

**СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ДОННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ
НЕКОТОРЫХ ВОДОТОКОВ БАСЕЙНА Р. ТАУЙ
(МАГАДАНСКАЯ ОБЛАСТЬ)**

С.Л. Кочарина¹, Е.В. Хаменкова²

¹*Биолого-почвенный институт ДВО РАН, пр. 100 лет Владивостоку, 159,
Владивосток, 690022, Россия. E-mail: kocharina@ibss.dvo.ru*

²*Магаданский НИИ рыбного хозяйства и океанографии, ул. Портовая, 36/10,
г. Магадан, 685000, Россия*

Исследования структуры сообществ донных беспозвоночных проводились на реках Тауй, Кава и Челомджа, протекающих по территории Магаданской области. Количественные пробы бентоса были взяты в период с начала июня по середину сентября 2001 г. В результате исследований было зарегистрировано 149 таксонов амфиботических насекомых, 2 вида ракообразных, а также мошки, планарии, клещи, олигохеты и др. По биомассе и плотности были выявлены доминирующие, субдоминирующие и второстепенные виды. В структуре сообществ преобладают личинки амфиботических насекомых, достигая 99% от общей биомассы и плотности сообщества. Среди трофических групп (по способу потребления пищи) подбирающие коллекторы (89 видов) стоят на первом месте. Хищники включают 29 видов, а измельчители – 20. Количество видов в категориях фильтрующих коллекторов и соскребателей было равно 5 и 8 соответственно.

**STRUCTURE OF THE BOTTOM INVERTEBRATE COMMUNITIES
IN THE SOME STREAMS OF THE TAUJ RIVER BASIN
(THE MAGADAN REGION)**

S.L. Kocharina¹, E.V. Khamenkova²

¹*Institute of Biology and Soil Pedology, Russian Academy of Sciences Far East Branch,
100 let Vladivostoku Avenu, 159, Vladivostok 690022 Russia. E-mail: kocharina@ibss.dvo.ru*

²*Magadan Research Institute of Fisheries and Oceanography, 36/10 Portovaya Street,
Magadan 685000, Russia*

Investigations on the structure of the bottom invertebrate communities were conducted on the Tauj River, Cava R. and Chelomdja R., flowing on the territory of Magadan Region. Quantitative samples were collected from early June to middle September 2001. A total 149 taxa of aquatic insects, 2 species of Crustacea and also representatives from Simuliidae, Oligochaeta, Hydracarina, Turbellaria and others were recorded. The dominant, subdominant and secondary species by biomass and density were distinguished. The larvae of aquatic insects dominated in structure of bottom communities, reaching to 99% from total biomass and density. In the trophic structure (on manner of food consumption) collectors-gatherers were on the first position and included 89 species. Predators consisted of 29 species and shredders – 20. The number species in collectors-filterers and scrapers were equal 5 and 8, correspondingly.

Структура сообществ животных определяется их видовым разнообразием, возрастным и размерным составом популяций, динамикой численности и биомассы организмов, их трофическими связями и т.п. Первооткрывателями в изучении фауны, структуры биомассы и численности сообществ донных беспозвоночных холодноводных и умеренно-холодноводных водотоков Дальнего Востока были В.Я. Леванидов и И.М. Леванидова.

К настоящему времени благодаря усилиям сотрудников лаборатории пресноводной гидробиологии БПИ и некоторых других исследователей получены данные по биомассе и плотности донных беспозвоночных, обитающих в зоне ритрали рек Хабаровского края, Приморья, Чукотского полуострова и полуострова Камчатка (Леванидова, 1968; Леванидова, Кохменко, 1970; Леванидов, 1976, 1977; Леванидов, Вшивкова, 1978; Леванидов и др., 1978 а, б; 1979; Кочарина, 1981; Е. Макарченко, М. Макарченко, 1981; Чебанова, Николаева, 1981; Леванидова, 1982; Кочарина и др., 1988; Богатов, 1994; Кочарина, Тиунова, 1997). Однако в литературе до сих пор нет сведений, касающихся подобных исследований в южной части Магаданской области.

Авторам настоящей работы хотелось бы в какой-то мере восполнить этот пробел, и поэтому была предпринята попытка изучения структуры сообществ водных беспозвоночных некоторых водотоков бассейна р. Тауй, протекающих на юге Магаданской области. Целями исследования были:

- 1) получить средние за сезон показатели биомассы и плотности донных беспозвоночных, населяющих водотоки исследуемого бассейна;
- 2) изучить структуру сообществ беспозвоночных по биомассе и плотности;
- 3) определить трофическую структуру бентических беспозвоночных по способу потребления пищи на исследуемых участках рек.

Материал и методика

Материалом для настоящего исследования послужили количественные пробы бентоса, собранные в период с начала июня по середину сентября 2001 г. Сборами охвачен участок, включающий в себя верхнее течение р. Тауй, нижнее течение р. Кава и р. Челомджа, а также р. Омылен (приток р. Кавы) и р. Бургали (приток р. Челомджа). Все исследуемые водотоки, по классификации И. Иллиеса и Л. Ботошаняну (Illies, Botosaneanu, 1963), относятся к зоне ритрали и соответствуют лососевой области. Ритраль характеризуется годовой амплитудой среднемесячных температур не более 20°C, высоким содержанием кислорода в воде, быстрым турбулентным течением, малым расходом воды и скальным или каменисто-галечным грунтом с примесью гравия и песка. Более подробно описание водотоков приводится в настоящем сборнике в статье Арефиной с соавторами "Фауна водных насекомых бассейна реки Тауй..." (с. 45).

На указанных реках было установлено 9 станций, на которых и проводились основные исследования (рис. 1).

Для взятия количественных проб применялась усовершенствованная модель бентометра В.Я.Леванидова с площадью облова 25×25 см. Для того чтобы наиболее точно охарактеризовать биомассу и плотность водных беспозвоночных, на каждой станции брали по несколько бентометров. Обычно пробы брали на перекате, на глубине от 25 до 50 см и фиксировали 4%-ным раствором формалина. Полученные данные по численности и биомассе зообентоса на отдельных станциях суммировались за сезон и пересчитывались на 1 м² площади дна реки.

Для вычисления коэффициентов общности фаун между станциями была применена формула Т.Серенсена (Sorensen, 1948).

При определении структуры биомассы и плотности сообщества донных беспозвоночных водотоков басс. р. Тауй использовали классификацию В.Я. Леванидова (1977), представляющую собой модификацию таковой А.М. Чельцова-Бебутова, которая удобна для многовидовых сообществ. По этой классификации доминанты составляют 15% и более, субдоминанты – 5,0-14,9%, второстепенные виды – 1,0-4,9%.

Трофическую структуру сообщества донных беспозвоночных по способу потребления пищи определяли по литературным источникам (Леванидов, 1981; Merritt, Cummins, 1984; Леванидова и др., 1989; Morse et al., 1994; Кочарина, Тиунова, 1997; Кочарина, 1997).

