

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО РЫБОЛОВСТВУ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ НАУЧНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
«ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ РЫБНОГО
ХОЗЯЙСТВА И ОКЕАНОГРАФИИ» (ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО»)

На правах рукописи



Воробьева Лада Владиславовна

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ И ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ
МАКРОЗООБЕНТОСА МАЛЫХ И СРЕДНИХ РЕК ХАБАРОВСКОГО КРАЯ

1.5.16. Гидробиология

Диссертация на соискание ученой степени кандидата
биологических наук

Научный руководитель:
к.б.н. Чертопруд Е.С.

Москва – 2025

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ.....	6
ГЛАВА 1. ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ, СТРУКТУРЫ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ СООБЩЕСТВ МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫХ ТЕКУЧИХ ВОД	11
1.1. Абиотические факторы, определяющие распределение макробеспозвоночных в водотоках.....	11
1.1.1. Особенности организации экосистем текущих вод и влияние факторов среды различных масштабов.....	11
1.1.2. Соотношение факторов, связанных с расселением организмов, и факторов среды.....	24
1.2. Таксономическая и функциональная структура речных сообществ макрозообентоса.....	29
1.3. Теории функционирования речных экосистем.....	44
ГЛАВА 2. ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫХ ПРЕСНЫХ ВОД ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ.....	58
ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	64
3.1. Регион исследований.....	64
3.2. Методы отбора проб и обработки материала.....	67
3.3. Статистические методы анализа данных.....	68
ГЛАВА 4. ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА СОСТАВ СООБЩЕСТВ.....	76
ГЛАВА 5. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ СОСТАВ МАКРОЗООБЕНТОСА И ВЫДЕЛЕНИЕ СООБЩЕСТВ.....	87
5.1. Выделение сообществ на основании сходства таксономического состава.....	87
5.2. Выделение сообществ на основании сходства состава жизненных форм.....	112
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	130
ВЫВОДЫ.....	132
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	133
ПРИЛОЖЕНИЕ – Перечень отмеченных в исследовании таксонов	154

ВВЕДЕНИЕ

Понимание закономерностей распределения организмов в биологических сообществах – одна из основных задач экологии. На формирование сообществ влияет множество биотических и абиотических факторов, относительная значимость которых может отличаться в разных типах экосистем. Как правило, в природе виды не распределяются однородно. Причинами возникновения тех или иных паттернов могут быть как взаимодействие видов между собой, так и факторы среды. В речных экосистемах основной структурирующей силой для распределения сообществ считаются абиотические факторы среды. В соответствии с этой предпосылкой, характеристики биотопов определяют состав и разнообразие сообществ (McCreadie, Bedwell, 2012; Schmera et al., 2013).

Отличительной чертой экосистем текучих вод является высокая изменчивость в пространстве и времени (Pringle et al., 1988; Winemiller et al., 2010; Schmera et al., 2013). Изменчивость пресноводных сообществ определяется одновременно случайными (стохастическими) и детерминистскими факторами, их относительная значимость остается предметом обсуждения. Детерминистский подход более традиционен, он объясняет изменчивость сообществ через процессы, связанные со средовым фильтром и межвидовыми взаимодействиями. В соответствии с этим подходом, виды из регионального пула «фильтруются» условиями среды таким образом, что только организмы, обладающие признаками, позволяющими им закрепляться в данных условиях, входят в состав локальных сообществ (Poff, 1997). В гетерогенной среде благодаря изменчивости факторов существуют разнообразные биотопы, в каждом из которых присутствует спектр видов с характерными наборами признаков. Стохастические факторы включают в себя расселение организмов, демографические процессы, экологический дрейф. Ограниченные способности к расселению могут приводить к тому, что не все организмы способны достичь оптимальных для себя биотопов. В то же время некоторые организмы могут жить в условиях хуже оптимальных, мигрируя из соседних биотопов. Стохастическая изменчивость сообществ не зависит от пространственной вариабельности факторов среды (Tolonen et al., 2018).

При изучении сообществ макробеспозвоночных можно обращать внимание на таксономический состав и на функциональные признаки организмов. Таксономический подход к анализу основан на сравнении таксономического состава сообществ и попытках связать его с изменениями условий среды. Описания различий в рамках этого подхода могут отличаться высокой степенью точности, однако не позволяют приблизиться к пониманию механики этих различий. Различия таксономического состава между географически удаленными участками могут отражать различия регионального пула видов в большей степени, чем различия в

условиях среды. Подход, основанный на анализе признаков организмов, фокусируется на характеристиках видов, позволяющих преодолевать трудности и использовать возможности, создаваемые условиями среды. Преимуществами этого подхода являются лучшее понимание механизмов взаимодействия видов со средой и его универсальная приложимость к разным географическим регионам (Verberk et al., 2013).

Пресноводные макробеспозвоночные (крупней, чем 0,25 см) потребляют широкий спектр пищевых ресурсов (водоросли, детрит, других животных), служат источником питания для консументов более высокого уровня и, таким образом, являются важным компонентом пресноводных экосистем (Schmera et al., 2022). Изучение пространственного распределения макробеспозвоночных и его взаимодействия с факторами среды обеспечивает получение фундаментальной информации, необходимой для сохранения и восстановления биоразнообразия. Информация о том, как сообщества изменяются под воздействием факторов среды, позволяет отделить антропогенное влияние от естественных изменений сообществ, что необходимо для совершенствования системы биологической оценки состояния экосистем (Jun et al., 2016).

Макробеспозвоночные широко используются в биоиндикации, и характерные черты экосистем водотоков определяют особенности применения этого подхода для текущих вод. Реки и ручьи – гетерогенная среда, распределение организмов в которой характеризуется сильной неоднородностью, что затрудняет процесс пробоотбора (Patrick et al., 2021). Антропогенные нарушения возникают на фоне естественного градиента условий среды, что может затруднять процесс биоиндикации. Поэтому для корректной оценки степени антропогенной нарушенности экосистем, необходимо понимание закономерностей их функционирования в норме (Munn et al., 2009). Значимость биологической индикации зависит от того, насколько точно прогнозируется состав сообщества в референсных (эталонных) условиях при известных региональных (климат, геология) и локальных (гидрохимия, размер водотока) факторах и меняется ли сообщество при антропогенных нарушениях. Оба эти утверждения основаны на предположении, что локальные факторы среды и характеристики биотопа преимущественно определяют возможность нахождения таксонов в водоеме, но, как упоминалось выше, на распределение макробеспозвоночных также влияют процессы их расселения. Наиболее сильное воздействие локального средового фильтра ожидается при среднем темпе расселения организмов. Слишком активное расселение приведет к заселению участков с условиями, отличными от оптимальных для конкретного таксона, слишком слабое – к тому, что организм не сможет достичь оптимального биотопа (Patrick et al., 2021).

Изучение экосистем малых рек может включать себя разные пространственные масштабы. Биотопы среднего масштаба (мезомасштаба) (от одного до десятков метров) представляют

собой визуально различимые невооруженным глазом участки с относительно однородными условиями среды (такими как субстрат и скорость течения), что делает такие участки удобной пространственной единицей для исследований. Если факторы субстрата и течения играют важную роль в формировании сообществ беспозвоночных, то отбор проб с учетом таких мезобиотопов дает возможность более точного описания (Pardo, Armitage, 1997; Principe et al., 2007).

Важной пространственной единицей для исследований водотоков является водосборный бассейн. Считается, что внутри бассейна барьеры к расселению организмов минимальны и расселение внутри бассейна более вероятно, чем между ними. Таким образом, на формирование сообществ внутри бассейнов факторы среды влияют в большей степени, чем в масштабах, включающих несколько бассейнов. В последнем случае повышается значимость пространственных факторов, связанных с ограничением расселительной способности (Heino, Mykrä, 2008; Heino et al., 2017).

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Водотоки являются важнейшим компонентом ландшафта. Большое количество российских и зарубежных публикаций, посвященных функционированию экосистем водотоков, указывает на их значимость как для ландшафта, так и для жизни человека. Донные макробеспозвоночные или макрозообентос (организмы крупнее 2 мм) являются ключевым компонентом водных экосистем и представлены разнообразными таксонами и жизненными формами. Многие исследования в разных регионах Евразии и других континентов касаются закономерностей формирования и распределения речных сообществ макробеспозвоночных, их связей с факторами окружающей среды в различных пространственных масштабах. Разработан целый ряд методов оценки состояния водоемов и водотоков на основании сообществ макробеспозвоночных. Эти организмы являются удобным объектом для биоиндикации, так как они широко распространены, имеют высокую численность, удобны для сбора и идентификации благодаря крупным размерам.

На территории Российской Федерации проводится много фаунистических исследований макрозообентоса, а также работ, посвященных оценке экологического состояния водотоков с использованием различных биоиндикационных методов. При изучении макробеспозвоночных преобладает биотопический подход, при котором проводят описание сообществ априори выделенных биотопов. Подход, разработанный М.В. Чертопрудом (2011; 2021), основан на использовании модифицированного геоботанического метода Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964), и анализируется в настоящей работе. Эта методика сочетает биотопический подход и выделение сообществ на основании комплексов характерных видов. Данный подход важен для понимания функционирования экосистем текущих вод, но не предусматривает статистического подтверждения выделенных типов сообществ.

«Белым пятном» для исследований пресноводного макрозообентоса на территории России является недоизученность закономерностей распределения сообществ макробеспозвоночных, особенно в областях математического подтверждения достоверности их выделения. Без внимания остается легко применимое на практике выделение сообществ на основании жизненных форм – совокупности признаков, позволяющих организму закрепляться при данных условиях среды. Разделение беспозвоночных на функциональные группы, например, по способу питания, менее трудозатратно, чем точное таксономическое определение до видового уровня. Для функционального анализа требуется только таксономическая идентификация, достаточная для отнесения организма к одной из основных функциональных групп, часто это всего лишь уровень подсемейства или трибы (Merritt et al., 2002; 2017). Соотношение относительных долей трофических жизненных форм в сообществе может отражать изменения

условий биотопов, выраженное в изменениях доступных пищевых ресурсов (Cummins et al., 2019).

Актуальность настоящей работы связана с разработкой нового методического подхода выделения сообществ макрозообентоса, в основе которого лежит проверка гипотезы о существовании типов сообществ на основании только статистически достоверно сходных групп проб. Применение данной методологии позволит снизить влияние субъективного взгляда исследователя и выявить закономерности, которые могли бы остаться незамеченными при выделении сообществ на основании априорного выделения контрастных биотопов. Кроме того, предпринята попытка выделения сообществ не только на основании таксономической идентификации, но и легко наблюдаемых морфологических и поведенческих особенностей организмов. Выявленные закономерности распределения макробеспозвоночных в водотоках минимальной антропогенной нарушенности будут использованы для характеристики фоновых биоценозов при экологическом мониторинге.

Цель настоящей работы – выявить закономерности распределения видового богатства и состава жизненных форм макробеспозвоночных в малых и средних реках Хабаровского края, а также определить факторы среды, в наибольшей степени влияющие на формирование сообществ.

Задачи работы:

1. Описать фаунистический и функциональный состав макрозообентоса водотоков бассейнов рек Анюй, Баджал, а также острова Большой Шантар и ближайшей к нему части побережья.
2. Определить основные абиотические факторы, влияющие на распределение таксонов и жизненных форм макробеспозвоночных.
3. Выявить достоверные типы сообществ на основании таксономического и функционального сходства группировок макрозообентоса, оценить степень их континуальности / дискретности.
4. Определить индикаторные таксоны и жизненные формы для каждого типа сообществ.

Научная новизна

В настоящей работе впервые детально изучена фауна водных макробеспозвоночных водотоков бассейна реки Баджал и Шантарских островов. Впервые для Хабаровского края статистически подтверждено существование типов сообществ макробеспозвоночных, на основании не только таксономического состава, но и состава жизненных форм. Проведен сравнительный анализ факторов среды, в наибольшей степени влияющих на таксономический и функциональный (жизненные формы) состав сообществ. Показано соотношение влияния факторов среды и географического фактора (принадлежности к водосборному бассейну) для

таксономического и функционального состава. Впервые для Хабаровского края оценено соотношение дискретности и континуальности распределения организмов макрозообентоса, слабо описанное для водных сообществ в целом. Показано, что возможно выделение статистически достоверных групп проб, приуроченных к определенным биотопам, на основании сходства как таксономического, так и функционального состава. Выявлены комплексы достоверных таксонов и жизненных форм для каждой такой группы.

Практическая значимость работы заключается в накоплении материала для разработки системы оценки степени нарушенности природных водных экосистем. Подход к биоиндикации, основанный на анализе функциональных признаков организмов, может быть универсальным в крупных пространственных масштабах, включающих экорегионы, различающиеся по таксономическому составу. Дальний Восток России хорошо подходит для исследований такой направленности. Это крупный и разнообразный в ландшафтном отношении регион со значительными территориями, практически не затронутыми хозяйственной деятельностью. Все перечисленное делает его удобным полигоном для исследования функционирования ненарушенных речных экосистем.

Теоретическая значимость работы. Полученные данные способствуют более глубокому пониманию закономерностей формирования сообществ макробеспозвоночных в водотоках, слабо подверженных антропогенному воздействию. Информация о том, формируют ли беспозвоночные хорошо различимые сообщества, или их распределение представлено непрерывным континуумом без четких границ, а также о том, какие факторы среды в наибольшей степени влияют на состав и численность водной фауны, необходима для полного представления о механизмах взаимодействия организмов друг с другом и со средой обитания. Сопоставление принципов формирования сообществ различных групп организмов, а также водных и наземных экосистем, может дать информацию о фундаментальных закономерностях их функционирования. Распределение состава жизненных форм напрямую отражает воздействие факторов среды, нивелируя влияние географических барьеров.

Положения, выносимые на защиту:

1. Изученные абиотические и географические факторы (принадлежность к водосборному бассейну, скорость течения, тип субстрата, ширина русла, глубина в точке отбора проб и температура воды) могут обладать высокой значимостью для формирования сообществ макробеспозвоночных в водотоках, и объяснять около половины распределения как таксономического разнообразия беспозвоночных, так и изненных форм.

2. Как для таксономического, так и для функционального состава обследованных водотоков Хабаровского края могут быть выявлены статистически достоверные типы сообществ, связанные с определенными биотопами. Наиболее широко в обследованном регионе

распространены сообщества ритрали, населяющие жестких субстраты, и кренали, населяющие мозаичные субстраты ручьев, а сообщества пелали, формирующиеся на мягких грунтах, встречаются реже. Для сообществ, выделенных на основании таксономического состава, сильнее выражена географическая приуроченность, чем для сообществ, выделенных на основании функционального состава.

3. Для каждого выявленного типа сообществ существует набор достоверных индикаторных таксонов и жизненных форм, отражающих особенности характерного биотопа. Большинство индикаторных таксонов составляют насекомые, наиболее разнообразно представлены поденки (отряд Ephemeroptera) и двукрылые (отряд Diptera) семейства Chironomidae. Большинство индикаторных таксонов относятся к жизненным формам цепляющиеся соскребатели и ползающие собиратели, а плавающие, роющие и лазающие формы среди них представлены менее широко.

Степень достоверности и апробация работы. Достоверность работы обеспечена использованием современных методик сбора полевого материала. Для таксономической классификации применяли современные определительные ключи, а при обработке данных – надежные статистические методы, позволяющие получать результаты высокой степени достоверности. Результаты работы апробированы автором на всероссийских научных конференциях (IV Всероссийская конференция «Актуальные проблемы изучения ракообразных», Борок, 20-22 мая 2024 г. «Биология водных экосистем в XXI веке: факты, гипотезы, тенденции», Борок, 22-26 ноября 2021 г.; Всероссийской конференции молодых ученых «Биоразнообразие: глобальные и региональные процессы», Улан-Удэ, 16–21 сентября 2013 г.; XV Школе-конференции молодых учёных «Биология внутренних вод», Борок, 19-24 октября 2013 г.; XIX Всероссийской молодежной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии», Сыктывкар, 2-6 апреля 2012 г.), а также на расширенном коллоквиуме департамента аквакультуры ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО».

Публикации. По теме диссертации опубликовано 11 работ, из них 5 в изданиях, индексируемых в базах данных SCOPUS и Web of Science, в том числе 3 – в журналах, входящих в перечень научных изданий, определенный ВАК при Минобрнауки России.

Личное участие автора. Автором осуществлен выбор и обоснование темы диссертационного исследования, произведен поиск и отбор литературы, выбор статистических методов обработки данных. Автор принимал участие во всех экспедиционных выездах по отбору проб. Лично автором произведена таксономическая идентификация всех беспозвоночных из бассейна Баджала, а также олигохет и личинок хирономид из бассейна Анюя и района Шантарских островов. Автором полностью выполнены статистическая обработка, анализ и интерпретация полученных и литературных данных, написан текст

диссертации. Доля участия автора в подготовке публикаций по теме диссертации составляет от 30 до 90 %.

Структура диссертации. Диссертационная работа состоит из введения, пяти глав, заключения, выводов, списка литературы и одного приложения. Список литературы включает 242 источника, из которых 158 на иностранных языках. Диссертация включает 12 таблиц, без учета приложения, и 24 рисунка. Объем диссертации составляет 132 страницы без учета списка литературы и приложения.

Благодарности. Автор приносит глубокую благодарность своему научному руководителю Елене Сергеевне Чертопруд за терпеливое и дружелюбное руководство работой, организацию экспедиционных работ по сбору полевого материала и полезные замечания касательно текста диссертации. Автор благодарит Андрея Игоревича Азовского за советы в области статистической обработки данных, Дмитрия Михайловича Палатова за помощь в определении беспозвоночных, Михаила Витальевича Чертопруда за содействие в ознакомлении с методиками описания сообществ и научное руководство на первых этапах работы над диссертацией. Благодарю своего первого научного руководителя Виктора Петровича Семерного за пробуждение интереса к предмету пресноводной гидробиологии и поддержку первых шагов в науке. Выражаю благодарность А.А. Новичковой, Р.Р. Борисову, Н.А. Асееву, И.Н. Никоновой, И.С. Решетову за совместную работу в экспедициях по сбору проб и Б.Б. Мавланову ООО «Дальневосточные экспедиции»), без которого было бы невозможно попасть на Шантарские острова. От всей души благодарю заведующих отделом «аквакультуры беспозвоночных» ФГБНУ ВНИРО Н.П. Ковачеву и Н.В. Кряхову и весь коллектив отдела за возможность комфортной работы над диссертацией. Сердечно благодарю руководство и сотрудников ФГБУ «Заповедное Приамурье», в особенности начальника научного отдела Римму Сабировну Андронову за помощь в организации всех полевых работ на территориях НП «Ануйский» и «Шантарские острова», а также ГПЗ «Баджальский».

Работа поддержана грантами РФФИ (№ 16-04-00111 и 20-04-00145).

ГЛАВА 1. ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ, СТРУКТУРЫ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ СООБЩЕСТВ МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫХ ТЕКУЧИХ ВОД

1.1. Абиотические факторы, определяющие распределение макробеспозвоночных в водотоках

1.1.1. Особенности организации экосистем текущих вод и влияние факторов среды различных масштабов

Речные сети и населяющая их фауна обладают уникальными чертами, отличающими их от других экосистем (Brown et al., 2011):

- Дендричная структура – системы текущих вод представляют собой линейные, иерархически ветвящиеся структуры. Биотопы в таких системах являются непрерывным континуумом, без относительно дискретных участков, таких как пруды и озера (Brown et al., 2011).

- Расселение организмов сильно ориентировано в пространстве. Дрифт беспозвоночных соответствует направлению течения, рыбы, саламандры и летающие имаго амфибиотических насекомых перемещаются вверх по течению, такие организмы, как мошки, при передвижении ориентированы перпендикулярно течению (Brown et al., 2011). Однонаправленное течение в реках создает пространственную и временную гетерогенность (в таких аспектах как скорость течения, сортировка субстрата, биотопы), процессы перемешивания гомогенизируют среду относительно других факторов (например, пространственной и временной разницы концентрации биогенов). Течение создает вектор движения материи на фоне градиента концентрации ресурсов (Pringle et al., 1988). Четких границ между биотопами зачастую не наблюдается, они высоко вариабельны в пространстве и времени (Göthe et al., 2013).

- Многие организмы радикально изменяют направление расселения в ходе онтогенеза. Личинки амфибиотических насекомых обычно перемещаются с дрифтом вниз по течению, имаго способны перемещаться по воздуху и часто ориентированы против течения (Brown et al., 2011).

- Особенность сообществ бентосных макробеспозвоночных, являющихся предметом многих исследований речных экосистем, заключается в их комплексности и сложности. Они включают более трех трофических уровней, сложные пищевые взаимоотношения, множество функциональных групп по типу потребления (такие как измельчители, травоядные, хищники) и множество видов со сложными жизненными циклами (Brown et al., 2011).

Определение сообщества во многих случаях зависит от целей исследования. Часто оно основано на определенной функциональной группе или гильдии (соскребатели, хищники), в других случаях на экологическом типе организмов (сообщества зоопланктона, растительные сообщества) (Brown et al., 2011). В самом распространенном случае под сообществом понимают совокупность популяций, населяющих определенный биотоп, отличающуюся (количественно и качественно) от других совокупностей в достаточной степени, чтобы рассматриваться как отдельный целостный экологический объект (Peralta-Maraver et al., 2018). Помимо понятия «сообщество» в литературе встречается термин «ассамблея». Под ассамблеей понимается совокупность видов, обнаруживаемых совместно, но при отсутствии свидетельств, достаточных, чтобы признать их сообществом (Eichhorn, 2016).

Речные экосистемы иерархически организованы и происходящие в них процессы проявляются в различных пространственных масштабах. Исследования, рассматривающие разные масштабы организации речных систем, обычно делятся на две группы. Работы, включающие процессы крупного пространственного масштаба, рассматривают закономерности распределения макробеспозвоночных между водотоками и внутри них, используя такие понятия как экорегионы, водосборные бассейны внутри экорегионов, реки внутри бассейнов и участки внутри рек. Исследования малых пространственных масштабов рассматривают сообщества участков внутри отрезка русла, перекаты внутри участков и пятна внутри перекатов (Parsons et al., 2003).

Иерархическая организация речных экосистем возникает из-за иерархичности геоморфологических процессов, где процессы крупных масштабов определяют процессы на последовательно меньших иерархических уровнях. Так как сообщества макробеспозвоночных зависят от типов биотопов, а биотопы контролируются иерархически организованными геоморфологическими процессами, сообщества макробеспозвоночных также могут быть иерархически организованы (Frissel et al., 1986; Parsons et al., 2003). Факторы масштаба водосбора накладывают ограничение на проявления факторов масштаба участка, а те, в свою очередь, – на факторы уровня переката. Например, такой фактор масштаба бассейна, как тип землепользования, влияет на распределение сообществ макробеспозвоночных, однако он может еще и опосредованно влиять на локальном масштабе через такие факторы как прибрежная растительность (Parsons, Thoms, 2007).

Фриссел с соавторами (1986) предлагают следующую иерархическую пространственную классификацию водотоков: речная система, сегмент реки, отрезок русла, плес/перекат и микробиотоп (пространственные масштабы: 10^3 м, 10^2 м, 10^1 м, 10^0 м, 10^{-1} м соответственно). Событиям на каждом уровне соответствует своя временная шкала. Редкие события геологического масштаба проявляются на пространственном уровне речной системы или

сегмента, более частые события низкой магнитуды воздействуют на уровне меньшего масштаба. Например, в масштабе десятков тысяч лет самым значимым фактором, определяющим функционирование речной системы, может быть уклон русла, тогда как в меньших временных масштабах этот фактор является неизменным. Микробиотопы в данном случае определяются как участки внутри системы «плес/перекат» с относительно гомогенными типом субстрата, глубиной и скоростью течения (Frissel et al., 1986).

Пространственная изменчивость структуры локальных сообществ – результат как локальных процессов, так и биогеографических и исторических факторов крупного масштаба. Совместное влияние факторов масштаба водосбора, участка русла и биотопа порождает высокую мозаичность речных экосистем. Факторы масштаба водосбора включают геологию, широту, долготу, расстояние от истока, площадь водосбора и уклон русла. Факторы масштаба участка русла: ширина русла, глубина, характер течения, скорость течения, затененность. К факторам масштаба биотопа (локальным) относятся тип субстрата и локальные гидрологические условия (Dallas, 2007a). Подходящий масштаб исследования зависит от изучаемых организмов и единиц времени, в течение которых организмы испытывают влияние изменений условий среды (Pringle et al., 1988). Большинство речных беспозвоночных специализируются именно на микробиотопах и изучение закономерностей в этом масштабе способствует лучшему пониманию закономерностей в больших масштабах. Предположительно, физические факторы, контролирующие распределение микробиотопов, определяют также и распределение беспозвоночных. Микробиотопы часто подвергаются нарушениям и, таким образом, их формирование благодаря таким процессам как отложение мелкодисперсных донных осадков, распад крупной органики, росту перифитона и др. укладывается во временные масштабы порядка дней, недель или месяцев (Frissel et al., 1986).

Релевантность иерархического подхода к классификации сообществ зависит от степени влияния факторов крупного масштаба на локальные факторы. Локальные условия среды не всегда хорошо прогнозируются при известных факторах крупного масштаба, а зачастую состав сообществ в большей степени зависит от локальных факторов, чем от крупномасштабных (Thomson et al., 2004). Последнее утверждение, однако, верно не всегда, например, в Новой Зеландии факторы масштаба водосбора, такие как площадь бассейна, влияли на сообщества сильнее, чем факторы масштаба участка русла, материнская порода или географическое положение (Townsend et al., 2003).

Влияние на сообщества факторов крупного пространственного масштаба. Б. Вейгелем с соавторами, 2003, среди факторов крупных пространственных масштабов отмечалось значительное влияние типа покрытия водосбора (landcover) на формирование сообществ, особенно градиент «лес – заболоченная местность». В целом этот градиент соответствует

распределению макробеспозвоночных на эрозионных и осадконакопительных участках. Семейства EPT (Ephemeroptera, Plecoptera и Trichoptera), соскребатели и фильтраторы населяют преимущественно эрозионные зоны, тогда как мошки, амфиподы, изоподы, собиратели и хищники предпочитают зоны осадконакопления. Эрозионные зоны соответствуют залесенным участкам водосбора, заболоченные – осадконакопительным. Среди отмеченных в исследовании таксонов на первых участках отмечены *Optioservus* sp., *Stenelmis* sp., *Ceratopsyche* sp. (соскребатели и фильтраторы), на вторых – *Bezzia* sp., *Enallagma* sp., *Caenis* sp. (собиратели и хищники) (Weigel et al., 2003).

А. Асторгой Ройне с соавторами, 2020, показано, что для горной местности Чили процент залесенности водосбора, по сравнению с альпийскими зонами, был наиболее значимым фактором масштаба бассейна для таксономического и функционального (включающего жизненные формы организмов, определенные на основании способа добывания пищи) состава сообществ. Большая площадь лесов на водосборе обеспечивает приток аллохтонной органики. Высокая доля альпийских зон на территории водосбора коррелирует с большей скоростью течения и низкой температурой по сравнению с залесенными зонами. Обилие собирателей, фильтраторов-собирателей и хищников было ниже в водотоках с большей скоростью течения, следовательно, обратно пропорционально доле альпийских зон. Обилие соскребателей, наоборот, возрастало с ростом доли альпийских зон. Таким образом, основным фактором локального масштаба, влияющим на состав сообществ была скорость течения. Функциональный состав сообществ в большей степени был связан с факторами локального масштаба, тогда как спектр масштабов факторов, влияющих на таксономический состав, был более широким (Astorga Roine et al., 2022).

Влияние факторов масштаба водосбора наиболее очевидно для беспозвоночных – облигатных обитателей эрозионных участков, требующих присутствия крупного твердого субстрата. Такие таксоны наиболее широко представлены в бассейнах, где в субстратах доминируют ледниковые отложения. Геологические особенности водосбора влияют на сообщества опосредованно через такие факторы как морфология русла и гидрологические особенности (Richards et. al., 1997).

Факторы масштаба участка русла. Факторы масштаба водосбора тесно связаны с факторами масштаба участка русла. На территории водосборов с высокой долей лесного покрытия по сравнению с болотистыми водосборами чаще встречаются локальные биотопы с высокими значениями ширины и глубины русла, т.е., мелководные. Такие биотопы, при наличии твердого субстрата, характеризуются хорошей аэрацией. Кроме этого, процент лесов на территории водосбора коррелирует с такими признаками как затененность и количество затопленной древесины. Русла рек на заболоченных водосборах чаще ассоциированы с более

глубокими медленными водотоками с худшей аэрацией, т.е., зонами осадконакопления. Факторы масштаба участка русла, определяющие вариации структуры сообществ, преимущественно связаны с физико-химическими различиями между эрозионными и осадконакопительными зонами (Weigel et al., 2003).

Факторы масштаба участка русла в наибольшей степени влияют на показатели сообществ, связанные с относительным обилием и присутствием-отсутствием организмов, в то время как характеристики сообществ, такие как интегральный биотический индекс (IBI), среднее значение толерантности к загрязнению, видовое богатство и доля ЕРТ (Ephemeroptera–Plecoptera–Trichoptera) и др., испытывали влияние факторов масштаба водосбора и участка русла в равной степени (Weigel et al., 2003). Для рек Новой Зеландии отмечалось, что факторы масштаба участка русла (гидрохимия, состав субстрата, стабильность русла, прибрежная растительность и сообщества рыб) лучше предсказывали состав сообществ макробеспозвоночных, чем переменные масштаба водосбора, полученные с использованием ГИС (Death, Joy, 2004).

Классификацию на основании факторов среды масштаба участка русла (сегмент длиной в 20-40 раз больше ширины русла, не менее 150 м) проводили для водотоков запада США. Такие факторы как характеристики субстрата и температура воды оценивали для масштаба участка русла с использованием нескольких трансект. Эти участки делили на две крупные группы: группу с доминированием субстратов с мелкими частицами, более высокими температурами воды и низким градиентом абиотических факторов и группу с доминированием субстратов с крупными частицами, низкими температурами и высоким градиентом факторов. Экорегiónы с более разнообразными биотопами и большей долей жестких субстратов отличались высоким общим таксономическим разнообразием и большим числом таксонов на пробу, а распределение таксонов было более выровненным. Экорегiónы с доминированием рыхлых субстратов отличались меньшим общим таксономическим разнообразием и разнообразием таксонов в пробе. В одном из регионов с преобладанием рыхлых субстратов доминировали хирономиды, моллюски, амфиподы и олигохеты, в другом – хирономиды. Определяющими для состава сообществ были такие факторы как субстрат и температура (Munn et al., 2009).

Кроме того, одним из важных факторов, регулирующих распределение организмов, является размер водотока, измеренный как величина водорасхода (McCreadie, Bedwell, 2012).

Факторы локального масштаба. В ходе взаимодействия процессов крупных и малых пространственных масштабов формируются так называемые геоморфические единицы. Это визуально однородные единицы рельефа русла и поймы реки, определяемые в основном водорасходом, уклоном русла и породой, слагающей русло, такие как плесы, перекаты, протоки, каскады и т.д. Согласно значительному числу опубликованных работ, локальные факторы (масштаба геоморфической единицы и меньше) в большей степени влияют на

формирование сообществ, чем факторы крупного пространственного масштаба. Изменчивость сообществ макробеспозвоночных между геоморфологическими единицами в первую очередь связана с гидрологическими переменными и субстратом (Brierley, Fryirs, 2000; Thomson et al., 2004).

Локальный пространственный масштаб, релевантный для макробеспозвоночных – масштаб порядка первых метров. Некоторые исследователи определяют его как мезомасштаб (Чертопруд, 2021). Мезобиотоп – визуально обособленная единица внутри водотока, различимая с берега, видимо физически однородная. Внутри сегмента реки каждый тип мезобиотопа может быть представлен множеством пятен, сходных по физическим характеристикам друг с другом, но отличных от других биотопов. Мезобиотоп может изменяться во временном масштабе от годов до десятилетий. Многие организмы, ассоциированные с мезобиотопом, адаптированы не только к его физическим условиям, но и к временной изменчивости. Таким образом, мезобиотопы могут представлять собой «шаблон», в соответствии с которым происходит формирование сообществ в водотоках. Мезобиотопы позволяют провести категоризацию речных экосистем в масштабе, одновременно экологически релевантном и удобном с точки зрения менеджмента (Pardo, Armitage, 1997; Thomson et al., 2001; Principe et al., 2007).

Для Бразилии показано, что классификация рек, основанная на данных о локальных факторах среды, обладает большей силой, чем основанная на гидрорегионах или экорегионах (т.е. масштабных географических факторах), а также на показателе порядка водотока (Vasconcelos et al., 2013). Биотопическая классификация была более сильной по сравнению с классификацией, основанной на экорегионах, и для США. Сообщества реагировали в первую очередь на биотопические факторы, такие как порядок водотока или уклон, а также на сумму факторов среды, представленную как переменная экорегиона. Однако как классификации, базирующаяся на экорегионах, так и на факторах биотопа, были слабее, чем классификация, полученная только на биологических данных с помощью кластеризации (TWINSPAN) (Waite et al., 2000). Тип субстрата и скорость течения лежат в основе топологического, или биотопического, подхода к классификации сообществ, предложенного В.И. Жадиным. Для рек выделяют лито-, псаммо-, пело-, аргилло- и фитореофильные сообщества (т.е., сообщества каменистых, песчаных, илистых, глинистых грунтов и сообщества водных макрофитов соответственно) (Жадин, 1940; Жадин, Герд, 1961).

Характер связи сообществ с биотопами может зависеть от положения в русле реки. К. Палмер с соавторами, 1991, отмечено, что устойчивые в течение нескольких сезонов комплексы видов ассоциированы с биотопами (участками со сходным субстратом и гидрологическими условиями) в среднем и нижнем течении, но в верхнем течении более заметны сезонные

изменения. В качестве биотопов рассматривали перекаты, водопады, листовой опад на перекатах, каменистые плесы, прибрежную растительность и донные осадки. Эрозионными биотопами считали перекаты, листовой опад на перекатах и водопады, осадконакопительными – каменистые плесы, донные осадки и прибрежная растительность не на течении. В верхнем течении сообщества водопадов выделяли в отдельную группу, но в остальных случаях не было отмечено сильной связи между биотопами и сообществами. Вероятно, это связано с пространственным масштабом – биотопы в таких водотоках формируют мозаику из небольших пятен, в то время как биотопы в среднем и нижнем течении представляют собой крупные дискретные единицы, а изменения водорасхода более плавные и происходят реже. В среднем и нижнем течении эрозионные и осадконакопительные биотопы разделялись по составу сообществ, что указывает на сильное влияние скорости течения. В среднем и нижнем течении также были выделены группы, относящиеся к биотопам: прибрежная растительность, каменистые плесы, перекаты и донные осадки. Только у личинок четырех видов насекомых, обитающих на перекатах, наблюдалась ассоциация с биотопами более чем в 85% случаев, еще 15 видов были ассоциированы с биотопами более 50% случаев. Таким образом, отмечена приуроченность видовых комплексов к субстратам, однако на видовом уровне большинство видов связано более чем с одним биотопом (Palmer et al., 1991). В другом исследовании в Южной Африке сообщества песка в наибольшей степени отличались от сообществ камней и макрофитов (80%), в то время как степень различия сообществ камней и макрофитов составляла 60%. (Dallas, 2007b). По составу сообществ отчетливые группы формируют участки верхнего и нижнего течения. На различных субстратах значимость разных факторов может варьировать (Dallas, 2007a).

Часто локальный тип биотопа является наиболее значимым фактором, объясняющим состав сообществ, и играет более значимую роль, чем пространственное положение участка. Сообщества на соседних участках, но разных локальных биотопах различаются между собой сильнее, чем сообщества в схожих биотопах, пространственно удаленные друг от друга. Среди факторов локального масштаба наибольшее влияние на сообщества отмечено для типа субстрата и скорости течения (Doisy, Rabeni, 2001; Costa, Melo, 2008; Dallas, 2007b; Silva et al., 2014).

Тип субстрата и его влияние на сообщества макрозообентоса. От размера частиц субстрата зависят такие показатели как численность и биомасса сообществ. Эти показатели снижались с уменьшением частиц субстрата, минимальные наблюдались на песчаных грунтах. Результаты получены для рек бассейна Оби. Тип субстрата был наиболее значимым фактором локального масштаба (Яныгина, 2022).

Выделяют 4-5 групп беспозвоночных на основании отношения к фактору субстрата. Это пелофильные виды, обитающие на заиленных субстратах на участках с низкой скоростью течения (*Tubifex tubifex*, *Chironomus plumosus*, *Glyptotendipes gripekoveny*); фитофильные (*Baetis rhodany*, *Orthocladius oblidens*, *Rhaecricotopus fuscipes*); реофильные, характерные для олиготрофных участков рек (*Paracladius conversus*, *Prodiamesa olivacea*, *Hydropsyche pellucidula*); галофильные (*Chironomus salinarius*, *Glyptotendipes salinus*, *Cricotopus salinophilus*) (Шитиков и др., 2022). М.В. Чертопруд для текущих вод Евразии выделяет несколько типов сообществ, главным образом на основе приуроченности к субстратам. Это сообщества плотных грунтов (ритрали), мягких грунтов (пелали), зарослей макрофитов (фитали), ручьев и родников (кренали) и береговой кромки (рипали) (Чертопруд, 2021).

Субстрат был наиболее значимым фактором для сообществ макробеспозвоночных водотоков юга Китая. Субстраты с крупными частицами являются подходящими биотопами для цепляющихся (имеющих приспособления для прикрепления к субстратам на быстром течении) (*Chloroperlidae* и *Psephenidae*) и плавающих беспозвоночных. Факторы среды являлись основными объясняющими факторами внутри бассейнов (Wang et al., 2022).

Высокая значимость факторов субстрата и течения наблюдается для водотоков по всему миру. Совместное влияние типа субстрата и течения создает мозаичное распределение мезобиотопов, каждый из которых населен специфичным набором индикаторных видов. И. Пардо и П. Армитидж, 1997, отмечали схожесть между собой сообществ разных видов макрофитов. На минеральных субстратах различаются сообщества песка, ила и гравия. В нижнем течении водная растительность хорошо развита, условия среды достаточно однородны и биотопы характеризуются мозаичным распределением с достаточно отчетливыми границами. Эрозионные участки русла в верхнем течении отличаются более гетерогенной средой с субстратами со смешанными размерами частиц, менее отчетливыми границами биотопов и отсутствием прибрежных полос растительности, где происходит накопление донных осадков. На участках рек с большой глубиной и отсутствием макрофитов доминируют мелкодисперсные донные осадки, несмотря на изменчивость течения, сообщества на таких участках также гомогенны. При отборе проб с учетом мезобиотопов пространственная изменчивость сообществ выражена сильнее, чем сезонная (Pardo, Armitage, 1997).

Сообщества песчаных биотопов были самыми бедными фаунистически из-за их нестабильности по причине высокой мобильности частиц субстрата. Сообщества илистых субстратов близки по составу сообществам песчаных, но часто богаче и обильней благодаря большему содержанию органического вещества и большей гетерогенности субстрата. Сообщества макрофитов так же подвержены сезонным изменениям и отличаются высоким видовым богатством летом и осенью. При повышении уровня воды прибрежная растительность

служит ловушкой для мелкодисперсных осадков и может функционировать как рефугиум для организмов, сносимых течением из основного русла. По окончании паводка они могут вновь заселить участок русла. Сообщества гравийных субстратов характеризовались наибольшей устойчивостью. На гравийных субстратах с быстрым (0,93 м/с) течением наблюдались сообщества с более высоким таксономическим богатством и обилием по сравнению с гравием на более медленном (0,51 м/с) течении, вероятно, благодаря большей гетерогенности и отсутствию песчаных осадков (Pardo, Armitage, 1997). Наибольшее количество таксонов и численность организмов отмечались на перекатах, самое низкое – на песчаных субстратах. Таксономический состав близок у сообществ перекатов, листового опада и древесных остатков, то же верно для функционального состава (Roux, Clinton, 2023).

Наибольшее видовое богатство характерно для минеральных субстратов со средним размером частиц от 32 до 256 мм и на макрофитах. Факторы, в наибольшей степени объясняющие распределение – тип субстрата, скорость течения и глубина, влияние типа субстрата наиболее значительно (река Алье, Франция) (Beauger et al., 2006).

В горных реках региона Гиндукуш-Гималаи наибольшая связь состава сообществ с факторами среды наблюдалась для типа субстрата, затем – скорости течения, глубины и расстояния от берега. Всего факторами среды объяснялось 27,6% изменчивости сообществ. Большинство таксонов предпочитали каменистые субстраты с размером частиц 6-20 см. Небольшие камни являются комплексным биотопом, помимо жестких субстратов, обычно присутствуют также песок, детрит и гравий в пространствах между камнями. Пространства между камнями являются рефугиумом. Таким образом, охранные мероприятия для рек должны уделять внимание такому биотопу как некрупные камни (Korte, 2010).

Характер и скорость течения. Визуально видимыми мезобиотопами может объясняться до 20% изменчивости для относительного обилия семейств беспозвоночных и 13% для встречаемости (показано на примере рек Бразилии). Пространственными факторами (положение в русле реки) объяснялось 11 и 8% соответственно. При этом на тип поверхностного течения приходилось 61% влияния факторов среды для относительного обилия и 48% для присутствия-отсутствия; на тип субстрата - 22 и 31% соответственно. Тип субстрата и тип поверхностного течения могут рассматриваться как независимые переменные, т.к. разные типы субстрата могут встречаться при одном и том же типе течения. Были выделены следующие участки согласно типам поверхностного течения (Silva et al., 2014):

- Плес – поверхность выглядит неподвижной, гладкой, обычно большая глубина. Скорость течения – 0 м/с;

- Плавное течение (быстрое и медленное) – Слабая поверхностная турбулентность, поверхность не нарушена. Скорость течения 0,02 ($\pm 0,04$) и 0,21 ($\pm 0,16$) м/с;

- Перекат – движение воды с мелкой рябью, волнами и водоворотами. Скорость течения 0,43 ($\pm 0,26$) м/с;

- Стремнина – течение быстрое и турбулентное, белая пена на поверхности, дробящиеся волны. Скорость течения – 0,69 ($\pm 0,38$) м/с (Silva et al., 2014).

Одним из лучших прогностических факторов для состава сообществ в водотоках с низким градиентом изменений факторов среды независимо от пространственного уровня или сезона является локальная скорость течения. Влияние этого фактора способно превосходить влияние типа субстрата. Связь состава сообществ с пространственным положением в русле реки также отмечалась. Состав сообществ плавно изменяется от истока к устью, однако однозначная связь с изменением характера доступной пищи, как утверждается в концепции речного континуума, не подтверждена (исследование проводилось на реке Джекс Форк (Миссури)). Влияние факторов скорости течения и пространственного расположения не взаимозависимо (Doisy, Rabeni, 2001). Сообщества биотопов на быстром течении более устойчивы во времени. Для них отмечается большая доля таксонов, присутствующих при больших плотностях и меньше редких таксонов по сравнению с другими типами сообществ. Биотопы с медленным течением являются переходными между биотопами с быстрым течением и биотопами со стоячей водой (Rabeni et al., 2002).

Скорость течения, размер частиц субстрата, обилие водной растительности и электропроводность являлись факторами, в наибольшей степени влияющими на обилие таксонов (исследование проводилось на реках Патагонии) (Miserendino, 2001).

В исследовании на территории Швеции, в ходе классификации пробы макрозообентоса разделяются по признаку скорости течения. В первой полученной таким образом группе более 94% точек отбора проб располагаются на течении выше 0,2 м/с. Во второй группе 63% проб находятся на течении менее 0,2 м/с. Индикаторные таксоны первой группы включают веснянок группы *Leuctra fusca-digitata-hippopus*, *Isoperla* sp., *Taeniopteryx nebulosi*, поденок *Baetis rhodani* и *Nigrobaetis niger-digitatus-group*, ручейников *Polycentropus flavomaculatus* и *Rhyacophila nubila*, жуков *Elmis aenea*, *Hydraena* spp., и *Empididae*. Индикаторные таксоны второй группы – ручейники *Limnephilus* spp., вислоккрылки *Sialis lutaria-group*, Chironomidae, Oligochaeta, и изопода *Asellus aquaticus*. Вторая группа разделяется на группы с более быстрым течением и высокой концентрацией Са и группу с медленным течением и низкой концентрацией Са. Индикаторным таксоном для первой группы является чувствительная к закислению амфипода *Gammarus pulex* и пиявка *Erpobdella* spp., для второй – устойчивая к закислению поденка *Leptophlebia* spp. В целом дискриминирующие переменные для кластерного анализа включают как локальные факторы (гидрохимические параметры, скорость течения, ширина русла, водная растительность), так и факторы регионального масштаба (температура, долгота, экорегион).

Скорость течения положительно коррелирует с таксономическим богатством. Фактор скорости течения, так же как и каменистые субстраты, оказывает как прямое физическое воздействие на организмы, так и влияет на другие локальные факторы, такие как субстрат, доступность пищи и насыщение воды кислородом (Sandin, 2003).

Согласно результатам другого исследования, скорость течения является наилучшей прогностической переменной для функционального состава сообществ, этим фактором объясняется наибольший процент вариативности (19%). Также значительной прогностической силой обладают такие переменные как субстрат, растительность и процент лесов в бассейне (Johnson et al., 2004). Физические переменные, связанные с высотой и типом биотопа (субстрат и скорость течения) объясняли наибольший процент изменчивости сообществ в реках Южной Кореи (Jun et al., 2016). Наибольшее видовое богатство и плотность макробеспозвоночных, а также наибольшее число таксонов, чувствительных к загрязнению, наблюдались при скоростях течения от 30 до 120 см/с (река Алье, Франция) (Beauger et al., 2006). В реке Дан в Израиле большинство таксонов беспозвоночных было обнаружено при скорости течения 80-100 см/с и глубине менее 30 см, наиболее предпочтительной скоростью течения была 60-80 см/с (Degani et al., 1993). В реках региона Гиндукуш-Гималаи большинство таксонов предпочитало среднее течение (11-50 см/с) (Korte, 2010).

Для горных водотоков среди локальных факторов наиболее значимыми были изменения скорости течения, температуры воды, гидрохимии (напр., $\text{NO}_3\text{-N}$, водопроводность), среди факторов масштаба водосбора – процент покрытия лесами и городской застройкой, из климатических факторов – температура и осадки (хребет Циньлин, Китай) (Jiang et al., 2021). В другом регионе наиболее значимыми факторами среды были физические (скорость течения, электропроводность, ширина, температура воды, тип субстрата). Из химических факторов значимым было только общее содержание азота. Значимость локальных факторов среды превосходила значимость пространственных факторов (Li et al., 2021b).

Среди гидрологических параметров, в наибольшей степени объясняющих изменчивость сообществ, во многих исследованиях приводится так называемое число Фруда. Этот показатель, значение которого прямо пропорционально скорости течения и обратно пропорционально глубине в точке отбора пробы, вычисляется по формуле $Fr = V / (gH)^{0.5}$, где V – скорость течения в толще воды, H – глубина в точке отбора пробы, g – гравитационное ускорение. Число Фруда и показатель, отражающий средний размер частиц субстрата, были основными факторами, связанными с функциональной структурой сообществ в водотоках двух речных бассейнов во Франции. Наибольшая объясненная доля изменчивости приходилась на число Фруда (Lamoureaux et al., 2004). Число Фруда являлось основным экологическим

драйвером, контролирующим распределение сообществ, в реке Бечва (Чехия) (Kubosova et al, 2010).

Локальные факторы, такие как скорость течения, могут обладать значительной объясняющей силой и для закономерностей распределения макробеспозвоночных в крупном пространственном масштабе. Так, в Швеции наблюдается выраженный широтный градиент распределения. Наибольшая доля изменчивости объясняется локальными гидрохимическими и физическими факторами (24,4% для физических и 20,4% для химических). Среди наиболее значимых физических факторов – скорость течения и три связанных с ней переменных (глубина, погруженная мелколистная растительность и растительность с плавающими листьями), а также высота над уровнем моря, процент альпийской растительности и степень заболоченности поймы. Химические факторы включают pH и концентрацию ионов K, Na, Ca, а также NO₃ и NO₂. Однако факторы крупного пространственного масштаба также вносят значимый вклад (Sandin, Johnson, 2004).

Помимо скорости течения и типа субстрата определяющим распределение макрозообентоса фактором является литодинамический режим (режим размыва, транспортировки или аккумуляции донных отложений), а также приуроченность к плесу или перекату (Лабай, 2007; Лабай и др., 2019). Скорость течения в наибольшей степени связана с количественными показателями сообществ на участках размыва, и в основном русле эта связь выше, чем в протоке. Тип субстрата в большей степени связан со структурными, а не количественными показателями бентоса (Лабай, 2007).

Другие факторы среды. В горных водотоках основным прогностическим фактором для таксономического состава может являться высота над уровнем моря (или позиция вдоль русла). Для функционального состава наиболее значимы факторы локального масштаба – средний размер частиц субстрата и процент покрытия перифитона. Факторы локального масштаба наиболее значимы для дифференциации сообществ схожей высоты над уровнем моря и размера водотока. При этом сообщества на низких высотах более сходны между собой, чем сообщества больших высот. Причинами такой закономерности может быть большая вариабельность физических условий на высокогорных участках, высокая нестабильность условий, а большая изолированность высокогорных водотоков по сравнению с низкими высотами. Для изолированных местообитаний может быть сильно выражена роль истории колонизации. Это характерно и для верховьев равнинных малых рек, что может быть одной из причин низкой прогнозируемости состава сообществ, основанной на факторах среды (Finn, Poff, 2005).

В другом исследовании горных водотоков основными определяющими состав сообществ факторами были температура воды, водорасход, концентрация кислорода, pH и общая концентрация фосфора (Hamid et al., 2021).

Влияние гетерогенности биотопа на сообщества. Важным фактором, влияющим на формирование сообществ, является биотопическая неоднородность (*habitat heterogeneity*) локального масштаба (Astorga et al., 2014). В некоторых случаях – это основной прогностический фактор для состава сообществ (Miserendino, 2001). «Гидрологическая единица» - участок с единообразным субстратом и течением. Наибольшее видовое богатство, разнообразие и выровненность наблюдаются в наиболее гетерогенных гидрологических единицах, с частицами субстрата различной величины. Наивысшее обилие характерно, наоборот, для гомогенных участков, таких как материнская порода или гравийно-песчаные субстраты. Гидрологические были в наибольшей степени связаны с таксономическим составом. Гидрологические единицы со схожим субстратом, но разным характером течения, характеризуются сходными сообществами (Thomson et al., 2001; Principe et al., 2007).

Гидрологические условия масштаба микробиотопов могут сильно варьировать во времени и пространстве, в результате чего образуется динамическая мозаика биотопов. В особенности это актуально для многоруслых рек (*braided rivers*), где высокая гидрологическая изменчивость и перенос осадочных отложений формируют высокую пространственно-временную гетерогенность гидрологических и геоморфологических условий. На микроуровне наиболее значимыми факторами среды являются скорость течения в толще воды и глубина, а также субстрат. Высоко влияние на распределение сообществ и категориальных переменных уровня мезобиотопа (масштаб от 10^{-1} до 10^3 м), таких как принадлежность к перекату, плесу, участкам спокойного течения и изолированным водоемам в пойме (Burgazzi et al., 2021).

Наименьшее видовое богатство характерно для субстратов с наименьшей пространственной гетерогенностью: жестких, с относительно однородной поверхностью, где колонизация может происходить только в двух измерениях, а также для рыхлых и нестабильных. Наибольшим видовым богатством отличаются субстраты с высокой микрогетерогенностью, такие как корни высших растений и мхи. Такие субстраты предоставляют беспозвоночным широкий спектр рефугиумов (убежищ, где организмы могут переждать периоды неблагоприятных условий) и важны для поддержания биоразнообразия в условиях возмущений. Обилие и разнообразие беспозвоночных возрастает при увеличении размера частиц субстрата от песка до булыжников и снижается при дальнейшем увеличении до валунов или скальной породы. Скорость течения положительно коррелирует с разнообразием и таксономическим богатством. При низком течении происходит накопление на дне мелкодисперсных отложений, что снижает гетерогенность пространства. Видовое богатство возрастает с пространственной гетерогенностью, общее обилие – с доступностью пищи, показатели выровненности и разнообразия – со стабильностью субстрата (Beisel et al., 1998).

В наибольшей степени взаимосвязь между сообществами и гетерогенностью биотопов (оцененных в количестве достоверных корреляций Спирмена) выражена в радиусе 2 м от точки отбора пробы. Таксономическое богатство находилось в прямой зависимости от степени гетерогенности биотопа. Чем выше разнообразие условий на исследуемом участке, тем большее число возможных ниш может быть предоставлено для организмов. Также в значительной степени на сообщество данного участка влияют сообщества соседних участков (Beisel et al., 2000).

Кроме гетерогенности биотопов, вклад в высокое бета-разнообразие (показатель изменчивости состава сообществ) могут вносить такие факторы как различная способность беспозвоночных к расселению и широкий спектр локальных условий среды (Clarke et al., 2008). Высокая сегрегированность распределения беспозвоночных наблюдается при высоком градиенте изменений факторов среды (McCreadie, Bedwell, 2012).

1.1.2. Соотношение факторов, связанных с расселением организмов, и факторов среды

Согласно современным представлениям, биоразнообразие структурируется четырьмя основными процессами: расселением организмов, видообразованием, отбором (изменением относительного обилия видов под влиянием абиотических и биотических факторов) и экологическим дрейфом (случайным изменением относительного обилия видов). На этих предпосылках основана теория экологических сообществ (Vellend, 2010; Vellend, 2016; Green et al., 2022).

Выраженность влияния факторов среды различных пространственных масштабов на метасообщества (совокупности локальных сообществ, объединенных процессами расселения организмов) зависит от спектра других факторов. Одна из важных особенностей организмов, влияющих на формирование сообществ – их способность к расселению. Для организмов с низкой расселительной способностью повышенной значимостью обладает фактор расстояний, когда беспозвоночные не способны достигать биотопов с подходящими условиями среды из-за их удаленности. Для таких организмов таксономическое сходство сообществ уменьшается прямо пропорционально расстоянию между точками отбора проб, независимо от локальных условий среды. Организмы с высокой расселительной способностью в меньшей степени подвержены воздействию как средового фильтра, так и пространственных факторов, так как из-за активных процессов расселения они могут не только достигать географически удаленных биотопов, но и обнаруживаться при локальных условиях среды, не являющихся для них

оптимальными. В наибольшей степени действие факторов среды проявляется для организмов со средней расселительной способностью (Brown, Swan, 2010; Patrick et al., 2021).

Хорошо развитая способность к полету у имаго снижает значимость географического положения для объяснения распределения беспозвоночных, т.к. летающие имаго значительно лучше способны преодолевать географические барьеры и расселяться на большие расстояния по сравнению с нелетающими беспозвоночными (Townsend et al., 2003). Это подтверждается на примере насекомых и пресноводных креветок в реках Восточной Амазонии. Изменчивость сообществ насекомых с летающим имаго объяснялась только факторами среды, в то время как для сообществ ракообразных значимы были как пространственные факторы, так и факторы среды (Siqueira et al., 2021). Показано, что в водотоках засушливых регионов организмы со слабой расселительной способностью в наибольшей степени испытывают на себе воздействие факторов локального масштаба, со средней – регионального. Для макробеспозвоночных с высокой расселительной способностью не отмечено выраженных закономерностей (Cañedo-Argüelles et al., 2015).

В горных реках (Тибет) факторы, связанные с расстоянием и абиотические факторы вместе объясняли 9,7% изменчивости у пассивно расселяющихся (переносимых течением) организмов и 18,6% – у активно расселяющихся. При этом, у активно расселяющихся организмов было сильнее выражено влияние абиотических факторов, у пассивно – пространственных, т.е. связанных с расстоянием. Действие средового фильтра было сильнее выражено в верхних участках горных рек, т.е., более суровых условиях среды (Li et al., 2019).

Для таксономического и функционального состава сообществ (то есть набора жизненных форм – совокупности морфологических и физиологических признаков, позволяющих организму успешно функционировать в данных условиях) относительное влияние факторов среды и факторов, связанных с расстоянием, также может различаться. Экологический фильтр может быть в большей степени связан с функциональным составом сообществ, в то время как для таксономического состава более значимы стохастические (связанные с расселением) процессы. Факторами среды в таких случаях объясняется большая доля распределения функциональных групп по сравнению с таксономическим распределением (Ge et al., 2021; Li et al., 2021c). Одной из причин высокой значимости стохастических факторов может быть палеогеографическая история бассейна. Гипотеза регионального видового пула включает идею, что процессы макроэволюции вкупе с историческими и географическими факторами определяют размеры регионального набора видов. Частые нарушения и ненасыщенный региональный пул видов могут снижать число видов, занимающих потенциальные ниши. При большом количестве вакантных ниш и сниженном потенциале межвидовой конкуренции возрастает значимость факторов, связанных с расселительной активностью беспозвоночных (Ge et al., 2021).

Разница в относительной значимости факторов наблюдается для горных регионов по сравнению с равнинными. Так, для горных рек Китая пространственные факторы обладали наибольшей значимостью для объяснения распределения сообществ, что контрастирует с результатами, полученными для бореальных рек, где большей объяснительной силой обладают факторы среды. Следующими по значимости были локальные абиотические факторы среды (Jiang et al., 2021; Lin et al., 2024). Функциональное бета-разнообразие (изменчивость сообществ) было ниже, чем таксономическое. Альфа-биоразнообразие (локальное) в большей степени связано с факторами регионального масштаба (климат и землепользование), в то время как бета-разнообразие – с локальными факторами (Lin et al., 2024). В другом исследовании водотоков горной области Китая для организмов со слабой расселительной способностью (олигохеты, поденки, некоторые хирономиды) значимы были как факторы среды, так и пространственные, для организмов с сильной расселительной способностью (стрекозы, некоторые ручейники) факторы среды обладали первостепенной значимостью (Li et al., 2021a).

Значимый эффект пространственных факторов может означать как ограничение расселения, когда организмы не могут достигать удаленных биотопов, так и эффект массы, при котором на состав сообществ влияют процессы расселения организмов из соседних биотопов, в результате чего беспозвоночные могут обнаруживаться в неблагоприятных для себя условиях среды. В условиях горной местности с большим количеством барьеров, препятствующих расселению, вероятно первое. Наличие множества барьеров к расселению организмов отличает речные сети горных регионов от речных сетей равнин (Li et al., 2021c).

В бореальных равнинных водотоках доля изменчивости, объясненная факторами среды, а не пространственными эффектами (расселением) возрастает обратно пропорционально географической протяженности. Однако даже на самых крупных пространственных масштабах локальные факторы среды часто объясняют большую долю изменчивости, чем пространственные факторы, связанные с расселением. Абиотические факторы, достоверно связанные со структурой сообществ на всех пространственных масштабах – размер водотока и pH, другие факторы более зависимы от контекста. Считается, что факторы среды играют первостепенную роль в масштабах меньше одного водосборного бассейна, так как внутри бассейна минимальны барьеры, препятствующие расселительным процессам. Тем не менее, пространственные факторы достоверно связаны со структурой сообществ даже в масштабе бассейна. Вероятно, это обусловлено пространственной автокорреляцией – феноменом, при котором сообщества близко расположенных участков отличаются большей степенью сходства, чем сообщества удаленных (Mukrā et al., 2007).

Выраженность средового фильтра может сильно зависеть от ширины градиента факторов, а также размера водотока и рассматриваемого пространственного масштаба. Доля

изменчивости, объясненная факторами среды, была наивысшей в водотоках среднего размера (площадь водосбора 2500-6000 км²). С ростом или снижением пространственной протяженности влияние пространственных факторов растет, при этом в малых масштабах выражен эффект массы, в больших – ограничение расселительной способности (Li et al., 2021b).

Соотношение степени влияния на сообщества факторов среды и пространственных факторов зависит от гетерогенности среды и разнообразия признаков организмов. Наибольшая выраженность действия средового фильтра наблюдается на территориях со средней экологической гетерогенностью. При этом воздействие фильтра наиболее выражено для сообществ с наибольшим разнообразием признаков (He et al., 2023).

Значимость локальных факторов среды, а также тип землепользования внутри водосбора превосходит значимость пространственных факторов для формирования сообществ в случае выраженной гетерогенности абиотических условий в пространстве и времени. Влияние факторов на формирование сообществ сильно зависит от контекста и может различаться в разных местностях (Tonkin et al., 2016).

В крупных реках воздействие факторов среды на формирование сообществ может быть слабей, чем в малых и средних (Tonkin et al., 2015). Значимость локальных экологических фильтров снижается по мере увеличения размера водотока (Patrick et al., 2021). Это указывает на то, что в малых водотоках превалирует отбор видов (процесс, при котором в биотопе закрепляются те виды из регионального набора, которые обладают признаками, позволяющими существовать при данных условиях среды), в то время как при продвижении вниз по руслу возрастает значимость ограничения расселительной способности или эффекта массы (соответственно, пространственных факторов) (Tonkin et al., 2015). Таксономическое богатство возрастает при продвижении к устью, при этом бета-разнообразие (изменчивость сообществ) практически не снижалось. Также при продвижении от истока к устью возрастает значимость гидрохимических параметров и снижается – факторов землепользования и высоты над уровнем моря (Tonkin et al., 2015).

Причин снижения значимости локальных факторов среды в крупных реках может быть несколько. Кроме более активного поступления организмов из регионального пула благодаря притокам, может играть роль катастрофический дрейф во время паводков, в экстремальных случаях способный полностью нивелировать роль локальных факторов среды. Верховья рек и малые водотоки служат рефугиумами от пресса хищников и конкурентов, местами для откладки яиц, а также питания. Это наиболее изолированные биотопы в речной сети, комплекс абиотических факторов в верховьях сильно отличается от низовьев, и основное русло служит сильным средовым фильтром для мигрирующих организмов (Brown, Swan, 2010).

В бореальных реках, как правило, факторы среды в большей степени влияют на формирование сообществ, чем факторы, обусловленные расселением организмов. Однако относительная значимость этих групп факторов может меняться в течение сезона года. Показано, что значимость стохастических факторов может повышаться осенью по сравнению с весной. При выраженном воздействии факторов среды пространственная автокорреляция сообществ выражена слабо, даже близко расположенные сообщества могут сильно отличаться в случае различий локальных абиотических факторов. Факторы среды лучше объясняют различия функционального состава сообществ, чем таксономического (Tolonen et al., 2018).

Для исследований крупного пространственного масштаба анализ, основанный на таксономии, должен в большей степени отражать факторы среды регионального масштаба, а также разницу региональных пулов видов. Анализ функциональных форм, напротив, отражает действие локальных фильтров и является относительно малочувствительным к региональным факторам. Группы проб, удаленные друг от друга пространственно, но сходные по условиям среды, должны различаться по таксономическому составу, но быть схожими по составу функциональных форм. Классификация, основанная на функциональных особенностях, действительно нечувствительна к географическим различиям, однако, классификация по таксономическому составу отражала градиент факторов среды в той же степени, и даже демонстрировала сильные корреляции с большим количеством факторов среды, чем по функциональным чертам (Gerth et al., 2013).

Для сообществ детритофагов-измельчителей (организмы, питающиеся крупнодисперсным органическим веществом) наблюдается широтный сдвиг механизмов формирования сообществ. При продвижении от низких широт к высоким снижается значимость локального экологического фильтра и повышается влияние на распределение сообществ факторов, связанных с расселением. В тропиках наблюдается сильное воздействие локальных фильтров и низкая расселительная активность организмов, что приводит к формированию локальных сообществ с низким средним видовым разнообразием. Для организмов высоких широт, где наблюдается высокая расселительная активность, значимость локальных фильтров ниже. Вероятная причина высокой интенсивности расселительных процессов в высоких широтах по сравнению с тропиками заключается в том, что более выраженная сезонность и климатическая вариабельность в высоких широтах является мощной силой отбора в пользу высоких расселительных способностей. Виды, обитающие в регионах бывших ледников, должны были заселиться туда. Кроме того, тропические леса обычно гуще, чем леса умеренных широт и являются более сильным барьером к расселению (Boyero et al., 2015).

Бассейн является важной единицей в исследованиях речных беспозвоночных, отмечалось, что сходство сообществ внутри бассейнов выше, чем между ними (Feminella, 2000). На юге

Китай фактором бассейна объяснялось 6,2% изменчивости (Wang et al., 2022). Считается, что внутри бассейна барьеры к расселению минимальны, поэтому влияние факторов среды наиболее выражено. Если исследование включает несколько водосборных бассейнов, принадлежность к бассейну может рассматриваться как пространственный фактор, отражающий разницу региональных наборов видов (Heino et al., 2017).

1.2. Таксономическая и функциональная структура речных сообществ макрозообентоса

Комбинация признаков, которыми обладает организм, часто рассматривается как результат естественного отбора в условиях среды, при которых он эволюционировал. Абиотические факторы в экосистемах являются силой, структурирующей сообщества организмов, представляя собой своеобразный шаблон для их формирования (Southwood, 1977). Также факторы среды рассматриваются как фильтр, позволяющий закрепляться в биотопе тем организмам, которые обладают признаками, позволяющими обитать в условиях данного биотопа, таким образом, изменчивость факторов среды определяет вариабельность сообществ (Poff, 1997; Schmera et al., 2013). На этой предпосылке базируется подход к изучению структуры сообществ, основанный на анализе функциональных признаков, который может быть применим независимо от биогеографических барьеров для оценки степени конвергентности сообществ при схожих условиях среды (Poff et al., 2006). Функциональные признаки – морфологические, биохимические, физиологические, структурные, фенологические или поведенческие характеристики, выраженные в фенотипе индивидуальных организмов или являющиеся реакцией этих организмов на условия окружающей среды и/или влияющие на свойства экосистем (Díaz et al., 2013). Каждый организм обладает множеством признаков, которые не всегда согласованы с таксономическим положением. Комбинация признаков представляет собой функциональную нишу вида, т.е., совокупность атрибутов, определяющих взаимоотношения вида с окружающей средой и другими организмами. Сходное функциональное разнообразие сообщества может быть достигнуто при разном таксономическом составе (Poff et al., 2006).

Основные таксономические группы пресноводных беспозвоночных можно разделить на подгруппы по степени сходства признаков. Например, в отрядах Ephemeroptera и Plecoptera семейства Baetidae, Caenidae и Leptophlebiidae по совокупности признаков близки между собой и отличны от семейств Perlidae and Perlodidae; в отряде Coleoptera семейства Dytisidae, Haliplidae, Gyrinidae и Hydrophilidae отличаются от остальных жуков; в отряде Trichoptera пять крупных семейств делятся на три группы: (1) Hydropsychidae и Polycentropodidae; (2)

Hydroptilidae; (3) Leptoceridae и Limnephilidae. Среди насекомых в целом отряд Coleoptera контрастирует с Plecoptera и Ephemeroptera; Odonata и Trichoptera занимают промежуточное положение. Для большинства водных организмов наблюдалась статистически достоверная связь между признаками организмов и градиентом условий среды (Resh et al., 1994).

Анализ признаков 311 родов беспозвоночных из 75 семейств показал, что по совокупности морфологических, онтогенетических и экологических признаков беспозвоночные тяготеют к разделению на три нечеткие группы в двухмерном пространстве (рис. 1) (Poff et al., 2006). Первая группа преимущественно состоит из представителей отрядов Hemiptera и Odonata, включает некоторые рода Coleoptera и Plecoptera. Набор признаков включает преимущественно ползающих личинок, с высокой продолжительностью жизни имаго, семивольтинизмом (развитие одного поколения длится больше одного года), способностью имаго к длительному полету и хищничеством. Менее распространенные в этой группе, но значимые для некоторых родов признаки – отсутствие прикрепления к субстрату и крупный размер тела имаго. Вторая группа представлена в основном Ephemeroptera и некоторыми родами Plecoptera. Основные признаки – быстрый сезонный жизненный цикл, отсутствие жестких покровов тела, очень короткая продолжительность жизни имаго, маленький размер имаго. Эти рода часто встречаются в дрифте. Третья группа, преимущественно включающая Trichoptera и некоторых Diptera и Coleoptera, характеризуется неспособностью плавать, прикрепленностью к субстрату, высокой реофильностью, жесткими покровами тела и короткоживущим имаго. Это позволяет говорить о существовании специфичных синдромов признаков, в значительной степени ассоциированных с группами родов или семействами (Poff et al., 2006).

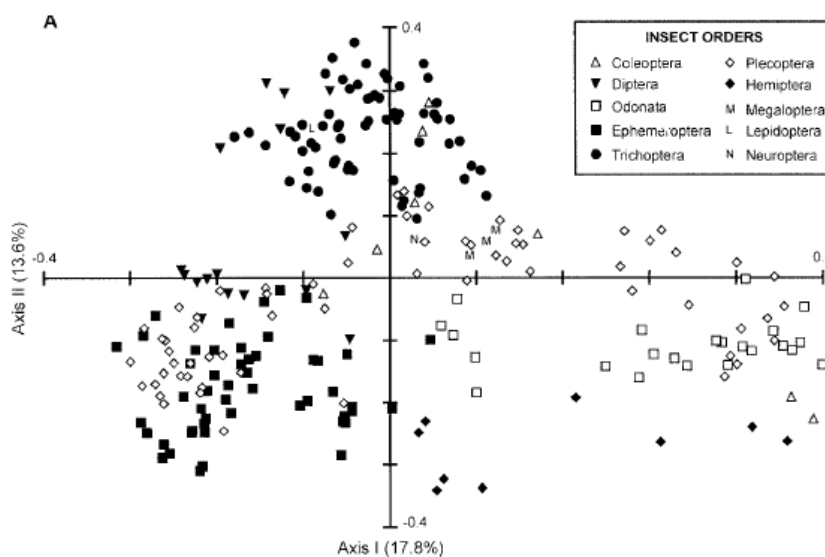


Рис 1 – Результаты ординации отрядов насекомых по совокупности морфологических, онтогенетических и экологических признаков организмов (Poff et al., 2006)

Признаки, которыми обладают организмы, могут относиться к категориям так называемых экологических и биологических. К первой группе относятся признаки, касающиеся биогеографии видов, распределения вдоль русла реки, высотных предпочтений, типа водоемов (от основного русла реки до прудов и временных водоемов), субстрата, скорости течения, температуры, pH и солености. По этим признакам может быть выделено 7 групп беспозвоночных (Usseglio-Polatera et al., 2000):

1) Реофильные, ксено- или олигосапробные, типичные для холодных вод верховий горных или альпийских рек. Обитают на минеральных субстратах с крупными частицами или растительности. Группа включает ручейников (Trichoptera) и веснянок (Plecoptera), а также двукрылых (Diptera), брюхоногих моллюсков (Gastropoda), поденок (Ephemeroptera) и ресничных червей (Turbellaria).

2) Беспозвоночные, встречающиеся преимущественно в олиготрофной среде предгорных или равнинных рек. Таксоны, как правило, олигосапробные, эвритермные или психрофильные, по предпочтению субстратов и скорости течения схожи с первой группой. Преимущественно ручейники (Trichoptera), веснянки (Plecoptera) и жесткокрылые, или жуки (Coleoptera).

3) Организмы, колонизирующие биотопы на среднем или верхнем отрезке нижнего течения основном равнинных рек. Обитают на минеральных субстратах (от булыжника до песка) или растительности, на медленном или среднем течении. Это эвритермные организмы, олиго- или бета-мезосапробные, предпочитают олиготрофные или мезотрофные незакисленные местообитания. В группе доминируют ручейники (Trichoptera), жесткокрылые (Coleoptera) и поденки (Ephemeroptera).

4) Обитают у берегов и в притоках равнинных рек и у берегов озер. Могут обитать на широком спектре субстратов в ритронных, лентических олиготрофных или мезотрофных биотопах. В основном эвритермные, олиго- и бета-мезосапробные, некоторые могут существовать при низком pH. Включает в основном ручейников (Trichoptera) и двукрылых (Diptera), хотя присутствуют и другие насекомые, а также олигохеты.

5) Эвритермные или термофильные организмы, от бета- до альфа-мезосапробных. Живут на всех типах субстрата на стоячих участках рек, прибрежных зонах озер и прудов на равнинах. Могут обитать в солоноватых водах, чувствительны к закислению. Включает в основном олигохет, двустворчатых моллюсков, поденок (Ephemeroptera) и ручейников (Trichoptera).

6) Организмы, обитающие на всех типах биотопов, кроме расположенных в основном русле реки. Преимущественно биотопы со стоячей водой, особенно макрофиты. Представлена ручейниками (Trichoptera), двукрылыми (Diptera), стрекозами (Odonata), жесткокрылыми (Coleoptera), клопами (Heteroptera) и гусеницами бабочек (Lepidoptera, а также брюхоногими моллюсками (Gastropoda), пиявками (Hirudinea) и олигохетами (Oligochaeta).

7) Включает наиболее типичных обитателей стоячих биотопов вне основной речной системы на равнинах. Эти организмы эвритермные, бета- и альфа-мезосапробные. Обитают на макрофитах, органическом детрите, илу.

Приспособленность групп от первой к седьмой меняется от обитателей основного русла рек (1-3) до торфяных болот и временных водоемов (7) и от кренона (1) до ритрона (2-4), до речной потамали (5-6), до водоемов вне речной поймы (7) (Usseglio-Polatera et al., 2000).

Теми же авторами была проведена классификация организмов по биологическим признакам:

1) Крупные, долгоживущие организмы, использующие яйца как устойчивую стадию и яйцеживорождение или асексуальное размножение как репродуктивную технику. Дыхание через поверхность тела, прикрепленные к субстрату. Фильтраторы, питаются детритом или микроорганизмами, расселяются с помощью дрейфа. Группа включает Porifera и Bryozoa.

2) Включает крупных и среднего размера ползающих или роющих организмов, с разными пищевыми предпочтениями и способами добывания пищи. Основная репродуктивная стратегия – яйцеживорождение. Дыхание и расселение происходят в водной среде. Включает Crustacea, Hirudinea и Bivalvia.

3) Организмы среднего размера, моновольтинные (дающие одно поколение в год), ползающие, размножаются с помощью прикрепленных яиц или кладок. Хищники или измельчители, представлены Turbellaria, Plecoptera, Trichoptera, Diptera.

4) Группа представлена средними или крупными организмами, часто семивольтинными (одно поколение развивается два и более лет) и долгоживущими. Хорошо летающие имаго, расселение преимущественно по воздуху. Ползающие, хищники-глотатели, питаются в основном беспозвоночными. Доминируют стрекозы.

5) Мелкие или средние организмы, короткоживущие, моно-- или мультивольтинные (несколько поколений в год). Яйца прикрепленные, дыхание водное. В активной водной стадии в основном ползающие, но могут быть временно прикрепленными. Питаются преимущественно растительностью, являются измельчителями или соскребателями, но могут быть и другие способы добывания пищи. Включает Crustacea, Diptera, Trichoptera, Gastropoda, Coleoptera.

6) Среднего размера, моновольтинные, в основном ползающие измельчители. Дыхание водное. В основном Trichoptera, Ephemeroptera и Plecoptera.

7) Мелкие и среднего размера плавающие и ползающие организмы. Доминируют растительноядные измельчители и прокалыватели. Дыхание в основном воздушное. Группа представлена почти эксклюзивно Coleoptera и Heteroptera.

8) *Oligochaeta* разных размеров, мультивольтинные и роющие, питаются донными отложениями (мелкодисперсным детритом и микроорганизмами). Дыхание и расселение в водной среде (Usseglio-Polatera et al., 2000).

Градиент «экологических» признаков демонстрировал сдвиг от предпочитающих быстрое течение, обитающих на жестких субстратах, в основном русле холодных олиготрофных предгорных и горных рек организмов к животным, предпочитающим эвтрофные биотопы стоячих, в том числе временных, водоемов на равнинах. Экологические признаки более переменны, чем биологические, и в меньшей степени связаны с устойчивыми филогенетическими взаимоотношениями. Группы со схожими экологическими признаками могут быть разнообразны в систематическом отношении. Все экологические группы включают минимум четыре отряда насекомых, при этом насекомые отсутствуют в двух биологических группах и слабо представлены в третьей. Ручейники представлены во всех экологических группах и только трех биологических (Usseglio-Polatera et al., 2000).

На антропогенно ненарушенных участках доминируют экологические группы 1-4 и биологические 5 и 6. Сообщества антропогенно нарушенных участков демонстрируют большую гомогенность биологических признаков, доминируют короткоживущие организмы из группы 5. Что касается экологических признаков, на нарушенных участках выше пропорция лентических, эвритермных, мезосапробных организмов из групп 4 и 5 (Usseglio-Polatera et al., 2000).

У редких таксонов меньше выражена корреляция с факторами среды, чем у часто встречающихся (Burgazzi et al., 2021).

На функциональный состав сообществ может влиять частота возмущений в экосистеме. Под возмущением понимается любое относительно дискретное событие, которое приводит к исчезновению организмов из биотопа и открывает пространство для последующей колонизации организмами того же самого или другого вида (Townsend, 1989). Способы поддерживать численность популяции после таких событий включают упругость (способность быстро восстанавливать плотность) или сопротивление (способность выдерживать возмущение без значительного снижения обилия). Прогнозируется, что с ростом частоты возмущений возрастает значимость видов с признаками, позволяющими быстро восстанавливать плотность популяции: раннее начало размножения, короткий репродуктивный цикл, способность к регенерации и реколонизации биотопов из рефугиумов. Также к признакам упругости относятся небольшой размер тела (10 мм и меньше), высокая мобильность имаго, организм – генералист в отношении биотопов. Признаки устойчивости: цепляющиеся организмы, тело уплощенное и ориентированное по течению, как минимум две стадии жизненного цикла проходят вне водотока. Возрастание пространственной гетерогенности может снижать эффект

возмущений, таким образом, виды с недостаточно развитой способностью к быстрому восстановлению плотности или ее сохранению в условиях стресса могут присутствовать на участках со средним режимом нарушений. В исследовании показано, что организмы с признаками упругости и устойчивости встречаются совместно в одном сообществе. Высокая подвижность имаго и генерализм в отношении предпочтений субстрата часто сочетаются у одного и того же вида, так же как наличие двух или более стадий развития вне водотока и уплощенное ориентированное по течению тело. Все вышеописанные признаки положительно коррелировали с частотой возмущений. На участках верхнего течения влияние режима возмущений на признаки организмов было выражено сильнее, чем нижнего. На участках с меньшим количеством рефугиумов влияние режима возмущений также было выражено сильнее (Townsend, Hildrew, 1994; Townsend et al., 1997).

Некоторые экологические и морфологические признаки отличаются большей эволюционной лабильностью, чем другие, т.е., более склонны меняться под действием факторов среды и в большей степени связаны со средой, чем с филогенетическим положением организма. В целом, для водных насекомых характерна высокая эволюционная лабильность и высока вероятность конвергенции. К наиболее лабильным признакам относятся температурные предпочтения, реофильность и размер взрослого организма, в несколько меньшей степени – трофические функциональные группы, способы передвижения, присутствие в дрифте, максимальная скорость передвижения личинок, наличие твердых покровов («брони») и вольтинизм. Группы признаков с высокой лабильностью, не коррелирующие друг с другом, считаются эволюционно не связанными, т.е., изменяются независимо друг от друга. К таковым, например, относятся вольтинизм, присутствие в дрифте, температурные предпочтения, трофическая функциональная группа (Poff et al., 2006).

Мелкие беспозвоночные (менее 10 мм) с гибким (более 45°) ориентированным по течению телом, прикрепленные к субстрату, соскребающие перифитон или фильтрующие сестон были более обычны в биотопах с высоким числом Фруда (показателем, прямо пропорциональным скорости течения и обратно пропорциональным глубине). Крупные беспозвоночные с низкой гибкостью тела, сферической формы более характерны для плесовых местообитаний с низким числом Фруда. Часто это роющие беспозвоночные, измельчители или питающиеся донными осадками. Взрослые особи часто расселяются через пассивный дрейф и проявляют заботу о потомстве (яйцеживорождение). Крупные беспозвоночные с негибким телом, способные зарываться в субстрат и питаться донными отложениями более характерны для субстратов с низким средним размером частиц. Беспозвоночные на субстратах с малым размером частиц чаще проявляют заботу о потомстве и способны к диапаузе или покоящимся формам для выживания во время нарушений. Для них было более характерно жаберное дыхание. Мелкие

универсальные беспозвоночные с гибким телом в большей степени характерны для субстратов с крупными частицами. Они часто питаются, соскребая перифитон и используют пластрон для дыхания (Lamouroux et al., 2004).

Значительный процент мелководных биотопов на исследуемом участке повышает вероятность обнаружения мультивольтинных организмов с небольшим размером тела, плавающих, ползающих или лазающих. Обилие соскребателей и измельчителей негативно коррелирует с количеством мелководных биотопов. Процент мелкодисперсных частиц в субстрате негативно коррелирует почти со всеми признаками, кроме роющего образа жизни (Richards et. al., 1997).

Мелководные биотопы на медленном течении подвержены пересыханиям в меженные периоды и нестабильны. Однако они часто являются местами произрастания укорененных макрофитов, таких как стрелолист (*Sagittaria* sp.), рдест (*Potamogeton* spp.) и валлиснерия (*Vallisneria* sp.), благодаря которым происходит структурирование биотопа, возрастает доступность ресурсов и стабильность субстрата. Макрофиты также продуцируют автохтонную органику и способствуют осадконакоплению. Организмы, населяющие подобные биотопы, адаптированы к эфемерным условиям среды (мультивольтинность, небольшие размеры тела). Эти биотопы могут служить рефугиумом для двух типов беспозвоночных: адаптированных к передвижению и добыванию пищи в пространстве между листвой макрофитов (плавающих, ползающих и лазающих) и обитающих на осадконакопительных участках (Richards et. al., 1997).

Частота признаков, ассоциированных с крупными и стабильными субстратами (соскребатели, цепляющиеся, облигатные обитатели эрозионных участков) снижается по мере роста доли мелкодисперсных донных осадков. Доля последних положительно коррелирует с частотой роющих организмов (Richards et. al., 1997).

Хищные беспозвоночные демонстрировали способность перемещаться между разными субстратами в поисках добычи, соскребатели предпочитают поверхность крупных камней или затопленную древесину, где они питаются на пленках обрастания. Собиратели в равнинных водотоках в основном приурочены к мелкодисперсным минеральным субстратам и субстратам с высоким содержанием органического вещества, таким как песок, минеральные и органические илы. Примерами собирателей являются поденки *Ceanis horaria* и *C. luctuosa*. В горных водотоках участки водных макрофитов и погруженной прибрежной растительности способствуют осаждению мелкодисперсных частиц из-за снижения скорости течения, что так же приводит к появлению пригодных для обитателей биотопов. Пассивные фильтраторы (личинки мошек семейства Simuliidae) встречаются на каменистых субстратах, макрофитах и древесине. Таким образом, пищевые предпочтения организмов связаны с предпочтением субстратов (Schröder et al., 2013).

Гидрологические условия также один из основных факторов, определяющих функциональный состав сообществ. Известно, что на субстратах, преимущественно встречающихся в лентических зонах (мелко- или крупнодисперсная органика, песок, ил) обитают сообщества роющих, питающихся донными осадками и измельчители, на субстратах лотической зоны (камни, макрофиты) – активные и пассивные фильтраторы. Реофильные и реобионтные таксоны (напр., роды поденок *Epeorus*, *Rhytrogena*) встречаются преимущественно на крупных минеральных и органических субстратах, лимнофильные таксоны (напр., двустворчатый моллюск *Pisidium casertanum*, ручейник *Anabolia nervosa*) предпочитают мелководные лентические зоны. Т.к. скорость течения является ключевым фактором, определяющим состав субстрата, может быть затруднительно различить воздействие скорости течения и субстрата отдельно (Schröder et al., 2013).

При сравнении сообществ каменистых грунтов рек и озер показано, что в реках выше доля таких жизненных форм как измельчители, «пасущиеся» (grazers) и пассивные фильтраторы. Сообщества рек отличались большим разнообразием и таксономическим богатством (Johnson et al., 2004).

Особенности жизненного цикла, связанные с большей продолжительностью жизни (семи-вольтинизм, долгоживущие имаго, медленное личиночное развитие) были ассоциированы с участками, расположенными низко над уровнем моря. С большими высотами были связаны такие черты как способность имаго к расселению на длинные дистанции и высокая плодовитость (черты «сорных» видов, приспособленных к жизни в стрессовых, подверженных нарушениям условиях) (Finn, Poff, 2005).

Для классов сообществ, выделенных М.В. Чертопрудом, 2021, характерны свои наборы жизненных форм:

Ритраль – сообщества плотных субстратов, главным образом расположенные на течении, наиболее типичный биотоп – каменистые перекаты. Сообщества представлены такими жизненными формами как малоподвижный альгофаг-соскребатель (брюхоногие моллюски сем. Ancyliidae; ручейники сем. Glossosomatidae, Goeridae, Apataniidae, Thremmatidae, Drusinae, Neophylacinae; поденки сем. Ephemerellidae; двукрылые сем. Blephariceridae), ползающий альгофаг-соскребатель (поденки сем. Heptageniidae, частично Leptophlebiidae), плавающий альгофаг-соскребатель (мелкие поденки сем. Baetidae), малоподвижный червеобразный микрофаг (ручейники сем. Psychomyidae, двукрылые сем. Chironomidae), прикрепленный фильтратор-микрофаг (мошки сем. Simuliidae), малоподвижный фильтратор-эврифаг, факультативно – хищник-засадчик (ручейники сем. Hydropsychidae, Polycentropodidae, Philopotamidae, Brachycentridae), ползающий щелевой детритофаг-разгрызатель (веснянки сем. Nemouridae, Leuctridae; поденки сем. Leptophlebiidae; бокоплавы сем. Gammaridae), ползающий

щелевой хищник-поисковик (ручейники сем. Rhyacophilidae; веснянки сем. Perlidae, Perlodidae; планарии сем. Dugesidae) (Чертопруд, 2021).

Пелаль – сообщества мягких грунтов, этот комплекс включает пелофильные, псаммофильные и аргиллофильные биоценозы по Жадину, 1940. Основные жизненные формы: роющий панцирный фильтратор (двустворчатые моллюски сем. Sphaeriidae, Pisidiidae), малоподвижный панцирный фильтратор (крупные двустворчатые моллюски Unionidae, Margaritiferidae, Cyrenidae), червеобразный роющий детритофаг (олигохеты сем. Tubificidae, Lumbriculidae, двукрылые сем. Chironomidae), роющий детритофаг (поденки сем. Ephemeridae, ручейники сем. Sericostomatidae, Odontoceridae), ползающий панцирный эврифаг (брюхоногие моллюски сем. Viviparidae, Bithyniidae, Lithoglyphidae, Valvatidae, Thiaridae; ручейники сем. Molannidae, по- денки сем. Caenidae), роющий хищник (двукрылые сем. Tabanidae, Limoniidae, Pediciidae; вислокрылки сем. Sialidae) (Чертопруд, 2021).

Жизненные формы сообщества фитали (зарослей макрофитов) включают следующие группы: малоподвижный панцирный фито/альго/детритофаг (брюхоногие моллюски сем. Lymnaeidae, Planorbidae, Physidae, Bithyniidae, Valvatidae и др., а также жуки-листоеды Chrysomelidae), плавающий альгофаг (поденки сем. Baetidae, жуки сем. Haliplidae, олигохеты сем. Naididae, хирономиды), плавающий хищник-поисковик (жуки сем. Dytiscidae, Noteridae; клопы сем. Naucoridae, Notonectidae, Pleidae) (Чертопруд, 2021).

Креналь – класс сообществ родников и ручьев с шириной русла менее 1 м, отличается мелко мозаичными субстратами с высоким содержанием органического вещества. Жизненные формы представлены: ползающими щелевыми детритофагами-разгрызателями (веснянки сем. Nemouridae, Leuctridae, поденки сем. Leptophlebiidae, жуки сем. Scirtidae, бокоплавов сем. Gammaridae, ряд Chironomidae), малоподвижными панцирными детритофагами-разгрызателями (ручейники сем. Limnephilidae, Lepidostomatidae, Calamoceratidae), плавающими альгофагами (поденки сем. Baetidae, Siphonuridae), ползающими щелевыми хищниками-поисковиками (веснянки сем. Perlodidae; стрекозы сем. Gomphidae, Cordulegasteridae, Corduliidae; крабы сем. Potamidae, Gecarcinulidae; некоторые Limoniidae и Tipulidae (Diptera) (Чертопруд, 2021).

Рипаль – сообщества, приуроченные к мозаичным субстратам преимущественно береговой кромки, характерно большое количество аллохтонной органики. Жизненные формы: плавающий альгофаг (поденки сем. Baetidae, Ameletidae, жуки сем. Haliplidae), плавающий эврифаг (клопы-гребляки сем. Corixidae, наиболее часто – из рода Micronecta), малоподвижный панцирный детритофаг-разгрызатель (ручейники сем. Limnephilidae, Phryganeidae, Leptoceridae), ползающий детритофаг-разгрызатель или эврифаг (веснянки сем. Nemouridae, поденки сем. Leptophlebiidae, бокоплавов сем. Gammaridae), алоподвижный панцирный эврифаг (брюхоногие моллюски сем. Viviparidae, Bithyniidae, Thiaridae, Pachychilidae, Paludomidae),

прикрепленный фильтратор-альгофаг (мошки *Simuliidae*), малоподвижный хищник-засадчик (стрекозы сем. *Calopterygidae*, *Plathycnemididae*, *Libellulidae*, *Corduliidae*), плавающий хищник-поисковик (жуки сем. *Dytiscidae*), роющий панцирный фильтратор (двустворчатые моллюски *Unionidae*, *Sphaeriidae*, *Pisidiidae*) (Чертопруд, 2021).

В.С. Лабаем показано, что преобладание фильтраторов-собирателей характерно для жестких малоподвижных субстратов с крупными частицами, по мере уменьшения размера частиц и увеличения из подвижности возрастает роль подбирающих собирателей (Лабай, 2007).

В данной работе для насекомых использованы жизненные формы по Cummins et al. 2019. Рассматривались способы передвижения и добывания пищи. Способы передвижения оказывают сильное влияние на склонность к расселению и частоту перемещения организма. Водные беспозвоночные адаптированы к течению благодаря таким особенностям как гидродинамическая форма тела, облегчающая плавание в толще воды, прикрепленный образ жизни или избегание воздействия течения благодаря телу, уплощенному в дорсо-вентральном направлении. По способам передвижения выделяли следующие группы (Cummins et al. 2019):

- Плавающие организмы (*swimmers*) – способны к «рыбоподобному» способу плавания в стоячей или текучей воде. Индивидуальные особи обычно цепляются за погруженные объекты, такие как камни или водные растения, плавают на короткие дистанции (напр., поденки семейств *Siphonuridae*, *Leptophlebiidae*) (Рис. 2) (Cummins et al. 2019).



Рис. 2 – Плавающая личинка поденки сем. *Leptophlebiidae* (Sartori, Brittain, 2015)

- Цепляющиеся (*clingers*) – организмы с поведенческими (прикрепленные убежища) или морфологическими (длинные заостренные коготки, дорсовентральное уплощение, вентральные жабры, формирующие присоску) адаптациями к прикреплению к твердым поверхностям на перекатах или литоральных зонах (напр., поденки семейства *Heptageniidae*, ручейники семейства *Hydropsychidae*, двукрылые семейства *Blephariceridae*) (рис.3) (Cummins et al. 2019).



Рис. 3 – Цепляющаяся личинка отряда Двукрылые, сем. Vlephariceridae (Courtney, Cranston, 2015)

- Ползающие (sprawlers) – заселяют поверхность мелкодисперсных донных отложений или плавающих листьев водных сосудистых растений. Обычно имеют приспособления для удержания на поверхности субстратов и очищения органов дыхания от ила (напр., поденки семейства Caenidae, стрекозы семейства Libellulidae) (рис.4) (Cummins et al. 2019).



Рис. 4 – Ползающая личинка поденки сем. Caenidae (Sartori, Brittain, 2015)

- Лазающие (climbers) – адаптированы к жизни на сосудистых растениях или крупном детрите и вертикальному движению по поверхностям наподобие стеблей (напр., стрекозы семейства Aeshnidae) (рис.5) (Cummins et al. 2019).



Рис. 5 – Лазающая личинка стрекозы сем. Aeshnidae (Thorp et al., 2015)

- Роющие (burrowers) – населяют рыхлые грунты. Могут создавать ходы в грунте с песчаными трубочками над поверхностью, или заглатывать частицы субстрата при движении (напр., поденки семейства Ephemeridae, двукрылые подсемейства Chironominae). В эту группу входят также минеры – проделывающие туннели в стеблях, листьях или корнях растений (рис.6) (Cummins et al. 2019).



Рис. 6 – Роющая личинка поденки сем. Ephemeridae (Sartori, Brittain, 2015)

Анализ функциональных групп по способам питания основан на классификации пищевых объектов и морфологических и поведенческих адаптациях организмов, ассоциированных с этими объектами. При классификации пищевых объектов принимаются во внимание следующие характеристики (Cummins et al. 2019):

1. Размер частиц пищи (крупные или мелкие);

2. Локализация пищевых объектов в биотопе (прикрепленные к поверхностям, взвешенные в толще воды, залегающие в донных осадках или скоплениях опавших листьев);
3. Может ли пищевой объект являться жертвой хищников;
4. Относится ли объект к нитчатым водорослям, клетки которых могут быть проколоты личинками ручейников семейства Hydroptilidae (Cummins et al. 2019).

Основные типы пищевых ресурсов в пресных водах включают: крупнодисперсное органическое вещество (с частицами более 1 мм), в т.ч. листья, хвою и фрагменты древесины, поступающие из бассейна; живые макрофиты, включая макроводоросли и укорененные и плавающие сосудистые растения; мелкодисперсное органическое вещество (с размером частиц 0,5 мкм – 1мм); перифитон, состоящий преимущественно из прикрепленный микроводорослей, особенно диатомовых; животных, являющихся жертвами хищников (Merritt et al., 2017).

По способу питания выделены следующие группы (Cummins et al. 2019):

- Измельчители (shredders) – питаются живыми тканями растений или крупным растительным детритом, разгрызая частицы пищи (Cummins et al. 2019).
- Собиратели (collectors) – употребляют в пищу разлагающуюся мелкодисперсную органику и ассоциированную с ней микрофлору и фауну. Включает фильтраторов, питающихся органикой, взвешенной в толще воды, и истинных собирателей, питающихся мелким детритом донных осадков (Cummins et al. 2019).
- Соскребатели (scrapers) – питаются водорослевыми обрастаниями твердых поверхностей (Cummins et al. 2019).
- Сосущие (piercers) – высасывают внутренние жидкости сосудистых растений и водорослей (Cummins et al. 2019).
- Хищники (predators) – делятся на глотающих (заглатывающих жертву целиком) и сосущих (прокалывающих наружные покровы жертвы) (рис 7-8) (Cummins et al. 2019).

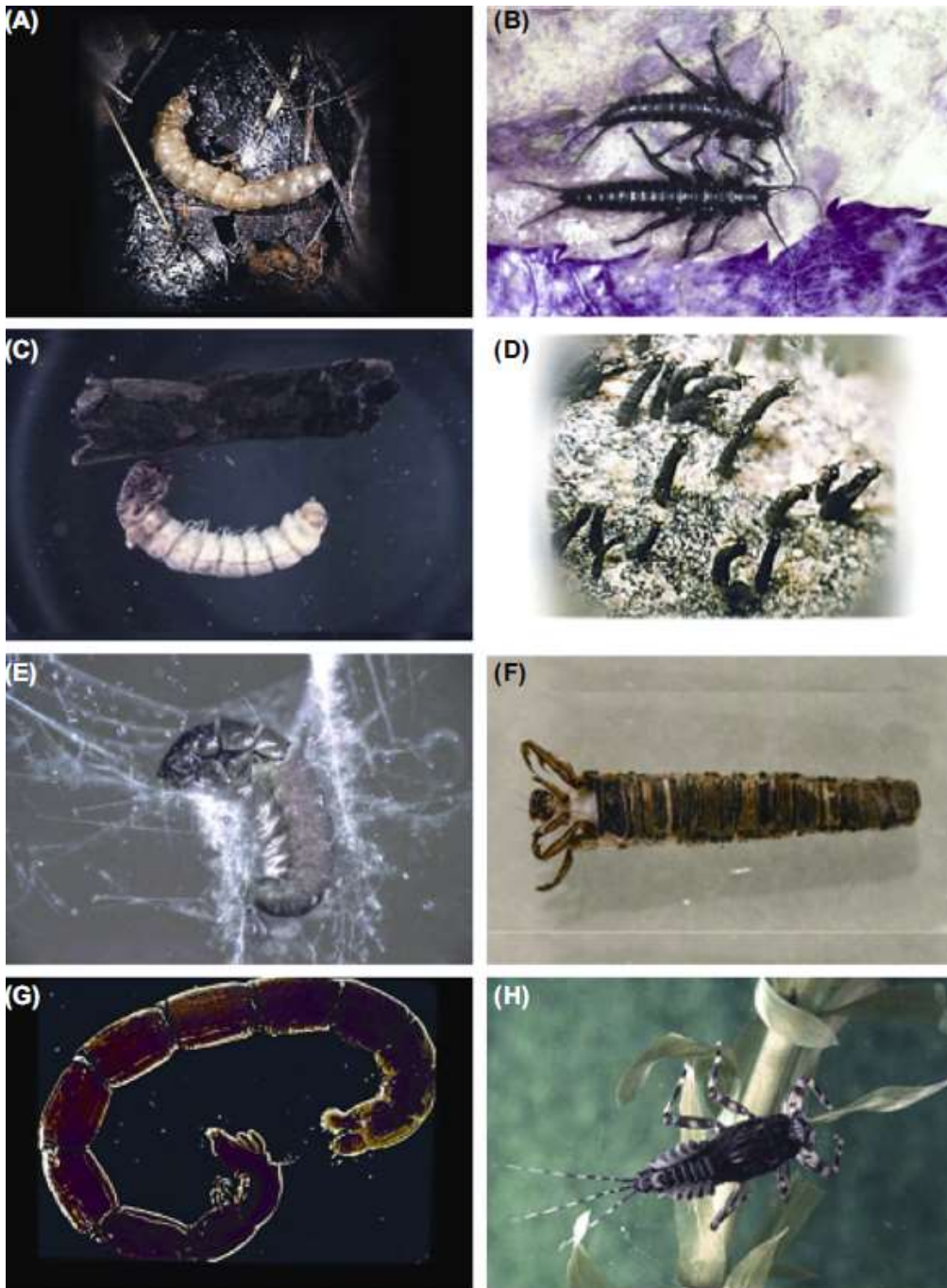


Рис. 7 – Функциональные группы речных беспозвоночных по способу питания.
 Измельчители: А. Diptera: Tipulidae, В. Plecoptera: Pteronarcyidae, С. Trichoptera: Limnephilidae. Собиратели-фильтраторы: D. Diptera: Simuliidae, E. Trichoptera: Hydropsychidae, F. Trichoptera: Brachycentridae. Собиратели: G. Diptera: Chironomidae, H. Ephemeroptera: Ephemerellidae (Merritt et al., 2017)

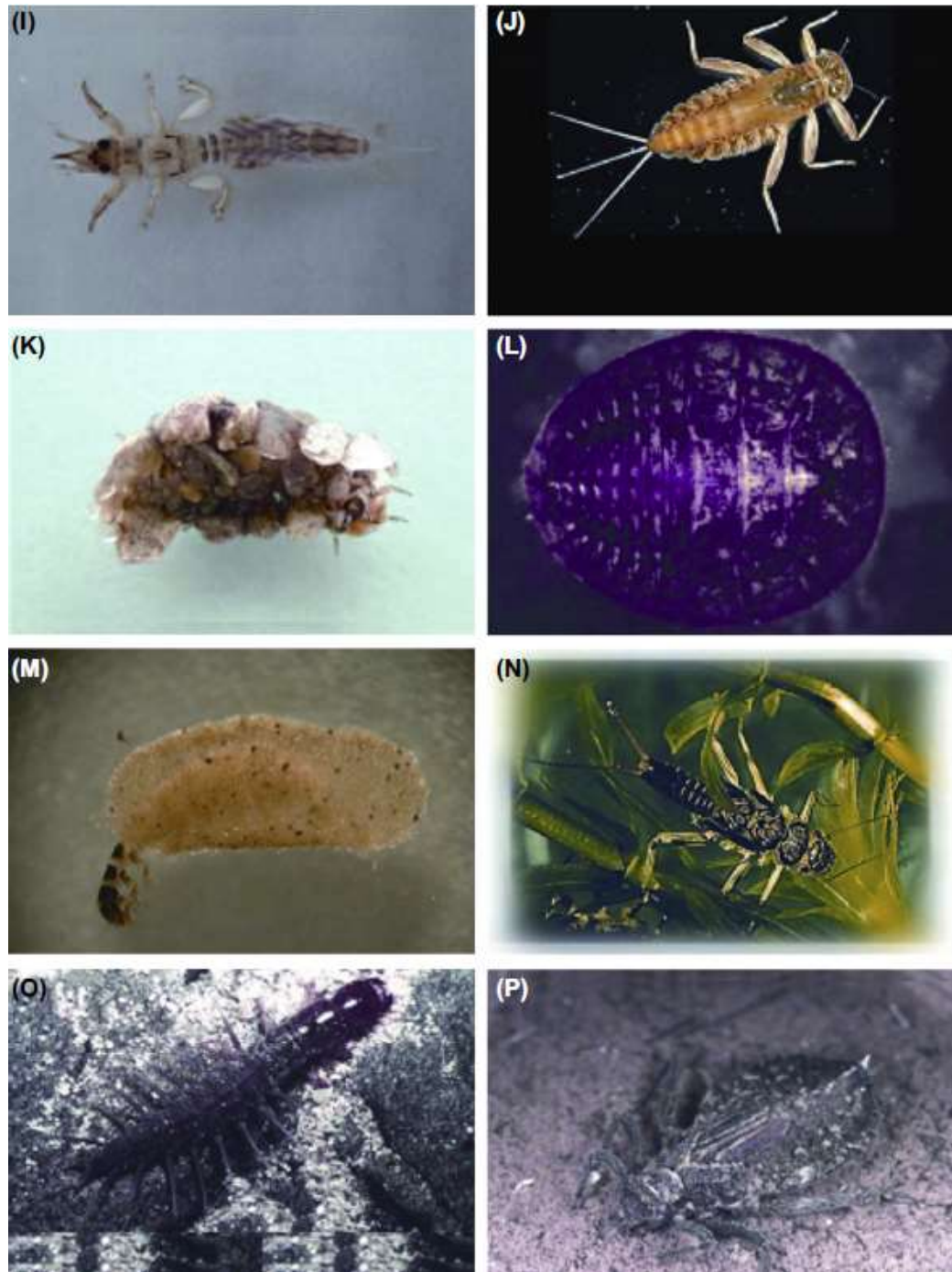


Рис. 8 – Функциональные группы речных беспозвоночных по способу питания.

Собиратели: I. Ephemeroptera: Ephemeridae. Соскребатели: J. Ephemeroptera: Heptageniidae, K. Trichoptera: Glossosomatidae, L. Coleoptera: Psephenidae. Сосущие растительные: M. Trichoptera: Hydroptilidae. Хищники: N. Plecoptera: Perlidae, O. Megaloptera: Corydalidae, P. Odonata: Gomphidae (Merritt et al., 2017)

Плавающие организмы часто относятся к собирателям, питающимся мелкодисперсной органикой. Обычно имеют цилиндрическое обтекаемое тело и могут активно плавать между источниками пищи. Собиратели-фильтраторы и соскребатели обычно относятся к

цепляющимся по способу передвижения, способным к прочному прикреплению к поверхностям при сильном течении. Цепляющиеся соскребатели и хищники (напр., ручейники сем. *Rhyacophilidae*) часто имеют уплощенное тело, позволяющее смягчать воздействие течения. Роющие и измельчители (такие как двукрылые рода *Tipula*) обычно имеют тело цилиндрической формы. Ползающие, как правило, отличаются широким телом, позволяющим удерживаться на поверхности рыхлых субстратов в зонах осадконакопления (Cummins et al. 2019).

1.3. Теории функционирования речных экосистем

Концепция речного континуума - одна из самых влиятельных теоретических работ, посвященных закономерностям распределения макробеспозвоночных в водотоках (Vannote et al., 1980). Концепция основана на идее, что абиотические условия, такие как ширина русла, глубина, скорость течения, расход воды, температура и энтропия, представляют собой непрерывный градиент от истока до устья реки. В соответствии с этим градиентом наблюдается закономерное изменение процессов притока, транспортировки, утилизации и накопления органического вещества, что, в свою очередь, приводит к постепенному изменению состава сообществ макробеспозвоночных вдоль русла реки. Организация речных экосистем стремится к наиболее эффективному балансу энергии.

Реки упрощенно подразделяются на малые (1-3 порядка), средние (4-6 порядка) и крупные реки (более 6 порядка). Реки первого порядка не имеют притоков, реки порядка выше шестого являются основной рекой системы. Малые реки и верховья крупных сильно затеняются прибрежной растительностью, что снижает уровень автотрофной продуктивности и является источником большого количества аллохтонной органики. При увеличении размера русла относительное количество аллохтонного детрита снижается, но возрастает роль автотрофной продукции, а также органического вещества, поступающего из верховьев водотока. Нижние участки крупных рек получают большое количество мелкодисперсного органического вещества с участков выше по течению, полученного в результате деструкции аллохтонного детрита, при этом значимость автотрофов снова снижается из-за высокой глубины и мутности.

Изменение состава функциональных групп беспозвоночных отражает изменение преобладающих источников пищи по мере продвижения от истока к устью. Измельчители употребляют в пищу крупнодисперсный детрит (более 1 мм), например, листовой опад, и ассоциированную микробиальную биомассу. Собиратели питаются мелко- и ультрамелкодисперсным органическим материалом (50 мкм-1 мм, 0,5-50 мкм), который они фильтруют из переносимого течением вещества или подбирают из придонных осадков, и так же

как измельчители, потребляют и микробиальные обрастания, ассоциированные с частицами детрита. Соскребатели преимущественно используют в пищу водорослевые обрастания на поверхностях. Роль соскребателей возрастает прямо пропорционально автотрофной продукции водотока, достигая максимума в средних участках рек. В верховьях доминируют измельчители и собиратели, благодаря большому количеству аллохтонной органики, поступающей с водосбора. Роль собирателей также возрастает с продвижением к устью рек, где снижается продуктивность автотрофов и присутствует большое количество мелкодисперсного детрита, поступающего с участков выше по течению. В целом, речная система изменяется от преимущественно гетеротрофной в верховьях к автотрофной в среднем течении и снова гетеротрофной в нижнем.

Концепция динамики пятен обращает внимание на дискретную организацию речных систем в условиях высокой пространственной гетерогенности (режим течения, размер частиц субстрата, ресурсы, такие как мертвое органическое вещество, прикрепленные водоросли). Важную роль в формировании сообществ водотоков играют так называемые возмущения, под которыми понимается любое относительно дискретное событие, которое приводит к исчезновению организмов из биотопа и открывает пространство для последующей колонизации организмами того же самого или другого вида. Процессы дрейфа и реколонизации формируют феномен «постоянного перераспределения бентоса» (Townsend, 1989).

Благодаря высокой гетерогенности формируются так называемые рефугиумы – участки, где стресс во время событий возмущения ниже, например, прибрежные участки или пространства за валунами. Организмы во время события возмущения сохраняются в экосистеме благодаря рефугиумам, что делает возможным последующую реколонизацию биотопов. В основу концепции динамики пятен положена идея, что любой отрезок речного русла мозаичен в каком-то масштабе и обладает своим собственным паттерном возмущений, реколонизаций, взаимодействий видом и источниками организмов-колонистов. Участки в верхнем течении могут предсказуемым образом контрастировать с участками в нижнем течении из-за разных масштабов мозаичности и возмущений, а реки с галечным руслом – с реками с глинистым руслом. Сообщество любого участка русла будет всегда включать представителей таких таксонов, чье присутствие в данном биотопе обусловлено только их постоянным притоком из смежных участков, к чьим условиям эти организмы адаптированы лучше. Этот «эффект массы» наблюдается преимущественно при движении вниз по течению, но может присутствовать и при движении вверх по течению – за счет летающих имаго. Изменчивость среды во времени повышает таксономическое разнообразие речной биоты, позволяя видам со сходными экологическими нишами существовать в разные сезоны. Возмущения снижают возможность конкурентного исключения (Townsend, 1989).

Концепции речного континуума и динамики пятен не являются взаимоисключающими, скорее, они дополняют друг друга. Несмотря на то, что рефугиумы расположены случайным образом, их количество и разнообразие растет по мере продвижения от истоков к зоне ритрали, что повышает вероятность появления новых групп гидробионтов. Высокая степень таксономического разнообразия в ритрали, отмеченная в концепции речного континуума, по-видимому, связана с большим количеством и разнообразием рефугиумов в этой зоне по сравнению с зоной кренали. В результате взаимодействия сообществ случайно расположенных рефугиумов формируется континуум (Богатов, 2013).

Концепция иерархической динамики пятен. Теория иерархической динамики пятен (Wu, LoucKs, 1995) представляет физическую систему реки как динамический дисконтинуум, состоящий из иерархически организованных участков. Модель иерархической динамики пятен интегрирует общую теорию пространственной гетерогенности (динамика пятен) с теорией иерархии, демонстрируя взаимосвязь между закономерностями, процессами и масштабом в ландшафтном контексте. «Пятно» или «участок» - пространственная единица, отличающаяся от фоновых условий своей природой и обликом. Размер такого участка может варьировать от единичного камня до сегмента реки или пойменной области. Модель включает пять принципиальных элементов. Во-первых, экосистемы представляют собой «вложенную, прерывистую мозаичную иерархию». Это позволяет анализировать роль меньших участков (типов субстрата) внутри крупных (функциональных зон). Во-вторых, динамика экосистем является производной динамик внутри участков и между ними. Результатом взаимодействия таких участков становятся эмерджентные свойства экосистем, которые не очевидны при изучении изолированных участков. В-третьих, закономерности и процессы взаимосвязаны и зависят от масштаба рассмотрения. Взаимодействия варьируют от масштаба переката до масштаба поймы и могут требовать различных аналитических подходов. В четвертых, доминирующую роль в поддержании стабильности экосистем играют неравновесные и стохастические процессы. Детерминистические процессы могут играть значимую роль в формировании сообщества внутри исследуемого участка, но в иерархическом масштабе важны стохастические процессы между участками. В-пятых, квазиравновесное состояние может развиваться на одном уровне иерархии благодаря множеству неравновесных процессов на низших иерархических уровнях («возникновение порядка из хаоса») (Wu, LoucKs, 1995; Thorp et al., 2006).

Концепция может быть использована для визуализации взаимодействия между структурой и функцией мозаичных и иерархически организованных экосистем рек и ручьев. На большом пространственном масштабе эта концепция описывает каждый водоток как уникальный мозаичный дисконтинуум от истока до устья, состоящий из продольной серии

меняющихся сегментов с различной геоморфологической структурой. С точки зрения этой перспективы экосистема может быть представлена в виде иерархической пирамиды из относительно гомогенных элементов (пятен), связанных трансмасштабными физическими и биологическими процессами. Так, отдельный участок русла может быть составной частью сегмента реки и, в свою очередь, включать в себя такие единицы как плесы и перекаты. На физическую структуру каждого элемента влияют как характеристики пятен более крупного масштаба, так и совокупные свойства элементов меньшего масштаба, включенных в состав рассматриваемого (Poole, 2002).

Каждое слияние водотоков также нарушает плавную последовательность, описанную в концепции речного континуума. При слиянии двух водотоков приблизительно одного размера, последовательная смена биотопов от истока к устью нарушается, т.к. размер реки резко увеличивается вдвое. При впадении малой реки в крупную, последовательность биотопов малой реки переходит к последовательности крупной, минуя участки среднего размера. Представление о реке как о континууме предполагает, что структура и функции сегментов реки будут наиболее сходны у соседних сегментов, концепция дисконтинуума этого не предполагает. В масштабе речной сети, согласно концепции дисконтинуума, хотя каждый сегмент реки связан с ее продольным измерением, продольная последовательность этих сегментов уникальна для каждой сети и находится в динамике. Однако концепция дисконтинуума не отвергает континуальность, в некоторых случаях мозаичная картина допускает наличие плавных переходов между участками. Концепция признает существование общих закономерностей изменчивости вдоль продольного профиля реки, но создает рамку для понимания экологической значимости уникального характера изменчивости биотопов в каждом водотоке. Исходя из представления о важности физического контекста для функционирования экосистем сегментов реки и прерывистости процессов между сегментами, в рамках концепции иерархической динамики пятен сформулированы следующие прогнозы (Poole, 2002):

1. Экологическая реакция на разрыв непрерывности может варьировать в зависимости от локализации прерывистости вдоль продольного профиля. Так, реакция видов на поступление любых веществ из бассейна будет сильнее выражена в верховьях водотока, чем в нижнем течении (Poole, 2002).

2. При сильном влиянии на экологическую динамику латеральных и горизонтальных связей в речной экосистеме (например, наличии развитой поймы и неустойчивости донных осадков) реакция на серию нарушений континуума сильнее, чем в случае преимущественно продольной динамики. Примером может быть поступление элементов, образующих биологически активные соединения при взаимодействии с пойменной зоной и донными отложениями (Poole, 2002).

Концепции разрыва связности (*link discontinuity concept*). В среднем пространственном масштабе значимые притоки и латеральные источники осадочных пород создают фундаментальный абиотический каркас, организующий биологические сообщества. Это лежит в основе концепции разрыва связности (*link discontinuity concept*). Концепция подчеркивает значимость притока воды и осадочного материала в среднем пространственном масштабе (10^0 – 10^2 км), по сравнению с крупномасштабными процессами распределения энергии (концепция речного континуума) и локальной мозаичностью биотопов (динамика пятен Таунсенда) (Rice et al., 2001).

Притоки могут влиять на бентосные сообщества через изменения следующих абиотических параметров (Rice et al., 2001):

- Освещение. Проникновение света в толщу воды зависит от глубины, ширины русла и его затененности и мутности. Хорошая освещенность на участках, где русло мелкое, широкое, с прозрачной водой. При увеличении водорасхода с продвижением вниз по течению глубина увеличивается медленнее, чем ширина, таким образом, при отсутствии взвеси, освещенность должна увеличиваться при впадении притоков, за счет снижения затененности растительностью. В какой-то точке нижнего течения глубина становится лимитирующим фактором, ограничивающим проникновение света. При увеличении освещенности обычно возрастает первичная продукция перифитона, макрофитов и фитопланктона и, соответственно, доступность автохтонных пищевых ресурсов. В случае, если с притоком поступает большое количество взвеси, возросшая мутность снижает освещенность

- Стабильность субстратов и микротопография русла. В целом, стабильность субстратов относительно высока в верхнем течении и снижается при движении вниз. Со снижением размера частиц грунта вниз по течению микротопография дна становится менее комплексной (Rice et al., 2001).

- Придонная гидродинамика. Места впадения притоков отличаются более хаотичными и гетерогенными условиями течения, где значения локальной скорости и гидравлический стресс (*shear stresses*) достигают максимальных значений (Rice et al., 2001).

Концепция синтеза речных экосистем. Концепция синтеза речных экосистем (КСРЭ) является попыткой предложить рамочную конструкцию для понимания как широких, часто прерывистых закономерностей вдоль продольных и поперечных измерений от участков верхнего течения до крупных рек, так и локальных и региональных экологических паттернов в различных временных и малых пространственных масштабах. Биологическая сложность определяется авторами как структурные и функциональные явления, возникающие в результате динамических взаимодействий между биотическими элементами экосистемы, а также между этими компонентами и физико-химической средой (Thorpe et al., 2006; Батурина, 2019).

Проблема концепции речного континуума в том, что она игнорирует геологические различия внутри водосбора, эффект притоков и историческое влияние геоморфологии (Thorpe et al., 2006). Концепция синтеза речных экосистем рассматривает реку как последовательность крупных гидрогеоморфологических участков, сформированных геоморфологией водосбора и характеристиками течения (в отличие от плавного градиента физических условий, плавно меняющихся от истока к устью, как предполагается в концепции речного континуума). Различные типы таких участков отличаются по своим физическим и химическим характеристикам и их биологическая сложность может варьировать в различных аспектах, включая продуктивность, метаболизм, динамику органического материала и состав сообществ. Такие физические гидрогеоморфологические участки служат шаблоном для «зон функциональных процессов» (ЗФП) (functional process zones). Распределение гидрогеоморфологических участков и ассоциированных с ними функциональных зон вдоль реки может быть предсказуемым или нет, в зависимости от масштаба анализа. Внутри экорегиона, как правило, наблюдаются схожие геоморфологические, гидрологические, климатические и ботанические условия. Например, участки верхнего течения часто описывают как имеющие четко ограниченное русло, тогда как участки нижнего течения часто имеют меандрирующее русло. Однако, это описание верно для рек в регионах с большой высотностью и для рек с сильным уклоном русла. В регионах без выраженного рельефа, особенно в отсутствие лесов русла верховьев рек могут не быть четко ограниченными. Однако в целом внутри экорегиона расположение ЗФП вдоль русел рек может быть спрогнозировано с достаточно высокой точностью. В масштабе выше экорегионов прогнозирование распределения гидрогеоморфологических участков вдоль русла затруднительно (Thorpe et al., 2006).

В целом в реках наблюдается градиент реакций на биотические и абиотические факторы для некоторых атрибутов сообществ и экосистем, соответствующий описанному в концепции речного континуума. Примерами физических факторов, которые находятся под влиянием локальных условий, но при этом закономерно изменяются при движении от истока к устью (а также от середины русла к прибрежной зоне) являются размер частиц субстрата и температурный режим. Для большинства атрибутов экосистемы, однако, характерен большой уровень сходства между участками, расположенными в сходных зонах функциональных процессов, разбросанных по всей территории речной сети, чем в прилегающих друг к другу участках одного русла, относящихся к разным ЗФП (Thorpe et al., 2006).

Синтетическая концепция речных экосистем базируется на 14 принципах. Первая группа принципов касается факторов, влияющих на распределение видов (Thorpe et al., 2006).

1. Распределение видов в речной сети связано прежде всего с распределением пространственных участков различной размерности, сформированных главным образом

гидрогеоморфологическими процессами и измененных климатом и растительностью. Поскольку гидрологические характеристики реки меняются при продвижении от истока к устью, вероятность нахождения одних типов ЗФП в интересующей исследователя части речной сети может быть выше по сравнению с другими, однако ЗФП одного и того же типа могут возникать неоднократно на протяжении русла. Видовой состав и структура сообществ внутри ЗФП зависит преимущественно от физико-химической природы ЗФП и доступного пула видов (Thorp et al., 2006).

2. Распределение видов и разнообразие сообществ от верховьев до устья преимущественно отражает природу функциональных зон, а не расположение вдоль продольной оси реки. Сообщества сходных функциональных зон обладают большим сходством, чем пространственно близкие сообщества из разных функциональных зон. Это отличается от континуальной парадигмы, где смена видового состава относительно плавная, прогнозируема и различия возрастают с увеличением расстояния (Thorp et al., 2006).

3. Видовое разнообразие максимально в экологических «узлах» перехода между гидрогеоморфологическими участками или областями слияния биотопов или их расхождения внутри зон функциональных процессов. К таким переходным зонам могут относиться места слияния притоков, слияния и расхождения протоков при разветвленном русле, переход между зонами течения и стоячей воды и т.д. (Thorp et al., 2006).

4. Видовое разнообразие и плотность варьирует в соответствии со скоростью течения и положительно коррелирует с зонами водоудержания, за исключением случаев, когда другие абиотические условия (такие как кислород, температура, тип субстрата) играют роль лимитирующих факторов. Зоны стоячей воды служат рефугиумом в стрессовых условиях текущих вод. Они служат зоной концентрации молоди и резервуарами продуктивности для многих рыб и других позвоночных, планктона, бентосных беспозвоночных, макрофитов и перифитона. Пища в таких областях задерживается дольше, чем в зонах быстрого течения, циркуляция биогенных элементов также отличается (Thorp et al., 2006).

Регуляция сообществ

5. Важнейшая черта экологического регулирования состава сообществ – иерархическая организация биотопов, определяемая преимущественно взаимодействием между геоморфологическими характеристиками биотопа и коротко- и долгосрочными характеристиками течения (Thorp et al., 2006).

6. Как детерминистские, так и стохастические факторы вносят значимый вклад в формирование сообществ водотоков. В контексте концепции синтеза речных экосистем стохастические, неравновесные процессы в речных экосистемах преимущественно связаны с гидродинамикой (прямое влияние течения и турбулентности и опосредованное – через

движение субстрата), паводками и засухами. Стохастические факторы, вероятно, более значимы для биотопов на течении, чем для стоячих вод. Детерминистские процессы связаны в основном с межвидовыми взаимодействиями, взаимодействиями «хищник-жертва» и «паразит-хозяин». Детерминистские процессы более заметны на коротких временных промежутках и при снижении физического стресса. Относительная значимость этих групп факторов зависит от рассматриваемого пространственного масштаба и биотопа. Однако, в масштабе речной сети значимость стохастических факторов превалирует (Thorp et al., 2006).

7. Квази-равновесие поддерживается динамикой участков мозаики.

8. а) Классическая, основанная на механизме «содействия» (Connell, Slatyer, 1977) сукцессия преимущественно ограничена наземными элементами речного ландшафта и является реакцией на гидрогеоморфологические процессы. б) Относительная значимость сезонной смены видов по отношению к сукцессии в обводненных частях речного ландшафта прямо пропорциональна размеру реки и обратно – гидрологической вариабельности (Thorp et al., 2006).

«Содействие» (“facilitation”) – это механизм сукцессии, при котором виды-первопоселенцы меняют локальные условия среды, таким образом облегчая процесс колонизации биотопа видами последующих стадий сукцессии. В отсутствие такого процесса виды последующих стадий не способны закрепиться в биотопе (Connell, Slatyer, 1977). Применительно к речным ландшафтам к сукцессии такого типа можно отнести зарастание растительностью свежих песчаных наносов. В обводненных частях ландшафта этот тип сукцессий практически не встречается, однако в некоторых случаях после событий гидравлического возмущения могут наблюдаться сукцессии, основанные на «сосуществовании» (более поздние колонисты могут обитать совместно с более ранними и их успешное закрепление в биотопе не зависит от наличия предшествующих) или «сдерживания» (ранние колонисты препятствуют закреплению в биотопе последующих). Сезонная смена видового состава вместо сукцессий чаще наблюдается в экосистемах с мало изменяющимися гидрологическими условиями, что соответствует крупным рекам (Connell, Slatyer, 1977; Thorp et al., 2006).

Процессы экосистемного и ландшафтного масштаба

9. В годовом отношении автохтонные автотрофы, через пищевую цепочку «водоросли-соскребатели», обеспечивают трофическую базу для большей части продукции речных многоклеточных организмов, но для части видов и в некоторые сезоны, а также на мелководных, сильно затененных участках русла аллохтонное органическое вещество может быть более значимым источником пищи. б) Однако, многие крупные реки поддерживают в

целом гетеротрофный статус (соотношение продукции и дыхания меньше единицы) за счет жизнедеятельности редуцентов (микробной петли).

10. Продукция водорослей – преимущественный источник органической энергии для пищевых цепей водных многоклеточных животных в большинстве речных ландшафтов во время надбереговых паводков (Thorpe et al., 2006).

11. Средняя скорость течения и длина спирали питательных веществ положительно коррелирует с водорасходом реки, но оба показателя снижаются в функциональных зонах с широким латеральным компонентом. Концепция спирали питательных веществ основана на представлении, что в реках круговорот питательных веществ происходит одновременно с его смещением вниз по течению (Webster, Patten, 1979; Newbold et al., 1981; Богатов, 2013). Биотопы, расположенные латерально от стрежени и основного русла, обеспечивают замедление спирального движения питательных элементов тремя основными путями. Во-первых, перенос вниз по течению замедляется благодаря меньшей скорости течения в прибрежной полосе и накоплению там детрита и донных осадков. Во вторых, усиливаются процессы изъятия пищевых компонентов из спирали за счет большей первичной и вторичной продукции по сравнению с биотопами основного русла; потребления более крупными и долгоживущими видами, чем в биотопах основного русла видами (например, рыбами); переноса в другие экосистемы за счет потребления водоплавающими птицами, кормящимися на участках с низкой скоростью течения. В третьих, в таких местообитаниях более вероятно наличие участков с бескислородными условиями, что дает больше возможностей для бактериальных процессов, таких как нитрификация и денитрификация (Thorpe et al., 2006).

12. Естественная гидрологическая динамика необходима для поддержания развития биологической комплексности в речной сети (Thorpe et al., 2006).

13. Частота встречаемости связанных с паводками характеристик жизненного цикла организмов возрастает пропорционально сезонной предсказуемости паводков и их соответствию периодам максимальной первичной продуктивности системы. Характеристики репродуктивной стратегии и развития, вторичной продуктивности и комплексность трофических сетей в тропических реках связаны с предсказуемыми длительными периодами паводков (Thorpe et al., 2006).

14. Биологическая комплексность обычно достигает пика при среднем уровне связности между главным руслом реки и латеральными водными биотопами, однако взаимоотношения варьируют в зависимости от типа связности, эволюционной адаптации таксонов к текущим водам и функциональных процессов. В поймах степень связности определяется частотой, с которой во время паводков происходит объединение основного русла реки с пойменными озерами и второстепенными протоками. Для биотопов с медленным течением, не отделенных

от основного русла сушей, связность определяется дистанцией, которую должен пройти водный поток от основного русла до биотопа. Повышение водорасхода в этом случае связано с увеличением связности. Повышенная связность во время паводков снижает плотность, продуктивность и разнообразие сообществ организмов, плохо переносящих течение, мутность и перенос большого количества осадочного материала. При этом для некоторых негативные последствия паводков могут быть уравновешены преимуществами, связанными с повышенной скоростью течения, такими как насыщение воды кислородом и восполнение запасов питательных веществ (Thorpe et al., 2006).

Концепция метасообществ. Концепция метасообществ включает четыре основные перспективы, некоторые из которых были описаны в более ранних источниках. Это динамика пятен, отбор видов, «эффект массы» и нейтральная перспектива. Первая из них – динамика пятен – предполагает существование множества идентичных участков, динамика популяций организмов которых находится под влиянием как межвидовых взаимодействий (детерминистские факторы), так и процессов расселения (стохастические факторы). Локальное разнообразие видов ограничивается расселительной активностью. Пространственная динамика регулируется локальными процессами вымирания и колонизации. Другая перспектива – отбор видов – подчеркивает градиент ресурсов или различие в типах биотопов, и их влияние на локальные демографические процессы. Состав локальных сообществ определяется как расселением, так и влиянием локальных условий. Расселительные процессы позволяют составу сообществ изменяться в соответствии с изменениями среды. Перспектива «эффекта массы» фокусируется на влиянии эмиграции и иммиграции на локальную динамику популяций. С точки зрения нейтральной перспективы, нет различий между видами в их конкурентных способностях, передвижении и приспособленности. Взаимодействие популяций определяется случайными перемещениями, меняющими относительную частоту встречаемости видов. Динамика видового разнообразия определяется процессами потери видов (исчезновение, эмиграция) и приобретения (иммиграция, видообразование) между функционально эквивалентными видами. Нейтральная перспектива является своего рода «нулевой гипотезой» по отношению к первым трем (Leibold et al., 2004).

Локальные сообщества не являются изолированными объектами, а связаны с региональным пулом видов. Метасообщества обычно рассматривают как совокупность относительно дискретных, четко выделенных локальных сообществ, объединенных процессами расселения организмов. Выделяют две категории эффектов, влияющих на формирование сообществ – локальные и региональные. Эти эффекты взаимодействуют друг с другом. Локальные эффекты в основном являются результатом воздействия факторов среды или взаимодействий видов, тогда как региональные – поступления организмов из регионального

пула видов, затрагивают процессы расселения организмов между локальными сообществами. Результатом взаимодействия этих процессов становятся множество типов динамики сообществ с различным соотношением значимости локальных и региональных факторов (Brown, Swan, 2010; Brown et al., 2011).

Дендритная природа речных систем влияет на расселение организмов, а через него – не все метасообщество реки. Приток организмов из регионального пула сильнее выражен в основном русле речных систем. Потоки энергии и материи в речных системах асимметричны. Таким образом, факторы, структурирующие локальные сообщества в речных системах могут коренным образом различаться в различных частях речной системы. На формирование сообществ верховьев в большей степени влияют локальные факторы среды, а в основном русле наблюдается взаимодействие локальных и региональных (расселение организмов) факторов. Это соответствует двум основным парадигмам концепции метасообществ – отбору видов и эффекту массы (Brown, Swan, 2010).

С точки зрения теории метасообществ, локальные ассамблеи сосуществующих видов находятся практически постоянно в состоянии неравновесности, что снижает конкурентное исключение, и сукцессии следуют за событиями нарушений. С точки зрения ландшафтной перспективы факторы среды воздействуют на сообщества на различных пространственных и временных масштабах, что формирует пространственно-временную гетерогенность, служащую шаблоном, на который реагируют организмы и процессы. Эти перспективы не являются взаимоисключающими и находятся во взаимодействии (Winemiller et al., 2010).

Дискретность и континуальность. Концепции непрерывности (континуальности) сообществ и дискретности развивались в работах геоботаников. В связи с этим этот раздел включает концепции, разработанные для геоботаники, однако описанные основные закономерности распределения организмов применимы и для водных беспозвоночных. Представление о непрерывности растительного покрова были сформулированы Л.Г. Раменским в 1910 г. Существует четыре основных точки зрения на соотношение дискретности и непрерывности растительного покрова. Первая предполагает наличие объективно существующих дискретных группировок с отчетливыми границами. С точки зрения крайних континуумистов каких-либо объективных границ фитоценозов не существует, растения могут произрастать в различных комбинациях. Согласно третьему подходу, наличие объективно существующих фитоценозов признается, они относительно однородны и связаны между собой переходами различной степени плавности. Компромиссная точка зрения состоит в том, что как континуум, так и дискретность существуют в природе в различных местах и типах растительности (Ипатов, Кирикова, 1997).

Для растительных сообществ свойство континуума выражается в том, что любые два смежных участка всегда имеют общие признаки. Основными причинами континуума служит экологическая специфичность видов, равномерное распределение видов по градиентам среды (отсутствие экологических групп) и непрерывность изменения среды. Первые две предпосылки тесно связаны между собой. Предполагается, что виды реагируют на изменения условий среды в индивидуальном порядке и не образуют устойчивых групп, совместно встречающихся при определенных условиях, а вместо этого плавно распределяются по градиентам факторов среды. Под непрерывностью изменения среды предполагается отсутствие резких перепадов факторов в пределах небольших расстояний (Ипатов, Кирикова, 1997).

Существование континуума не противоречит наличию объективно различающихся участков растительного покрова. Применительно к существующим различиям растительного покрова уместно использовать термин «квантованность», а объективно различающиеся участки называть «квантами». Границы между квантами не обязательно должны быть четкими (Ипатов, Кирикова, 1997).

Причинами квантованности могут быть следующие факторы: 1) дифференцированность экотопов, 2) наличие переломных пунктов в изменении экологических режимов, 3) трансформация среды растениями, 4) катастрофическое воздействие на среду и растительный покров природных факторов, 5) деятельность животных, 6) деятельность человека (Ипатов, Кирикова, 1997).

Экотоп является дифференцированным, если территория разделена на участки, отличающиеся друг от друга закономерностями варьирования комплекса факторов, на которые реагируют растения, при этом характер переходов между этими участками не имеет значения (Ипатов, Кирикова, 1997).

В литературе, посвященной экологии пресноводных макробеспозвоночных, основное внимание уделяется двум сценариям формирования дискретности и континуальности. В одной парадигме виды реагируют на изменения условий среды в индивидуальном порядке, и состав сообществ, таким образом, изменяется плавно, не образуя дискретных, отчетливо отделенных друг от друга единиц. В другом сценарии реакция видов на изменения среды более-менее синхронна, что приводит к формированию таких дискретных сообществ (Heino et al., 2003; Merovich & Petty, 2010; Tolonen et al., 2016). Первый тип распределения называется распределением по Глиzonу, второй – по Клементсу (Clements, 1916; Gleason, 1926).

Организмы в водотоках часто реагируют индивидуалистически на изменение условий среды, образуя континуум. Однако резкие изменения условий среды могут приводить к формированию более дискретных сообществ. Отмечено, однако, что сообщества остаются высоко вариабельными и не образуют дискретных типов даже в случае резких изменений

качества воды (химических факторов), хоть и образуют статистически достоверные группы. Одним из объяснений может быть динамика метасообществ, такая как процессы дрифта, способствующие гомогенизации таксономического состава. В исследовании на территории Западной Вирджинии, где такое резкое изменение качества воды обеспечивалось стоком дренажных вод от угольных разработок, достоверных индикаторных родов для каждого типа качества вод было всего 29% от общего числа, что согласуется с континуальным распределением. Наиболее сильные индикаторные таксоны были характерны для проб референсных участков и участков с «мягкой» водой (Merovich, Petty, 2010). Однако, дискретность наблюдается для водных беспозвоночных на больших пространственных масштабах, включающих несколько водосборов (Heino et al., 2017).

Континуальное распределение макробеспозвоночных, без отчетливых, отделенных друг от друга кластеров, является обычным для экосистем рек (Wright et al., 1984; Heino et al., 2003; Kubosova et al., 2010; Merovich, Petty, 2010). Для рек Швеции было показано, что изменения таксономического состава между группами проб, полученными методом кластеризации, были континуальными, а не дискретными (Sandin, 2003).

В пределах средних и крупных речных бассейнов выделение конкретных сообществ и экосистем может быть затруднительно из-за размытости их границ. В этом случае возможно рассматривать надэкосистемную форму организации – континуум речных экосистем или реобиом (совокупность речных экосистем в речном континууме). В формировании речного континуума участвует все сообщество водотока, но взаимодействие между всеми гидрологическими зонами (креналью, ритралью и потамалью) происходит опосредованно – через систему локальных сообществ, приуроченных к биотопам, часто чередующимся между собой. В экосистемах рек существуют подсистемы, сильно связанные внутри себя, но слабо взаимодействующие между собой, при этом ликвидация одной такой подсистемы может не нарушать функционирование всей системы. Подсистемы связаны между собой дрифтом беспозвоночных (Богатов, 2013).

Распространение разных элементов метасообществ связано со степенью гетерогенности среды. Сообщества среды с высокой гетерогенностью отличаются более высокой степенью дискретности (распределение по Клементсу) (He et al., 2020).

Одной из причин континуального распределения является то, что таксоны, обитающие в водотоках, не отличаются строгой приуроченностью к биотопам. Большинство встречается более, чем в одном типе биотопов. Это может быть результатом как аутоэкологической пластичности организмов, так и связности местообитаний (Kubosova et al., 2010). Для беспозвоночных равнинных и горных водотоков Европы были проанализированы их предпочтения субстратов. В равнинных реках 53 из 63 выявленных таксонов статистически

достоверно предпочитали какой-то субстрат или их комбинацию. Для 25 таксонов были выявлены отчетливые предпочтения одного или двух субстратов (т.е., таксоны-специалисты), для 17 и 11 таксонов были выявлены средние (3-4 типа) или широкие (5 или более типов субстрата) предпочтения соответственно. Для горных водотоков достоверные предпочтения отмечены у 135 таксонов из 224. Узкая специализация была характерна для 51 таксона, 48 – средние предпочтения, 36 – широкие. В горных реках более 50% двукрылых демонстрировали специализированные предпочтения, в равнинных ц этой группы не выявлено предпочтений. Индикаторная значимость видов варьировала от 0,27 до 0,74 в равнинных реках и от 0,29 до 0,83 - в горных. Таксоны, определенные до уровня семейства или выше, предпочитали в среднем четыре типа субстрата, до уровня рода или вида – три. Таким образом, большая часть беспозвоночных способна обитать на достаточно широком спектре субстратов (Schröder et al., 2013).

В литературе отмечалось, что сообщества, выделенные на основании функционального состава (способы передвижения и добывания пищи) отличаются большей дискретностью по сравнению с таксономическим составом. Для функциональных групп доля объяснённой изменчивости распределения была выше, чем для таксономического состава. Однако практически все виды характеризовались своим уникальным набором функциональных признаков и изменчивость таксономического и функционального состава в соответствии с градиентом факторов среды также соответствовала континуальному распределению. Таким образом, виды распределяются в соответствии со своей нишей, определяемой набором признаков. В случае анализа распределения таксонов средовой фильтр действует на весь набор признаков, а не на несколько, выбранных исследователем, что может быть причиной наблюдаемого континуального распределения. Так же формированию дискретных типов сообществ может препятствовать высокая гетерогенность среды и то, что выраженность влияния тех или иных факторов может варьировать в разные сезоны (Tolonen et al., 2016, 2018). Т.к. организмы несут различные комбинации признаков, биотоп не всегда служит «лекалом» для всех признаков организма в одинаковой степени (Usseglio-Polatera et al., 2000).

Распределение бентоса в одном из регионов Китая соответствовало распределению Клементса (дискретному) в пространственном масштабе водосбора (Li et al., 2021b).

ГЛАВА 2. ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫХ ПРЕСНЫХ ВОД ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

Самая восточная часть России, известная как Дальний Восток (а также как восточная Сибирь), занимает северо-восточное побережье Евразии, к которому прилегает северо-западная часть Тихого Океана. Регион занимает площадь более трех миллионов квадратных километров, от 42°15' до 71°30' северной широты и от 122° восточной до 169° западной долготы (рис.) (Teslenko, 2009).

Фауна макробеспозвоночных Дальнего Востока России изучена достаточно хорошо. Существует множество работ, посвященных как отдельным группам макробеспозвоночных, так и фаунистическим обзорам сообществ макрозообентоса в целом. Обзор стрекоз всей территории Дальнего Востока проведен Харитоновым и Маликовой (1998) (Haritonov, Malikova, 1998). Работы, посвященные фауне стрекоз отдельных регионов, включают бассейн оз. Ханка (Иванов, 2002), Хинганский заповедник (Маликова, 2002), Нижний Амур (Якубович, 2007), Зейский заповедник (Маликова, 2014), нижнее течение р. Уссури (Якубович, 2014), окрестности г. Сковородино Амурской области (Димитрюк, Маликова, 2008), Буреинский заповедник (Kosterin, Lyubechanskii, 2009).

В.А. Тесленко (2009) проведен обзор фауны веснянок Дальнего Востока и биогеографическое районирование региона на основании этого отряда насекомых. Карта обследованного региона приведена на рис. 9 (Teslenko, 2009). Другие опубликованные исследования по этой группе посвящены фауне Кореи и Дальнего Востока России (Kim et al., 1998), веснянкам бассейнов рек Зeya и Бурея (Тесленко, 2014), фауне веснянок сем. *Cerpnidae* Севера Дальнего Востока (Засыпкина, 2018).

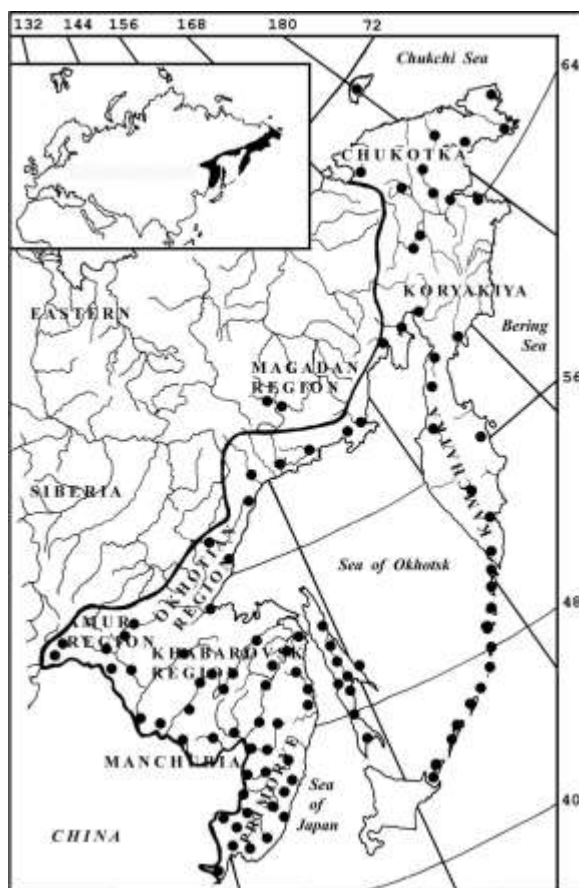


Рис. 9 – Дальний Восток России (точками обозначены места сбора проб при изучении фауны веснянок) (Teslenko, 2009)

Фауне и биогеографии поденок всего Дальнего Востока посвящена работа Т.М. Тиуновой (2009) (Tiunova, 2009). Фаунистике и различным аспектам биологии и экологии этой группы посвящен достаточно обширный спектр публикаций. Были обследованы фауна и роль в питании рыб поденок Северного Сихотэ-Алиня (Тиунова, Коротенко, 2008), фауна поденок бассейна р. Ануй (Тиунова, 2019), поденки Нижнего Амура и его притоков (Тиунова, Горовая, 2011). Работы Е.А. Горовой посвящены особенностям фенологии и жизненного цикла поденок (Горовая, 2014; 2017), динамике сообществ поденок на примере лососевой реки в Приморье (Горовая, 2022). Т.М. Тиуновой выделено 9 экологических групп поденок на основании предпочитаемых условий среды (Тиунова, 2005).

По фауне хирономид опубликованы обзоры как для Дальнего Востока в целом (Макарченко и др., 2005), так и для отдельных районов, таких как бассейн р. Амур (Яворская, 2008; Yavorskaya et al., 2018), Приморье (Makarchenko et al., 1999), юг Приморья (временные водотоки) (Tiunova, Makarchenko, 2020), Камчатка (Makarchenko et al., 1997), Сахалин (Макарченко и др., 2005), заповедник «Большехехцирский» (Яворская и др., 2017). Также существуют работы, посвященные отдельным группам этого семейства (подсемействам и

родам) (Makarchenko, Makarchenko, 2008; Makarchenko, Makarchenko, 2015; Makarchenko et al., 2019; Makarchenko, Semenchenco, 2023). Публикаций о фауне других амфибиотических двукрылых Дальнего Востока значительно меньше, они включают, например, фауну семейства *Blephariceridae* (Zwick, Arefina, 2005).

Обзор ручейников Дальнего Востока проведен И.М. Леванидовой с соавторами (Levanidova et al., 1995), также фаунистические исследования этого отряда насекомых проводились Т.И. Арефиной (Arefina, 2002; 2003; 2004). Исследования фауны ручейников отдельных территорий Дальнего Востока включают его северную часть (Засыпкина, 2011), Еврейскую автономную область (Арефина, 2005); Курильские острова (Minakawa et al., 2004); Камчатку (Вшивкова и др., 2013), Западное Приханковье (Вшивкова, 2016), охраняемые территории юга Дальнего Востока (Potikha, Vshivkova, 2016).

Другие исследованные отряды насекомых Дальнего Востока включают жесткокрылых (Sazhnev et al., 2021) и полужесткокрылых (Винокуров и др., 2021).

Среди групп макробеспозвоночных, не относящихся к насекомым, относительно хорошо исследованы моллюски. Биогеографическое районирование региона по этой группе проведено Л.А. Прозоровой (Прозорова, 2001). Также есть публикации по малакофауне Приморья (Колпаков, 2003), бассейна Амура (Засыпкина, 2008b; Прозорова и др., 2014а, б), заповедника «Кедровая Падь» (Прозорова, Астахов, 2008), г. Биробиджана (Макаренко, Лебединский, 2011), юга Дальнего Востока (Прозорова, 2022).

Подробное описание фауны высших ракообразных проведено для Сахалина В.С. Лабаем (Лабай, 2011; Labay, 2021). Существуют также работы, посвященные фауне водяных осликов Дальнего Востока (Сидоров, 2005; Sidorov, Prevorčnik, 2016), а также амфипод Малой Курильской гряды (Sidorov, 2023).

На основании фауны веснянок выделено 24 зоогеографических округа (рис. 10). Все виды веснянок разделяются на следующие зоогеографические категории:

- 1) Голарктические, циркумполярные, пять видов.
- 2) Амфипацифические, два вида, распространенные по обеим сторонам Пацифики, от Берингии до континентального побережья Пацифики.
- 3) Амфиберингийские, три вида с берингийской дизъюнкцией, встречающиеся в Западной и Восточной Берингии и представляющие фрагменты берингийской фауны, оставшиеся после окончательного распада Берингова моста.
- 4) Транспалеарктические, восемь видов с ареалом широкой географической протяженности через всю Палеарктику (Европа, Кавказ, Сибирь, Дальний Восток России и Япония).

5) Восточнопалеарктические, 45 видов, широко распространенных на азиатском Дальнем Востоке, включая юго-восточную Сибирь, Монголию, север Китая, Корею и Японию. Западная граница Восточной Палеарктики проходит через бассейн Енисея, Алтай, Саяны и Монголию.

6) Пацифические (подгруппа восточнопалеарктических), пять видов, широко распространенных на территории Дальнего Востока России, вдоль западного побережья Тихого Океана.

7) Западноберингийские, семь видов, населяющие северо-восток региона и сопредельные районы Сибири. Четыре вида из этой категории являются эндемиками или ледниковыми реликтами.

8) Восточноазиатские или палеархеоарктические, 69 видов, некоторые из которых являются эндемиками юга Дальнего Востока. Эта категория включает три подгруппы:

- восточноазиатские материковые распространены на территории бассейна Амура, Амурской области, Хабаровского и Приморского краев, Кореи и Китая;

- восточноазиатские материково-островные виды распространены на территории бассейна Амура, Приморского края, Кореи и Китая, а также на островах Сахалин, Южнокурильских и в Японии;

- восточноазиатские островные населяют только острова Сахалин, Южнокурильские и Японию (Teslenko, 2009).

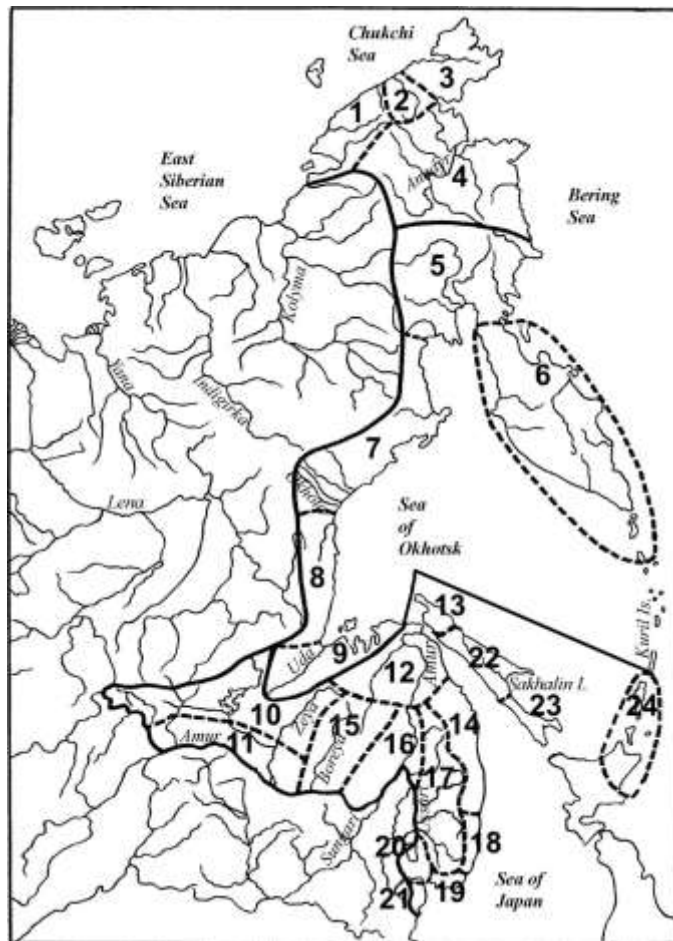


Рис. 10 – Зоогеографическое разделение Дальнего Востока на основании фауны веснянок *Plecoptera*. Сплошной линией обозначены границы подобластей, пунктирной линией — границы округов. Берингийская переходная подобласть: 1 — Чаунская; 2 — Амгуэмская; 3 — Чукотская; 4 — Анадырская. Восточно-Сибирская подобласть: 5 — Корякская; 6 — Камчатская; 7 — Охотская; 8 — Южно-Охотская; 9 — Шантарская. Восточно-Азиатская подобласть: 10 — Верхнезейская; 11 — Амуро-Зейская; 12 — Нижнеамурская; 13 — Северо-Сахалинская; 14 — Северо-Приморская; 15 — Буреинская; 16 — Среднеамурская; 17 — Уссурийская; 18 — Центрально-Приморская; 19 — Южно-Приморская; 20 — Ханкайская; 21 — Восточно-Маньчжурская; 22 — Тымь-Поронайская; 23 — Южно-Сахалинский; 24 — Южно-Курильский (Teslenko, 2009)

Фауна поденок Дальнего Востока в основном включает восточноазиатские и восточнопалеарктические виды (78% всех видов). Восточноазиатские и восточнопалеарктические виды поденок наиболее распространены в бассейнах Уссури и Амура, а так же Японского моря (Тупова, 2009).

Среди хирономид бассейна Амура преобладают широко распространенные палеарктические виды (более 60% всего видового разнообразия), около 30% видов —

голарктические. Палеарктические виды представлены восточно-палеарктическими (23% видов), восточно-палеарктическими континентально-островными (20%), транспалеарктическими (14%), амфиевроазиатскими (10%) (Yavorskaya et al., 2018).

Опубликовано значительное количество работ, посвященных особенностям структуры сообществ макрозообентоса в руслах водотоков и видовым комплексам пресных вод для разных территорий Дальнего Востока. Обследована фауна амфибиотических насекомых побережья Тауйской губы Охотского моря (Засыпкина, 2008а), водотоков бассейна реки Тауй (Кочарина, Хаменкова, 2003; Арефина и др., 2003) и бассейна р. Хасын (Засыпкина, Самохвалов, 2013), бассейна залива Шелихова Охотского моря (Засыпкина, Тихменев, 2011), сообщества макробеспозвоночных бассейна р. Анадырь (Засыпкина, Самохвалов, 2011), левобережных притоков нижнего Амура (Яворская, 2016), фауна поденок, веснянок и ручейников Сихотэ-Алиньского заповедника (Potikha, 2015) и Южного Сахалина (Живоглядова и др., 2017), подробно исследован бентос лососевых рек Камчатки (Чебанова, 2009). Обследовались отдельные водотоки и водоемы, такие как река Левая, протекающая по территории пригородной зоны г. Хабаровска (Яворская, 2015), р. Большая Пёра (Амурская область) (Яворская, 2020б).

Достаточно большое внимание уделялось макробеспозвоночным заповедных территорий, в том числе ООПТ хребта Хехцир (заповедник «Большехехцирский» и заказник «Хехцирский» (Яворская, Климин, 2019; Яворская, 2022), заповедники «Комсомольский» (Яворская, Бобровский, 2023; Яворская, 2024), «Болоньский» (Яворская, 2020а), национальный парк «Ануйский» (Яворская, 2021).

Для острова Сахалин классификация сообществ водотоков проводилась В.С. Лабаем. Описаны закономерности распределения бентоса под влиянием факторов среды и основные сообщества на основе состава доминантов нижней ритрали р. Поронай (Лабай, 2007), кренали и ритрали р. Даги как примера типичной «лососевой» реки (Лабай и др., 2019). Также описана структура сообществ типичного водотока о. Шикотан (на примене ручья без названия) (Лабай и др., 2020). Для выделения групп сообществ с наибольшим уровнем сходства в перечисленных работах использовался кластерный анализ. Описание основных сообществ метаритрали реки Кедровая заповедника «Кедровая Падь» сделано Т.М. Тиуновой (Тиунова, 2008). Проводились исследования трофической структуры сообществ лососевых рек юга Дальнего Востока (Тиунова, 2006).

Классификация сообществ на основании метода Браун-Бланке проводилась М.В. Чертопрудом с соавторами для бассейнов рек Ануй и Симми (Chertoprud et al., 2020).

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

3.1. Регион исследований

Отбор проб проводили в августе 2016, 2018 и 2022 годов, на территории трех районов Хабаровского края. В Нанайском районе исследования проводили на реке Анюй и ее притоках, в районе Солнечный – на реке Баджал и ее притоках, в Тугуро-Чумиканском районе – на озерах и водотоках острова Большой Шантар и ближайшего материкового побережья (район мыса Врангеля и побережье бухты Онгачан). Из материалов, собранных на о. Большой Шантар и материковом побережье, в данную диссертацию включены только пробы, отобранные на водотоках. Расположение районов отбора проб приведено на рис. 11 и 12.

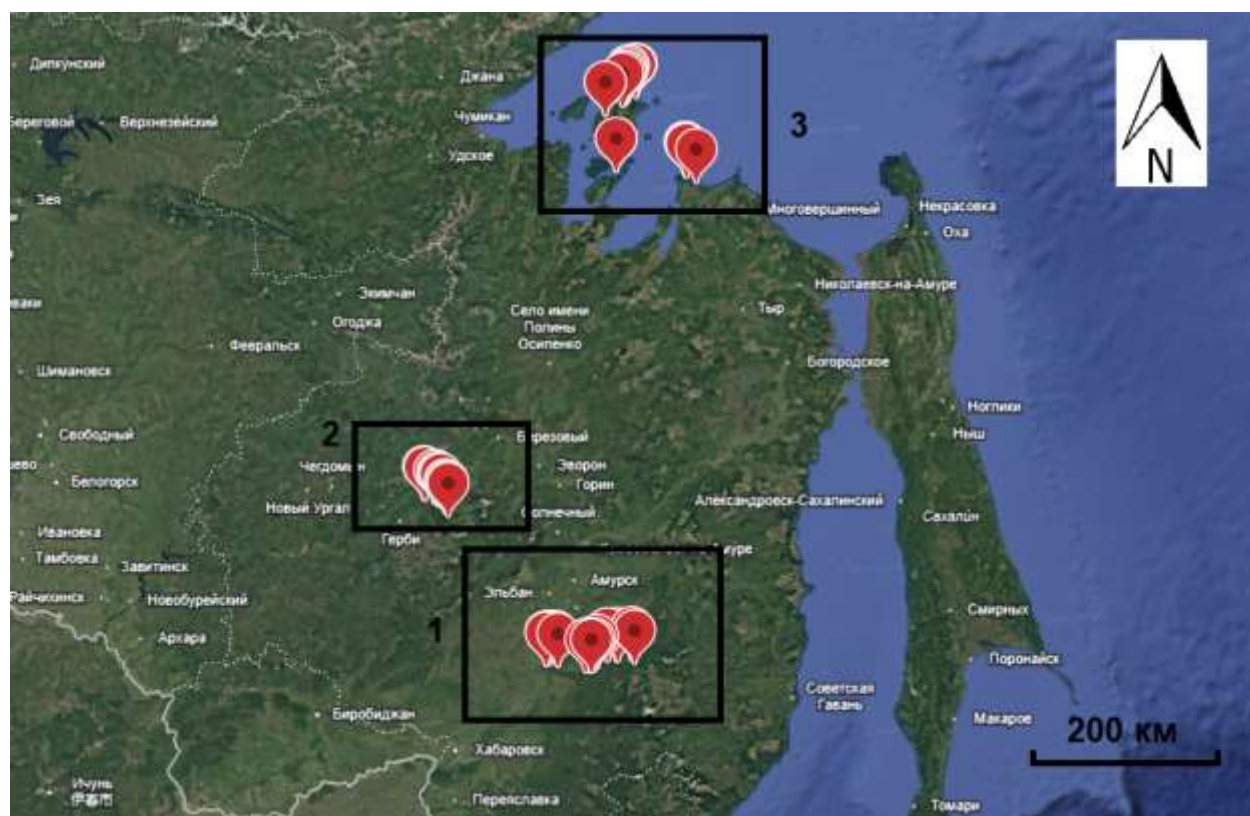


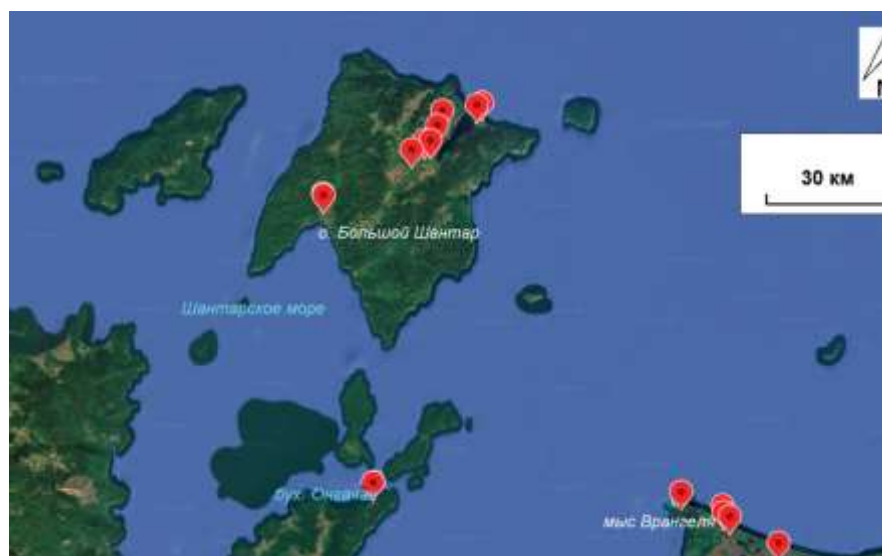
Рис. 11 – Районы отбора проб (1 – бассейн Анюя, 2 – бассейн Баджала, 3 – мыс Врангеля и Шантарские острова)



А



Б



В

Рис. 12 – Районы отбора проб (А – бассейн Анюя, Б – бассейн Баджала, В – мыс Врангел
я и Шантарские острова)

Бассейн реки Анюй. Река Анюй протекает по территории Анюйского Национального парка (Нанайский район Хабаровского края). Район исследований расположен в зоне тайги, на западных склонах Сихотэ-Алиньского хребта, на высоте 50-250 м над уровнем моря. Согласно Государственному водному реестру, длина водотока составляет 393 км, площадь бассейна 12700 км² (<https://textual.ru/gvr/>). Согласно геоботаническому районированию Б.П. Колесникова, парк расположен на территории горно-равнинного Уссурийско-Амурского округа кедрово-широколиственных с елью и пихтово-еловыми лесами, Дальневосточной хвойно-широколиственной области. Рельеф парка низкогорный, с преобладающими высотами 200-400 м. 70% территории парка занимают леса, в основном темнохвойные и хвойно-широколиственные (27,3% и 19,7%) соответственно (Колесников, 1955; Шлотгауэр, 2016). Среднегодовая температура воздуха в период с 2008 по 2022 годы представлена на рис. 13 (Никитина, Гусакова, 2023).

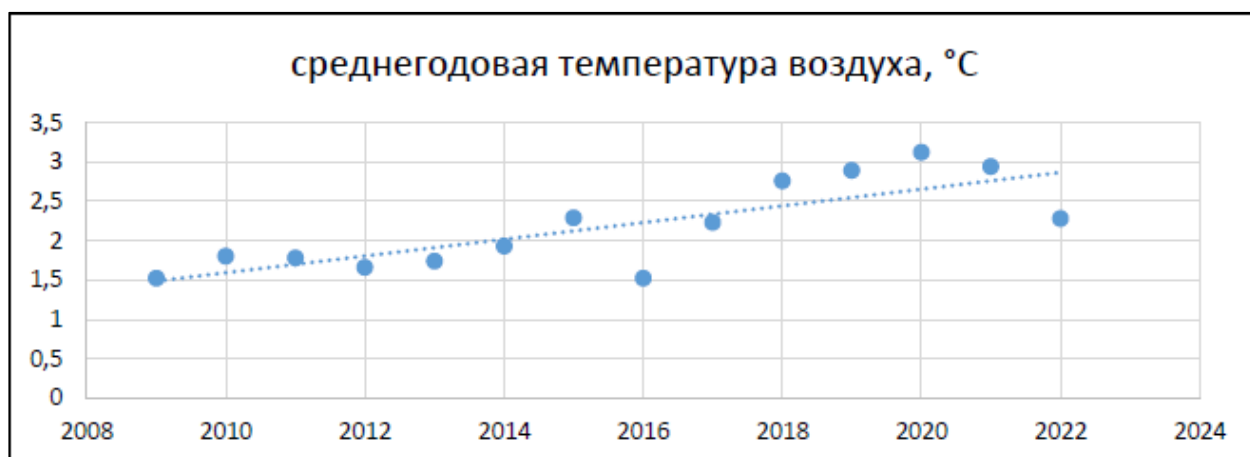


Рис. 13 – Среднегодовые температуры атмосферного воздуха в национальном парке «Анюйский» (Никитина, Гусакова, 2023)

Бассейн реки Баджал. Река Баджал протекает по территории Баджальского заказника (Солнечный район Хабаровского края). Это правый приток нижнего течения реки Амгунь. Обе реки принадлежат к бассейну Амура. Согласно Государственному водному реестру, длина водотока 88 км, площадь бассейна 1510 км² (<https://textual.ru/gvr/>). Хребет Баджал расположен в 130 км к северо-западу от Комсомольска-на-Амуре. Климат характеризуется высокой влажностью, годовое количество осадков составляет 1000 мм, 70% приходится на летнее время из-за положения хребтов, ориентированных на северо-восток. Согласно геоботаническому районированию, территория хребта относится к Урмийско-Горинскому округу Амуро-Охотской

провинции Восточно-Сибирской подобласти светлохвойных лесов Евро-Азиатской хвойно-лесной области (Колесников, 1955; Шлотгауэр, 2014).

Район Шантарских островов. Пробы отбирали на острове Большой Шантар и на континентальном побережье Охотского моря (побережье бухты Онгачан и район мыса Врангеля). Объекты исследования в этом регионе были представлены реками и ручьями с преимущественно каменистыми субстратами. Шантарские острова расположены в юго-западной части Охотского моря между 54 и 55° с. ш. и 136 и 139° в. д. Острова материкового происхождения, отделились от материка 9-10 тыс. лет назад. Островного эндемизма растительности не наблюдается. Шантарский архипелаг относится к Приохотской провинции и Аяно-Шантарскому району муссонной лесной климатической области. Летний период характеризуется избыточным увлажнением. Среднегодовая температура воздуха на метеостанции острова Большой Шантар ниже, чем в расположенном на 150 км севернее на Охотском побережье поселке Аян. Средняя температура самого холодного месяца –21 °С, абсолютный минимум –39,3 °С. Погода характеризуется сильными ветрами, теплый сезон устанавливается на один-полтора месяца позже, чем на побережье. Согласно схеме геоботанического районирования, Шантарские острова относятся к Южно-Охотской темнохвойно-лесной подобласти горно-приморского Аяно-Шантарского округа Сахалинской прибрежно-островной провинции (Колесников, 1955; Шлотгауэр, Крюкова, 2012).

3.2. Методы отбора проб и обработки материала

Отбор проб производили в августе 2016 (Анью), 2018 (Баджал) и 2022 г (Шантары). Станции отбора проб располагались как на основном русле рек (в случае Анюя и Баджала), так и в устьевых зонах их притоков. На каждой станции отбора проб оценивали следующие факторы: тип субстрата, температуру воды, ширину русла, глубину в точке отбора проб и скорость течения.

Скорость течения измеряли с помощью деревянного бруска фиксированной массы, который сплавляли в тоске отбора проб с последующим измерением пройденного расстояния за единицу времени.

Температуру воды измеряли в момент отбора проб.

Площадь одной пробы составляла около 1500 см². В каждом доступном биотопе на каждой станции отбора проб отбирали три пробы, которые были объединены при последующей обработке. При отборе проб камни (со средним размером 15-20 см) поднимали со дна с одновременным подведением гидробиологического сачка под камень, чтобы избежать потери организмов. Пробы с гальки (камни размером 3-6 см) и рыхлых грунтов (детрит, заиленный

песок) отбирали гидробиологическим скребком шириной 20 см. Все организмы собирали пинцетом и фиксировали в 90% этаноле. Всего в бассейне реки Баджал отобрано 35 количественных проб, в бассейне реки Анной – 85 проб и в регионе Шантарских островов – 28 проб.

Разбор проб проводили в лабораторных условиях, организмы определяли до низшего возможного таксона. Основные определительные ключи: определитель пресноводных беспозвоночных России, т. 4-6, определитель насекомых Дальнего Востока России, т.6, ч.4, определитель веснянок России и сопредельных стран (Тесленко, Жильцова, 2009), а также статьи (Fery et al., 2007; Kluge, 2007; Jacobus, McCafferty, 2008; Kluge, Novikova, 2011; Fery, Petrov, 2014; Sidorov, Prevorčnik, 2016; Waringer et al., 2016). Жизненные формы насекомых определяли преимущественно по Cummins et al., 2019, прочих беспозвоночных – согласно базе данных freshwaterecology.info (Schmidt-Kloiber, Hering, 2015).

Для определения олигохет и личинок хирономид изготавливали микропрепараты в глицерине, организм помещали в глицерин целиком. Личинок хирономид предварительно вываривали в 10%-м растворе КОН и укладывали под покрывное стекло нижней частью головы вверх.

3.3. Статистические методы анализа данных

Определение факторов, в наибольшей степени влияющих на распределение макрозообентоса: *distance-based linear models (DISTLM)*. Процедуру DISTLM (*distance-based linear models*, «модели, основанные на дистанции») мы использовали для определения того, какая доля распределения таксонов в руслах водотоков может быть объяснена факторами, учитываемыми в нашем анализе. Подход, используемый в этой процедуре – основанный на дистанции анализ избыточности (*distance-based redundancy analysis, dbRDA*). Это разновидность ординации, в основе которой лежит метод многопараметрической множественной регрессии. В отличие от обычной регрессии, где оценивается зависимость одной переменной от одного объясняющего фактора и множественной регрессии, где оценивается зависимость одной переменной от нескольких факторов, здесь рассматривается зависимость нескольких переменных от нескольких факторов. В нашем случае в качестве зависимых переменных выступает относительная численность организмов, в качестве объясняющих – факторы среды. DISTLM предназначен для анализа и моделирования взаимодействия между многофакторным облаком данных, представленным матрицей сходства (в нашем случае – матрица сходства проб на основе таксономического и функционального состава и относительной численности

организмов), и одной или более объясняющими переменными (факторами среды) (Anderson et al., 2008).

Процедура рассматривает взаимоотношения матрицы зависимых переменных Y ($N \times p$), где N – количество проб, p – количество переменных (в нашем случае – таксонов), и матрицы объясняющих переменных X ($N \times q$), которая содержит q независимых переменных (факторов среды). В ходе анализа проводится перестановочный тест для проверки нулевой гипотезы (нулевая гипотеза предполагает, что связь между двумя матрицами отсутствует) на базе выбранного индекса сходства. Итогом является ответ на вопрос, объясняет ли матрица X (множественные факторы среды) значимую долю многофакторного облака данных, описанного матрицей сходства, полученной из матрицы Y (Anderson et al., 2008).

Анализ зависимости облака данных от одного из множества объясняющих факторов называется маргинальным (marginal) тестом, такой же анализ после добавления одной или нескольких других переменных – условным (conditional) тестом. Последний необходим для ответа на вопрос «Какой процент изменчивости объясняет фактор X_2 , при условии, что фактор X_1 уже включен в модель?» Обычно объясняющие переменные в какой-то степени коррелируют друг с другом (например, скорость течения и величина частиц субстрата), из-за чего объясняемые ими доли изменчивости частично перекрываются. Доля изменчивости, объясненная любым из факторов в отдельности, может отличаться, чем доля изменчивости, объясненная тем же фактором, если в модели уже учтены один или несколько других факторов. Таким образом, имеет значение порядок добавления объясняющих переменных (Anderson et al., 2008).

Для успешного построения модели важно понимать, по какому критерию оценивается качество модели и какая процедура используется для подбора объясняющих переменных. В DISTLM могут использоваться несколько процедур такого отбора. В нашей работе использована процедура «умных шагов» (step-wise). Стартовая, нулевая модель не содержит объясняющих факторов. Затем подбирается фактор, в наибольшей степени улучшающий критерий отбора. Далее продолжается подбор переменных, но после добавления каждой делается попытка улучшить критерий путем удаления выбранной переменной. Процедура останавливается, когда достичь улучшения невозможно путем добавления новых переменных или удаления уже отобранных (Anderson et al., 2008).

Для оценки качества модели использовался информационный критерий AIC, предложенный Акаике в 1973 г. (Akaike, 1973). Критерий может быть рассчитан по формуле:

$$AIC = N \log(SS_{Residual}/N) + 2v,$$

где N – число проб;

$SS_{residual}$ – доля изменчивости, не объясненная факторами;

v – число параметров модели (объясняющих переменных).

Меньшее значение AIC указывает на лучшее качество модели. Параметр v ограничивает число объясняющих факторов, которое может быть включено в модель, таким образом, таким образом, удовлетворяя критерию «экономности» (Anderson et al., 2008).

Построение матрицы сходства проб: индекс Брея-Кертиса

Для оценки сходства между структурой доминирования макробеспозвоночных в пробах был использован индекс Брея-Кертиса. Формула для вычисления сходства проб i и j

$$S_{jk} = 100 \left\{ 1 - \frac{\sum_{i=1}^p |y_{ij} - y_{ik}|}{\sum_{i=1}^p (y_{ij} + y_{ik})} \right\},$$

где y_{ij} – обилие вида i в пробе j , y_{ik} – то же самое для пробы k .

Расчет индекса достаточно прост и удобен в использовании благодаря нескольким преимуществам. Значение S изменяется от 0, в случае, если в пробах нет ни одного общего таксона, до 1, если пробы идентичны. Значение индекса не меняется при изменении масштаба измерения, например, могут использоваться значения обилия для площади не m^2 , а cm^2 . При расчете принимаются во внимание только присутствующие в одной или обеих сравниваемых пробах таксоны, и, таким образом, «двойное отсутствие» организмов в сравниваемых пробах не влияет на значение S (Clarke et al., 2014).

Трансформация данных по Хеллингеру. Перед расчетом индекса сходства данные по обилию организмов были подвергнуты трансформации по Хеллингеру, что означает квадратный корень из значения обилия таксона в пробе, предварительно поделенного на суммарное обилие всех организмов в пробе (Legendre, Gallagher, 2001).

$$y'_{ij} = \sqrt{\frac{y_{ij}}{y_{i+}}}$$

Такая трансформация позволяет «выровнять» показатели обилия таксонов, снизив значимость таксонов с очень высокими показателями обилия (например, массовых вспышек личинок хирономид) и повысить вклад видов со средним обилием в показатель сходства. Это позволяет составить более полное представление о структуре сообщества, чем если бы при расчете сходства принимались во внимание только наиболее распространенные таксоны (Clarke et al., 2014).

Классификация проб на основании сходства таксономического состава и состава жизненных форм. В анализ были включены все таксоны, отмеченные для обследуемых водотоков, несмотря на то, что часто при анализе сообществ макробеспозвоночных редкие виды исключаются из анализа. Однако, редкие виды могут составлять значительную часть

сообществ и на их долю может приходиться значимый вклад в бета-разнообразие. Таким образом, популярная практика исключения редких видов из анализа в большей степени отражает требования математического анализа, чем релевантна биологически (Clarke et al., 2008).

Кластерный анализ. Кластерный анализ был использован для выявления групп проб с наибольшей степенью таксономического или функционального сходства. Применялась наиболее распространенная техника кластерного анализа – иерархическая аггломеративная кластеризация на основе группового среднего. При этом подходе на старте используется матрица сходства, пробы объединяются в группы с наибольшим сходством, которые в свою очередь объединяются в более крупные кластеры. Кластеризация на основе группового среднего группирует пробы на основе среднего значения сходства между всеми парами в группе. Для оценки достоверности выделения групп использовался метод «профиля сходства» (SIMPROF) (Clarke et al., 2014).

SIMPROF. Цель теста SIMPROF – проверка математической достоверности кластеров, полученных в результате кластерного анализа. Нулевой гипотезой в этой процедуре является утверждение, что внутри рассматриваемой группы проб отсутствует структура, т.е. показатели сходства между пробами изменяются плавно и пробы не могут быть разделены на группы, сходство проб внутри которых будет достоверно выше, чем для всей выборки. В случае, если нулевая гипотеза не отклоняется, дальнейший анализ прекращается. Если процедура проводится параллельно с кластерным анализом, она предотвращает дробление данных на кластеры, не являющиеся достоверными. В кластерном анализе тест проводится в «узлах» дендрограммы, по направлению сверху вниз (Clarke et al., 2014).

При построении профиля все индексы сходства из треугольной матрицы ранжируются от меньшего к большему, затем строится график, где по оси X откладываются значения рангов, а по оси Y – значения индексов сходства. В случае, если структура внутри набора данных присутствует, индексы сходства внутри групп будут значительно выше индексов сходства проб между группами, и получившийся таким образом график будет иметь ступенчатый вид. Если структуры нет, возрастание сходства будет постепенным, и график получится плавным. В ходе перестановочного теста распределение таксонов по пробам перемешивается и затем для полученного рандомизированного облака данных строится свой профиль сходства. Такая процедура повторяется, например, 999 раз, затем рассчитывается среднее значение для этих, полученных в результате перестановочного теста, профилей. После чего для подсчитывается показатель отклонения каждого профиля от среднего значения (показатель обозначается буквой π), как для профиля, полученного на основании реального облака данных, так и для каждого из 999, полученных на основании рандомизированных облаков. В случае если показатель π для

реального профиля будет больше всех аналогичных показателей для сгенерированных, можно с высокой степенью достоверности ($p = 0,001$) сделать вывод о математической обоснованности выделения кластеров на основании их таксономического сходства (Clarke et al., 2014).

Выявление индикаторных таксонов и жизненных форм для полученных групп проб.

Выявление таксонов и жизненных форм, индикаторных для каждого типа сообществ, позволяет отделить организмы, постоянно обитающие при данных условиях среды, от случайных. