ЛЕСОВЕДЕНИЕ, 2024, № 4, с.421–446

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 57.574.58

БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ — ДЕСТРУКТОРЫ ЛИСТОВОГО ОПАДА В ЛЕСНЫХ ВОДОТОКАХ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ[1]

© 2024 г. Т. С. Вшивкова[а, б, *]

[а] ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, пр-т 100-летия Владивостока, д. 159/1, Владивосток, 690022, Россия

[б] Владивостокский государственный университет, ул. Гоголя, д. 41, Владивосток, 690014, Россия

* E-mail: vshivkova@biosoil.ru

Поступила в редакцию 06.03.2024

После доработки 09.04.2024

Принята к публикации 08.07.2024

Малонарушенные лесные территории (МЛТ) являются важной частью ценных природных территорий. Они представляют крупные участки дикой природы в пределах лесной зоны и выполняют защитные, климаторегулирующие функции, уменьшают концентрацию парниковых газов, поддерживают сохранение биоразнообразия, играют важную роль в углеродном круговороте. На Дальнем Востоке России процессы круговорота углерода до настоящего времени изучены недостаточно, особенно в пределах лесных речных экосистем. Одним из первых этапов исследований, позволяющих понять закономерности трансформации и транспорта углерода в речных экосистемах, должно стать изучение видовой и трофической структуры речных сообществ, выявление организмов — первичных деструкторов органического вещества и алгоритмов последовательной переработки автохтонной и аллохтонной органики, продуцируемой в речных и прилежащих наземных экосистемах. В работе приведены результаты анализа структуры донных сообществ 22 водотоков (44 местообитания), расположенных на лесных и обезлесенных территориях, и выделено 5 типов сообществ (с 10 подтипами), соответствующих продольным зонам реки и основным параметрам, обусловливающим архитектуру и «экономику» речной экосистемы в соответствии с концепцией речного континуума. Установлено, что основным первичным деструктором листового опада в верховьях рек на юге Дальнего Востока РФ являются ракообразные гаммариды. Показано, что нарушение лесного покрова приводит к изменению коренной структуры речных сообществ и ведет к необратимым изменениям в экосистеме.

Ключевые слова: речные экосистемы, концепция речного континуума, видовая и трофическая структуры донных сообществ, функционально-трофические группировки (FFG).

DOI: 10.31857/S0024114824040096, **EDN:** PDCXXP

В России площадь малонарушенных лесов (МЛТ) составляет около 290 млн га. В Восточной Сибири, наименее затронутой современным природопользованием, 39 % территории к югу от северной границы лесной зоны относится к малонарушенным лесам; за ней следуют Дальний Восток (31 %), Западная Сибирь (25 %) и европейская часть страны (9 %) (Карта... 2001). В последние годы лесные экосистемы стали рассматриваться как центры связывания (депонирования) атмосферного углерода, позволяющие хотя бы частично сбалансировать мощные антропогенные выбросы углекислого газа в атмосферу. Значительная часть углерода депонируется именно малонарушенными, старовозрастными лесами. Такие леса способны служить стоками углерода в течение столетий. Они являются поставщиками легкоокисляемых (листовой опад, отмерший перифитон) и трудноминерализуемых органических веществ (гумус, лигносодержащие растительные остатки), а также растворенных минеральных веществ и взвесей, являющихся важным звеном в трофической структуре наземных и водных экосистем.

Малонарушенные кедрово-широколиственные леса Дальнего Востока России сохраняют большие объемы органического углерода — более 200 т/га. Суммарные объемы депонирования углерода лесами России оцениваются в 261.64 млн т в год, что эквивалентно 959 млн т углекислого газа (Исаев и др., 1995). Однако в результате антропогенных факторов (пожары, сведение лесов при масштабных рубках, создание инфраструктуры, горнодобывающая деятельность и т. д.) территории этих ценных лесов сокращаются.

[1] Работа выполнена по теме государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (№ 121031 000 147-6).

По некоторым данным, в России в последние годы исчезает до 4.4 тысячи га в день. Рубки, особенно сплошные, помимо изъятия древесной биомассы оказывают и другое воздействие на баланс углерода — идет разложение порубочных остатков, а повреждение почвы приводит к вымыванию запасенного в ней углерода (Чугунов, 2019).

Особенно серьезные последствия сведения лесов проявляются на верхних участках речных бассейнов, в пределах малых и средних водотоков, являющихся питающими элементами более крупных рек. В таких водотоках транспорт органического вещества носит специфический характер. Первичная продукция здесь образуется за счет аллохтонного органического материала, поступающего в водотоки в виде листового опада с прибрежных участков, и эпилитонных водорослей (автохтонная органика). Роль аллохтонного материала особенно велика в верховьях, на лесных участках с плотно сомкнутыми кронами деревьев, которые затеняют зеркало водотока и препятствуют массовому развитию водорослей. Именно здесь листовой опад становится главным источником питания для большого числа водных беспозвоночных, деструктурируется ими, минерализуется водными микроорганизмами, превращаясь в результате в более доступный пищевой ресурс для сообществ водных организмов, расположенных ниже по течению (Tank et al., 2010; Lin, Webster, 2013; Aguiar et al., 2018). При снижении количества поступающего листового опада в результате сведения лесной растительности (вырубки, лесные пожары) происходит снижение численности и биоразнообразия листогрызущих беспозвоночных — измельчителей (shredders), которые служат кормовой базой рыб. Это особенно важно понимать при проведении природоохранной деятельности в тихоокеанском регионе (бассейн Тихого океана), где малые реки в большом числе являются лососевыми. Ниже по течению реки, при увеличении ширины русла, происходит уменьшение затененности лесным пологом (затенение кронами деревьев остается только в прибрежной зоне), что сказывается на изменении условий освещенности водотоков и приводит к активному развитию автохтонной водной растительности (перифитонные водоросли), в результате чего происходит изменение баланса между продукционными и деструкционными процессами в водотоке (Ulrich et al., 1993; Sinsabaugh, 1997; Ferreira et al., 2020), меняются структура сообществ и функциональные связи в них (Vannote et al., 1980; Doretto et al., 2020).

Малонарушенные лесные территории в ДВФО занимают в основном территории в пределах 60—40° широты и 120—165° долготы (рис. 1). Наиболее ценными считаются кедрово-широколиственные леса – 3.3 млн га (1.2 %), растущие только на юге Дальнего Востока. Особую ценность имеют **черно-пихтово-кедрово-широколиственные леса**, это самая сложная по структуре и функциям лесная экосистема Российской Федерации — часть биома умеренных хвойно-широколиственных лесов мира. Они обладают сложной структурой и высоким биоразнообразием. Площадь этих лесов в настоящее время крайне мала. В основном они распространены в северной части Корейского полуострова и в самой южной части российского Дальнего Востока до северной широты 44 градуса, лишь незначительно заходя на территорию северо-восточного Китая и на территории Южного Приморья, где они составляют около 30 % от общего ареала. Почти все они находятся на особо охраняемых природных территориях (Манько, Жильцов, 1998; Манько, 2000; Корякин, 2007; Кожевникова, Дюкарев, 2011).

Для понимания закономерностей круговорота углерода в малонарушенных старовозрастных лесах необходимо знать закономерности его движения в различных структурных частях лесных экосистем, включающих наземные и водные (речные, озерные, болотные) субъединицы. На Дальнем Востоке России такие исследования находятся на начальном этапе. До сих пор изучению трансформации и транспортации аллохтонного органического вещества в речных экосистемах региона, особенно на первых этапах его деструкции, производимой организмами макрозообентоса в верховьях водотоков, уделялось недостаточно внимания (Тиунова, 2001; Тиунова и др., 2003; Богатов, 2014; Bogatov et al., 2021, 2024). Однако история исследования структурных и функциональных характеристик донных сообществ беспозвоночных в речных экосистемах малых рек Дальнего Востока насчитывает уже более пятидесяти лет, что является хорошей теоретической базой для организации современных направлений по изучению круговорота углерода в экосистемах малых рек, расположенных в пределах МЛТ Дальневосточного региона РФ (Богатов, 1913, 1914; Леванидов, 1976, 1977, 1981; Леванидов, Вшивкова, 1978; Леванидов и др., 1978, 1979; Леванидова, 1982; Тесленко, 1986; Вшивкова, 1988; Кочарина и др., 1988; Леванидова и др., 1989; Кочарина, Тиунова, 1997; Вшивкова, Рязанова, 1998; Тиунова, 2001, 2008; Кочарина, 2005; Леман и др., 2005; Чебанова, 2009; Богатов и др., 2010; Богатов, Федоровский, 2017; Вшивкова и др., 2021а, 2021б; и др.).

Цель настоящей работы — анализ видовой и трофической структуры донных сообществ беспозвоночных, развивающихся в верховьях речных экосистем, расположенных в ненарушенных лесных формациях (МЛТ) Дальнего Востока РФ и тестирование концепции речного континуума (River Continuum Concept) в применении к дальневосточным водотокам.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Район наших исследований ограничен территорией Тихоокеанской России (Бакланов, Романов, 2009; Бакланов, 2015) и относится в основном к зоне широколиственно-хвойных лесов. Основное внимание

уделялось изучению верхних участков лесных водотоков, в качестве сравнения были рассмотрены донные сообщества безлесных территорий северной части ДВО (рис. 1).

Для анализа видовой и трофической структуры речных донных сообществ выбрали 22 водотока и 44 точки (места отбора проб, станции); из них 17 водотоков (39 станций) расположены в лесной зоне и 5 водотоков (5 станций) — в безлесной, тундровой зоне (табл. 1).

В работе использовали как неопубликованные ранее собственные данные (в табл. 2 они отмечены астериском), так и опубликованные (приведены источники). Типы лесных формаций, в которых расположены места отбора проб, приведены по Б. П. Колесникову (1956). В качестве сравнения рассматриваются альтернативные примеры донных сообществ безлесных тундровых территорий северной части ДВФО.

Методы сбора водных беспозвоночных при осуществлении собственных сборов и во всех цитируемых статьях были одинаковы и выполнены по стандартным методикам и стандартными пробоотборниками, предназначенными для сбора бентоса на галечно-каменистых и крупнокаменистых грунтах (Вшивкова и др., 2019). Количественные пробы отбирали рамочными пробоотборниками: малым бентометром Сарбера (модификация): площадь охвата дна 25 × 25 см = 0.0625 м^2) (Surber, 1937) и бентометром В. Я. Леванидова (40 × 30 см = 0.12 м^2) (Леванидов, 1976). При отборе условно количественных проб применяли метод принудительного дрифта с использованием стандартного донного сачка (D-net) (Вшивкова и др., 2019). Донный сачок (D-frame deep net, D-net) имеет ширину 0.3 м и высоту 0.3 м;

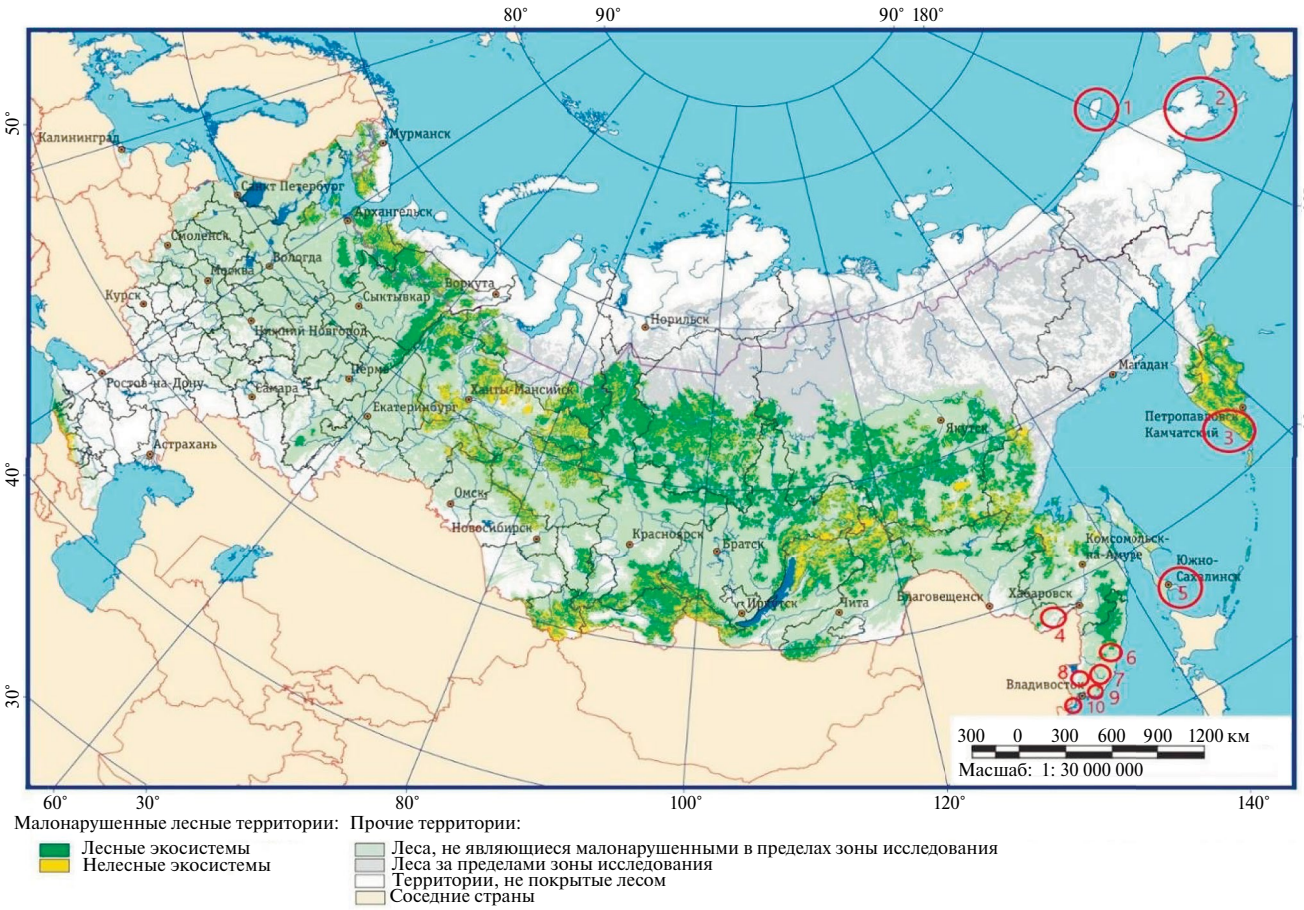

Рис. 1. Карта малонарушенных лесов России (по www.transparentworld). *Безлесные зоны*: 1 — о. Врангеля, 2 — Чукотский АО. *Лесные зоны*: 3 — каменно-березовые леса Западно-Камчатской провинции; 4 — кедрово-широколиственные леса Маньчжурской материковой провинции (центральный кластер заповедника «Бастак»); 5 — пихтово-еловые леса с примесью лиственных пород (юго-восточная часть Сахалина, бас. р. Найбы); 6 — северные кедрово-широколиственные леса Амурско-Уссурийской провинции (восточная часть Сихотэ-Алинского заповедника); 7 — типичные кедрово-широколиственные леса Приморско-Уссурийской лесорастительной провинции кедрово-широколиственные, дубовые и широколиственные (липовые) леса (Верхне-Уссурийский стационар); 8 — южные кедрово-широколиственные леса Южно-Приморской лесорастительной провинции (Уссурийский заповедник); 9 — черно-пихтовые-широколиственные леса; 10 — реликтовые лиановые чернопихтово-широколиственные леса (заповедник «Кедровая падь»).

Таблица 1. Список проанализированных речных участков на 22 избранных водотоках Дальнего Востока РФ и краткая информация условий обитания

№	Название водотока	Регион/ район	Дата	Зона реки	Ширина русла, м	B*	L, баллы	F, %
1	Руч. Горайский, ст. «11»	ПК, ЗКп	Лето 1972—3	U-Er	2—3	11	0	100
2	Р. Кедровая, ст. 5	ПК, ЗКп	23.06.2008	U-Er	2—3	10—11	0	100
3	Р. Кедровая, ст. 6	ПК, ЗКп	23.06.2008	Er	3—3.5	10—11	1	100
4	Р. Кедровая, ст. 9	ПК, ЗКп	23.06.2008	Er	4—4.5	10—11	3	100
5	Р. Кедровая, ст. 10	ПК, ЗКп	23.06.2008	Er	4	10—11	1	100
6	Р. Кедровая, ст. 11	ПК, ЗКп	23.06.2008	U-Mr	5—7	10—11	1—2	100
7	Р. Кедровая, ст. 12 («3»)	ПК, ЗКп	06—08. 1972	Mr	15	10—11	3	100
8	Р. Кедровая, ст. 12	ПК, ЗКп	13.10.2023	Mr	15—17	9—10	3	100
9	Р. Кедровая, ст. 13	ПК, ЗКп	23.06.2008	MR	12—15	9—10	3	90
10	Р. Кедровая, ст. 14	ПК, ЗКп	23.06.2008	L—Mr	12—14	8	5	50
11	Р. Фроловка, ст. 3	ПК, Прт	06—08. 1984	HCr	1—1.5	11	0	100
12	Р. Фроловка, ст. 9	ПК, Прт	06—08. 1984	Mr	6.6	10—11	4	100
13	Р. Фроловка, ст. 10	ПК, Прт	06—08. 1984	Mr	6.1	10	4	100
14	Р. Ключ Толстый, ст. 2	ПК, Прт	19.10.2023	U-Mr	2.5	9—10	3	50
15	Р. Комаровка, ст. 3	ПК, Усс	06.07.1984	U-Er	4—4.5	11	0	100
16	Р. Комаровка, ст. 7	ПК, Усс	05.07.1984	U-Mr	7—10	10—11	1—2	100
17	Р. Черная Речка, ст. 1	ПК, Влк	04.11.2014	HCr	0.5—1.0	11	2	80
18	Р. Черная Речка, ст. 1	ПК, Влк	18.07.2016	HCr	0.5—0.6	11	2	70
19	Р. Черная Речка, ст. 2	ПК, Влк	18.07..2016	U-Er	3—4	10—11	4	70
20	Р. Вторая Речка, ст. 1	ПК, Влк	14.10.2008	HCr-U-Er	0.8—1.0	11	0	100
21	Р. Вторая Речка, ст. 1	ПК, Влк	23.10.2020	HCr-U-Er	1.1	11	1	80
22	Р. Вторая Речка, ст. 1	ПК, Влк	26.08.2021	HCr-U-Er	0.65	11	1	80
23	Руч. Академический, ст. 1	ПК, Влк	18.09.2017	U-Er	0.5	10	0	100
24	Руч. Академический, ст. 2	ПК, Влк	18.09.2017	U-Er	1.5—2.0	10	0—1	80
25	Руч. Океанский, ст. 1	ПК, Влк	22.09.2009	U-Er	2.0	10	0	100
26	Руч. Океанский, ст. 1	ПК, Влк	06.09.2015	U-Er	2.35	10	0—1	70
27	Руч. Океанский, ст. 1	ПК, Влк	27.06.2022	U-Er	1.8	10	1	70
28	Р. Рудная, верховье	ПК, Длг	лето 1982—83	U-Mr	3—4	9—10	4	70
29	Р. Вилка, пгт. Терней	ПК, Трн	01.06.2021	Er	14.0	9—8	5	50
30	Р. Средний Соренак	ЕО, Бст	21.07.2022	Er	8.0	10	3—4	100
31	Р. Бастак, ст. 7Ba	ЕО, Бст	21.07.2022	Mr	23.0	10—11	3—4	100
32	Р. Икура, ст. 2Ba	ЕО, Бст	04.08.2019	Er	4—5	10	2	100
33	Р. Икура, ст. 2Bb	ЕО, Бст	04.08.2019	Er	4—5	10	2	100
34	Р. Икура, ст. 2Bc, плёс	ЕО, Бст	04.08.2019	Er	4—5	6	0	100
35	Руч. Дубовая сопка	ЕО, Бст	06.08.2019	HCr	0.5—1.0	10	0	100
36	Р. Начилова, ст. 1	КМ, Зп	07.2003—2004	Er	6	10	4—5	100
37	Р. Начилова, ст. 2	КМ, Зп	07.2003—2004	Er	5—6	9—10	5	100
38	Р. Начилова, ст. 4	КМ, Зп	07.2003—2004	Mr	16—20	8—9	5	100
39	Р. Микочева, ст. 3	КМ, Зп	07.2003—2004	Mr	9—13	9	5	100
40	Руч. Геологический	ЧК, зК	20.07.1973	Er	2—4	9—10	5	0
41	Руч. Нырвакинотвеем	ЧК, зК	23.07.1973	Er	2—4	9	5	0
42	Руч. Лаврентьевский	ЧК, бЛ	26—28.07.1972	Er	2—3	10—11	5	0
43	Руч. Невидимка	ЧК, Ул	02.08.1972	Er	2	11	5	0
44	Р. Сомнительная	МГ, Врг	9—10.07.1979	Er	5	10—11	5	0

Примечание. ПК — Приморский край, ЕО — Еврейская АО, КМ — Камчатский край, ЧК — Чукотский АО, МГ — Магаданская область. Зкп — Хасанский район, заповедник «Кедровая падь»; Прт — Партизанский район; Усс — Уссурийский район, Уссурийский заповедник; Влк — Владивосток; Длг — Дальнегорский район, г. Дальнегорск; Трн — Тернейский район, пгт. Терней; Бст — заповедник «Бастак»; Зп — юго-западная Камчатка; зК — бас. залива Креста, бЛ — бас. бухты Лаврентия; Ул — бас. Уэленской лагуны; Врг — о-в Врангеля. Продольные зоны русла: HCr — гипокреналь, U-Er — верхняя эпиритраль, Er — эпиритраль, U-Mr — верхняя метаритраль, Mr — метаритраль. B* — характер донного субстрата: 11 — валунный с галькой, 10 — галечно-гравийный с валунами, 9 — галечный, 8 — галечно-гравийный, 7 — гравийный, 6 — песчано-гравийно-илистый. L — освещенность русла: 0 — водоток полностью затенен, 1 — узкий просвет между кронами деревьев, 2 — умеренный просвет, 3 — значительный просвет, 4 — водоток затенен лишь у берега, 5 — полностью освещен. F — естественная залесенность, %.

нижняя часть сачка, которую прижимают к субстрату — прямая; верхняя — полуизогнутой формы; длина рукояти варьируется от 1.5 до 2 м. К металлической рамке прикрепляется конусная сеть или мешок для захвата организмов. Сбор при стандартной процедуре экспресс-мониторинга на водотоках производят следующим образом. Двое сборщиков становятся в русло водотока на место с наиболее сильным течением (стрежень), один прижимает донный сачок к поверхности грунта, другой выше по течению тщательно перемешивает грунт на протяжении 3 метров в течение 1 минуты. При отборе на однородных субстратах (протокол № 1) следует выбирать перекаты, типичные для исследуемого участка реки. Отбор проб производится в 3 повторностях по центру течения (стрежень): а) в начале переката; б) в середине и, в) на сливе (нижняя часть переката). Весь материал из 3 повторностей фиксируется в одну емкость, что отмечается в этикетке и регистрационном журнале. Таким образом, эта проба является комплексной. Данный подход учитывает мозаичность распределения бентоса, и проба является более репрезентативной.

Практически все изученные местообитания расположены в пределах речных русел, соответствующих категории «бродных» (weadable) рек (Barbour et al., 1999), к которым относятся малые реки и верхние участки средних рек. Ширина в местах отбора проб на избранных водотоках варьирует от 0.5 до 20 м. Продольные зоны и подзоны выделены в соответствии с классификацией И. Иллиеса и Л. Ботошеняну (Illies, Botosaneanu, 1963), в некоторых случаях участки подзон конкретизировали, выделяя, например, верхнюю эпиритраль, нижнюю метаритраль и т. д. (табл. 1).

При определении трофической структуры сообществ руководствовались концепцией речного континуума (River Continuum Concept, RCC) и классификацией водных беспозвоночных, разделяющих гидробионтов на функционально-трофические группы (гильдии) по типу питания и способу переработки автохтонного и аллохтонного органического материала (Vannote et al., 1980; Morse et al., 1994; Barbour et al., 1999; Вшивкова и др., 2019). Ниже приводим краткое изложение принципов концепции речного континуума.

Концепция речного континуума

Принцип трансформации и транспортирования органического материала по продольному профилю реки и закономерности формирования речных сообществ в зависимости от изменяющихся факторов среды и типов пищевого ресурса были сформулированы в 1980 году группой американских исследователей (Vannote et al., 1980) в виде концепции речного континуума (RCC) (рис. 2), которая получила широкое развитие в ритробиологических исследованиях во многих странах мира, в том числе на Дальнем Востоке России (Wallace, Merritt, 1980; Wallace et al., 1982, 2000, 2001; Dudgeon, 1982, 2008; Minshall et al., 1983; Вшивкова, 1988; Леванидова и др., 1989; Cummins et al., 1989; Vshivkova, 1991; Morse et al., 1994, 2007; Wetzel, 1995; Wallace, Webster, 1996; Вшивкова, Рязанова, 1998; Dobson et al., 2002; Hauer et al., 2003; Thorp et al., 2008; Yule et al., 2009; Tank et al., 2010; Brown et al., 2011; Богатов, 2013; Aguiar, 2018; Makaka, 2018; Батурина, 2019; Doretto et al., 2020; и др.).

Суть концепции заключается в понимании целостности и устойчивости речной системы, детерминирующихся непрерывностью потока вещества и энергии, характер которого на всем протяжении водотока определяется влиянием континуума физических параметров среды. Процессы накопления, транспорта, утилизации и синтеза органического вещества происходят непрерывно и взаимосвязано вдоль русла реки. В каждой конкретной точке водотока органическое вещество, необходимое для формирования биологической продукции консументов, поступает из трех основных источников: локальные смывы органического вещества из прибрежных систем и листовой опад, непосредственно поступающий в реку с древесных крон — аллохтонная продукция; первичная продукция водных растений (мох, водоросли, высшая водная растительность) — автохтонная продукция; транспорт взвешенного в потоке органического вещества с вышерасположенных участков — смешанное происхождение. Соотношение величин этих трех типов продукции меняется на протяжении русла.

RCC рассматривает бентосные сообщества как один из основных компонентов переработки и аккумуляции органического вещества. Структура бентосных сообществ зависит от соотношения типов органического вещества на каждом конкретном участке русла. Таким образом, количественные и качественные характеристики потока органического вещества детерминируют структуру биотических сообществ (Cummins, 1974; Vannote et al., 1980; Gregory et al., 2003; Thorp et al., 2008; и др.) (рис. 2). Глубокий анализ зависимостей в распределении речного бентоса авторами RCC максимально полно объяснил экономичное и эффективное устройство жизни в водотоках, дав основу для повышения прогностичности научных исследований в области ритробиологии и укрепив научную основу в планировании мониторинговых работ на реках.

Особенно важными при формировании градиентных сообществ являются: температура воды, тип субстрата, скорость и расход воды, морфология и освещенность водотока, характер прибрежной растительности, тип основного органического вещества и энергозатраты из аллохтонных и автохтонных источников — они являются определяющими факторами при формировании донных сообществ и дифференцируют их в рамках основных типов. Эти факторы изменяются предсказуемым образом от верховьев к устью и обусловливают предсказуемое изменение биоразнообразия (рис. 3а, б), а также распределение

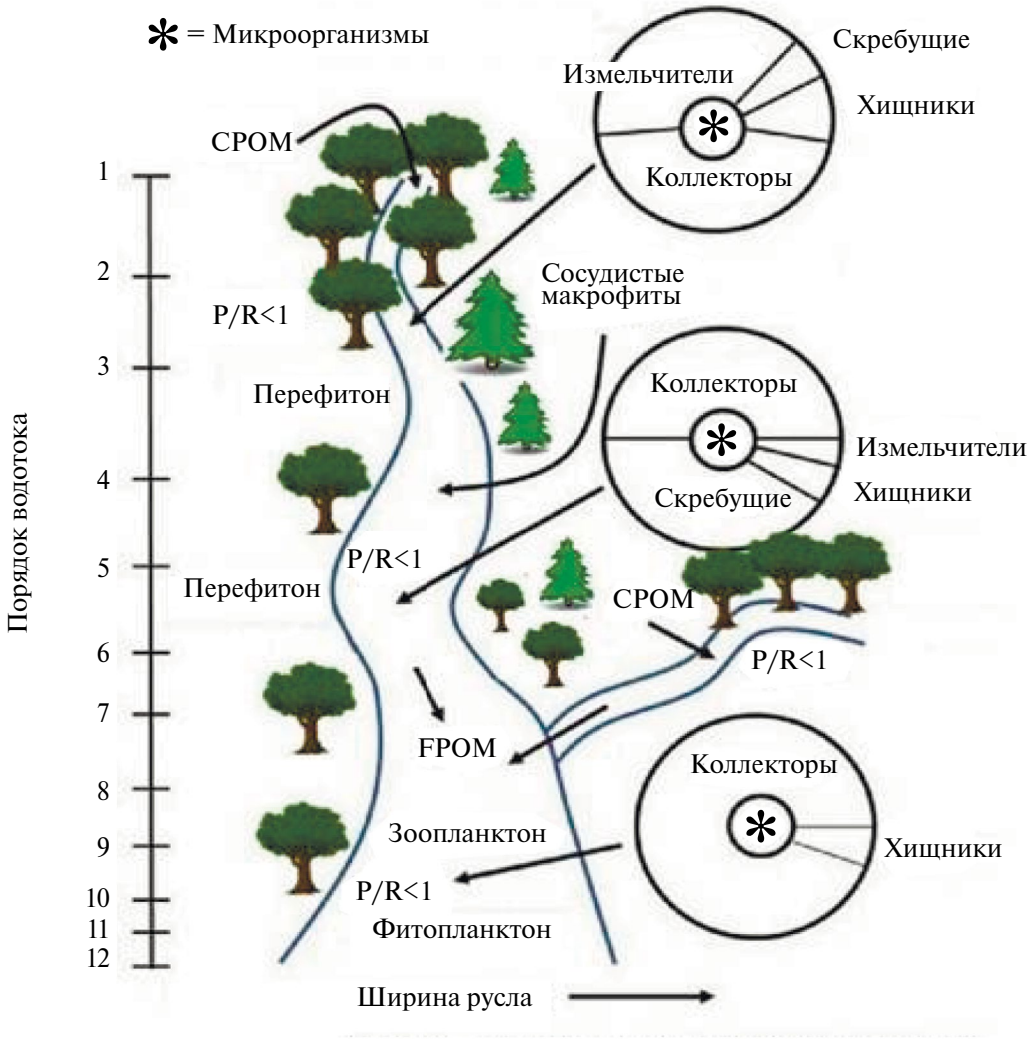

Рис. 2. Иллюстрация концепции речного континуума. Круговые диаграммы показывают относительную долю функционально-трофических группировок в донных сообществах, расположенных по продольному профилю реки; CPOM — крупнодисперсное органическое вещество, FPOM — мелкодисперсное органическое вещество; DOM — растворенное органическое вещество; P/R < 1 указывает, что дыхание превышает первичную продукцию (Vannote et al., 1980: модификация Wohl, 2018).

пищевых гильдий водных беспозвоночных – функционально-трофических группировок (functional feeding groups, FFG) вдоль речного континуума (рис. 2). Выделены 5 основных трофических группировок: измельчители (shredders), скребущие (scrapers), фильтраторы (collector-filterers), сборщики (collector-gatherers) и хищники (predators) (Vannote et al., 1980; Wallace, Merrit, 1980; Morse et al., 1994; и др.).

Органическое вещество в водотоках, как уже сказано выше, имеет разные источники происхождения. Различают органическое вещество *аллохтонного* (вне водоема) и *автохтонного* (внутри водоема) происхождения. *Аллохтонное органическое вещество* поступает в водоток как напрямую с прибрежных территорий, так и в результате занесения ветровыми потоками. Это может быть вещество растительного (листовой опад, ветки, фрукты) и животного (экскременты животных или их мертвые тела) происхождения. Различают *крупнодисперсное органическое вещество* (CPOM = coarse particulate organic matter), *мелкодисперсное* (FPOM = fine particulate organic matter) и *растворенное органическое вещество* (DOM = dissolved organic matter). CPOM подвергается определенному процессу деградации внутри водной системы. Например, разложение листовых пластин (широколиственный опад) происходит как в результате химических процессов, участвующих в разложении (выщелачивание), так и благодаря работе грибов, бактерий, а также беспозвоночных фито- и детритофагов (Petersen, Cummins, 1974; Findlay, Arsuffi, 1989; Gessner, Chauvet, 1994; Crowl et al., 2001; Li, Dudgeon, 2008; Nelson, 2011; Lin, Webster, 2013; Griffiths, Tiegs, 2016) (рис. 3в).

