминирующий вид формировал 72–98% общей биомассы. Второе было отмечено только на плесе у впадения р. Орловка на аккумулятивных песках при скорости течения до 0,27 м/сек. Его биомасса была равна 5,09 г/м², при вкладе превалировавших личинок миног, равном 89%.

Совершенно очевидно, что мы наблюдаем дихотомию бентосных сообществ ритрала. Исходным и наиболее представленным сообществом, существующим в широком диапазоне скорости потока и типов донных отложений, является сообщество *Ephemera orientalis*. От него отходят две ветви. Первая олицетворяет направление в сторону литодинамической зоны размыва к сообществу *Stenopsyche marmorata*+*Ephemera orientalis* и далее к *Ceratopsyche nevae* и *Ceratopsyche nevae*+*Stenopsyche marmorata*+*Arctopsyche amurensis* по мере увеличения крупности жестких грунтов на перекатах или к *Ephemerella aurivilli*+*Apatanya crymophila* на плесах на аналогичных грунтах. Вторая ветвь представляет собой адаптации к существованию в зоне транспортировки песков (сообщество *Hexatoma*) и далее к зоне аккумуляции при снижении скорости течения (сообщество *Lethenteron*). Таким образом, факторами, определяющими существование сообществ в ритрале р. Поронай, являются: литодинамический режим (размыв, транспортировка или аккумуляция донных отложений), тип грунта и скорость потока. Последние два фактора часто бывают взаимосвязаны. Роль литодинамического режима авторами ранее не учитывалась, хотя она велика и определяет наряду с типом грунтов облик донного сообщества и его осредненные количественные характеристики (см. ниже).

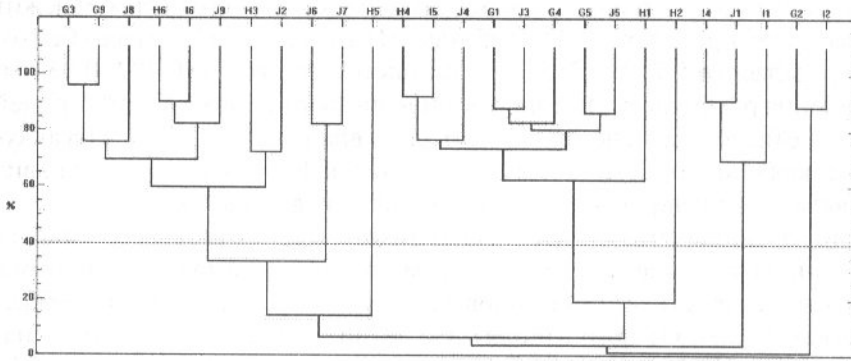
Влияние факторов среды на количественные характеристики бентоса

При внешнем рассмотрении рисунков 2–10 видно, что плотность поселения и биомасса макробентоса по большинству биотопов (кроме гравийно-галечного переката) возрастают от фарватера к берегам. Логично предположить, что такая динамика показателей связана с зависимостью от скорости течения или от состава грунта, которые закономерно изменяются от фарватера к берегам.

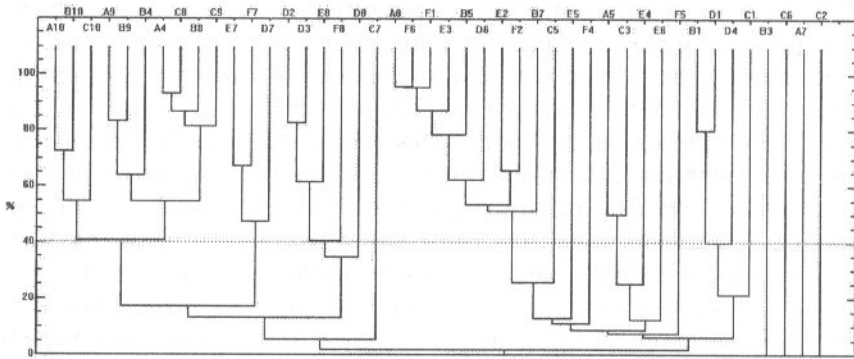
В современной научной литературе существует обширный пласт работ, в которых описывается связь между какими-либо показателями бентоса и скоростью течения или определяемым ею гранулометрическим составом грунта. Все существующие работы по описанию связей можно условно разделить на три типа:



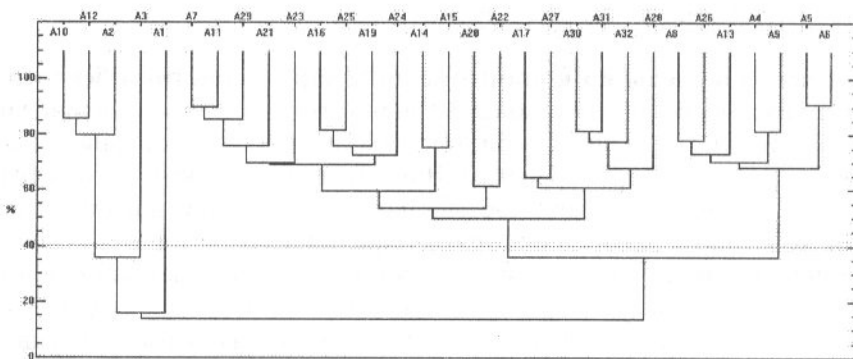
Г) Протока у впадения
р. Житница



В) Плес ниже впадения
р. Орловка



Б) Галечно-песчаный перекат
и плес у п. Абрамовка



А) Камнисто-гравийно-галечный
перекат 1,5 км ниже впадения
р. Оноп

Рис. 11. Дендрограммы ценоического сходства бентосных станций различных участков нижней р. Поронай

Дальнейшим шагом было вычисление корреляции численности и биомассы бентоса с абиотическими факторами. Однако только для каменисто-гравийно-галечного переката были обнаружены значимые положительные связи (более 0,5) между количественными показателями бентоса и логарифмированной скоростью течения (табл. 2). Для остальных из обследованных биотопов ни с одним из этих факторов среды не было обнаружено значимой корреляции. Ранее было обращено внимание на интересную зависимость: у подмывного берега, где преобладает литодинамический процесс размыва, количественные показатели бентоса гораздо выше, чем у намывного берега, представленного пологими косами, где преобладают процессы транспортировки и аккумуляции. Поэтому в дальнейшем анализ производился по пробам подмываемого берега (от фарватера к берегу) и пробам намывного берега отдельно. Результаты анализа представлены в таблице 3.

Таблица 2

Корреляционная зависимость между количественными показателями бентоса, скоростью течения и типом грунта на каменисто-гравийно-галечном перекате

Фактор/Показатель	N	B	Log N	Log B	ДВС*	Log ДВС
V	0,41	0,29	0,46	0,36	0,35	0,37
Log V	0,49	0,52	0,65	0,75	0,52	0,57
ДО	0,29	0,34	0,27	0,23	0,28	0,26
Log ДО	0,29	0,35	0,27	0,24	0,29	0,27

* ДВС – длина видового списка.

Исходя из таблицы 3, фактором среды, наиболее определяющим количественные показатели бентоса на площадях размыва, является скорость течения. Значения корреляции были отрицательными и варьировались по участкам. Наибольшие отличия характеризуют биотопы основного русла и протоки. Например, связь между скоростью течения и численностью (как в абсолютной, так и в логарифмированной форме) в протоке гораздо слабее, чем в основном русле. Видовое богатство определяется скоростью потока также только в основном русле и совсем не связано с ним в глинистой протоке, где показатель был довольно выровнен по акватории протоки. В то же время тип донных отложений практически не влиял на количественные характеристики бентоса, хотя и является одним из определяющих факторов при его структурной организации.

На площадях аккумуляции связь между описываемыми факторами среды и количественными показателями бентоса менее значима и проявляется только на одном участке – ниже впадения р. Орловка. Следовательно, обнаруженные закономерности нельзя распространить на всю ритраль, как это наблюдается для площадей размыва.

Обнаруженная связь на каменисто-гравийно-галечном перекате и на площадях размыва галечно-песчаной ритрالي позволяет выразить ее в виде уравнений регрессии, что, в свою очередь, дает нам возможность рассчитывать количественные показатели бентоса исходя из скорости течения для данного периода времени. Следовательно, у исследователя появляется возможность перейти к прогностическому вычислению плотности поселения и биомассы бентоса, что имеет большое значение при описании кормовой базы рыб р. Поронай.