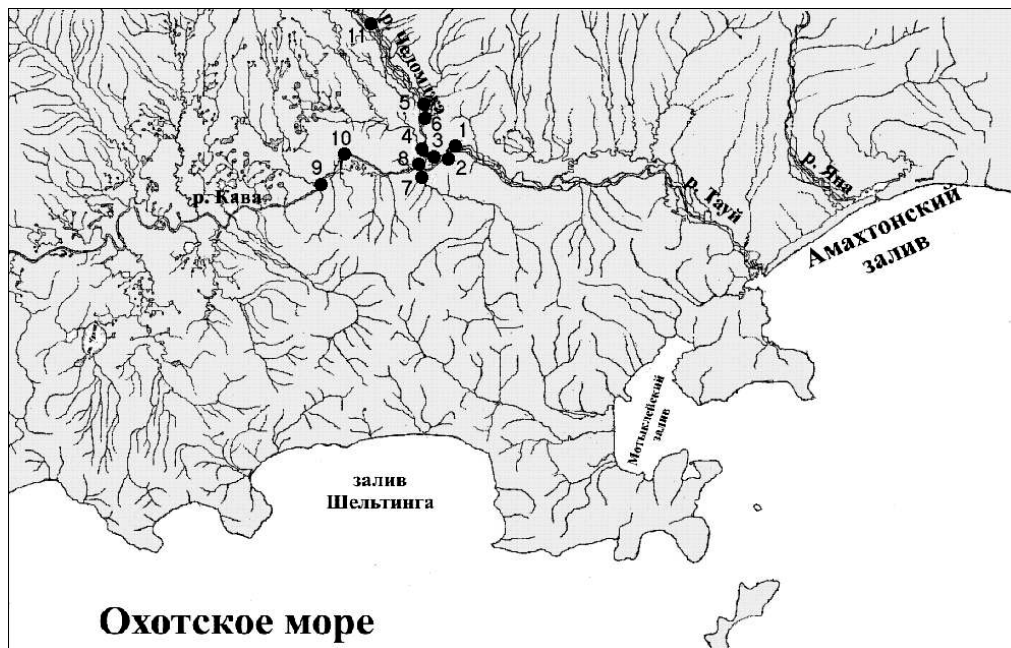


Рис. 1. Места взятия количественных проб зообентоса.

Станция 1 – р. Тауй (300 м по течению ниже стационара МагаданНИРО); станция 2 – р. Тауй (район стационара); станция 3 – р. Челомджа (3-4 км выше стационара, протока, соединяющаяся с р. Невта); станция 4 – р. Челомджа (6 км выше стационара, район устья р. Невта); станция 5 – р. Челомджа (14 км выше стационара, район стана "Бургали"); станция 6 – устье р. Бургали (14 км выше стационара); станция 7 – устье р. Омылен (6-7 км выше стационара); станция 8 – р. Кава (напротив устья р. Омылен); станция 9 – р. Кава (напротив устья р. Халкинджа, 25 км выше стационара)

В сборе количественных проб зообентоса, а также в их первичной обработке принимали участие С.Л. Кочарина и Е.В. Хаменкова. Обработку по отдельным группам амфибиотических насекомых производили научные сотрудники лаборатории пресноводной гидробиологии БПИ: Т.М. Тиунова (поденки), В.А. Тесленко (веснянки), Т.И. Арефина (ручейники и двукрылые), М.А. Макаренченко и О.В. Зорина (хирономиды).

Структура сообществ донных беспозвоночных по биомассе и плотности

По данным качественных и количественных проб зообентоса, а также имагинальных сборов и проб дрифта в водотоках бассейна р. Тауй зарегистрировано 256 видов и групп видов амфибиотических насекомых (см. статью Арефиной с соавторами, наст. сб., с. 45).

В количественных пробах, взятых в исследуемых водотоках, насчитывается 148 видов и личиночных форм амфибиотических насекомых, в том числе 16 видов ручейников из 10 семейств, 17 – веснянок из 6 семейств, 36 – поденков из 8 семейств, 68 – хирономид из 5 подсемейств, 2 вида блефарид и 9 видов и групп видов других двукрылых. Отряд ракообразных включал 2 вида: *Gammarus* sp. (Amphipoda) и *Asellus* cf. *hildendorfi* из Isopoda. Кроме того, в исследовании были использованы данные по другим группам донных беспозвоночных: мошкам, цератопогонидам, планариям, клещам, олигохетам и некоторым другим.

О сходстве фаун на некоторых станциях свидетельствуют показатели коэффициентов Серенсена (табл. 1).

Наиболее высокие показатели коэффициентов наблюдаются между станциями 2-3, 2-4, 2-5, 2-6, 2-7, 2-8, 3-4, 3-5, 3-6, 4-5, 4-6 и 5-6, т.е. между станциями, расположенными на р. Челомджа и на ее притоке – р. Бургали. Станция 2 имеет высокое сходство почти

Таблица 1

Коэффициенты сходства фаун донных беспозвоночных по Серенсену (1948 г.) для станций р. Тауй

Станция	2	3	4	5	6	7	8	9
1	0,41	0,39	0,50	0,48	0,46	0,40	0,42	0,40
2		0,61	0,63	0,53	0,55	0,52	0,57	0,30
3			0,59	0,51	0,52	0,48	0,38	0,31
4				0,64	0,65	0,44	0,40	0,36
5					0,59	0,44	0,30	0,35
6						0,46	0,36	0,27
7							0,51	0,27
8								0,42

со всеми другими станциями, за исключением станций 1 и 9. Последние две имеют наименьшие коэффициенты Серенсена (менее 0,5) и с другими станциями, поэтому результаты исследований на этих станциях в настоящей статье не обсуждаются.

Самый высокий показатель средней за сезон биомассы был отмечен на станции 7 (р. Омылен) – $3,94 \pm 3,44$ г/м², наименее низкий – на станции 6 (р. Бургали) – всего $0,62 \pm 0,20$ г/м² (табл. 2).

Таблица 2

Средняя за сезон биомасса (В, мг/м²) донных беспозвоночных на станциях бассейна р. Тауй

Группа	Ст. 2	Ст. 3	Ст. 4	Ст. 5	Ст. 6	Ст. 7	Ст. 8
Ручейники	310,00	46,33	13,10	0,08	18,12	92,89	19,84
Веснянки	198,99	166,78	311,33	373,27	86,38	195,55	74,89
Поденки	380,21	388,05	305,24	312,76	365,44	280,65	212,94
Хирономиды	268,95	901,16	140,41	43,50	52,35	1634,41	186,23
Мошки	770,77	21,45	4,76	4,73	22,47	1493,78	140,98
Др. двукрылые	0,41	11,25	4,71	0	17,39	104,04	4,32
Олигохеты	10,12	75,03	29,10	31,64	56,23	110,09	34,40
Прочие	8,47	54,44	2,14	7,80	1,57	27,12	89,90
Общая В	1947,90	1664,49	810,80	773,77	619,95	3938,52	763,50

Наиболее равномерно по всем станциям распределяются представители отряда поденок (рис. 2, А, табл. 2). Ручейники были многочисленными только на станции 2, на других станциях их доля была незначительной, а на станции 5 они практически отсутствовали. Веснянки же, наоборот, преобладали на станции 5, а на станциях 6 и 8 их доля была невелика. Представители отряда двукрылых (хирономиды, мошки и другие двукрылые) по биомассе доминировали на станции 7. Прочие, куда входили клещи, планарии, нематоды, составляли в сумме по биомассе незначительный процент.

Максимальный среднесезонный показатель плотности донного населения был отмечен на станции 7 ($4399,0 \pm 2980,0$ экз./м²), минимальный – на станции 5 ($566,0 \pm 236,2$ экз./м²) (табл. 3).

Так же, как и по биомассе, по плотности населения поденки распределялись по станциям более равномерно, чем представители других групп (рис. 2, Б). Ручейники были немногочисленными на всех станциях, но на станции 5 их плотность составляла менее 1 экз./м². Веснянки по плотности доминировали на станции 5, а поденки – на станции 8. Среднесезонная плотность хирономид, мошек и других двукрылых была наиболее высокой на станции 7 и составляла соответственно 5 459, 1904 и 106 экз./м².

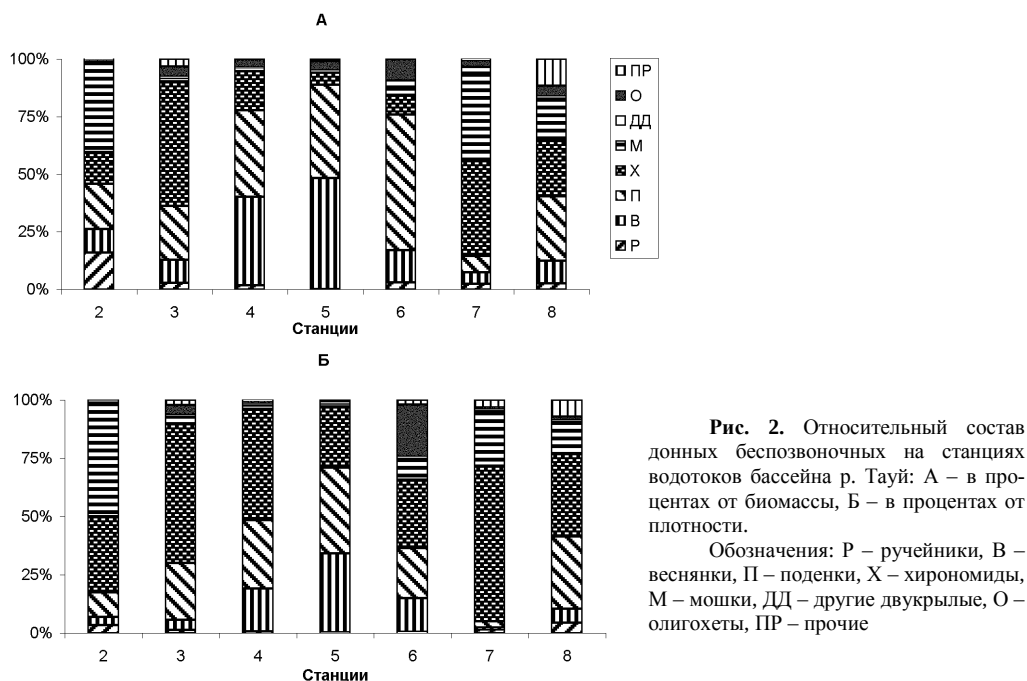


Таблица 3

Средняя за сезон плотность (N, экз./м²) донных беспозвоночных на станциях бассейна р. Тауй

Группа	Ст. 2	Ст. 3	Ст. 4	Ст. 5	Ст. 6	Ст. 7	Ст. 8
Ручейники	97,10	13,13	5,37	0,80	3,75	110,67	79,12
Веснянки	105,75	46,36	143,15	191,80	106,03	78,67	111,11
Поденки	307,43	262,26	229,20	208,80	157,28	217,34	565,34
Хирономиды	961,24	644,87	374,13	147,80	215,58	5459,19	653,81
Мошки	1449,57	30,40	10,63	8,00	67,86	1904,02	251,12
Др. двукрылые	1,42	8,94	9,94	3,20	5,69	105,80	6,67
Олигохеты	7,70	44,60	5,59	0,00	163,12	28,89	29,33
Прочие	18,79	23,80	4,16	5,60	15,60	273,78	131,12
Общая N	2948,99	1074,35	782,17	566,00	734,91	8178,36	1827,62

Характеристика станций

Станция 2. На этой станции было отмечено максимальное количество видов – 80. По количеству видов на первом месте стоят хирономиды (39), на втором – поденки (27). Количество видов ручейников было также максимальным: из 16 видов здесь было зарегистрировано одиннадцать.

По биомассе и по плотности доминировали представители семейства мошек. По биомассе их доля в сообществе составляла 39,6, а по плотности – 32,8%. В группу субдоминантов по биомассе вошли 5 видов амфибиотических насекомых, в том числе один вид ручейников (*Hydropsyche nevae*), один – веснянок (*Diura* sp.), два – поденок (*Drunella triacantha* и *Heptagenia sulphurea*), а также личинки и куколки хирономид из рода *Orthocladius*.

По плотности субдоминанты были представлены хирономидами из рода *Orthocladius* (9,9%).

Второстепенные виды по биомассе насчитывали 6 видов, а по плотности – 8, составляя вместе 11,4 и 14,4% соответственно. Прочие виды, доля которых по отдельности была меньше 1%, в сумме по биомассе составляли 13%, а по плотности – 43%.

Станция 3. Из 66 видов амфибиотических насекомых, отмеченных на этой станции, почти половина принадлежит хирономидам (32 вида). Больше половины из них (26 видов) относится к подсемейству Orthoclaadiinae. Группа доминантов по биомассе и плотности представлена личинками и куколками хирономид рода *Orthocladus* (38,1%), бывшими субдоминантами на станции 2. В группу субдоминантов по биомассе вошли представители поденки *Cinygmula putoranica* и хирономиды *Micropsectra ? viridiscutellata*, доля которых была примерно одинаковой (9,1 и 8,9% соответственно). По плотности субдоминантами являлся другой вид поденок – *Ephemerella aurivillii* (8,1%) и тот же вид хирономид – *M. ? viridiscutellata* (8,1%).

В группу второстепенных по биомассе вошли 11 видов амфибиотических насекомых и неопределенные личинки и куколки мошек, составляя в сумме около 28%. По плотности количество второстепенных видов насчитывало 12 определенных видов. В эту же группу вошли мошки и олигохеты. Доля второстепенных представителей в структуре сообщества по плотности составляла 33,5%. Прочие виды по биомассе составляли 15,8%, по плотности – 13%.

Станция 4. На этой станции зарегистрировано 55 видов амфибиотических насекомых, из которых 45,5% (25 видов) приходится на долю хирономид. Доминирующее положение по биомассе занимали личинки веснянок из рода *Suwallia* (33,2%), по плотности – личинки хирономид из рода *Orthocladus* (35,7%).

В группу субдоминантов по биомассе вошли личинки трех видов поденок (*Ameletus montanus*, *Cinygmula putoranica* и *Ephemerella aurivillii*) и водные стадии хирономид *Orthocladus* sp., составляя в сумме 37,1%. По плотности субдоминанты были представлены веснянками рода *Suwallia* (13,4%) и двумя видами поденок – *Cinygmula putoranica* и *Ephemerella aurivillii* (6,8 и 7,2% соответственно).

Второстепенные виды по биомассе насчитывали 6 видов амфибиотических насекомых. В эту же группу вошли и олигохеты. В сумме относительное содержание второстепенных видов составляло 18% от всей биомассы. По плотности группа второстепенных представлена девятью определенными видами и мошками; их относительное содержание в структуре сообщества было равно 13,9%. Прочие виды по биомассе составили около 12,5%, по плотности – 13,9%.

Станция 5. Общее число видов донных беспозвоночных, отмеченных для станции, составляло 45, причем поденки и хирономиды насчитывали примерно равное количество видов (17 и 16 видов соответственно).

Доминирующее положение по биомассе сохраняли личинки веснянки рода *Suwallia* (43,4%). В эту группу также вошли личинки поденки *Cinygmula putoranica* (18,4%). По плотности в структуре сообщества доминировали личинки веснянки *Suwallia* (22,7%), приходя на смену личинкам хирономид из рода *Orthocladus*, доминирующим на станции 4.

В группу субдоминантов по биомассе вошли личинки поденки *Ameletus montanus* (7,3%). По плотности субдоминанты насчитывали пять видов амфибиотических насекомых (*Cinygmula putoranica*, *Cinygmula* sp., *Ephemerella aurivillii*, *Orthocladus* sp. и *Poly-pedilum* sp.), составляя в сумме 45,1%. Группа второстепенных по биомассе насчитывала 8 видов амфибиотических насекомых и олигохет; их доля в структуре сообщества составила около 23%. По плотности в эту группу вошли пять определенных видов и мошки; относительная доля этих беспозвоночных в структуре сообщества была равна 13,3%. Прочие виды по биомассе составили 8,2%, по плотности – 18,9%.

Станция 6. Из 57 видов, зарегистрированных на этой станции, поденки и хирономиды составляли большую часть видового состава – 18 и 24 вида соответственно. Из группы доминантов по биомассе в субдоминирующие виды перешла веснянка *Suwallia* sp. (9,5%). Поденка *Cinygmula putoranica* стала единственным доминантом на этой стан-

ции (32,2%). По плотности населения в сообществе доминировали олигохеты (22,2%). Поденка *Cinygmula putoranica* и хирономиды *Orthocladus* sp. остались в категории субдоминантов, а на смену личинкам хирономиды *Polypedilum* sp., которые были субдоминантами на станции 5, приходят личинки *Tvetenia calvescens* из категории второстепенных видов. Личинки поденки *Ephemerella aurivillii*, которые были субдоминантами на станции 5, переходят в категорию второстепенных.

В группу второстепенных видов по биомассе вошли 10 определенных видов амфибиотических насекомых и неопределенные личинки мошек, составляющие в сумме около 32%; по плотности – 11 видов, их относительная доля в структуре сообщества была равна примерно 28%.

Прочие виды по биомассе составили 11,4%, по плотности – около 20%.

Станция 7. По количеству видов эта станция находится на втором месте после станции 2 (70 видов). Более половины видов (36 видов, или 51,4%) составили хирономиды. Поденки насчитывали 16 видов (22,9%). В структуре сообщества доминирующими по биомассе были личинки хирономиды *Sympothastia fulva* (19,7%) и мошки (37,9%). По плотности также доминировали мошки (23,3%) и личинки хирономид из рода *Orthocladus* (27,4%).

Субдоминирующие виды по биомассе были представлены личинками *Orthocladus* sp. (11,4%), а по плотности – *Sympothastia fulva* (12,7%) и *Rheotanytarsus* sp. (9,7%).

Второстепенные виды по биомассе насчитывали 8 видов амфибиотических насекомых. В эту же группу вошли и олигохеты. Вместе они составили около 19% общей биомассы. По плотности категория второстепенных включала 4 вида амфибиотических насекомых, а также неопределенных личинок цератопогонид и клещей. Доля этих групп в сумме составила 14,5%.

Относительное содержание других видов в структуре сообщества и по биомассе, и по плотности было около 12%.

Станция 8. Список видов, отмеченных для этой станции, включал 61 вид амфибиотических насекомых. Наибольшим разнообразием отличалось семейство хирономид – 35 видов или 57,4% от общего количества. На втором месте по количеству видов стояли поденки – 15 видов (24,6%). По плотности и биомассе хирономиды в целом занимали ведущее положение среди других групп водных беспозвоночных. Однако, несмотря на то что суммарная плотность и биомасса хирономид были наибольшими, ни один из представителей этого семейства не вошел в категорию доминантов. В структуре сообщества на этой станции по биомассе доминирующими были водные стадии мошек (18,5%).

К субдоминирующим по биомассе были отнесены один вид веснянок (*Diura* sp.), один – поденок (*Ecdyonurus jernensis*) и один – хирономид (*Cricotopus* gr. *tremulus*), а также планарии. В сумме их доля составила 28,9% от всей биомассы сообщества. Второстепенные виды, включающие 12 таксонов амфибиотических насекомых, клещей и олигохет, составили более 43%. Сюда вошли в основном личинки и куколки хирономид (6 видов и групп видов) и поденки (5 видов). Прочие виды составили около 10%.

В структуре сообщества по плотности ни один из таксонов не вошел в группу доминантов. Категория субдоминантов включала один вид веснянок (*Diura* sp.), два – поденок (*Heptagenia* sp. и *Metretopus* sp.), личинок хирономид из рода *Orthocladus* и мошек. В целом их относительное содержание составило 47,9% от общей плотности сообщества. Категория второстепенных включала 12 видов и групп видов амфибиотических насекомых, а также планарий, олигохет и клещей. Их доля составила около 40% от общей плотности. Прочие виды занимали 12,3% от плотности населения на этой станции.

Донные биоценозы исследуемых участков рек являются полимиксными, но, несмотря на обилие в них видов, можно выделить комплекс фоновых, которые по степени доминирования переходят из одной категории в другую. К таким видам следует отнести *Suwallia* sp., *Diura* sp., *Skwala pusilla* (веснянки), *Cinygmula putoranica*, *C. hirasana*, *Ameletus camtschaticus*, *Drunella triacantha*, *Ephemerella aurivillii* (поденки), личинки рода *Orthocladus*, *Micropsectra* ? *viridiscutellata*, *Rheosmittia spinicornis*, *Thienemanniella* sp. (хи-

рономиды), *Anagapetus schmidi* (ручейники). Все они характерны только для холодноводных водотоков. Наряду с ними в сообществах бентических животных значительную долю по биомассе и плотности занимают поденки *Baetis (Acentrella) sibiricus*, *Baetis vernus*, ручейники *Arctopsyche ladogensis*, *Hydropsyche nevae*, *Hydatophylax* sp. – эврибионтные представители ритрали, а также поденки *Ephemerella mucronata*, *Baetis fuscatus* и веснянки из рода *Isocapnia* – типичные обитатели гипоритрали. Некоторые представители амфибиотических насекомых, помимо гипоритрали, широко распространены и в потамали: поденки *Heptagenia sulphurea*, *Rhithrogena sibirica*, ручейники *Ceraclea* sp., *Mystacides* sp., *Stactobiella* sp., *Padunia forcipata*, хирономиды из подсемейства Chironominae.

Исходя из вышесказанного можно заключить, что исследуемые участки водотоков бассейна р. Тауй соответствуют нижней подзоне ритрали – гипоритрали. Здесь отмечены почти полное отсутствие зоопланктона и большое видовое разнообразие бентосных животных, что характерно для лососевых рек Дальнего Востока. Такое видовое богатство в значительной мере объясняется высоким разнообразием экологических ниш на обследованных водотоках (различные термические условия, чередование глубоких плесов с умеренной скоростью течения и быстрых мелких перекатов, разнообразие грунтов).

В сообществах донных беспозвоночных личинки и куколки амфибиотических насекомых доминировали как по биомассе, так и по плотности (табл. 4).

Таблица 4

Доля амфибиотических насекомых (%) от всей биомассы и плотности донных беспозвоночных на станциях бассейна р. Тауй

%	Ст. 2	Ст. 3	Ст. 4	Ст. 5	Ст. 6	Ст. 7	Ст. 8
Биомасса	99,0	92,2	96,1	94,9	90,7	96,5	83,7
Плотность	99,1	93,6	98,8	98,4	75,7	96,3	91,2

На станции 2 амфибиотические насекомые достигали максимального значения по биомассе и плотности. Наименьшие значения биомассы были отмечены на станции 8, а плотности – на станции 6. Среди амфибиотических насекомых наибольшее видовое разнообразие, высокая биомасса и плотность населения отмечены для поденок и хирономид, тогда как значение ручейников и веснянок в качественном и количественном отношении в гипоритрали рек значительно снижается. Это вполне согласуется с данными других авторов, изучающих распределение основных групп зообентоса вдоль профиля реки (Леванидова и др., 1989).

Трофическая структура сообществ водных беспозвоночных по способу потребления пищи

Трофическая структура сообщества является важным показателем оценки состояния любого водотока. В наиболее простом виде популяции подразделяются на два трофических уровня: хищных и нехищных (Алимов, 1989). В свою очередь Р. Меррит и К. Камминс (Merritt, Cummins, 1984), а затем и Дж. Морс с соавторами (Morse et al., 1994) выделяют среди нехищных беспозвоночных три категории по способу потребления пищи – измельчители, соскребатели и собиратели. Последние состоят из двух подгрупп: фильтрующие коллекторы, улавливающие в сети взвешенный органический материал, и подбирающие коллекторы, которые собирают с поверхности субстрата осадок из тонкого органического материала. По мнению В.Я. Леванидова (1981), группу измельчителей также следует разделить на подгруппы: макроизмельчителей, разрушающих целые опавшие листья и другие остатки, еще не распавшиеся, и микроизмельчителей, разрушающих грубые остатки и превращающих их в средний и тонкий детрит. В настоящей работе мы используем пять трофических категорий донных беспозвоночных

по способу добывания ими пищи: хищники, измельчители, соскребатели, фильтрующие коллекторы и подбирающие коллекторы. Основные трофические группы донных беспозвоночных по способу потребления пищи на станциях бассейна р. Тауй представлены в табл. 5.

Таблица 5

**Основные трофические группировки донных беспозвоночных
на станциях бассейна р. Тауй**

Виды	Станция						
	2	3	4	5	6	7	8
Хищники (Predators)							
Поденки:							
<i>Drunella triacantha</i>	•	•	•	•	•	•	
<i>Metretopus borealis</i>	•	•					•
<i>Metretopus</i> sp.							•
Веснянки:							
<i>Alloperla deminuta</i> ?			•		•		
<i>Alloperla</i> sp.				•			
<i>Arcynopteryx</i> sp.	•	•		•	•	•	•
<i>Diura</i> sp.	•	•	•	•	•	•	•
<i>Isoperla</i> sp.	•	•	•	•	•	•	
<i>Paraperla lepnevae</i>			•				
<i>Utaperla orientalis</i>				•			
<i>Skwala pusilla</i>	•	•	•	•	•		•
<i>Suwallia</i> sp.	•	•	•	•	•	•	
Ручейники:							
<i>Rhyacophila gr.sibirica</i>					•		
<i>Rhyacophila</i> sp.	•				•		•
Хирономиды:							
<i>Ablabesmyia</i> sp.							•
<i>Cryptochironomus gr. defectus</i>					•		
<i>Cryptochironomus</i> sp.	•						•
<i>Rheopelopia</i> sp.	•						
? <i>Thienemannimyia</i> sp.		•	•	•	•	•	•
Цератопогониды	•	•	•			•	•
Др. двукрылые:							
<i>Chelifera</i> sp.		•				•	
<i>Dicranota</i> sp.	•	•	•		•	•	
<i>Empedidae</i> gen. sp.	•	•	•				
<i>Hexatoma</i> sp.						•	
<i>Limnophila</i> sp.						•	
<i>Pedicia</i> sp.						•	
<i>Philodromyia</i> sp.			•				
? <i>Rhaphium</i> sp.					•		
<i>Rhamphomyia</i> sp.		•					
Планарии	•	•	•	•	•	•	•
Коллекторы-фильтраторы (Collectors-filterers)							
Ручейники:							
<i>Arctopsyche ladogensis</i>	•						

Продолжение табл. 5

Виды	Станция						
	2	3	4	5	6	7	8
<i>Brachycentrus americanus</i>						•	
<i>Hydropsyche nevae</i>	•	•	•				•
Хирономиды:							
<i>Rheotanytarsus</i> sp.	•		•		•	•	•
<i>Tanytarsus</i> sp.	•						•
Мошки	•	•	•	•	•	•	•
Коллекторы-подбиратели (Collectors-gatherers)							
Поденки:							
<i>Ameletus camtschaticus</i>	•	•	•	•			
<i>Ameletus cedrensis</i>		•					
<i>Ameletus labiatus</i>						•	
<i>Ameletus montanus</i>	•	•	•	•	•	•	
<i>Ameletus</i> sp.	•	•	•	•			•
<i>Baetis bicaudatus</i>	•	•	•		•	•	
<i>Baetis fuscatus</i>	•	•	•	•	•	•	•
<i>Baetis pseudothermicus</i>	•		•	•	•	•	
<i>Baetis vernus</i>	•				•	•	•
<i>Baetis</i> sp.	•	•	•	•	•	•	•
<i>Baetis (Acentrella) sibiricus</i>	•	•	•	•	•	•	
<i>Caenis horaria</i>	•	•					
<i>Cinygma lyriformis</i>				•	•		
<i>Cinygmula cava</i>					•		
<i>Cinygmula hirasana</i>	•	•	•	•	•		
<i>Cinygmula putoranica</i>	•	•	•	•	•		
<i>Cinygmula</i> sp.	•	•	•	•	•	•	•
<i>Ecdyonurus inversus</i>	•						
<i>Ecdyonurus jernensis</i>	•					•	•
<i>Ecdyonurus</i> sp.	•		•		•		
<i>Epeorus (Iron) maculatus</i>	•	•		•		•	
<i>Epeorus</i> sp.					•		
<i>Ephemerella aurivillii</i>	•	•	•	•	•	•	
<i>Ephemerella ignita</i>	•						•
<i>Ephemerella mucronata</i>	•		•	•		•	•
<i>Heptagenia sulphurea</i>	•					•	•
<i>Heptagenia</i> sp.							•
<i>Leptophlebia chocolata</i>	•						
<i>Leptophlebia</i> sp.	•						
<i>Rhithrogena</i> sp.	•	•	•	•	•		
<i>Siphonurus</i> sp.			•				•
Хирономиды:							
<i>Chaetocldius</i> sp.					•		
<i>Cladotanytarsus</i> sp.	•						•
<i>Corynoneura scutellata</i>	•	•		•	•	•	•
<i>Demicryptochironomus</i> sp.							•
<i>Diamesa</i> sp.			•			•	

Продолжение табл. 5

Виды	Станция						
	2	3	4	5	6	7	8
<i>Dicrotendipes modestus</i>	•						•
<i>Diplocladius cultriger</i>		•				•	
<i>Eukiefferiella</i> gr. <i>brehmi</i>	•	•	•		•	•	
<i>Eukiefferiella</i> gr. <i>claripennis</i>	•	•	•	•	•	•	•
<i>Eukiefferiella</i> gr. <i>cyanea</i>	•	•				•	
<i>Eukiefferiella</i> gr. <i>devonica</i>	•					•	
<i>Eukiefferiella</i> gr. <i>discoloripes</i>	•						
<i>Eukiefferiella</i> sp.	•		•		•	•	•
<i>Euryhapsis cilium</i>		•					
<i>Euryhapsis</i> sp.	•		•	•	•		
<i>Heterotrissocladius</i> gr. <i>marcidus</i>						•	•
<i>Krenosmittia camptophleps</i>	•	•	•	•	•	•	•
<i>Limnophyes</i> sp.		•	•		•	•	•
<i>Micropsectra</i> ? <i>viridiscutellata</i>	•	•	•	•	•	•	•
<i>Monodiamesa bathyphila</i>		•					
<i>Nanocladius</i> (N.) <i>distinctus</i>	•	•					•
<i>Neozavrelia</i> sp.						•	
? <i>Oliveridia</i> sp.	•	•	•	•			
<i>Orthocladius</i> (O.) aff. <i>annectens</i>	•					•	•
<i>Orthocladius</i> (E.) ? <i>ashei</i>		•					
<i>Orthocladius frigidus</i>							•
<i>Orthocladius</i> (E.) <i>rivulorum</i>	•	•	•		•	•	•
<i>Orthocladius</i> gr. <i>saxicola</i>	•			•		•	•
<i>Orthocladius</i> sp.	•	•	•	•	•	•	•
<i>Pagastia orientalis</i>	•				•		
<i>Paracladopelma</i> sp.							•
<i>Parakiefferiella bathophila</i>	•				•		
<i>Parakiefferiella triquetra</i>				•	•		
<i>Parakiefferiella</i> sp.	•	•	•			•	•
<i>Parametriocnemus borealpinus</i>		•	•	•	•		•
<i>Parorthocladius</i> sp.	•	•	•		•		
<i>Psectrocladius</i> (Ps.) gr. <i>psilopterus</i>	•					•	•
<i>Psectrocladius</i> (Ps.) sp.		•	•				
<i>Pseudosmittia</i> sp.		•				•	
<i>Rheocricotopus pauciseta</i>		•					•
<i>Rheosmittia spinicornis</i>	•	•	•	•	•	•	•
<i>Robackia pilicauda</i>	•						
<i>Smittia aterrima</i>			•				
<i>Smittia sedula</i>						•	
<i>Stempellina</i> sp.	•					•	•
<i>Stictochironomus</i> sp.	•	•	•				
<i>Stilocladius</i> sp.						•	
<i>Sympothastia fulva</i>	•	•	•			•	•
<i>Synorthocladius</i> sp.					•	•	•
<i>Thienemanniella</i> sp.	•	•	•		•	•	•
<i>Tvetenia</i> gr. <i>discoloripes</i>	•	•				•	•

Виды	Станция						
	2	3	4	5	6	7	8
<i>Tvetenia calvescens</i>		•	•	•	•	•	
Др. двукрылые:							
<i>Stratiomyidae</i> gen. sp.					•		
Соскребатели (Scrapers)							
Веснянки:							
<i>Taenionema japonicum</i>	•	•	•	•	•		
Ручейники:							
<i>Anagapetus schmidi</i>	•		•				
<i>Apatania stigmatella</i>	•	•					
<i>Apatania</i> sp.	•	•	•		•	•	•
<i>Padunia forcipata</i>	•	•	•	•			
Хирономиды:							
<i>Hydrobaenus</i> sp.				•		•	
Блефариды:							
<i>Agaton decorilarvae</i>						•	
<i>Agaton eoasiaticus</i>						•	
Измельчители (Shredders)							
Веснянки:							
<i>Amphinemura borealis?</i>							•
<i>Amphinemura</i> sp.	•					•	•
<i>Isocapnia arcuata?</i>				•			
<i>Isocapnia guentheri</i>				•			
<i>Nemoura</i> sp.			•				
<i>Paraleuctra?</i> sp.						•	
<i>Zapada quadribranchiata</i>							•
Ручейники:							
<i>Dinarthrodes</i> sp.						•	
<i>Hydatophylax</i> sp.	•						
<i>Onocosmoeus unicolor</i>						•	
<i>Stactobiella</i> sp.		•				•	
Хирономиды:							
<i>Bryophaenocladus</i> sp.						•	
<i>Cricotopus</i> (C.) gr. <i>tremulus</i>	•	•				•	•
<i>Cricotopus</i> sp.							•
<i>Polypedilum</i> gr. <i>convictum</i>				•		•	
<i>Polypedilum</i> sp.	•	•		•	•	•	
Др. двукрылые:							
<i>Tipula strepens</i>		•					
<i>Tipula</i> sp.					•		
<i>Limoniidae</i> gen. sp.		•					
Amphipoda:							
<i>Gammarus</i> sp.	•			•			•
Isopoda:							
<i>Asellus</i> cf. <i>hilgendorfi</i>		•					

Примечание. Таблица составлена по: Леванидов, 1981; Merritt, Cummins, 1984; Леванидова и др., 1989; Morse et al., 1994; Кочарина, Тиунова, 1997; Kocharina, 1997.

Наиболее многочисленной в видовом отношении в исследованных водотоках была группа коллекторов-подбирателей (89 видов или 60% от всего списка зообентоса), включающая в себя 33 вида поденок, 3 вида ручейников и 53 вида и групп видов хирономид. К этой категории относятся все широко распространенные виды поденок лососевых рек Дальнего Востока из семейств Ameletidae, Baetidae, Leptophlebiidae, Heptageniidae. Личинки и куколки хирономид, входящих в эту группу, принадлежат в основном к подсемействам Orthocladiinae и Diamesinae.

Группа хищников (28 видов, или 19%) состояла из трех видов поденок (*Drunella triacantha* и два вида из сем. Metrepodidae), десяти видов веснянок (все они принадлежат к двум семействам – Perlodidae и Chloroperlidae), двух видов ручейников из рода Rhyacophila, пяти видов хирономид из подсемейств Tanypodinae и Chironominae и девяти видов и групп видов других двукрылых. В эту же группу мы включили неопределенных личинок цератопогонид и планарий.

Измельчители – немногочисленная в видовом отношении группа (20 видов, или 13%). Из них к микроизмельчителям принадлежат личинки большинства видов веснянок (7 видов), известных из лососевых рек Дальнего Востока, а также умеренно холодолюбивые виды ручейников (2 вида) и хирономид (5 видов). К макроизмельчителям относятся 2 крупных вида ручейников – *Onocosmoecus flavus* и *Hydatophylax* sp., а также взрослые гаммариды *Gammarus* sp. и личинки двукрылых типулид.

Группа соскребателей состояла из 8 видов (5%): один вид веснянок, четыре – ручейников, один – хирономид и два – блефарид. В этой категории наиболее представительны в видовом отношении ручейники из родов *Apatania* и *Anagapetus*, которые широко распространены на Дальнем Востоке.

Наименее представленной в водотоках оказалась группа коллекторов-фильтраторов (5 видов, или 3%), состоящая из трех видов сетеплетущих ручейников из семейств Arg-
topsyichidae, Hydropsychidae и Brachycentridae. В эту же группу вошли и представители отряда двукрылых: два вида хирономид из подсем. Chironominae и мошки (сем. Simuliidae).

Таким образом, в водотоках бассейна р. Тауй все трофические категории были отмечены у представителей отряда Trichoptera и сем. Chironomidae из отряда Diptera. Наибольшее количество видов последних принадлежало к группе подбирающих коллекторов. Все другие категории внутри этого семейства были немногочисленны. Личинки веснянок принадлежали к трем категориям – хищникам, измельчителям и соскребателям, но последние были представлены только одним видом. Личинки поденок в основном принадлежали к группе подбирающих коллекторов и только три вида входили в категорию хищников. Среди поденок нет измельчителей.

Значительная доля хищников по биомассе была отмечена на станциях 4, 5 и 8 и составляла 38,27; 47,1 и 31%, соответственно, наименьшая – на станции 7 (устье р. Омылен) – около 9%. По плотности населения хищники доминировали на станциях 5 и 8. Здесь их относительное количество было 28 и 27% соответственно (рис. 3, А, Б).

Наибольшая биомасса и плотность коллекторов-фильтраторов были отмечены на станциях 2 и 7 и были равны 1 г/м² и 1 571 экз./м² на станции 2 (около 55% и 53% соответственно) и 1,7 г/м² и 2698 экз./м² на станции 7 (около 46% и 33% соответственно). Большую часть биомассы на станции 2 составляли мошки и личинки ручейника *Hydropsyche nevae*, а на станции 7 – только мошки. По плотности среди коллекторов-фильтраторов доминировали также мошки и личинки хирономиды *Rheotanytarsus* sp.

Категория коллекторов-подбирателей доминировала и по биомассе, и по плотности на всех станциях, лишь в некоторых случаях уступая коллекторам-фильтраторам (на станции 2). Их доля по биомассе варьировала от 26 до 81,5%, а по плотности – от 39 до 88%.

Соскребатели и измельчители составляли сравнительно небольшую часть биомассы и плотности на всех станциях. Так, доля соскребателей по биомассе изменялась от 0,74 мг/м² (0,1%) на станции 5 до 55 мг/м² (3,3%) на станции 3. По плотности представители этой группы составляли наименьший процент на станции 7 (10 экз./м², или 0,12%), наибольший – на станции 8 (74 экз./м², или 4%).

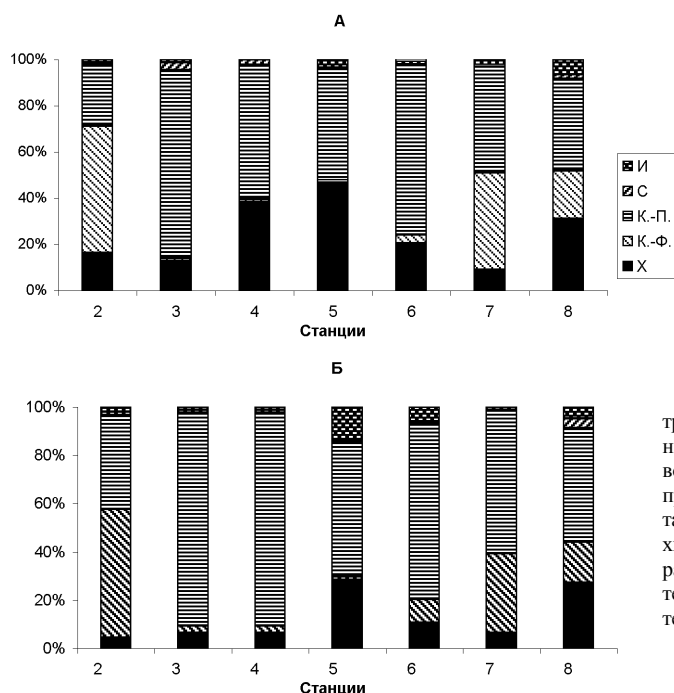


Рис. 3. Относительный состав трофических групп в сообществе донных беспозвоночных на станциях водотоков бассейна р. Тауй: А – в процентах от биомассы, Б – в процентах от плотности. Обозначения: Х – хищники, К.-Ф. – коллекторы-фильтраторы, К.-П. – коллекторы-подбиратели, С – соскребаатели, И – измельчители

Доля биомассы измельчителей варьировала от 0,06 % на станции 4 до 6,4% на станции 8. По плотности эта категория составляла наибольший процент на станции 5 (13,4%), наименьший – на станции 7 (1,12%).

В целом такое соотношение трофических групп вполне соответствует подзоне гипоритрали. Измельчители, перерабатывающие грубый аллохтонный материал, преобладают в верхней подзоне ритрали – эпиритрали, в метаритрали (средней подзоне ритрали) и гипоритрали видовой состав и биомасса их резко снижаются. В эпиритрали измельчители представлены в основном ракообразными, а в мета- и гипоритрали – личинками насекомых, главным образом веснянок. В ритрали дальневосточных лососевых рек хищники немногочисленны в видовом отношении и составляют малую часть биомассы зообентоса. Как правило, среди них отсутствуют крупные хищники из отрядов Coleoptera, Hemiptera, Odonata (Леванидов, 1981). Большинство видов, относящихся к этой категории, принадлежат отрядам веснянок и двукрылых. Коллекторы-фильтраторы обычно типичны для метаритрали, достигая на этом участке реки максимальных значений плотности и биомассы. В эту группу в основном входят личинки сетеплетущих ручейников и мошек. В гипоритрали их роль заметно снижается за счет увеличения доли коллекторов-подбирателей. Эта закономерность обусловлена увеличением в нижнем течении рек количества мелких органических частиц, служащих кормом беспозвоночным и образующихся в результате переработки измельчителями грубого аллохтонного материала. Основную массу коллекторов-подбирателей составляют поденки и хирономиды. Доля скребущих обычно наиболее высокая в среднем течении реки, в гипоритрали их количество уменьшается за счет увеличения доли коллекторов-подбирателей. Основными компонентами соскребаателей на исследованных участках рек являются личинки ручейников.

Выводы

Всего в количественных пробах, взятых на станциях исследуемых водотоков, насчитывается 148 видов и групп видов амфибиотических насекомых из 256, учтенных по количественным и качественным сборам гидробионтов, а также по сборам имаго амфи-

биотических насекомых и пробам дрефта. На исследуемых участках рек обнаружено 16 видов ручейников, 17 – веснянок, 36 – поденок, 68 – хирономид, 11 видов и групп видов других двукрылых и два вида ракообразных.

Наиболее высокие показатели сходства фаун наблюдались между станциями, расположенными на р. Челомджа и ее притоке – р. Бургали.

По биомассе и плотности в структуре сообществ на исследуемых станциях преобладают личинки амфибиотических насекомых, достигая на некоторых участках 99% от всей биомассы и плотности бентических животных. Среди них по биомассе на станциях рек Челомджа и Кава доминируют личинки поденок и веснянок, за исключением устья р. Омылен. По плотности населения в сообществах бассейна р. Тауй доминировали поденки и хирономиды. Личинки ручейников, доминирующие по биомассе только на станции 2 основной реки, на других станциях отличались невысокими ее значениями. По плотности населения они также занимают весьма скромное место в сообществах животных на всех станциях.

Донные биоценозы исследуемых участков рек являются полимиксными, но, несмотря на обилие в них видов, можно выделить комплекс фоновых, которые по степени доминирования переходят из одной категории в другую. Здесь обитают виды, характерные для мета- и гипоритрали, а также представители нижнего течения рек – потамали.

Среди трофических групп (по способу потребления пищи) на первом месте стоят подбирающие коллекторы (89 видов), на втором – хищники (28 видов), на третьем – измельчители (20 видов). Количество видов в категориях фильтрующих коллекторов и соскребателей невелико – 5 и 8 соответственно. Категория коллекторов-подбирателей доминировала среди других и по биомассе, и по плотности, лишь в некоторых случаях уступая коллекторам-фильтраторам. Хищники доминировали в основном русле рек Кава и Челомджа, в ручьях их доля была невелика. Соскребатели и измельчители составляли сравнительно небольшую часть биомассы на всех станциях.

Таким образом, изучение сообществ гидробионтов по видовому составу бентоса, степени доминирования отдельных видов беспозвоночных по биомассе и плотности, а также соотношения видов в отдельных категориях трофической структуры показало, что исследованные участки бассейна р. Тауй относятся к нижней подзоне ритрали – гипоритрали.

Благодарности

Работа была выполнена при финансовой поддержке администрации МагаданНИРО.

Авторы статьи выражают свою искреннюю признательность всем сотрудникам лаборатории пресноводной гидробиологии БПИ ДВО РАН, принимавшим активное участие в обработке материала по различным группам зообентоса, а также В.В. Богатову за ценные критические замечания, сделанные им при прочтении рукописи. Кроме того, мы благодарим сотрудников МагаданНИРО В.В. Поспехова и А.И. Мордвинова за существенную помощь при сборе гидробиологического материала.

Литература

- Алимов А.Ф. Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеиздат, 1989. 152 с.
Богатов В.В. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 1994. 210 с.
Кочарина С.Л. Биомасса и структура донного сообщества ручья Олень бассейна Верхней Колымы // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. С. 51–58.
Кочарина С.Л., Макаrenchенко Е.А., Макаrenchенко М.А., Николаева Е.А., Тиунова Т.М., Тесленко В.А. Донные беспозвоночные в экосистеме лососевой реки юга Дальнего Востока СССР // Фауна, систематика и биология пресноводных беспозвоночных. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. С. 86–108.

- Кочарина С.Л., Тиунова Т.М. Структура сообществ донных беспозвоночных реки Бикин // Экосистемы бассейна реки Бикин. Человек, среда, управление. Владивосток: ДВО РАН, 1997. С. 116–125.
- Леванидов В.Я. Биомасса и структура донных биоценозов малых водотоков Чукотского полуострова // Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 104–122.
- Леванидов В.Я. Биомасса и структура донных биоценозов реки Кедровой // Пресноводная фауна заповедника "Кедровая Падь". Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977. С. 126–158.
- Леванидов В.Я. Экосистемы лососевых рек Дальнего Востока // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. С. 3–21.
- Леванидов В.Я., Вшивкова Т.С., Кочарина С.Л. Биомасса и структура донных биоценозов лесных ручьев в верховьях бассейна Уссури // Систематика и экология рыб континентальных водоемов Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979. С. 27–35.
- Леванидов В.Я., Леванидова И.М., Николаева Е.А. Бентические сообщества рек Корякского нагорья, Пенжины и северо-западной Камчатки // Систематика и биология пресноводных организмов Северо-Востока Азии. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978 а. С. 3–26.
- Леванидов В.Я., Леванидова И.М., Николаева Е.А. Годовая динамика бентоса р. Кирпичной (юго-восточная Камчатка) // Систематика и биология пресноводных организмов Северо-Востока Азии. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978 б. С. 27–36.
- Леванидов В.Я., Вшивкова Т.С. Донные сообщества двух водотоков в окрестностях Чаплинских минеральных источников (бухта Провидения) // Систематика и биология пресноводных организмов Северо-Востока Азии. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978. С. 37–45.
- Леванидова И.М. Бентос притоков Амура (эколого-фаунистический обзор) // Изв. ТИНРО. 1968. Т. 64. С. 181–289.
- Леванидова И.М. Амфибиотические насекомые горных областей Дальнего Востока СССР. Фаунистика, экология, зоогеография Ephemeroptera, Plecoptera и Trichoptera. Л.: Наука, 1982. 215 с.
- Леванидова И.М., Кохменко Л.В. Количественные характеристики бентоса текучих водоемов Камчатки // Изв. ТИНРО. 1970. Т. 73. С. 88–99.
- Леванидова И.М., Лукьянченко Т.И., Тесленко В.А., Макаренченко М.А., Семенченко А.Ю. Экологические исследования лососевых рек Дальнего Востока СССР // Систематика и экология речных организмов. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 74–111.
- Макаренченко Е.А., Макаренченко М.А. Биомасса и структура сообщества донных беспозвоночных реки Сомнительная (остров Врангеля) // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. С. 44–50.
- Чебанова В.В., Николаева Е.Т. Бентос ключа Карымайский (юго-западная Камчатка) // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. С. 38–43.
- Illies J., Botosaneanu L. Problems et methodes de la Classification et de la Zonation ecologique des eaux courantes, considerees surtout du Point de vue faunistique // Int. Verein. Theor. angewandte Limnol. 1963. V. 12. S. 1–57.
- Kocharina S.L. The larval retreats and food of three species of net-spinning caddis flies in a River of the foothill type (Russian Far East, South Primorye) // Russian J. of Aquatic Ecology. 1997. V. 6 (1–2). P. 43–51.
- Merritt R.W., Cummins K.W. An Introduction to the aquatic insects of North America. (2nd Edition), Kendall / Hunt, Publishing Company, Dubuque, Iowa, 1984. 722 p.
- Morse J.C., Jang L., Tian L. Aquatic insects of China useful for monitoring water quality. Published by Hohai University Press, Nanjing., 1994. 570 p.
- Sorensen T. A method of estimating groups of aqual amplitude in plant society based of similarity of species content // K. Danske Vidensk Selsk. 1948. Bd 5. S. 1–34.