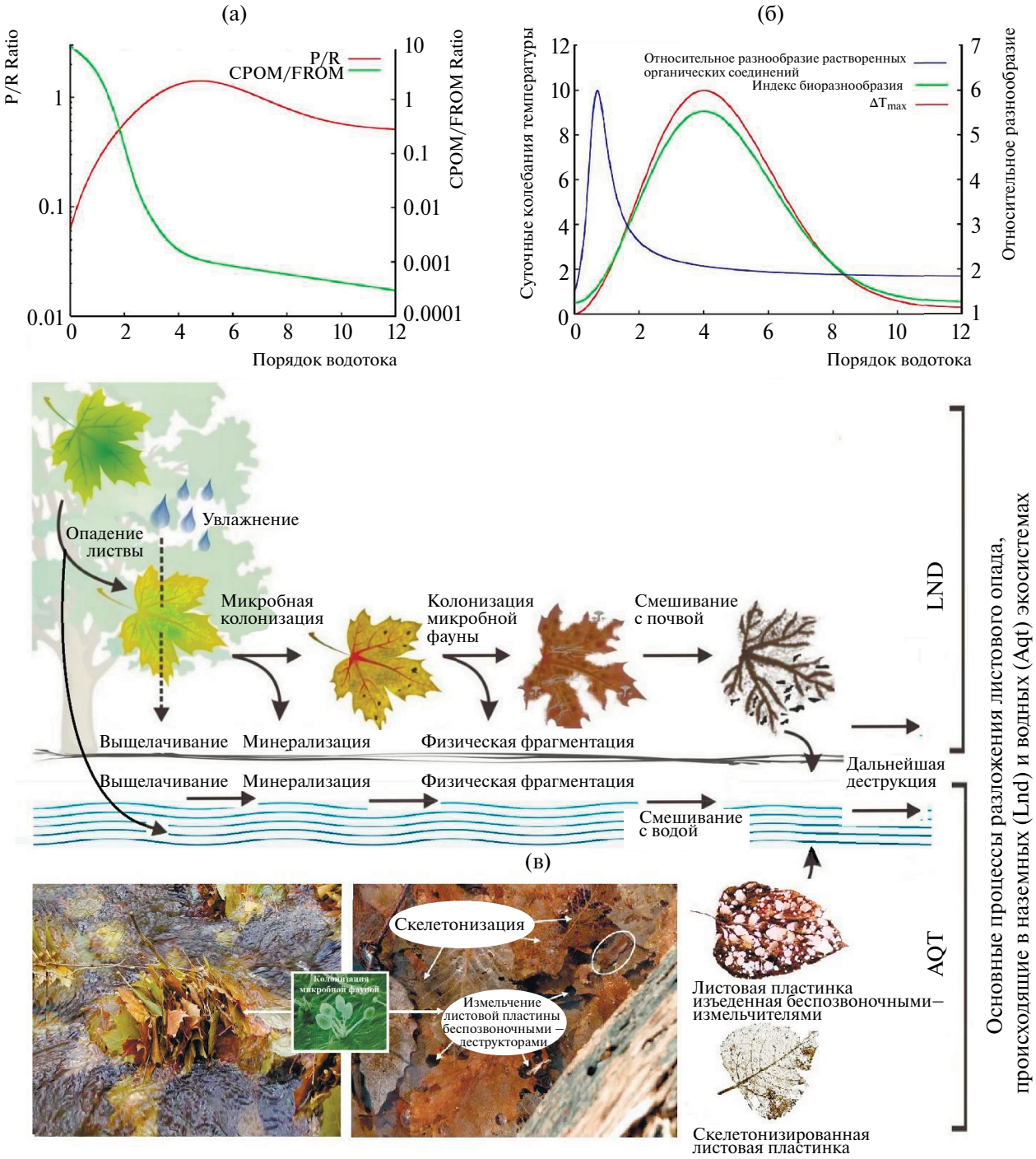

Рис. 3. Иллюстрация распределения основных параметров и процессов деструкции и транспортирования органического вещества в речных экосистемах: а, б — гипотетическое распределение выбранных параметров по речному континууму от истока к устью (по Vannote et al., 1980); в — схема деструкции листового опада в наземных и водных экосистемах (по Tennakoon et al., 2021 и ориг.).

На самых первых этапах в активной деструктуризации листового опада и других крупных растительных частей участвуют микробы и беспозвоночные — измельчители. Затем бактерии и грибы колонизируют лист, смягчая его, поскольку мицелий гриба, внедряясь, «разрыхляет» листовую пластину. Отмечено, что состав микробного сообщества проявляет специфичность при колонизации различных видов деревьев. Комбинированное действие бактерий, грибов, животных и химических процессов ускоряет

процессы растительного разложения, и измельченное вещество в виде CPOM и FPOM поступает в толщу потока как новое по форме органическое вещество. Обогащение бактериями и грибами частиц грубого и тонкого органического вещества усиливает их пищевую (энергетическую) ценность — бактерии как бы становятся «слоем масла на кусочке хлеба» (Cummins, 1974; Petersen, Cummins, 1974; Dudgeon, 1982; Wallace et al., 1982, 2000, 2001; Meyer, O'Hop, 1983; Webster, Benfield, 1986; Findlay, Arsuffi, 1989; Gessner M., Chauvet E., 1994; Wallace, Webster, 1996; Ribblett et al., 2005; Yule et al., 2009; Pozo et al., 2011; Воронин, Черняковская, 2012; Swan, Kominoski, 2012; Вшивкова и др., 2019; Ferreira et al., 2020; Bogatov et al., 2021). Сходные процессы переработки листового опада происходят и в наземных лесных экосистемах (Tennakoon et al., 2021; и др.).

Верхние участки водотоков (ручьи 1—3 порядка) часто сильно затенены и получают большое количество органического вещества от прибрежной растительности, являясь гетеротрофными зонами, где соотношение валового фотосинтеза (P) к дыханию (R) меньше единицы (рис. 3а). Здесь преобладают каменисто-галечные грубые субстраты, поскольку градиенты потока и эрозионные процессы высоки, на них формируются сообщества с преобладанием измельчителей, являющихся первыми механическими деструкторами листового опада. Листовой опад и продукты его первичной деструкции измельчителями относят к категории грубодисперсного органического вещества — CPOM (coarse particulate organic matter). При дальнейшем разложении CPOM в процессе выщелачивания, микробной колонизации и минерализации, физической фрагментации происходит его дальнейшее измельчение и превращение в тонкодисперсное органическое вещество — FPOM (fine particulate organic matter), которое экспортируется водным потоком на нижние этажи водотока и улавливается из потока фильтраторами, а при отложении на дно — коллекторами-сборщиками. Далее FPOM трансформируется в растворенное органическое вещество DOM (dissolved organic matter), которое, в конце концов, способно коагулироваться в желатинообразные пеллеты — пищевой ресурс коллекторов-сборщиков (рис. 4).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ видовой и трофической структуры исследованных водотоков показал высокое их соответствие концепции речного континуума. В зависимости от условий обитания формируются следующие сообщества: А — измельчителей, Б — скребущих, В — фильтраторов и Г — коллекторов-сборщиков (нумерация местообитаний, в том числе по датам сбора, приводится в соответствии с табл. 2).

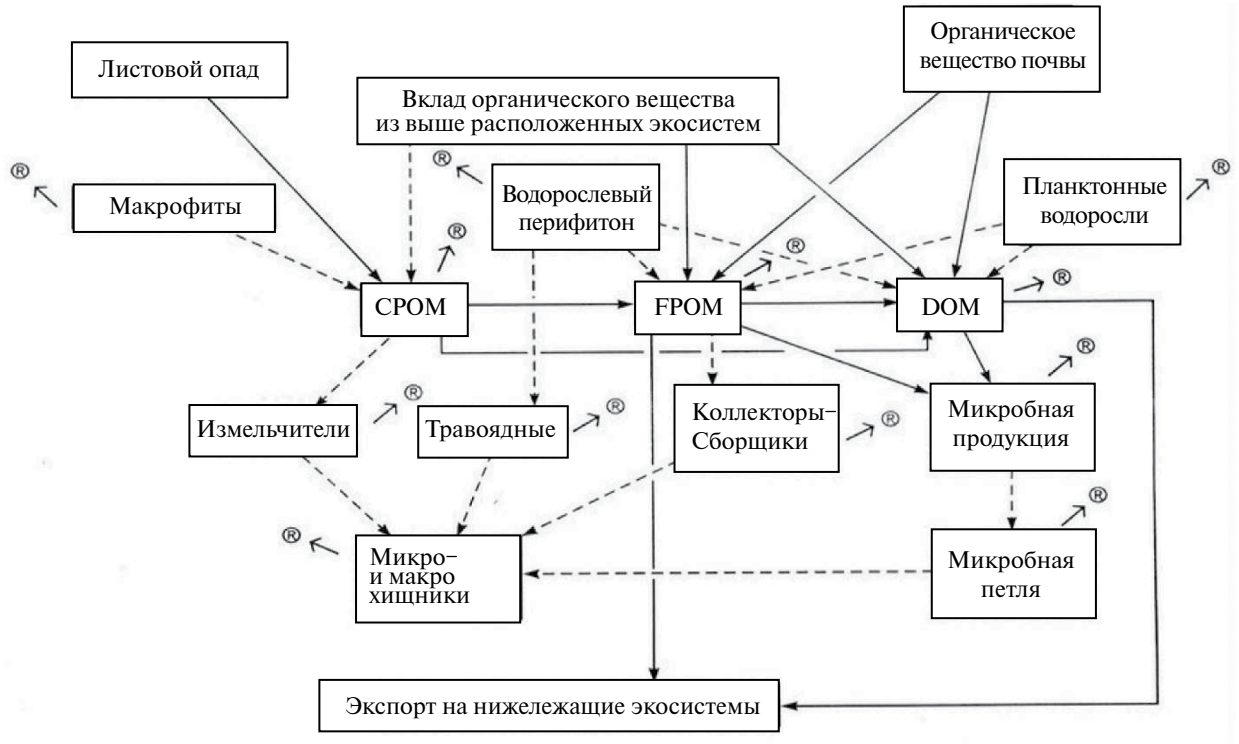

Рис. 4. Потоки углерода в речных экосистемах (по Merric, Richards, 2013)

Таблица 2. Видовая и трофическая структура донных сообществ водотоков Дальнего Востока РФ (рассчитаны по показателям численности, %)

Доминанты	Субдоминанты	Второстепенные виды
1. Ручей Горайский, станция 11. Верхняя эпиритраль: перекат, медиаль (Леванидов, 1977)		
***Gammarus koreanus* (50.0) Shr**	*Drunella aculea* (10.0) Scr	*Ephemerella* spp.(4.8) C-G
		Cinygmula sp. (3.7) Scr
		Heterotrissocladius sp. (2.3) C-G
		Rhyacophila narvae (2.0) Prd
		Виды с долей менее 2% = 27.2%

Комплекс EPT: 23.5%		**EPT+*Gammarus*: 73.5%**	
Измельчители (Shr)	Сборщики (C-G)	Скребущие (Scr)	Хищники (Prd)
50.0	11.7	9.7	7.0

2. Река Кедровая, станция 5, ниже устья кл. Поперечка. Верхняя эпиритраль (23.06.2008)*		
Oligochaeta (25.6) C-G	*Phagocata* vivida (13.0) Prd	Chironomidae (1.3) C-G
***Gammarus koreanus* (20.6) Shr**	Coleoptera (6.0) C-G	Другие Diptera (1.0) C-G

Комплекс EPT: 32.5%		**EPT+*Gammarus*: 53.1%**		
Измельчители (Shr)	Сборщики (C-G)	Хищники (Prd)	Скребущие (Scr)	Фильтраторы (C-F)
33.0	32.9	14.0	7.0	2.0

3. Река Кедровая, станция 6, 500 м ниже руч. Бортникова. Верхняя эпиритраль (23.06.2008)*		
***Gammarus koreanus* (26.5) Shr**	Другие Diptera (10.8) C-G	*Phagocata* vivida (3.0) Prd
Chironomidae (24.0) C-G		Другие (35.7)

Комплекс EPT: 35.8%		**EPT+*Gammarus*: 62.3%**		
Измельчители (Shr)	Сборщики (C-G)	Хищники (Prd)	Скребущие (Scr)	Фильтраторы (C-F)
41.5	35.0	10.0	9.0	4.5

4. Река Кедровая, станция 9, у «Избушки». Эпиритраль (23.06.2008)*		
***Gammarus koreanus* (16.5) Shr**	Chironomidae (12.1) C-G	Oligochaeta (2.2) C-G
EPT (57.1)	Другие Diptera (11.0) C-G	*Phagocata* vivida (1.1) Prd

Комплекс EPT: 57.1%		**EPT+*Gammarus*: 73.6%**		
Измельчители (Shr)	Сборщики (C-G)	Скребущие (Scr)	Фильтраторы (C-F)	Хищники (Prd)
35.0	33.0	15.0	10.0	7.0

5. Река Кедровая, станция 10, 200 м ниже кл. Второй Золотой. Эпиритраль (23.06.2008)*		
Oligochaeta (31.6) C-G		Другие Diptera (0.5) C-G
***Gammarus koreanus* (27.4) Shr**		Chironomidae (0.5) C-G
EPT (39.5) Scr, C-F, Shr и др.		Mollusca (0.5) C-F

Комплекс EPT: 39.5%		**EPT+*Gammarus*: 66.9%**		
Сборщики (C-G)	Измельчители (Shr)	Скребущие (Scr)	Фильтраторы (C-F)	Хищники (Prd)
32.6	30.0	25.0	6.4	6.0

6. Река Кедровая, станция 11, 200 м ниже кл. Первый Золотой. Эпиритраль (23.06.2008)*		
EPT (69.8) Scr, C-F, Shr и др.	***Gammarus koreanus* (12.8) Shr**	Coleoptera (1.9) C-G
	Chironomidae (6.8) C-G	Другие Diptera (1.9) C-G
	Oligochaeta (5.1) C-G	Simuliidae (1.7) C-F

Комплекс EPT: 69.8%		**EPT+*Gammarus*: 82.6%**		
Скребущие (Scr)	Измельчители (Shr)	Фильтраторы (C-F)	Сборщики (C-G)	Хищники (Prd)
35.0	25.0	23.3	10.2	6.5

7. Река Кедровая, станция 12 («3»). Метаритраль: плес, рипаль (Леванидов, 1972)		
***Gammarus koreanus* (16.0) Shr**	*Baetis* gr. *thermicus* (10.4) C-G	*Diamesa* gr. *insignipes* (4.5) Scr
	Cinygmula sp. (7.0) Scr	*Epeorus latifolium* (4.4) Scr
		Drunella aculea (3.7) Prd
		Cinygmula grandifolia (3.4) Scr
		Stavsolus japonicus (2.8) Prd

Таблица 2. *Продолжение*

Доминанты	Субдоминанты	Второстепенные виды
		Stenopsyche marmorata (2.6) C-F
		Виды с долей менее 2% = 36.0%
Комплекс EPT: 60.3%	**EPT+*Gammarus*: 76.3%**	

Скребущие (Scr)	Измельчители (Shr)	Сборщики (C-G)	Хищники (Prd)	Фильтраторы (C-F)
19.3	17.6	13.8	9.3	4.0

8. Река Кедровая, станция 12. Метаритраль: перекат, медиаль (13.10.2023)*

Ecdyonurus sp (16.6) Scr	*Stenopsyche marmorata* (11.71) C-F	*Arctopsyche palpata* (4.83) C-F
	Ephemerella tschernovae (11.03) C-G	*Leptophlebia vladivostokica* (4.8) C-G
	Cinygmula sp. (10.34) Scr	*Allonarcys sachalina* (2.76) Shr
	Epeorus spp. (10.35) Scr	*Skwala pusilla* (2.76) Prd
	Hydropsyche orientalis (7.59) C-F	*Apassus major* (2.07) Prd
	Drunella sp. (5.52) C-G	Chironomidae (2.07) C-G
		Виды с долей менее 2% = 7.57%
Комплекс EPT: 88.3%	**EPT+*Gammarus*: 88.3%**	

Скребущие (Scr)	Сборщики (C-G)	Фильтраторы (C-F)	Хищники (Prd)	Измельчители (Shr)
37.29	26.18	24.13	7.6	4.8

9. Река Кедровая, станция 13, у границы заповедника (выше моста). Метаритраль (23.06.2008)*

EPT (75.2) Scr, C-F и др.	***Gammarus koreanus* (10.9) Shr**	Oligochaeta (2.8) C-G
	Chironomidae (9.4) C-G	Виды с долей менее 2% = 1.7%
Комплекс EPT: 75.2%	**EPT+*Gammarus*: 86.1%**	

Фильтраторы (C-F)	Скребущие (Scr)	Измельчители (Shr)	Сборщики (C-G)	Хищники (Prd)
34.0	25.5	15.5	15.0	10.0

10. Река Кедровая, станция 14, 200 м выше устья. Нижняя метаритраль (23.06.2008)*

EPT (72.6)	***Gammarus koreanus* (8.7) Shr**	Oligochaeta (1.4) C-G
Chironomidae (15.9) C-G		Mollusca (1.4) C-G
Комплекс EPT: 72.6%	**EPT+*Gammarus*: 81.3%**	

Сборщики (C-G)	Скребущие (Scr)	Фильтраторы (C-F)	Измельчители (Shr)	Хищники (Prd)
60.0	15.0	10.5	9.0	5.5

11. Река Фроловка, станция 3. Гипокреналь — верхняя эпиритраль: медиаль (Леванидова и др., 1989)

***Gammarus koreanus* (56.0) Shr**	*Phagocata vivida* (12.5) Prd	Виды с долей менее 2% = 24.3%
	Pedicia sp. (7.2) Prd	
Комплекс EPT: 22%	**EPT+*Gammarus*: 78%**	

Измельчители (Shr)	Хищники (Prd)	FFG не определены
56.0	19.7	24.3

12. Река Фроловка, станция 9. Метаритраль: перекат, медиаль (Леванидова и др., 1989)

Arctopsyche palpata (19.8) C-F	***Gammarus koreanus* (12.4) Shr**	Виды с долей менее 2% = 40.6%
	Neophylax ussuriensis (8.0) Scr	
	Glossosoma sp. (8.0) Scr	
	Hydatophylax nigrovittatus (6.0) Shr	
	Phagocata vivida (5.2) Prd	
Комплекс EPT: 51.8%	**EPT+*Gammarus*: 64.2%**	

Фильтраторы (C-F)	Измельчители (Shr)	Скребущие (Scr)	Хищники (Prd)	FFG не определены
19.8	18.4	16.0	5.2	40.6

13. Река Фроловка, станция 10. Метаритраль: перекат, медиаль (Леванидова и др., 1989)

Stenopsyche marmorata (21.0) C-F	*Neophylax ussuriensis* (14.4) Scr	*Dicosmoecus obscuripennis* (5.0) Shr
	Hexatoma sp. (10.7) Prd	Виды с долей менее 2% = 39.3%
	***Gammarus koreanus* (9.5) Shr**	
	Drunella aculea (6.4) Prd	
Комплекс EPT: 60%	**EPT+*Gammarus*: 69.5%**	

Фильтраторы (C-F)	Измельчители (Shr)	Хищники (Prd)	Скребущие (Scr)	FFG не определены
21.0	14.5	13.8	11.4	39.3

Таблица 2. *Продолжение*

Доминанты	Субдоминанты	Второстепенные виды
14. Руч. Толстый Ключ. Верхняя метаритраль: перекат, медиаль (19.10.2023)*		
Glossosoma sp. (30.0) Scr	***Gammarus koreanus* (11.0) Shr**	*Ephemerella levanidovae* (9.0) C-G
Chironomidae (18.2) C-G	*Epeorus* (*Iron*) *alexandri* (10.0) Scr	*Stenopsyche marmorata* (4.5) C-F
		Antocha sp. (3.0) C-G
		Виды с долей менее 2% = 14.5%

Комплекс EPT: 60.5%		**EPT+*Gammarus*: 71.5%**		
Скребущие (Scr)	Сборщики (C-G)	Измельчители (Shr)	Фильтраторы (C-F)	Хищники (Prd)
41.5	34.2	12.3	9.0	3.0

15. Река Комаровка, станция 3. Верхняя эпиритраль: перекат, медиаль (06.07.1984)*		
***Gammarus koreanus* (31.2) Shr**	Oligochaeta (9.2) C-G	*Orthocladius gr. olivaceus* (4.0) C-G
Anagapetus schmidi (30.4) Scr		*Drunella cryptomeria* (3.2) Prd
		Baetis fuscatus (2.8) C-G
		Baetis sp. (2.7) C-G
		Виды с долей менее 2% = 6.3%

Комплекс EPT: 42.1%		**EPT+*Gammarus*: 73.7%**		
Скребущие (Scr)	Измельчители (Shr)	Сборщики (C-G)	Хищники (Prd)	Фильтраторы (C-F)
34.0	32.2	27.1	6.3	0.4

16. Река Комаровка, станция 7. Верхняя метаритраль: перекат, медиаль (05.07.1984)*		
Psychomya spp. (42.7) Scr	*Metalype uncatissima* (8.5) Scr	Agapetinae spp. (4.4) Scr
Chironomidae (21.5) C-G	*Ecdyonurus kibunensis* (8.0) Scr	*Isonychia japonica* (2.2) C-F
	Epeorus smirnovi (5.1) Scr	*Drunella cryptomeria* (2.1) Prd
		Serratella spp. (2.0) C-G
		Leuctridae spp. (2.0) Shr
		Виды с долей менее 2% = 1.43%
		+ ***Gammarus koreanus* (0,07) Shr**

Комплекс EPT: 78.2%		**EPT+*Gammarus*: 78.27% (гаммарусы единичны)**		
Скребущие (Scr)	Сборщики (C-G)	Хищники (Prd)	Фильтраторы (C-F)	Измельчители (Shr)
68.7	24.5	2.4	2.3	2.1

17. Река Черная Речка, станция 1. Гипокреналь (04.11.2014)*		
***Gammarus koreanus* (61.0)** Shr	-	*Lepidostoma* spp. (3.5) Shr
Heptageniidae (30.0) Scr	-	Виды с долей менее 2% = 5.5%

Комплекс EPT: 36.5%		**EPT+*Gammarus*: 97.5%**	
Измельчители (Shr)	Скребущие (Scr)	Сборщики (C-G)	Хищники (Prd)
66.1	30.0	2.5	1.4

18. Река Черная Речка, станция 1. Гипокреналь (04.07.2014)*		
***Gammarus koreanus* (63.5) Shr**	Chironomidae (8.6) C-G	Виды с долей менее 2% = 0.5%
Heptageniidae (18.8) Scr	Coleoptera (5.1) C-G	

Комплекс EPT: 18.8%		**EPT+*Gammarus*: 82.3%**		
Измельчители (Shr)	Скребущие (Scr)	Сборщики (C-G)	Фильтраторы (C-F)	Хищники (Prd)
67	18.8	14	0.1	0.1

19. Река Чёрная Речка, станция 2. Верхняя эпиритраль: перекат, медиаль (18.07.2016)*(зона вырубки леса)		
Chironomidae indet. (58.8) C-G	***Gammarus koreanus* (10.5) Shr**	*Sweltsa-Suwallia* (3.8) Prd
	Ephemerella spp. (9.7) C-G	*Lepidostoma* spp. (3.1) Shr
	Perlodidae indet. (5.3) Prd	Coleoptera (3.0) C-G
		Виды с долей менее 2% = 5.8%

Комплекс EPT: 22%		**EPT+*Gammarus*: 32.5%**		
Сборщики (C-G)	Измельчители (Shr)	Хищники (Prd)	Скребущие (Scr)	Фильтраторы (C-F)
71.5	14.5	9.9	2.5	1.6

20. Река Вторая Речка, станция 1. Гипокреналь-верхняя эпиритраль (14.10.2008)		
***Gammarus koreanus* (59.6) Shr**	Ephemeroptera (6.2) Scr + C-G	Plecoptera (1.1) Prd
Trichoptera (30.1) Scr+Shr		Виды с долей менее 2% = 3%

Таблица 2. *Продолжение*

Доминанты	Субдоминанты	Второстепенные виды
Комплекс EPT: 37.4%	**EPT+*Gammarus*: 97%**	
Измельчители (Shr)	Скребущие (Scr)	Сборщики (C-G)	Хищники (Prd)
61.0	33.5	4.0	1.5
21. Река Вторая Речка, станция 1. Гипокреналь — верхняя эпиритраль (23.10.2020)*		
***Gammarus koreanus* (77.2) Shr**	Heptageniidae (16.2) Scr	*Phagocata vivida* (3.8) Prd
		Виды с долей менее 2% = 2.8%
Комплекс EPT: 17.2%	**EPT+*Gammarus*: 94.4%**	
Измельчители (Shr)	Скребущие (Scr)	Хищники (Prd)	Сборщики (C-G)
77.8	16.4	3.9	1.5
22. Река Вторая Речка, станция 1. Гипокреналь-верхняя эпиритраль (26.08.2021)*		
***Gammarus koreanus* (62.2) Shr**	Oligochaeta (13.0) C-G	*Baetis* sp. (4.4) C-G
	Chironomidae (7.6) C-G	Heptageniidae (2.5) Scr
		Виды с долей менее 2% =12.8%
Комплекс EPT: 18.9%	**EPT+*Gammarus*: 81.1%**	
Измельчители (Shr)	Сборщики (C-G)	Скребущие (Scr)	Хищники (Prd)	Фильтраторы (C-F)
65.1	25.0	5.6	1.8	0.3
23. Ручей Академический, станция 1. Верхняя эпиритраль: перекат, медиаль (18.09.2017)*		
***Gammarus koreanus* (77.7) Shr**	*Baetis* sp. (11.2) C-G	Oligochaeta (3.8) C-G
		Cinygmula sp. (3.5) Scr
		Phagocata vivida (2) Prd
		Виды с долей менее 2% =1.8%
Комплекс EPT: 16.5%	**EPT+*Gammarus*: 94.2%**	
Измельчители (Shr)	Сборщики (C-G)	Скребущие (Scr)	Хищники (Prd)
78.8	15.4	3.8	2.0
24. Ручей Академический, станция 2. Верхняя эпиритраль (18.09.2017)*		
***Gammarus koreanus* (71.2) Shr**		*Phagocata vivida* (1.1) Prd
Cinygmula sp. (26.0) Scr		Виды с долей менее 2% =1.7%
Комплекс EPT: 27.7%	**EPT+*Gammarus*: 98.9%**	
Измельчители (Shr)	Скребущие (Scr)	Хищники (Prd)	Сборщики (C-G)
72.3	26.0	1.4	0.3
25. Ручей Океанский, станция 1. Верхняя эпиритраль (22.09.2009, до вырубки леса)*		
***Gammarus koreanus* (73.3) Shr**		*Glossosoma* sp. (4.1) Scr
Baetis sp. (15.2) C-G		Виды с долей менее 2% = 7.4%
Комплекс EPT: 24.37%	**EPT+*Gammarus*: 97.6%**	
Измельчители (Shr)	Сборщики (C-G)	Скребущие (Scr)	Хищники (Prd)
75.3	16.4	5.1	3.2
26. Ручей Океанский, станция 1. Верхняя эпиритраль (06.09.2015, до вырубки леса)*		
***Gammarus koreanus* (57.6) Shr**	*Phagocata vivida* (6.6) Prd	Coleoptera (4.1) C-G
Cinygmula sp. (24.6) Scr		Oligochaeta (3.4) C-G
		Виды с долей менее 2% = 3.7%
Комплекс EPT: 27.6%	**EPT+*Gammarus*: 85.2%**	
Измельчители (Shr)	Скребущие (Scr)	Сборщики (C-G)	Хищники (Prd)
58.2	24.7	10.2	6.9
27. Ручей Океанский, станция 1. Верхняя эпиритраль (27.06.2022, после вырубки леса)*		
Chironomidae (66.8) C-G		Perlodidae (2.5) Prd
Simuliidae (20.0) C-F		Виды с долей менее 1% = 10.7%
Комплекс EPT: 7.6%	**Гаммарусы отсутствуют! После вырубки леса**	
Сборщики (C-G)	Фильтраторы (C-F)	Хищники (Prd)	Измельчители (Shr)	Скребущие (Scr)
69.3	20.0	5.2	4.0	1.5
28. Река Рудная, выше г. Дальнегорска. Верхняя метаритраль: перекат, медиаль (Тесленко, 1986)		
Neophylax ussuriensis (23) Scr	*Cinygmula* sp. (14) Scr	*Megarcys ochracea* (4.7) Prd

Таблица 2. *Продолжение*

Доминанты	Субдоминанты	Второстепенные виды
	Glossosoma sp. (7) Scr	*Baetis* sp. (4.0) C-G
	Pictetiella asiatica (6.1) Prd	*Epeorus* (*Iron*) *aesculus* (3.7) Scr
		Swelta-Suwallia (3) Prd
		Pagastia orientalis (2.4) C-G
		Ephemerella aurivillii (2.3) C-G
		Виды с долей менее 2% = 29.8%
Комплекс EPT: 70.2%	**Гаммарусы отсутствуют, зона вырубки леса**	
Скребущие (Scr)	Хищники (Prd)	Сборщики (C-G)
56.3	23.8	19.9
29. Река Вилка, пос. Терней. Метаритраль: перекат, медиаль (01.06.2021)*		
Neophylax ussuriensis (26.6) Scr	*Drunella* sp. (13.4) Prd-Scr	*Glossosoma* spp. (4.4) Scr
Chironomidae (22.2) C-G	*Ephemerella* spp. (13.3) C-G	*Lepidostoma* spp. (4.4) Shr
		Hydatophylax sp. (4.4) Shr
		Simuliidae (4.4) C-F
		Виды с долей менее 2% = 6.9%
Комплекс EPT: 69.5%	**Гаммарусы отсутствуют, зона вырубки леса**	

Скребущие (Scr)	Сборщики (C-G)	Хищники (Prd)	Измельчители (Shr)	Фильтраторы (C-F)
42.1	35.5	9.2	8.8	4.4

30. Река Средний Соренная, станция 2А. Эпиритраль: перекат, медиаль (21.07.2022)*		
Chironomidae (69.0) C-G		Simuliidae (2.1) C-F
Glossosoma spp. (21.0) Scr		Capniidae (2.0) Shr
		Виды с долей менее 2% = 5.9%
Комплекс EPT: 26.0%	**Гаммарусы отсутствуют**	

Сборщики (C-G)	Скребущие (Scr)	Измельчители (Shr)	Фильтраторы (C-F)	Хищники (Prd)
72.0	21.5	2.3	2.2	2.0

31. Река Бастак, станция 7Ва. Метаритраль: перекат, медиаль (21.07.2022)*		
Neophylax ussuriensis (41.0) Scr	*Dicosmoecus jozankeanus* (12.0) Shr	*Epeorus* (*Iron*) sp. (4.0) Scr
	Lepidostoma sp. (12.0) Shr	*Arctopsyche amurensis* (3.5) C-F
	Baetis sp. (8.0) C-G	*Micrasema* sp. (3.4) Shr
	Cinygmula sp. “wst” (8.0) Scr	*Glossosoma* spp. (3.0) Scr
		Виды с долей менее 2% = 7.0%
Комплекс EPT: 97.9%	**Гаммарусы отсутствуют**	

Скребущие (Scr)	Измельчители (Shr)	Сборщики (C-G)	Фильтраторы (C-F)	Хищники (Prd)
60.0	27.5	8.0	3.5	1.0

32. Река Икура, станция 2Ва. Эпиритраль: перекат (1), медиаль (04.08.2019)*		
Simulium gr. *malyshevi* (33.0) C-F	Oligochaeta (10.0) C-G	*Cinygmula sp.* “w.s” (2.5) Scr
Brachycentrus americanus (27.0) C-F	Chironomidae (5.5) C-G	*Tipula* sp. (2.0) Shr
Glossosoma sp. (18.0) Scr		Виды с долей менее 2% = 2.0%
Комплекс EPT: 49.5%	**Гаммарусы отсутствуют**	

Фильтраторы (C-F)	Скребущие (Scr)	Сборщики (C-G)	Измельчители (Shr)	Хищники (Prd)
60.0	19.5	15.5	3.0	2.0

33. Река Икура, станция 2Bb. Эпиритраль: перекат (2), медиаль (04.08.2019)*		
Glossosoma sp. (38.0) Scr	*Brachycentrus americanus* (12.0) C-F	*Cinygmula/Ecdyonurus* (2.0) Scr
Blephariceridae (15.0) Scr	Chironomidae (9.0) C-G	Виды с долей менее 2% = 7.5%
	Simulium gr. *malyshevi* (8.5) C-F	
	Anagapetus schmidi (8.0) Scr	
Комплекс EPT: 64.0%	**Гаммарусы отсутствуют**	

Скребущие (Scr)	Фильтраторы (C-F)	Сборщики (C-G)	Хищники (Prd)	Измельчители (Shr)
64.0	22.5	10.0	2.5	1.0

34. Река Икура, станция 2Bc. Эпиритраль: плес, рипаль (04.08.2019)*		
Ecclisomyia camtschatica (43.0) Shr	*Lepidostoma* sp. (7.6) Shr	*Rhyacophila* gr. *sibirica* (2.1) Prd

Таблица 2. *Продолжение*

Доминанты	Субдоминанты	Второстепенные виды
Chironomidae (23.0) C-G		*Sialis* sp. (2.1) Prd
Euglesa hensloviana (20.0) C-F		Виды с долей менее 2% = 2.2%
Комплекс EPT: 53.7%	**Гаммарусы отсутствуют**	
Измельчители (Shr)	Сборщики (C-G)	Фильтраторы (C-F)	Хищники (Prd)
51.6	24.0	21.0	3.4
35. Безымянный ручей, кордон «Дубовая сопка», станция 1Bb. Гипокреналь (06.08.2019)*		
***Gammarus* sp. (36.5) Shr**	*Ecclisomyia camtschatica* (13.0) C-G	*Planariidae gen.*sp. (3.2) Prd
Tipulidae spp. (16.0) Shr	Oligochaeta (10.0) C-G	*Goera* sp. (3.2) Scr
	Asellus sp. (6.5) C-G	*Lepidostoma* sp. (3.2) Shr
		Dixella sp. (3.2) C-G
		Other Diptera (3.2) C-G
		Виды с долей менее 2% = 2.0%
Комплекс EPT: 20.4%	**EPT+*Gammarus*: 56.9%**	
Измельчители (Shr)	Сборщики (C-G)	Скребущие (Scr)	Хищники (Prd)
55.7	35.9	5.2	3.2
36. Река Начилова, станция 1, Эпиритраль (Леман и др. 2004)		
Orthocladiinae (27.4) C-G	Chloroperlidae (6.7) Prd	Diamesinae (4.9) C-G
Heptageniidae (21.7) Scr		Perlodidae (3.3) Prd
Chironominae (17.7) C-G		Hirudinea (3.0) Prd
		Oligochaeta (3.1) C-G
		Hydracarina (2.9) Prd
		Tricladida (2.6) Prd
		Brachycentridae (2.5) C-F
		Виды с долей менее 2% = 4.2%
Комплекс EPT: 38.4%	**Chironomidae: 50%**	**EPT+Chironomidae: 88.4%**
Сборщики (C-G)	Скребущие (Scr)	Хищники (Prd)	Фильтраторы (C-F)
53.1	21.7	18.5	2.5
37. Река Начилова, станция 2. Эпиритраль (Леман и др. 2004)		
Chironominae (25.9) C-G/Prd/Shr/C-F	Diamesinae (9.1) C-G	Oligochaeta (4.2) C-G
Orthocladiinae (25.4) C-G/Shr	Chloroperlidae (5.0) Prd	Hydracarina (3.6) Prd
Heptageniidae (17.3) Scr		Виды с долей менее 2% = 9.5%
Комплекс EPT: 35.4%	**Chironomidae: 60.4%**	**EPT+Chironomidae: 95.8%**
Сборщики (C-G)	Скребущие (Scr)	Хищники (Prd)
64.6	17.3	8.6
38. Река Начилова, станция 4. Метаритраль (Леман и др. 2004)		
Chironominae (36.7) C-G/Prd/Shr/C-F	Simuliidae (14.5) C-F	Baetidae (4.6) C-G/Shr
Orthocladiinae (26.9) C-G/Shr		Tanypodinae (3.6) Prd
		Ephemerellidae (2.5) C-G/Shr
		Виды с долей менее 2% = 11.2
Комплекс EPT: 17.0%	**Chironomidae: 67.2%**	**EPT+Chironomidae: 84.2%**
Сборщики (C-G)	Фильтраторы (C-F)	Хищники (Prd)
70.7	14.5	3.6
39. Река Микочева, станция 3. Метаритраль (Леман и др. 2004)		
Chironominae (41.4) C-G	Simuliidae (11.9) C-F	Ephemerellidae (3.3) C-G
	Glossosomatidae (9.2) Scr	Hydracarina (2.9) Prd
	Tanypodinae (9.1) Prd	Nemouridae (2.4) Shr
	Orthocladiinae (6.8) C-G	Diamesinae (2.0) C-G
	Baetidae (5.0) C-G	Виды с долей менее 2% = 6.0%
Комплекс EPT: 20%	**Chironomidae: 59.3%**	**EPT+Chironomidae: 79.3%**

Таблица 2. *Окончание*

Доминанты		Субдоминанты		Второстепенные виды
Сборщики (C-G)	Фильтраторы (C-F)	Хищники (Prd)	Скребущие (Scr)	Измельчители (Shr)
26.2	26.0	25.0	13.0	9.8
40. Руч. Геологический, бас. залива Креста, Чукотка. Эпиритраль: перекат, медиаль (Леванидов, 1976)				
Chironomidae (46.0) C-G		*Nemoura arctica* (8.7) Shr		*Gymnopais trifistulatus* (2.0) C-F
Mesocapnia sp. (35.5) Shr		Oligochaeta (7.0) C-G		Planariidae (0.1) Prd
				Виды с долей менее 1% = 0.7%
Комплекс EPT: 44.5%		**Chironomidae: 46%**		**EPT+Chironomidae: 90.5**
Сборщики (C-G)	Измельчители (Shr)	Фильтраторы (C-F)	Хищники (Prd)	
52.8	44.6	2.0	0.6	
41. Руч. Нырвакинотвеем, бас. залива Креста, Чукотка. Эпиритраль: перекат, медиаль (Леванидов, 1976)				
Chironomidae (67.9) C-G		Planariidae (8.5) Prd		*Apatania zonella* (4.2) Scr
Oligochaeta (16.2) C-G				*Cinygmula malaise* (2.2) Scr
				Виды с долей менее 2% = 1.0%
Комплекс EPT: 7.4%		**Chironomidae: 67.9%**		**EPT+Chironomidae: 75.3%**
Сборщики (C-G)	Хищники (Prd)	Скребущие (Scr)	Измельчители (Shr)	
84.2	9.1	6.4	0.3	
42. Руч. Лаврентьевский, бас. бухты Лаврентия, Чукотка. Эпиритраль: перекат, медиаль (Леванидов, 1976)				
Baetis gr. *vernus* (31.0) C-G		Chironomidae (9.0) C-G		*Metacnephia crassifistula* (2.0) C-F
Oligochaeta (29.0) C-G				Виды с долей менее 2% = 4.5%
Pseudocleon sp. 1 (24.5) Scr				
Комплекс EPT: 55.5%		**Chironomidae: 9%**		**EPT+Chironomidae: 64.5%**
Сборщики (C-G)	Скребущие (Scr)	Фильтраторы (C-F)	Измельчители (Shr)	Хищники (Prd)
69.0	24.5	3.2	2.6	0.7
43. Руч. Невидимка, окрестности пос. Уэлен, Чукотка. Эпиритраль: перекат, медиаль (Леванидов, 1976)				
Chironomidae (56.2) C-G		*Gymnopais trifistulatus* (7.2) C-F		*Prosimulium macropiga* (2.6) C-F
Cinygmula malaise (23.7) Scr				*Nemoura arctica* (2.1) Shr
				Arcynopteryx altaica (2.0) Prd
				Ameletus camtschatica (1.1) C-G
				Виды с долей менее 2% = 5.1%
Комплекс EPT: 30.9%		**Chironomidae: 56.2%**		**EPT+Chironomidae: 87.1%**
Сборщики (C-G)	Скребущие (Scr)	Фильтраторы (C-F)	Измельчители (Shr)	Хищники (Prd)
58.5	25.0	11.0	3.0	2.5
44. Река Сомнительная, о. Врангель. Эпиритраль: перекат, медиаль (Макарченко, Макарченко, 1976)				
Orthocladius sp. (41.4) C-G		*Diamesa davisi* (5.67) C-G		Oligochaeta (4.48) C-G
Nemoura arctica (28.02) Shr		*Eukiefferiella lutethorax* (5.5) C-G		*Corynoneura scutellata* (3.6) C-G
				Mesocapnia sp. (2.45) Shr
				Diamesa appendiculata (2.0) C-G
				Simuliidae (1.12) C-F
				Виды с долей менее 2% = .5,76%
Комплекс EPT: 33.5%		**Chironomidae: 58.2%**		**EPT+Chironomidae: 91.7%**
Сборщики (C-G)	Измельчители (Shr)	Фильтраторы (C-F)	Хищники (Prd)	
68.2	30.2	1.5	0.1	

Примечание. C-G — коллекторы-сборщики; C-F — коллекторы-фильтраторы, Prd — хищники, Scr — скребущие; Shr — измельчители.

Типы сообществ макрозообентоса, формируемых на лесных и обезлесенных территориях (на примере исследованных водотоков)

Тип А. Сообщества измельчителей: формируются в верховьях водотоков, расположенных на лесных участках с высокой сомкнутостью крон деревьев и, как следствие, слабой освещенностью русла, в них доминируют консументы–измельчители, переработчики листового опада. Хотя пищевая ценность широколиственного опада не так велика для измельчителей, как считали раньше (для них в качестве пищи важнее микробиальные пленки, развивающиеся на гниющих листьях), их роль в первичной деструкции опавшей листвы чрезвычайно важна. К таким сообществам относятся малые лесные ручьи или верхние участки рек, расположенные в зонах кренали и эпиритрали. Выделяется два подтипа сообществ измельчителей:

А-1. Сообщества кренали и эпиритрали с доминированием ракообразных гаммарид из сем. Gammaridae. К ним относятся следующие местообитания: руч. Горайский (1) (номера в скобках соответствуют номеру местообитания в табл. 1 и 2), руч. Академический (23—24), руч. Океанский (25—26, до вырубки леса), руч. Безымянный (35), р. Фроловка (11), р. Черная Речка (17—18), р. Вторая Речка (20—22). Следует отметить, что гаммарусовые сообщества вообще характерны для верховьев чистых лесных ручьев Приморского края (Леванидов, 1977; Леванидова и др. 1989). В других регионах юга Дальнего Востока может наблюдаться иная ситуация. Так, в аналогичных лесных водотоках Еврейской АО, по крайней мере, в тех, что расположены в пределах основного кластера заповедника «Бастак», где с 2018 года проводятся интенсивные исследования макрозообентоса (Вшивкова, 2022), гаммарид мы практически не встречали, за исключением единичных родниковых ручьев (табл. 2). Поэтому вопрос, кто выполняет роль основного первичного деструктора листового опада в таких экосистемах, пока остается открытым.

А-2. Сообщества эпиритрали, расположенные в прибрежных затишных участках, с доминированием личинок ручейников, часто представленных сем. Limnephilidae и Lepidostomatidae: р. Икура (34).

Тип Б. Сообщества скребущих (часто с кодоминантами-измельчителями): к ним относятся сообщества эпи- и метаритрали, расположенные на хорошо освещенных участках русла, где оптимальны условия для развития перифитонных водорослей: р. Кедровая (7, 8), руч. Толстый Ключ (14), р. Комаровка (15, 16), р. Рудная (28), р. Вилка (29), р. Бастак (31), р. Икура (33). Такие сообщества характерны для чистых рек с быстротекущей прозрачной водой, каменисто-галечными грунтами, небольшими глубинами. Здесь доминантами обычно являются ручейники сем. Glossosomatidae, Thremmatidae (*Neophylax*), Psychomyidae (*Metalype*, *Psychomyia*), а также поденки сем. Heptageniidae (*Cinygmula*, *Ecdyonurus*, *Epeorus*).

Тип В. Сообщества фильтраторов: к этому типу относятся сообщества, расположенные в местообитаниях с быстрым течением, каменисто-галечными грунтами, постоянным (слабым или значительным) расходом воды. Можно выделить два подтипа на основании интенсивности и объемов расхода воды, которые обусловливают формирование определенных сообществ с характерными видами — доминантами:

В-1. Сообщества эпиритрали, расположенные в местообитаниях с относительно невысоким расходом воды, низкими летними температурами воды, каменисто-галечными грунтами: р. Икура (32). В таких сообществах доминируют ручейники Brachycentridae, сетеплетущие ручейники сем. Arctopsychidae, многочисленны личинки мошек из семейства Simuliidae.

В-2. Сообщества метаритали, формирующиеся на участках водотоков со значительным расходом воды, валунно-галечным грунтом, турбулентными перекатами: р. Фроловка (12, 13). Доминируют здесь сетеплетущие ручейники из сем. Stenopsychidae, являющиеся эдификаторами сообщества.

Тип Г. Сообщества коллекторов-сборщиков южных широколиственных лесов: такие сообщества могут развиваться на различных этажах водотоков — как в верховьях, так и на среднем и нижнем участках русла. Главная характерная черта местообитаний, где образуются сообщества сборщиков,— небольшая скорость течения, преобладание седиментационных процессов над эрозионными, обилие тонкодисперсного органического вещества, относительно высокие температуры воды.

Г-1. Сообщества верхних участков рек в зонах антропогенного воздействия: доминирование сборщиков на верхних участках рек может быть следствием антропогенного вмешательства в результате вырубки естественных лесных насаждений и механического повреждения русла. Такая ситуация сложилась на водотоках, расположенных на территории ВДЦ «Океан». До вырубки леса и берегоукрепительных работ, повлекших серьезное изменение русла, в сообществе руч. Океанский (27) доминировали измельчители с эдификаторным видом *Gammarus koreanus*, позже, после сведения лесного покрова, гаммарусы исчезли из сообщества и доминантным таксоном стали двукрылые хирономиды из категории сборщиков.

Г-2. Сообщества мелководных и прибрежных (рипальных) участков эпи- и метаритрали: р. Черная Речка (19), р. Средний Соренак (30). В таких сообществах иногда сборщики и скребущие представлены почти в равных долях. В сообществах доминируют хирономиды и часто совместно с ручейниками сем. Glossosomatidae.

Г-3. Сообщества гипоритрали: к этому типу относятся сообщества, формирующиеся на участках рек при переходе из горной области на равнинную,

в качестве примера можно привести сообщества р. Комаровка, расположенные в районе пос. Дубовый Ключ (Вшивкова, 1988).

Тип Д. Сообщества коллекторов — сборщиков северных лесных и тундровых зон: характерной особенностью таких сообществ является доминирование хирономид, кодоминантами и субдоминантами часто выступают личинки поденок сем. Heptageniidae.

Д-4. Сообщества ритрали рек Камчатки: отличительной чертой многих камчатских рек является численное преобладание хирономид, например, в реках Начилова и Микочева (36—39).

Д-5. Сообщества безлесных (тундровых) зон северных территорий ДВ России: все водотоки тундровой зоны Чукотского полуострова характеризуются преобладанием хирономид в структуре донных сообществ (водотоки 40—43), кодоминантами и субдоминантами могут быть поденки семейств Baetidae и Heptageniidae (сборщики или скребущие) или личинки мошек (фильтраторы). В р. Сомнительной (о. Врангеля) кодоминантом являются веснянки сем. Nemouridae (измельчители).

Роль измельчителей и амфибиотических насекомых комплекса EPT в градиентных донных сообществах лесной ненарушенной реки (р. Кедровая, заповедник «Кедровая падь»)

Выше были рассмотрены донные сообщества разных рек на локальных участках русла. Представилось интересным проследить изменение структуры сообществ в пределах единой экосистемы малой реки. В качестве модельного водотока была выбрана р. Кедровая, бассейн которой полностью лежит в пределах ненарушенной, естественной территории.

В составе сообществ, как видно из табл. 3, на верхних участках реки (зона эпиритрали) по численности доминируют ракообразные гаммариды — *Gammarus koreanus*, доля которого здесь часто высока, и они входят в число доминантов или субдоминантов (12.8—50 %). Ниже по течению, в метаритрали, численность гаммарид уменьшается (2.7—10.9 %), но они стабильно встречаются до самого устья.

Доля личинок амфибиотических насекомых из комплекса EPT также высока и увеличивается от 25 % в верховьях до 72—75 % в нижнем течении. Доля хирономид на всех участках русла невелика, не превышает 15 %, за исключением приустьевого участка, где составляет 15.9 %. Доля олигохет на самых верхних станциях, в зоне верхней эпиритрали, достигает иногда 25—30 %, но в среднем и нижнем течении (метаритраль) — стабильно низка, около 1.4—9.1 %.

Общая доля численности личинок насекомых комплекса EPT вместе с гаммарусами может служить хорошим индикатором здоровья и целостности экосистемы лесной реки, так как все эти организмы чрезвычайно чувствительны к широкому спектру поллютантов. В р. Кедровая их общая доля в донных сообществах, расположенных по продольному профилю реки от истока до устья, составляла от 53 до 86.3 %, причем доля гаммарид постепенно уменьшалась к устью (от 50 до 8—2.3 %), а доля EPT закономерно увеличивалась (от 25 — в верховьях до 73—75 % — в устье). Уменьшение же доли гаммарид при одновременном сохранении в сообществах организмов EPT может свидетельствовать о нарушениях лесного покрова, которые происходят при вырубках леса, строительных работах и иных экологических нарушениях, вызывающих сокращения объемов листового опада.

Таким образом, при исследовании продольного распределения бентоса в реке, расположенной в ненарушенной лесной зоне юга Дальнего Востока, также подтверждаются основные положения RCC и выявляется важная роль ракообразных гаммарид в функционировании речной экосистемы как основного деструктора листового опада.

Таблица 3. Роль измельчителей *Gammarus koreanus* и амфибиотических насекомых комплекса EPT в структуре ненарушенных градиентных донных сообществ лесной реки (р. Кедровая, национальный парк «Земля леопарда») (по показателям плотности, %)

Доминанты	Субдоминанты	Второстепенные виды
1. Ручей Горайский. Верхняя эпиритраль		
***Gammarus koreanus* (50)**	Chironomidae (5.8)	Oligochaeta (0.01)
Комплекс EPT (24.6)		Другие беспозвоночные (19.59)
EPT+*Gammarus* = 74.6 %		
2. Река Кедровая, станция 5, ниже устья кл. Поперечка. Верхняя эпиритраль		
Комплекс EPT (32.5)	*Phagocata* vivida (13.0)	Chironomidae (1.3)
Oligochaeta (25.6)	Coleoptera (6.0)	Другие беспозвоночные(1.0)
***Gammarus koreanus* (20.6)**		
EPT+*Gammarus* = 53.1 %		
3. Река Кедровая, станция 6, 500 м ниже руч. Бортникова. Верхняя эпиритраль		
Комплекс EPT (35.8)	Другие Diptera (10.7)	*Phagocata* vivida (3.0)
***Gammarus koreanus* (26.5)**		

Таблица 3. *Окончание*

Доминанты	Субдоминанты	Второстепенные виды
Chironomidae (24.0)		
EPT+*Gammarus* = 62.3%		
4. Река Кедровая, станция 9, у «Избушки». Эпиритраль		
Комплекс EPT (57.2)	Chironomidae (12)	Oligochaeta (2.2)
***Gammarus koreanus* (16.5)**	Другие Diptera (11.0)	*Phagocata* vivida (1.1)
EPT+*Gammarus* = 73.7%		
5. Река Кедровая, станция 10, 200 м ниже кл. Второй Золотой. Эпиритраль		
Комплекс EPT (39.6)		Другие Diptera (0.5)
Oligochaeta (31.5)		Chironomidae (0.5)
***Gammarus koreanus* (27.4)**		Mollusca (0.5)
EPT+*Gammarus* = 67%		
6. Река Кедровая, станция 11, 200 м ниже кл. Первый Золотой. Эпиритраль		
Комплекс EPT (69.8)	***Gammarus koreanus* (12.8)**	Coleoptera (1.7)
	Chironomidae (6.8)	Другие Diptera (1.7)
	Oligochaeta (5.1)	Simuliidae (1.7)
EPT+*Gammarus* = 82.6%		
7. Река Кедровая, станция 12, 100 м выше бани (база заповедника). Метаритраль		
Комплекс EPT (68.2)	Chironomidae (13.6)	***Gammarus koreanus* (2.3)**
	Oligochaeta (9.1)	Coleoptera (2.3)
		Hydracarina (2.3)
		Apterygota (2.3)
EPT+*Gammarus* = 70.5%		
8. Река Кедровая, станция 13, у границы заповедника. Метаритраль		
Комплекс EPT (75.2)	***Gammarus koreanus* (10.9)**	Oligochaeta (2.8).
	Chironomidae (9.4)	*Phagocata* vivida (0.3)
		Coleoptera (0.3)
		Другие Diptera (0.3)
		Hydracarina (0.3)
		Mollusca (0.3)
		Simuliidae (0.3)
EPT+*Gammarus* = 86.1%		
9. Река Кедровая, станция 14, 200 м выше устья. Нижняя метаритраль.		
Комплекс EPT (72.6)	***Gammarus koreanus* (8.7)**	Oligochaeta (1.4)
Chironomidae (15.9)		Mollusca (1.4)
EPT+*Gammarus* = 86.3%		

ВЫВОДЫ

1. В результате подтверждено, что сообщества верховьев лесных водотоков МЛТ Дальнего Востока РФ характеризуются доминированием функционально-трофической группы измельчителей, в которых большую роль играют ракообразные гаммариды — первичные деструкторы листового опада. В лесных водотоках они достигают высоких показателей численности, их доля составляет 50—70%, иногда — даже более высоких значений.

2. На основе анализа видовой и трофической структуры донных сообществ выделено пять основных типов: А — сообщества с доминированием измельчителей (зоны кренали и верхней эпиритрали); Б — сообщества скребущих (часто с кодоминированием измельчителей) (зоны эпиритрали и верхней метаритрали), В — сообщества фильтраторов (зона метаритрали), Г — сообщества коллекторов-сборщиков, с различными кодоминантами на разных продольных участках водотока. Отдельно выделены сообщества коллекторов-сборщиков северных территорий (тип Д): расположенные в каменно-березовых лесах Камчатки и на безлесных тундровых территориях. В них доминирующую роль играют личинки амфибиотических насекомых комплекса EPT и двукрылые семейства Chironomidae.

3. Выявлены таксоны — основные переработчики листового опада на МЛТ Дальнего Востока, среди

которых главным актором деструкционных процессов являются ракообразные — гаммариды.

4. Отмечено, что при нарушении лесного покрова, морфологии русла и донных субстратов происходит изменение структуры сообществ, формируются неестественные для верховьев формации беспозвоночных, что приводит к необратимым изменениям всей экосистемы в целом (например, в верховьях руч. Океанский после вырубки леса практически полностью исчезли гаммарусы и изменился тип сообщества: вместо сообщества измельчителей (тип А) образовалось сообщество с доминированием коллекторов-сборщиков (тип Г).

5. Отмечено различие в структуре донных сообществ беспозвоночных лесных зон юга Дальнего Востока и северных территорий ДВФО. В лесных ненарушенных речных экосистемах юга Дальнего Востока доминируют измельчители гаммариды и личинки амфибиотических насекомых комплекса ЕРТ, их совместная доля превышает 60 % (тип сообществ А); в экосистемах бродных водотоков тундровых территорий и Камчатки (каменно-березовые леса Западно-Камчатской провинции) преобладают двукрылые сем. Chironomidae и личинки насекомых комплекса ЕРТ, их совместная доля достигает более 90 %, а трофическая структура сообществ относится к типу Д с доминированием коллекторов-сборщиков.

6. Установлено, что показатель «ЕРТ+*Gammarus*» (общая доля численности гаммарид и личинок насекомых ЕРТ в процентах) можно использовать как индикатор при определении целостности экосистем лесных водотоков на юге ДВФО. В условиях антропогенных нарушений, связанных со сведением лесного покрова, данный показатель отразит уменьшение измельчителей — гаммарид и деструктивные изменение структуры коренных сообществ.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Лесные водотоки с их уникальной водной системой требуют комплексного изучения разнообразных природных и антропогенных факторов, влияющих на все компоненты водной биоты. Особенно важным это становится в последнее время при увеличении интереса к процессам углеродной динамики, происходящих на лесных малонарушенных территориях. Для понимания круговорота углерода в дальневосточных лесах, для расчетов общего углеродного баланса необходимо проведение исследований структурно-функциональных характеристик речных сообществ, их динамики в пространственно-временном аспекте, зависимости их формирования от факторов среды. Такие исследования позволят достоверно выявлять основных участников переработки первичного органического вещества, определять их роль в процессах трансформации, транспортации и утилизации органического вещества в различных типах лесов и в различных градиентных сообществах, формирующихся в пределах речного континуума.

***

Автор благодарит коллег из Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН: к. б. н., с. н. с. Т. С. Никулину и к. с.-х. н., с. н. с. Л. А. Сибирину за различную помощь в работе и при подготовке статьи. Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 124012400285-7).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бакланов П. Я., Романов М. Т. Экономико-географическое и геополитическое положение Тихоокеанской России. Владивосток: Дальнаука, 2009. 168 с.

Бакланов П. Я. Тихоокеанская Россия: географические и геополитические факторы развития // Известия РАН. Серия географическая. 2015. № 5. С. 8—19.

Батурина Н. С. Закономерности организации речных экосистем: ретроспектива становления современных концепций (обзор) // Биология внутренних вод. 2019. № 1. С. 3—11.

Богатов В. В. О закономерностях функционирования речных экосистем в свете базовых научных концепций // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2013. № 4. С. 90—99.

Богатов В. В. Роль лесной растительности в сохранении биоразнообразия речных экосистем горнолесных районов юга Дальнего Востока России // Чтения памяти В. Я. Леванидова. 2014. Вып. 6. С. 99—103.

Богатов В. В., Никулина Т. В., Вшивкова Т. С. Соотношение биоразнообразия фито- и зообентоса в континууме модельной горной реки Комаровки (Приморский край, Россия) // Экология. 2010. № 2. С. 134—140.

Богатов В. В., Федоровский А. С. Основы речной гидрологии и гидробиологии. Владивосток: Дальнаука, 2017. 384 с.

Вшивкова Т. С. Продольное распределение зообентоса ритрали реки Комаровка (Южное Приморье) // Фауна, систематика и биология пресноводных беспозвоночных. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. С. 76—85.

Вшивкова Т. С. Биоразнообразие пресноводных беспозвоночных государственного природного заповедника «Бастак» // Региональные проблемы. 2022. Т. 25. № 2. С. 34—37.

Вшивкова Т. С., Рязанова Н. Б. Пространственное распределение и структура ассамблей ручейников (Insecta, Trichoptera) в бассейне р. Белая (Южный Сахалин) // Чтения памяти А. И. Куренцова. 1998. Вып. 8. С. 5—20.

Вшивкова Т. С., Иваненко Н. В., Якименко Л. В., Дроздов К. А. Введение в биомониторинг пресных вод. Владивосток: ВГУЭС, 2019. 240 с.

Вшивкова Е. С., Никулина Т. В., Клышевская С. В., Дроздов К. А., Жарикова Е. А. Проблемы загрязнения водотоков урбанизированных территорий и пути их решения на примере реки Вторая Речка (Владивосток, Приморский край) // Чтения памяти В. Я. Леванидова. 2021а. Вып. 9. С. 43–59.

Вшивкова Т. С., Никулина Т. В., Дроздов К. А., Иваненко Н. В., Чернышов И. В., Сазонов Е. О. Оценка качества вод реки Вторая Речка, расположенной на урбанизированной территории мегаполиса Владивосток (Приморский край), по показателям макрозообентоса // Чтения памяти В. Я. Леванидова. 2021б. Вып. 9. С. 60–70.

Воронин Л. В., Черняковская Т. Ф. Грибная и бактериальная деструкция отмерших растений в пресноводных экосистемах // Ярославский педагогический вестник. 2012. Т. 3 (Естественные науки). № 3. С. 102—109.

Исаев А. С., Коровин Г. Н., Сухих В. И., Титов С. П., Уткин А. И., Голуб А. А., Замолодчиков Д. Г., Пряжников А. А. Экологические проблемы поглощения углекислого газа посредством лесовосстановления и лесоразведения в России. М.: Центр экологической политики, 1995. 156 с.

Карта малонарушенных лесных территорий России [Электронный ресурс]. 2001. URL: http://transparent-world.info/netcat_files/176/221/russia_ifl_map_r_0.pdf (дата обращения: 09.10.2023).

Кожевникова Н. К., Дюкарев В. Н. Эколого-защитные свойства лесного покрова верхнего пояса гор (Южный Сихотэ-Алинь) // Проблемы региональной экологии. 2011. № 4. С. 31—38.

Колесников Б. П. Кедровые леса Дальнего Востока. М.— Л.: АН СССР, 1956. 262 с.

Корякин В. Н. Кедрово-широколиственные леса Дальнего Востока России. Хабаровск: ДальНИИЛХ, 2007. 387 с.

Кочарина С. Л. Трофическая структура сообществ беспозвоночных некоторых водотоков бассейна реки Правая Соколовка (Верхнеуссурийский стационар, Приморский край) // Чтения памяти В. Я. Леванидова. 2005. Вып. 3. С. 49–61.

Кочарина С. Л., Макарченко Е. А., Макарченко 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: Среда. Человек. Управление. Владивосток: Дальнаука, 1997. С. 116—125.

Леванидов В. Я. Биомасса и структура донных биоценозов малых водотоков Чукотского полуострова // Пресноводная фауна Чукотского полуострова. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. Т. 36 (139). С. 104—122.

Леванидов В. Я. Биомасса и структура донных биоценозов реки Кедровой // Пресноводная фауна заповедника «Кедровая падь». Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977. Т. 45 (148). С. 126—159.

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. Донные сообщества двух водотоков в окрестностях Чаплинских минеральных источников (бухта Провидения) // Систематика и биология пресноводных организмов Северо-Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978. Т. 49 (152). С. 37—45.

Леванидов В. Я., Вшивкова Т. С., Кочарина С. Л. Биомасса и структура донных биоценозов лесных ручьев в верховьях бассейна р. Уссури // Систематика и экология рыб континентальных водоемов Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979. Т. 49 (152). 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. С. 3—26.

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., Лукьянченко Т. И., Тесленко В. А., Макарченко М. А., Семенченко А. Ю. Экологические исследования лососевых рек Дальнего Востока // Систематика и экология речных организмов. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 74—111.

Леман В. Н., Есин С. Р., Чалов В. В., Чебанова. Продольное зонирование малой лососевой реки по характеру русловых процессов, макрозообентосу и ихтиофауне (Река Начилова, Западная Камчатка) // Чтения памяти В. Я. Леванидова. 2005. Вып. 3. С. 18—35.

Манько Ю. И. Темнохвойные леса Дальнего Востока в свете задач устойчивого природопользования // Переход к стратегии устойчивого управления лесами Дальневосточного экорегиона в XXI веке. Хабаровск: ХГТУ, 2000. С. 70–73.

Манько Ю. И., Жильцов А. С. 1998. Основные направления использования лесов центрального Сихотэ-Алиня // Вестник ДВО РАН. № 1. С. 38—45.

Тесленко В. А. Оценка гидробиологического режима р. Рудная по составу донных беспозвоночных // Донные организмы пресных вод Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. С. 116—127.

Тиунова Т. М. Современное состояние и перспективы изучения экосистем лососевых рек юга российского Дальнего Востока // Чтения памяти В. Я. Леванидова. 2001. Вып. 1. С. 25—30.

Тиунова Т. М. Состав и структура сообществ зообентоса микробиотопов в метаритрали малой предгорной реки умеренно холодноводного типа // Чтения памяти В. Я. Леванидова. 2008. Вып. 4. С. 31–45.

Тиунова Т. М., Хлебородов А. С., Тиунов И. М. Некоторые аспекты питания и распределения *Gammarus koreanus* Ueno, 1991 (Crustacea, Amphipoda) в реке

Кедровая (Южное Приморье) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. 2003. Вып. 2. С. 117—126.

Чебанова В.В. Бентос лососевых рек Камчатки. М.: ВНИРО, 2009 172 с.

Чугунов А. Связанные одной целью. Как влияют друг на друга леса и климат? [Электронный ресурс] // Эковики. URL: https://ecowiki.ru/articles/svyazannye-odnoj-tselyu-kak-vliyayut-drug-na-druga-lesa-i-klimat/ (дата обращения: 08.10.2023).

Aguiar A.C.F., Neres-Lima V., Moulton T.P. Relationships of shredders, leaf processing and organic matter along a canopy cover gradient in tropical streams // Journal of Limnology. 2018. V. 77. № 1. P. 109—120.

Barbour M.T., Gerritsen J., Snyder B.D., & Stribling J.B. Rapid bioassessment protocols for use in streams and wadeable rivers: Periphyton, benthic macroinvertebrates and fish (2nd edn). EPA 841-B-99-002. Washington, DC: US Environmental Protection Agency, 1999.

Bogatov V.V., Sushchik N.N., Makhutova O.N., Kolmakova A.A., M. Gladyshev M.I. Allochthonous and Autochthonous Food Sources for Zoobenthos in a Forest Stream // Russian Journal of Ecology. 2021. V. 52. № 3. P. 253—256.

Bogatov V.V., Sushchik N.N., Kolmakova A.A., Gladyshev M.I. Allochthonous versus autochthonous carbon subsidies in small river food webs depend on seasonality and riparian tree species // Aquatic Science. 2024. V. 86. № 41. P. 1–22.

Brown B.L., Swan C.M., Auerbach D.A., Campbell Grant E.H., Hitt N.P., Maloney K.O.,-Patrick C. Metacommunity theory as a multispecies, multiscale framework for studying the influence of river network structure on riverine communities and ecosystems // Journal of the North American Benthological Society. 2011. V. 30. № 1. P. 310—327.

Crowl T.A., McDowell W.H., Covich A.P., Johnson S.L. Freshwater shrimp effects on detrital processing and nutrients in a tropical headwater stream // Ecology. 2001. V. 82. P. 775—783

Cummins K.W. Structure and function of stream ecosystems // BioScience. 1974. V. 24. P. 631—641.

Cummins K.W., Wilzbach M.A., Gates D.M., Perry J.B., Taliaferro W.B. Shredders and Riparian Vegetation // BioScience. 1989. V. 39. № 1. P. 24—30.

Datry T., Bonada, N., Heino J. Towards understanding the organisation of metacommunities in highly dynamic ecological systems // Oikos. 2016. V. 125. № 2. P. 149—159.

Dobson M., Mathooko J.M., Magana A., Ndegwa F.K. Macroinvertebrate assemblages and detritus processing in Kenyan highland streams: more evidence for the paucity of shredders in the tropics? // Freshwater Biology. 2002. V. 47. P. 909—919.

Doretto A., Piano E., Larson C.E. The River Continuum Concept: lessons from the past and perspectives for the future // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2020. V. 77. P. 1853—1864.

Dudgeon D. Spatial and seasonal variations in the standing crop of periphyton and allochthonous detritus in a forest stream in Hong Kong, with notes on the magnitude and fate of riparian leaf fall // *Archiv für Hydrobiologie.* 1982. V. 64. P. 189—220.

Dudgeon D. Tropical Stream Ecology. Academic Press, London, 2008. 316 p.

Ferreira V., Elosegi A., Tiegs S.D., Schiller D., Young R. Organic Matter Decomposition and Ecosystem Metabolism as Tools to Assess the Functional Integrity of Streams and Rivers — A Systematic Review // Water. 2020. V. 12. P. 1—40.

Findlay S.E.G., Arsuffi T.L. Microbial growth and detritus transformations during decomposition of leaf litter in a stream // Freshwater Biology. 1989. V. 21. № 2. P. 261—269.

Illies I., Botosaneanu L. Problems et Methodes de la Classification et de la Zonation Ecologique des Eaux Courantes, Considerees surtout du Point de vue Faunistique // Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie. 1963. V. 12. P. 1—57.

Gregory S.V., Boyer K.L., Curnell A.M. The ecology and management of wood in world rivers. Bethesda, Maryland: American Fisheries Society, 2003. 431 p.

Gessner M., Chauvet E. Importance of stream microfungi in controlling breakdown rates of leaf litter // Ecology. 1994. V. 75. № 6. P. 1807—1817.

Griffiths N.A., Tiegs S.D. Organic-matter decomposition along a temperature gradient in a forested headwater stream // Freshwater Science. 2016. V. 35. № 2. P. 518—533.

Hauer F.R., Dahm C.N., Lamberti G.A., Stanford J.A. Landscapes and Ecological variability of rivers in North America: factors affecting restoration strategies // Strategies for restoring river ecosystems: sources of variability and uncertainty in natural and managed systems. Bethesda, Maryland: American Fisheries Society, 2003. P. 81—105.

Li A.O.Y., Dudgeon D. Food resources of shredders and other benthic macroinvertebrates in relation to shading conditions in tropical Hong Kong streams // Freshwater Biology. 2008. V. 53. № 10. P. 2011—2025.

Lin L., Webster J.R. Detritus decomposition and nutrient dynamics in a forested headwater stream // Ecological Modeling. V. 293. P. 58–68.

Makaka C., Muteveri T., Makoni P., Phiri C., Dube T. Longitudinal distribution of the functional feeding groups (FFGs) of aquatic macroinvertebrates and ecosystem integrity of Tokwe River, Zimbabwe // Journal of Biodiversity and Environmental Sciences (JBES). 2018. V. 13. № 1. P. 16—33.

Minshall G.W., Petersen R.C., Cummins K.W., Bott T.L, Sedell J.R., Cushing C.E., Vannote R.L. Interbiome comparison of stream ecosystem dynamics // Ecological Monographs. 1983. V. 53. № 1. P. 1—25.

Morse J.C., Yang L.F., Tian L.X. Aquatic insects of China useful for monitoring water quality. Nanjing, China: Ho-Hai University Press, 1994. 570 p.

Morse J.C., Bae Y.J., Munkhjargal G., Sangpradub N., Tanida K., Vshivkova T.S., Wang B., Yang L., Yule C.M. Freshwater biomonitoring with macroinvertebrates in East Asia // Frontiers in Ecology and the Environment. 2007. V. 5. № 1. P. 33—42.

Nelson D. Gammarus-Microbial Interactions: A Review [Электронный ресурс] // International

Journal of Zoology. 2011. P. 1—6. URL: https://doi.org/10.1155/2011/295026 (дата обращения: 08.10.2023).

Petersen R. C., Cummins K. W. Leaf processing in a woodland stream // Freshwater Biology. 1974. V. 4. P. 343—368.

Pozo J., Casas J., Menendez M., Mollá S., Arostegui I., Baraguren A., Casado C., Descals E., García-Avilés J., González J. M., Larrañaga A., López E., Lusi M., Moya O., Pérez J., Riera T., Roblas N., Salinas M. J. Leaf-litter decomposition in headwater streams: a comparison of the process among four climatic regions // Journal of the North American Benthological Society. 2011. V. 30. P. 935—950.

Ribblett S. G., Palmer M. A., Coats D. W. The importance of bacterivorous protists in the decomposition of stream leaf litter // Freshwater Biology. 2005. V. 50. P. 516—526.

Swan C. M., Kominoski J. S. Biodiversity and Ecosystem Function of Decomposition. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester. 2012. P. 1—7.

Sinsabaugh R. L. Large-scale trends for stream benthic respiration // Journal of the North American Benthological Society. 1997. V. 16. P. 119—122.

Surber E. W. Rainbow trout and bottom fauna production in one mile of stream // Transactions of the American Fisheries Society. 1937. V. 66. P. 193—202.

Tank J. L., Rosi-Marshall E.J., Griffiths N. A., Entrekin S. A., Stephen M. L. A review of allochthonous organic matter dynamics and metabolism in streams // Journal of the North American Benthological Society. 2010. V. 29. P. 118—146.

Tennakoon D. S., Gentekaki E., Jeewon R., Kuo C. H., Promputtha I., Hyde K. D. Life in leaf litter: Fungal community succession during decomposition // Mycosphere. 2021. V. 12. № 1. P. 406—429.

Thorp J. H., Thoms M. C., Delong M. D. The riverine ecosystem synthesis: Towards conceptual cohesiveness in river science. San Diego, CA: Elsevier Academic Press, 2008. 208 p.

Ulrich K. E., Burton T. M., Oemke M. P. Effects of whole-tree harvest on epilithic algal communities in head-water streams // Journal of Freshwater Ecology. 1993. V. 8. № 2. P. 83—92.

Vannote R. L., Minshall G. W., Cummins K. W., Sedell J. R., Cushing C. E. The River Continuum concept // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1980. V. 37. P. 130—137.

Vshivkova T. S. The longitudinal distribution of Trichoptera in a salmon river of South Primorye. // Proceedings of the VI International Symposium on Trichoptera, Lodz-Zakopane, 12—16 September 1989, Lodz. 1991. P. 41—51.

Wallace J. B., Merritt R. W. Filter-feeding ecology of aquatic insects // Annual Review of Entomology. 1980. V. 25. P. 103—132.

Wallace J. B., Webster J. R. The role of Macroinvertebrates in stream ecosystem function // Annual Review of Entomology. 1996. V. 41. № 1. P. 115—139.

Wallace J. B., Webster J. R., Cuffney T. F. Stream detritus dynamics: Regulation by invertebrate consumers // Oecologia. 1982. V. 53. P. 197—200.

Wallace J. B., Webster J. R., Eggert S. L., Meyer J. L. Small wood dynamics in a headwater stream // Verhandlungen — Internationale Vereinigung fur Theoretische und Angewandte Limnologie. 2000. V. 27. P. 1361—1365.

Wallace J. B., Webster J. R., Eggert S. L., Meyer J. L., Siler E. S. Large woody debris in a headwater stream: long-term legacies of forest disturbance. International Review of Hydrobiology. 2001. V. 86. P. 501—513.

Webster J. R., Benfield E. F. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems // Annual Review of Ecology and Systematics. 1986. V. 17. P. 567—594.

Wetzel R. G. Death, detritus, and energy flow in aquatic ecosystems // Freshwater Biology. 1995. V. 33. P. 83—89.

Yule C. M., Leong M. Y., Liew K. C., Ratnarajah L., Schmidt K., Wong H. M., Pearson R. G., Boyero L. Shredders in Malaysia: abundance and richness are higher in cool upland tropical streams // Journal of the North American Benthological Society. 2009. V. 28. P. 404—415.

Invertebrates — Destructors of Leaf Litter in Waterways of the Russia's Far East

T. S. Vshivkova[1, 2, *]

[1] Federal Scientific Centre for Biodiversity of the Far Eastern Branch of the RAS,
100-let Vladivostoka ave. 159, Vladivostok, 690022, Russian Federation
[2] Vladivostok State University
Gogolya st., 41, Vladivostok, 690014, Russian Federation
** E-mail: vshivkova@biosoil.ru*

Intact forest areas (IFA) are an important part of valuable natural areas. They represent large areas of wilderness within the forest zone and perform protective, climate-regulating functions, reduce the concentration of greenhouse gases, maintain biodiversity and play an important role in the carbon cycle. In the Russia's Far East, the processes of carbon cycling have so far been insufficiently studied, especially within forest river ecosystems. One of the first stages of research to understand the patterns of transformation and transport of carbon in river ecosystems should be the study of the species

and trophic structure of river communities, the identification of organisms – primary destructors of organic matter and algorithms for the sequential processing of autochthonous and allochthonous organic matter produced in river and adjacent terrestrial ecosystems. The paper presents the results of an analysis of the structure of benthic communities of 22 waterways (44 habitats) located in forested and deforested areas, and identifies 5 types of communities (with 10 subtypes), corresponding to the longitudinal zones of the river and the main parameters determining the architecture and "economy" of the river ecosystem in in accordance with the concept of river continuum. It has been established that the main primary destructor of leaf litter in the upper reaches of rivers in the south of the Russian Far East are gammarid crustaceans. It has been shown that forest cover disturbance leads to changes in the fundamental structure of river communities and leads to irreversible changes in the ecosystem.

Keywords: river ecosystems, river continuum concept, species and trophic structures of benthic ecosystems, functional-trophic groups.

Acknowledgements: The study has been carried out within the framework of the State contract from the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (№ 121031 000 147-6).

REFERENCES

Aguiar A. C.F., Neres-Lima V., Moulton T. P., Relationships of shredders, leaf processing and organic matter along a canopy cover gradient in tropical streams, *Journal of Limnology*, 2018, Vol. 77, No. 1, pp. 109—120.

Baklanov P.Y., Romanov M.T., *Ekonomiko-geograficheskoe i geopoliticheskoe polozhenie Tikhookeanskoi Rossii* (Economic-geographical and geopolitical situation of the Pacific region of Russia), Vladivostok: Dal'nauka, 2009, 168 p.

Baklanov P.Y., Tikhookeanskaya Rossiya: geograficheskie i geopoliticheskie faktory razvitiya (Pacific Russia: Geographical and Geopolitical Factors of Development), *Izvestiya RAN. Seriya geograficheskaya*, 2015, No. 5, pp. 8—19.

Barbour M.T., Gerritsen J., Snyder B.D., & Stribling J.B., *Rapid bioassessment protocols for use in streams and wadeable rivers: Periphyton, benthic macroinvertebrates and fish*, EPA 841-B-99-002, Washington, DC: US Environmental Protection Agency, 1999.

Baturina N.S., Functional structure of river ecosystems: retrospective of the development of contemporary concepts (review), *Inland Water Biology.*, 2019, Vol. 12, No. 1. DOI: 10.1134/S1995082919010048

Bogatov V.V., Fedorovskii A.S., *Osnovy rechnoi gidrologii i gidrobiologii* (Basics of river hydrology and hydrobiology), Vladivostok: Dal'nauka, 2017, 384 p.

Bogatov V.V., Nikulina T.V., Vshivkova T.S., Relationship between the biodiversity of phyto- and zoobenthos in the continuum of the model mountain river Komarovka (Primorye, Russia), *Russian Journal of Ecology*, 2010, Vol. 41, No. 2, pp. 167—172.

Bogatov V.V., O zakonomernostyakh funktsionirovaniya rechnykh ekosistem v svete bazovykh nauchnykh kontseptsii (Lows of river ecosystem functioning in the light of basic scientific concepts), *Vestnik SVNTs DVO RAN*, 2013, No. 4, pp. 90—99.

Bogatov V.V., Rol' lesnoi rastitel'nosti v sokhranenii bioraznoobraziya rechnykh ekosistem gornolesnykh raionov yuga Dal'nego Vostoka Rossii (Role of the woodland vegetation in preservation of the river ecosystems' biodiversity of the mountain-forest areas in the south of the Russian Far East), *Chteniya pamyati V. Ya. Levanidova*, 2014, Issue 6, pp. 99—103.

Bogatov V.V., Sushchik N.N., Kolmakova A.A., Gladyshev M.I., Allochthonous versus autochthonous carbon subsidies in small river food webs depend on seasonality and riparian tree species, *Aquatic Science*, 2024, Vol. 86, No. 41, pp. 1–22.

Bogatov V.V., Sushchik N.N., Makhutova O.N., Kolmakova A.A., M. Gladyshev M.I., Allochthonous and Autochthonous Food Sources for Zoobenthos in a Forest Stream, *Russian Journal of Ecology*, 2021, Vol. 52, No. 3, pp. 253—256.

Brown B.L., Swan C.M., Auerbach D.A., Campbell Grant E.H., Hitt N.P., Maloney K.O.,-Patrick C., Metacommunity theory as a multispecies, multiscale framework for studying the influence of river network structure on riverine communities and ecosystems, *Journal of the North American Benthological Society*, 2011, Vol. 30, No. 1, pp. 310—327.

Chebanova V.V., *Bentos lososevykh rek Kamchatki* (Benthos of salmon rivers of Kamchatka), Moscow: VNIRO, 2009, 172 p.

Chugunov A., Svyazannye odnoi tsel'yu. Kak vliyayut drug na druga lesa i klimat? (Connected by one goal. How do forests and climate influence each other?), available at: https://ecowiki.ru/articles/svyazannye-odnoj-tselyu-kak-vliyayut-drug-na-druga-lesa-i-klimat/ (October 08, 2023).

Crowl T.A., McDowell W.H., Covich A.P., Johnson S.L., Freshwater shrimp effects on detrital processing and nutrients in a tropical headwater stream, *Ecology*, 2001, Vol. 82, pp. 775—783.

Cummins K.W., Structure and function of stream ecosystems, *BioScience*, 1974, Vol. 24, pp. 631—641.

Cummins K.W., Wilzbach M.A., Gates D.M., Perry J.B., Taliaferro W.B., Shredders and Riparian Vegetation, *BioScience*, 1989, Vol. 39, No. 1, pp. 24—30.

Datry T., Bonada, N., Heino J., Towards understanding the organisation of metacommunities in highly dynamic ecological systems, *Oikos*, 2016, Vol. 125, No. 2, pp. 149—159.

Dobson M., Mathooko J. M., Magana A., Ndegwa F. K., Macroinvertebrate assemblages and detritus processing in Kenyan highland streams: more evidence for the paucity of shredders in the tropics?, *Freshwater Biology*, 2002, Vol. 47, pp. 909—919.

Doretto A., Piano E., Larson C. E., The River Continuum Concept: lessons from the past and perspectives for the future, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2020, Vol. 77, pp. 1853—1864.

Dudgeon D., Spatial and seasonal variations in the standing crop of periphyton and allochthonous detritus in a forest stream in Hong Kong, with notes on the magnitude and fate of riparian leaf fall, *Archiv für Hydrobiologie*, 1982, Vol. 64, pp. 189—220.

Dudgeon D., *Tropical Stream Ecology,* London: Academic Press, 2008, 316 p.

Ferreira V., Elosegi A., Tiegs S. D., Schiller D., Young R., Organic Matter Decomposition and Ecosystem Metabolism as Tools to Assess the Functional Integrity of Streams and Rivers — A Systematic Review, *Water*, 2020, Vol. 12, pp. 1—40.

Findlay S. E.G., Arsuffi T. L., Microbial growth and detritus transformations during decomposition of leaf litter in a stream, *Freshwater Biology*, 1989, Vol. 21, No. 2, pp. 261—269.

Gessner M., Chauvet E., Importance of stream microfungi in controlling breakdown rates of leaf litter, *Ecology*, 1994, Vol. 75, No. 6, pp. 1807—1817.

Gregory S. V., Boyer K. L., Curnell A. M., *The ecology and management of wood in world rivers*, Bethesda, Maryland: American Fisheries Society, 2003, 431 p.

Griffiths N. A., Tiegs S. D., Organic-matter decomposition along a temperature gradient in a forested headwater stream, *Freshwater Science*, 2016, Vol. 35, No. 2, pp. 518—533.

Hauer F. R., Dahm C. N., Lamberti G. A., Stanford J. A., Landscapes and Ecological variability of rivers in North America: factors affecting restoration strategies, In: *Strategies for restoring river ecosystems: sources of variability and uncertainty in natural and managed systems*, Bethesda, Maryland: American Fisheries Society, 2003, pp. 81—105.

Illies I., Botosaneanu L., Problems et Methodes de la Classification et de la Zonation Ecologique des Eaux Courantes, Considerees surtout du Point de vue Faunistique, *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, 1963, Vol. 12, pp. 1—57.

Isaev A. S., Korovin G. N., Sukhikh V. I., Titov S. P., Utkin A. I., Golub A. A., Zamolodchikov D. G., Pryazhnikov A. A., *Ekologicheskie problemy pogloshcheniya uglekislogo gaza posredstvom lesovosstanovleniya i lesorazvedeniya v Rossii* (Environmental challenges of carbon dioxide absorption following reforestation and afforestation in Russia), Moscow: Tsentr ekologicheskoi politiki, 1995, 155 p.

Karta malonarushennykh lesnykh territorii Rossii (Map of intact forest areas of Russia), 2001, available at: http://transparentworld.info/netcat_files/176/221/russia_ifl_map_r_0.pdf (October 09, 2023).

Kocharina C. L., Tiunova T. M., Struktura soobshchestv donnykh bespozvonochnykh reki Bikin (Community structure of benthic invertebrates of Bikin River), In: *Ekosistemy basseina reki Bikin: Sreda. Chelovek. Upravlenie* (Ecosystems of the Bikin River Basin: Environment. Human. Control), Vladivostok: Dal'nauka, 1997, pp. 116—125.

Kocharina S. L., Makarchenko E. A., Makarchenko M. A., Nikolaeva E. A., Tiunova T. M., Teslenko V. A., Donnye bespozvonochnye v ekosisteme lososevoi reki yuga Dal'nego Vostoka SSSR (Bottom invertebrates in the ecosystem of the salmon river in the south of the USSR Far East), In: *Fauna, sistematika i biologiya presnovodnykh bespozvonochnykh* (Fauna, systematics and biology of freshwater invertebrates), Vladivostok: DVO AN SSSR, 1988, pp. 86—108.

Kocharina S. L., Troficheskaya struktura soobshchestv bespozvonochnykh nekotorykh vodotokov basseina reki Pravaya Sokolovka (Verkhneussuriiskii statsionar, Primorskii krai) (Trophic structure of the bottom invertebrates in the some streams of the Pravaja Sokolovka River basin (the Verchneussuriyisky station, Primorye region)), *Chteniya pamyati V. Ya. Levanidova*, 2005, Issue 3, pp. 49—61.

Kolesnikov B. P., *Kedrovye lesa Dal'nego Vostoka* (Stone pine forests in the Far East), Moscow-Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1956, 262 p.

Koryakin V. N., *Kedrovo-shirokolistvennye lesa Dal'nego Vostoka Rossii* (Montane pine — broadleaved forests of the Russian Far East), Khabarovsk: Izd-vo Dal'NIILKh, 2007, 359 p.

Kozhevnikova N. K., Dyukarev V. N., Ekologo-zashchitnye svoistva lesnogo pokrova verkhnego poyasa gor (Yuzhnyi Sikhote-Alin') (Environmental-protective properties of forest cover in the upper mountains zone (Southern Sikhote-Alin)), *Problemy regional'noi ekologii*, 2011, No. 4, pp. 31—38.

Leman V. N., Esin S. R., Chalov V. V., Chebanova V. V., Prodol'noe zonirovanie maloi lososevoi reki po kharakteru ruslovykh protsessov, makrozoobentosu i ikhtiofaune (Reka Nachilova, Zapadnaya Kamchatka) [Longitudinal zonation of salmon stream by the character of the stream bed processes, macrozoobenthos and ichthyofauna (the Nachilova river, West Kamchatka)], *Chteniya pamyati V. Ya. Levanidova*, 2005, Issue 3, pp. 18—35.

Levanidov V. Y., Biomassa i struktura donnykh biotsenozov malykh vodotokov Chukotskogo poluostrova (Biomass and structure of bottom biocenoses of small watercourses of the Chukotka Peninsula), In: *Presnovodnaya fauna Chukotskogo poluostrova* (Freshwater fauna of the Chukotka Peninsula), Vladivostok: DVNTs AN SSSR, 1976, Vol. 36(139), pp. 104—122.

Levanidov V. Y., Biomassa i struktura donnykh biotsenozov reki Kedrovoi (Biomass and structure of bottom biocenoses of the Kedrovaya River), In: *Presnovodnaya fauna zapovednika "Kedrovaya pad'"* (Freshwater fauna of the Kedrovaya Pad nature reserve), Vladivostok: DVNTs AN SSSR, 1977, Vol. 45(148), pp. 126—159.

Levanidov V. Y., Ekosistemy lososevykh rek Dal'nego Vostoka (Ecosystems of salmon rivers of the Far East), In: *Bespozvonochnye zhivotnye v ekosistemakh lososevykh rek*

Dal'nego Vostoka (Invertebrate animals in the ecosystems of salmon rivers of the Far East), Vladivostok: DVNTs AN SSSR, 1981, pp. 3—21.

Levanidov V. Y., Levanidova I. M., Nikolaeva E. A., Benticheskie soobshchestva rek Koryakskogo nagor'ya, Penzhiny i Severo-Zapadnoi Kamchatki (Benthic communities of the rivers of the Koryak Highlands, Penzhina and North-Western Kamchatka), In: *Sistematika i biologiya presnovodnykh organizmov severo-vostoka Azii* (Systematics and biology of freshwater organisms of north-east Asia), Vladivostok: DVNTs AN SSSR, 1978, pp. 3—26.

Levanidov V. Y., Vshivkova T. S., Donnye soobshchestva dvukh vodotokov v okrestnostyakh Chaplinskikh mineral'nykh istochnikov (bukhta Provideniya) (Bottom communities of two watercourses in the vicinity of the Chaplinsky mineral springs (Provideniya Bay)), In: *Sistematika i biologiya presnovodnykh organizmov Severo-Vostoka* (Systematics and biology of freshwater organisms of the North-East), Vladivostok: DVNTs AN SSSR, 1978, Vol. 49(152), pp. 37—45.

Levanidov V. Y., Vshivkova T. S., Kocharina S. L., Biomassa i struktura donnykh biotsenozov lesnykh ruch'ev v verkhov'yakh basseina r. Ussuri (Biomass and structure of bottom biocenoses of forest streams in the upper reaches of the Ussuri river basin), In: *Sistematika i ekologiya ryb kontinental'nykh vodoemov Dal'nego Vostoka* (Systematics and ecology of fish in continental water bodies of the Far East), Vladivostok: DVNTs AN SSSR, 1979, Vol. 49(152), pp. 27—35.

Levanidova I. M., *Amfibioticheskie nasekomye gornykh oblastei Dal'nego Vostoka SSSR, Faunistika, ekologiya, zoogeografiya Ephemeroptera, Plecoptera i Trichoptera* (Amphibiotic insects of the mountain regions of the Far East of the USSR, Faunistics, ecology, zoogeography of Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera), Leningrad: Nauka, 1982, 215 p.

Levanidova I. M., Luk'yanchenko T.I., Teslenko V. A., Makarchenko M. A., Semenchenko A. Y., Ekologicheskie issledovaniya lososevykh rek Dal'nego Vostoka (Ecological studies of salmon streams of the Far East), In: *Sistematika i ekologiya rechnykh organizmov* (Systematics and ecology of river organisms), Vladivostok: DVO AN SSSR, 1989, pp. 74—111.

Li A. O.Y., Dudgeon D., Food resources of shredders and other benthic macroinvertebrates in relation to shading conditions in tropical Hong Kong streams, *Freshwater Biology*, 2008, Vol. 53, No. 10, pp. 2011—2025.

Lin L., Webster J. R., Detritus decomposition and nutrient dynamics in a forested headwater stream, *Ecological Modeling*, Vol. 293, pp. 58—68.

Makaka C., Muteveri T., Makoni P., Phiri C., Dube T., Longitudinal distribution of the functional feeding groups (FFGs) of aquatic macroinvertebrates and ecosystem integrity of Tokwe River, Zimbabwe, *Journal of Biodiversity and Environmental Sciences (JBES)*, 2018, Vol. 13, No. 1, pp. 16—33.

Man'ko Y.I., Temnokhvoinye lesa Dal'nego Vostoka v svete zadach ustoichivogo prirodopol'zovaniya (Dark coniferous forests of the Far East in the light of the tasks of sustainable environmental management), In: *Perekhod k strategii ustoichivogo upravleniya lesami Dal'nevostochnogo ekoregiona v XXI veke* (Transition to a strategy for sustainable forest management of the Far Eastern ecoregion in the 21st century), Khabarovsk: KhGTU, 2000, pp. 70—73.

Man'ko Y.I., Zhil'tsov A.S., Osnovnye napravleniya ispol'zovaniya lesov tsentral'nogo Sikhote-Alinya (The main directions of use of forests of central Sikhote-Alin), *Vestnik DVO RAN*, 1998, No. 1, pp. 38—45.

Minshall G. W., Petersen R. C., Cummins K. W., Bott T.L, Sedell J. R., Cushing C. E., Vannote R. L., Interbiome comparison of stream ecosystem dynamics, *Ecological Monographs*, 1983, Vol. 53, No. 1, pp. 1—25.

Morse J. C., Bae Y. J., Munkhjargal G., Sangpradub N., Tanida K., Vshivkova T. S., Wang B., Yang L., Yule C. M., Freshwater biomonitoring with macroinvertebrates in East Asia, *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2007, Vol. 5, No. 1, pp. 33—42.

Morse J. C., Yang L. F., Tian L. X., *Aquatic insects of China useful for monitoring water quality*, Nanjing, China: HoHai University Press, 1994, 570 p.

Nelson D., *Gammarus*-Microbial Interactions: A Review, *International Journal of Zoology*, 2011, pp. 1—6, available at: https://doi.org/10.1155/2011/295026 (Ocober 08, 2023).

Petersen R. C., Cummins K. W., Leaf processing in a woodland stream, *Freshwater Biology*, 1974, Vol. 4, pp. 343—368.

Pozo J., Casas J., Menendez M., Mollá S., Arostegui I., Baraguren A., Casado C., Descals E., García-Avilés J., González J. M., Larrañaga A., López E., Lusi M., Moya O., Pérez J., Riera T., Roblas N., Salinas M. J., Leaf-litter decomposition in headwater streams: a comparison of the process among four climatic regions, *Journal of the North American Benthological Society*, 2011, Vol. 30, pp. 935—950.

Ribblett S. G., Palmer M. A., Coats D. W., The importance of bacterivorous protists in the decomposition of stream leaf litter, *Freshwater Biology*, 2005, Vol. 50, pp. 516—526.

Sinsabaugh R. L., Large-scale trends for stream benthic respiration, *Journal of the North American Benthological Society*, 1997, Vol. 16, pp. 119—122.

Surber E. W., Rainbow trout and bottom fauna production in one mile of stream, *Transactions of the American Fisheries Society*, 1937, Vol. 66, pp. 193—202.

Swan C. M., Kominoski J. S., *Biodiversity and Ecosystem Function of Decomposition*, John Wiley & Sons, Ltd: Chichester, 2012, pp. 1—7.

Tank J. L., Rosi-Marshall E.J., Griffiths N.A., Entrekin S.A., Stephen M. L., A review of allochthonous organic matter dynamics and metabolism in streams, *Journal of the North American Benthological Society*, 2010, Vol. 29, pp. 118—146.

Tennakoon D. S., Gentekaki E., Jeewon R., Kuo C. H., Promputtha I., Hyde K. D., Life in leaf litter: Fungal community succession during decomposition, *Mycosphere*, 2021, Vol. 12, No. 1, pp. 406—429.

Teslenko V. A., Otsenka gidrobiologicheskogo rezhima r. Rudnaya po sostavu donnykh bespozvonochnykh (Assessment of the hydrobiological regime of the river. Rudnaya according to the composition of benthic invertebrates), In: *Donnye organizmy presnykh vod Dal'nego Vostoka* (Bottom

organisms of fresh waters of the Far East), Vladivostok: DVNTs AN SSSR, 1986, pp. 116—127.

Thorp J. H., Thoms M. C., Delong M. D., *The riverine ecosystem synthesis: Towards conceptual cohesiveness in river science*, San Diego, CA: Elsevier Academic Press, 2008, 208 p.

Tiunova T. M., Khleborodov A. S., I.M. T., Nekotorye aspekty pitaniya i raspredeleniya Gammarus koreanus Ueno, 1991 (Crustacea, Amphipoda) v reke Kedrovaya (Yuzhnoe Primor'e) [Some aspects of feeding and distribution of Gammarus Koreanus ueno, 1991 (Crustacea, Ampipoda) of the Kedrovaya River (Southern Primorye)], *Chteniya pamyati V. Ya. Levanidova*, 2003, Issue 2, pp. 117—126.

Tiunova T. M., Sostav i struktura soobshchestv zoobentosa mikrobiotopov v metaritrali maloi predgornoi reki umerenno kholodnovodnogo tipa (Composition and the structure of zoobenthos communities of microbiotopes in the metarhithral of small foothill river the temperate-cold-water type), *Chteniya pamyati V. Ya. Levanidova*, 2008, Issue 4, pp. 31—45.

Tiunova T. M., Sovremennoe sostoyanie i perspektivy izucheniya ekosistem lososevykh rek yuga rossiiskogo Dal'nego Vostoka (Current state and prospects for studying the ecosystems of salmon rivers in the south of the Russian Far East), *Chteniya pamyati V. Ya. Levanidova*, 2001, Issue 1, pp. 25—30.

Ulrich K. E., Burton T. M., Oemke M. P., Effects of whole-tree harvest on epilithic algal communities in head-water streams, *Journal of Freshwater Ecology*, 1993, Vol. 8, No. 2, pp. 83—92.

Vannote R. L., Minshall G. W., Cummins K. W., Sedell J. R., Cushing C. E., The River Continuum concept, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1980, Vol. 37, pp. 130—137.

Voronin L. V., Chernyakovskaya T. F., Gribnaya i bakterial'naya destruktsiya otmershikh rastenii v presnovodnykh ekosistemakh (Fungal and Bacterial Decomposition of Dead Plants in Freshwater Ecosystems), *Yaroslavskii pedagogicheskii vestnik*, 2012, Vol. 3 (Natural Sciences), pp. 102—109.

Vshivkova E. S., Nikulina T. V., Klyshevskaya S. V., Drozdov K. A., Zharikova E. A., Problemy zagryazneniya vodotokov urbanizirovannykh territorii i puti ikh resheniya na primere reki Vtoraya Rechka (Vladivostok, Primorskii krai) (Problems of stream pollution located in urbanized territories and ways of solution on the Vtoraya Rechka river example (Vladivostok, Primorye territory)), *Chteniya pamyati V. Ya. Levanidova*, 2021, Issue 9, pp. 43—59.

Vshivkova T. S., Bioraznoobrazie presnovodnykh bespozvonochnykh gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika "Bastak" (Biodiversity of freshwater invertebrates of the Bastak State Nature Reserve), *Regional'nye problemy*, 2022, Vol. 25, No. 2, pp. 34—37.

Vshivkova T. S., Ivanenko N. V., Yakimenko L. V., Drozdov K. A., *Vvedenie v biomonitoring presnykh vod* (Introduction to freshwater biomonitoring), Vladivostok: VGUES, 2019, 240 p.

Vshivkova T. S., Nikulina T. V., Drozdov K. A., Ivanenko N. V., Chernyshov I. V., Sazonov E. O., Otsenka kachestva vod reki Vtoraya Rechka, raspolozhennoi na urbanizirovannoi territorii megapolisa Vladivostok (Primorskii krai), po pokazatelyam makrozoobentosa (Estimation of water quality of the Vtoraya Rechka river located in Vladivostok urbanized area (Primorye territory) according to macrozoobenthos indicators), *Chteniya pamyati V. Ya. Levanidova*, 2021, Ussue 9, pp. 60—70.

Vshivkova T. S., Prodol'noe raspredelenie zoobentosa ritrali reki Komarovka (Yuzhnoe Primor'e) (Longitudinal distribution of zoobentos in Komarovka river rhithral zone), In: *Fauna, sistematika i biologiya presnovodnykh bespozvonochnykh* (Fauna, systematics and biology of freshwater invertebrates), Vladivostok: DVO AN SSSR, 1988, pp. 76—85.

Vshivkova T. S., Ryazanova N. B., Prostranstvennoe raspredelenie i struktura assamblei rucheinikov (Insecta, Trichoptera) v basseine r. Belaya (Yuzhnyi Sakhalin) (Longitudinal distribution and structure of caddisfly assambleges (Insecta, Trichoptera) in Belaya river basin (South Sakhalin)), *Chteniya pamyati A. I. Kurentsova*, 1998, Issue 8, pp. 5—20.

Vshivkova T. S., The longitudinal distribution of Trichoptera in a salmon river of South Primorye, *Proceedings of the VI International Symposium on Trichoptera*, Lodz-Zakopane, 12—16 September 1989, Lodz, 1991, pp. 41—51.

Wallace J. B., Merritt R. W., Filter-feeding ecology of aquatic insects, *Annual Review of Entomology*, 1980, Vol. 25, pp. 103—132.

Wallace J. B., Webster J. R., Cuffney T. F., Stream detritus dynamics: Regulation by invertebrate consumers, *Oecologia*, 1982, Vol. 53, pp. 197—200.

Wallace J. B., Webster J. R., Eggert S. L., Meyer J. L., Siler E. S., Large woody debris in a headwater stream: long-term legacies of forest disturbance, *International Review of Hydrobiology*, 2001, Vol. 86, pp. 501—513.

Wallace J. B., Webster J. R., Eggert S. L., Meyer J. L., Small wood dynamics in a headwater stream, *Verhandlungen — Internationale Vereinigung fur Theoretische und Angewandte Limnologie*, 2000, Vol. 27, pp. 1361—1365.

Wallace J. B., Webster J. R., The role of Macroinvertebrates in stream ecosystem function, *Annual Review of Entomology*, 1996, Vol. 41, No. 1, pp. 115—139.

Webster J. R., Benfield E. F., Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems, *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1986, Vol. 17, pp. 567—594.

Wetzel R. G., Death, detritus, and energy flow in aquatic ecosystems, *Freshwater Biology*, 1995, Vol. 33, P. 83—89.

Yule C. M., Leong M. Y., Liew K. C., Ratnarajah L., Schmidt K., Wong H. M., Pearson R. G., Boyero L., Shredders in Malaysia: abundance and richness are higher in cool upland tropical streams, *Journal of the North American Benthological Society*, 2009, Vol. 28, pp. 404—415.