Таблица 3

Корреляционная зависимость между количественными показателями бентоса, скоростью течения и типом грунта на площадях размыва (в числителе) и аккумуляции (в знаменателе) нижней ритрала р. Поронай

Фактор/Показатель	N	B	Log (N+1)	Log (B+1)	ДВС	Log (ДВС+1)
Пережат и плес у пос. Абрамовка						
V	-0,91/-0,43	-0,78/-0,24	-0,89/-0,28	-0,83/-0,23	-0,94/-0,39	-0,92/-0,33
Log (V+1)	-0,91/-0,45	-0,75/-0,26	-0,87/-0,29	-0,8/-0,25	-0,95/-0,41	-0,91/-0,34
ДО	0,26/-0,32	0,32/-0,11	0,43/-0,26	0,4/-0,1	0,3/-0,19	0,4/-0,19
Log ДО	0,25/-0,31	0,3/-0,1	0,41/-0,25	0,37/-0,09	0,28/-0,18	0,37/-0,18
Плес ниже впадения р. Орловка						
V	-0,62/-0,55	-0,76/-0,48	-0,98/-0,83	-0,93/-0,59	-0,82/-0,71	-0,93/-0,81
Log (V+1)	-0,65/-0,56	-0,79/-0,52	-0,97/-0,79	-0,94/-0,61	-0,8/-0,68	-0,9/-0,77
ДО	-0,47/-0,63	-0,49/-0,65	-0,49/-0,77	-0,49/-0,72	-0,23/-0,52	-0,34/-0,67
Log ДО	-0,39/-0,7	-0,44/-0,76	-0,49/-0,72	-0,48/-0,79	-0,2/-0,48	-0,33/-0,61
Протока у впадения р. Житница						
V	-0,53/-0,49	-0,56/-0,47	-0,49/-0,4	-0,58/-0,59	-0,07/-0,44	-0,06/-0,37
Log (V+1)	-0,54/-0,5	-0,57/-0,48	-0,49/-0,41	-0,58/-0,6	-0,07/-0,45	-0,06/-0,38
ДО	-0,16/-0,2	-0,2/-0,19	-0,24/-0,17	-0,19/-0,31	-0,26/-0,43	-0,29/-0,42
Log ДО	-0,16/-0,2	-0,23/-0,18	-0,24/-0,17	-0,24/-0,3	-0,25/-0,44	-0,28/-0,43
В целом по участкам						
V	-0,47/-0,4	-0,55/-0,31	-0,84/-0,61	-0,68/-0,39	-0,38/-0,5	-0,58/-0,56
Log (V+1)	-0,48/-0,41	-0,56/-0,33	-0,82/-0,59	-0,68/-0,4	-0,35/-0,48	-0,53/-0,54
ДО	-0,23/-0,54	-0,3/-0,34	-0,48/-0,62	-0,3/-0,38	-0,11/-0,24	-0,25/-0,37
Log ДО	-0,23/-0,6	-0,33/-0,36	-0,47/-0,62	-0,36/-0,41	0,08/-0,23	-0,13/-0,34

Чтобы определить количественные характеристики бентоса на площадях отложения, вычислим соотношения средневзвешенных численности и биомассы бентоса по створам ритрала. Наиболее высокие значения характеризуют песчано-галечный пережат у пос. Абрамовка: средняя численность в зоне размыва превышает таковую в зоне транспортировки и аккумуляции в 21 раз, а биомасса – в 46 раз! Соотношения средних величин для плесов довольно близки и составляют в среднем 8:1 для численности и 6:1 для биомассы. Наименьшие различия наблюдаются для глинистой протоки: численность у подмываемого берега всего в два раза больше, чем у намываемого, а биомасса – в три раза. Следовательно, при уменьшении скоростей течения разница в значениях численности и биомассы бентоса между различными литодинамическими участками снижается.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Методологической предпосылкой наших исследований является положение о том, что геоморфологические и гидродинамические характеристики биомов ритрала лососевых рек определяют тип, трофическую структуру и количественные характеристики донного населения. Сравнительный анализ показал, что тип преобладающих донных отложений формирует в нижней ритрала трофическую структуру сообществ. На жестких малоподвижных грунтах различной крупности развиваются со-

общества с преобладанием фильтрующих коллекторов, по мере падения крупности частиц и увеличения их подвижности возрастает доля подбирающих коллекторов.

Существующий литодинамический режим участка реки (размыв, транспортировка или аккумуляция) определяет развитие донного сообщества (в широком смысле) по одной из ветвей наблюдающейся дихотомии. Исходным для нижней ритрали р. Поронай является сообщество *Ephemera orientalis*. От него в сторону литодинамической зоны размыва формируются сообщества *Stenopsyche marmorata*+*Ephemera orientalis*, *Ceratopsyche nevae* и *Ceratopsyche nevae*+*Stenopsyche marmorata*+*Arctopsyche amurensis* на перекатах или *Ephemerella aurivilli*+*Apatanya cryptophila* на плесах. В направлении к литодинамике зоны транспортировки и аккумуляции донных осадков развиваются сообщества *Hexatoma* и *Leihenteron*. Формирование того или иного типа сообществ на каждой из ветвей определяется уже типом грунта и скоростью течения.

На большинстве биотопов нижней ритрали наблюдается значительная разница в количественных характеристиках бентоса между литодинамическими зонами размыва и аккумуляции. Различия между зонами снижаются по мере уменьшения скорости течения в биотопе от 40–20-кратных на песчано-галечном перекате до 2–3-кратных в песчано-глинистой протоке. При этом на площадях аккумуляции величины плотности поселения и биомассы бентоса слабо коррелируют со скоростью потока и типом донных отложений, а в зоне размыва отмечена значимая отрицательная связь между логарифмированными численностью, биомассой бентоса, длиной видового списка и скоростью течения. Следовательно, увеличение скорости потока лимитирует развитие донного сообщества в целом.

Каменисто-гравийно-галечный перекат резко отличается по обнаруженным зависимостям от прочей ритрали р. Поронай. Здесь выявлены положительные связи численности и биомассы бентоса с Log скорости течения.

Таким образом, скорость придонного потока является одним из основных факторов, определяющих количественные характеристики бентоса. Обнаруженные связи позволяют перейти к прикладному аспекту и выразить их в виде уравнений регрессии, что дает возможность достаточно достоверно рассчитывать количественные показатели бентоса исходя из гидродинамических характеристик в русле нижней ритрали р. Поронай.

ЛИТЕРАТУРА

1. **Богатов, В. В.** Экология речных сообществ Российского Дальнего Востока / В. В. Богатов. – Владивосток : Дальнаука, 1994. – 218 с.
2. **Богатов, В. В.** Комбинированная концепция функционирования речных экосистем / В. В. Богатов // Вестн. ДВО РАН. – 1995. – № 3. – С. 51–61.
3. **Богатов, В. В.** Роль экстремальных природных явлений в функционировании речных сообществ российского Дальнего Востока / В. В. Богатов // Чтения памяти В. Я. Леванидова. – Владивосток : Дальнаука, 2001. – Вып. 1. – С. 22–24.
4. **Богатов, В. В.** Основные итоги изучения структурно-функциональной организации пресноводных экосистем Дальнего Востока России / В. В. Богатов // Чтения памяти В. Я. Леванидова. – Владивосток : Дальнаука, 2003. – Вып. 2. – С. 5–11.
5. **Кочарина, С. Л.** Особенности микрораспределения и продукция популяций личинок трех видов сетеплутущих ручейников на участке плес–перекат метаритрали р. Кедровая в весенне-летний период / С. Л. Кочарина // Чтения памяти В. Я. Леванидова. – Владивосток : Дальнаука, 2001. – Вып. 1. – С. 38–54.
6. **Кухарев, В. И.** Особенности формирования разнообразия сообществ макрозообентоса малых рек Карелии / В. И. Кухарев // Малые реки : совр. экол. состояние, актуальные проблемы : Междунар. науч. конф. (Тольятти, 23–27 апр. 2001 г.). – Тольятти, 2001. – С. 119.

7. **Леванидов, В. Я.** Экосистемы лососевых рек Дальнего Востока / В. Я. Леванидов // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1981. – С. 3–21.
8. **Методические** рекомендации по сбору и определению зообентоса при гидробиологических исследованиях водотоков Дальнего Востока России : Метод. пособие. – М. : ВНИРО, 2003. – 95 с.
9. **Многолетние** данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. – Л. : Гидрометеоиздат, 1987. – Т. 1 РСФСР, вып. 22 Бассейны рек Сах. обл. – 228 с. – (Гос. вод. Кадастр).
10. **Палий, В. Ф.** О количественных показателях при обработке фаунистических материалов / В. Ф. Палий // Зоол. журн. – 1961. – Т. 40, вып. 1. – С. 3–6.
11. **Песенко, Ю. А.** Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю. А. Песенко. – М. : Наука, 1982. – 288 с.
12. **Растительный** и животный мир острова Сахалин : Материалы междунар. сах. проекта. – Владивосток : Дальнаука, 2004. – Ч. 1. – 256 с.
13. **Растительный** и животный мир острова Сахалин : Материалы междунар. сах. проекта. – Владивосток : Дальнаука, 2005. – Ч. 2. – 336 с.
14. **Тиунова, Т. М.** Продольное распределение личинок поденок (Ephemeroptera) в пределах структурной единицы плес–перекат реки Кедровая (южное Приморье) / Т. М. Тиунова // Чтения памяти В. Я. Леванидова. – Владивосток : Дальнаука, 2003. – Вып. 2. – С. 35–44.
15. Тиунова, Т. М. Некоторые аспекты питания и распределения *Gammarus koreanus* Ueno, 1991 (Crustacea, Amphipoda) в реке Кедровая (Южное Приморье) / Т. М. Тиунова, А. С. Хлебородов, И. М. Тиунов // Чтения памяти В. Я. Леванидова. – Владивосток : Дальнаука, 2003. – Вып. 2. – С. 117–126.
16. **Тиунова, Т. М.** Трофическая структура сообществ беспозвоночных в экосистемах лососевых рек юга Дальнего Востока / Т. М. Тиунова // Экология. – 2006. – № 6. – С. 457–463.
17. **Чертопруд, М. В.** Анализ жизненных форм реофильного макробентоса: новый подход к классификации сообществ / М. В. Чертопруд // Журн. общ. биологии. – 2006. – Т. 67, № 3. – С. 190–197.
18. **Шорыгин, А. А.** Питание, избирательная способность и пищевые взаимоотношения некоторых Gobiidae Каспийского моря / А. А. Шорыгин // Зоол. журн. – 1939. – Т. 18, вып. 1. – С. 27–51.
19. Эллиотт, Дж. М. Выбор пробоотборника для бентосных макробеспозвоночных в глубоких реках / Дж. М. Эллиотт, С. М. Дрейк, П. А. Тулетт // Науч. основы контроля качества поверхностных вод по гидробиол. показателям : Тр. II сов.-англ. семинара. – Л. : Гидрометиздат, 1981. – С. 230–245.
20. Яковлев, В. А. Зообентос рек Казанка, Меша и Степной Зай (Республика Татарстан) / В. А. Яковлев, Т. А. Кондратьева, Н. Ш. Ахметзянова // Малые реки: совр. экол. состояние, актуальные проблемы : Междунар. науч. конф. (Тольятти, 23–27 апр. 2001 г.). – Тольятти, 2001. – С. 240.
21. Boyero, L. Organization of macroinvertebrate communities at a hierarchy of spatial scales in a tropical stream / L. Boyero, R. C. Bailey // Hydrobiologia. – 2001. – 463, No. 1–3. – P. 219–225.
22. Influenza della composizione granulometrica del substrato sulla comunita dei macroinvertebrati in condizioni di seminaturalita / F. Ciutti, C. Cappeletti, C. Monauni, M. Siligardi // Riv. Hidrobiol. – 2001. – 40, No. 2–3. – P. 1–25.
23. Crosa, G. Spatial and temporal niche overlap of two mayfly species (Ephemeroptera): The role of substratum roughness and body size / G. Crosa, A. Buffagini // Hydrobiologia. – 2002. – 474, No. 1. – P. 107–115.
24. Danehy, R. J. Hydraulic and geomorphic influence on macroinvertebrate distribution in the headwaters of a small watershed / R. J. Danehy, N. H. Ringler, R. J. Ruby // J. Freshwater Ecol. – 1999. – 14, No. 1. – P. 79–91.
25. Finlay, J. C. Effects of water velocity on algal carbon isotope ratios: Implications for river food web studies / J. C. Finlay, M. E. Power, G. Cabana // Limnol. and Oceanogr. – 1999. – 44, No. 5. – P. 1198–1203.
26. Illies, J. Problems et Methods de la Classification et de la Zonation Ecologique des eaux courants, consederees surtout do point de vue Faunistique / J. Illies, L. Botoşaneanu // Mitt. Int. Verein. Theor. Angew. Limnol. Strattgart. – 1963. – No. 12. – P. 213–223.

27. **Ito, T.** Effect of salmon carcasses on growth of a freshwater amphipod, *Eogammarus kygi*: An experimental study / T. Ito // Sci. Repts. Hokkaido Fish Hatchery. – 2003. – No. 57. – P. 19–27.
28. **Ito, T.** Indirect effect of salmon carcasses on growth of a freshwater amphipod *Jesogammarus jesoensis* (Gammaridea) : An experimental study / T. Ito // Ecol. Res. – 2003a. – 18, No 1. – P. 81–89.
29. **Kani, T.** Stream classification / T. Kani // Physiology and Ecology. – 1981. – P. 113–118.
30. Kefford, B. J. Effects of spatial and temporal changes in water velocity on the freshwater snail *Potamopyrgus antipodarum* (Gray) / **B. J. Kefford, P. S. Lake** // Mollusc. Res. – 1999. – 20, No. 1. – P. 11–16.
31. Linhart, J. Moss-dwelling meiobenthos and flow velocity in low-order streams / **J. Linhart, Š. Vlčková, V. Uvíra** // Acta Univ. Palack. olomuc. Fac. rerum. Biol. – 2002. – No. 39–40. – P. 111–122.
32. Lloyd, F. Microhabitat associations of three species of Dryopoidea (Coleoptera) in an Ozark stream: A comparison substrate, and simple and complex hydraulic characters / **F. Lloyd, R. W. Sites** // Hydrobiologia. – 2000. – 439, No. 1–3. – P. 103–114.
33. Malmwist, B. Predictors of benthic macroinvertebrate species richness and community structure in Central Swedish streams: Pap. 27th Congress of the International Association of the Theoretical and Applied Limnology, Dublin, 1998 / **B. Malmwist, P.-O. Hoffsten** // Verh. / Int. Ver. theor. und angew. Limnol. – 2000. – 27, No. 1. – P. 357–361.
34. **Minshall, G. W.** Aquatic insect-substratum relationships / G. W. Minshall // The Ecology of Aquatic Insects / Eds. V. A. Resh, D. M. Rosenberg. – 1984. – P. 358–400.
35. Moulton, T. P. Relationships between algae, moss, fish, macrocrustaceans and aquatic insects in a stream in coastal Atlantic rainforest at Ilha do Cardoso, SP, Brazil: Pap. 26th Congress, São Paulo, 1995 / **T. P. Moulton, M. d'R. Braga** // Verh. / Int. Ver. theor. und angew. Limnol. – 1998. – 26, No. 3. – P. 1071.
36. Smith, H. Flow permanence and macroinvertebrate community variability in limestone spring systems / **H. Smith, P. J. Wood** // Hydrobiologia. – 2002. – 487, No. 1. – P. 45–58.
37. Effects of low variation on channel and floodplain biota and habitats of the Sacramento River, California, USA / **T. R. Summer, W. C. Harrel, S. A. Mueller et al.** // Aquat. Conserv.: Mar. and Freshwater Ecosyst. – 2004. – 14, No. 3. – P. 247–261.
38. Takeda, A. M. Effect of hydraulics, bed load grain size and water factors on habitat and abundance of *Narapa bonettoi* Righi & Varela, 1983 on the Upper Parana River, Brazil / **A. M. Takeda, J. C. Stevaux, D. S. Fujita** // Hydrobiologia. – 2001. – 463, No. 1–3. – P. 241–248.
39. **Takemon, Y.** Management of biodiversity in aquatic ecosystems: dynamic aspects of habitat complexity in stream ecosystems / Y. Takemon // Biodiversity: an ecological perspective. – N.-Y. Inc. : Springer-Verlag, 1997. – P. 259–275.
40. Takemon, Y. Species composition of hyporheos in a bar-island of a Japanese mountain stream / **Y. Takemon, Y. Hirayama, K. Tanida** // Japanese Journal of Limnology. – 1999. – No. 60. – P. 413–416.
41. Longitudinal patterns of benthos community in relation to habitat structure and trophic sources in the Tuul River, Mongolia / **Y. Takemon, A. Kozi, Y. Imai et al.** // North American Benthological Society 55th Annual Meeting. – 2007. – P. 150.
42. **Thomson, J. R.** The effect of hydrological disturbance on the densities of macroinvertebrate predators and their prey in a coastal stream / J. R. Thomson // Freshwater Biol. – 2002. – 47, No. 8. – P. 1333–1351.
43. Vassilev, Y. Comparative density and biomass of the bottom invertebrate communities in consequent running and stagnant aquatic microhabitats along the Iskar River in South-West Bulgaria / **Y. Vassilev, Y. Uzunov** // Acta Zool. Bulg. – 2004. – 56, No. 1. – P. 93–103.
44. **Verdonshot, P. F. M.** Hydrology and substrates: Determinants of oligochaete distribution in lowland streams (The Netherlands) / P. F. M. Verdonshot // Hydrobiologia. – 2001. – 463, No. 1–3. – P. 249–262.
45. Makrozoobenthos als Langzeitmonitor für Abflussverhältnisse in Fließgewässern / **H. Vogt, R. Fiebig, D. Schulze, C. Schmager** // Wasser und Boden. – 2001. – 53, No. 4. – P. 24–27.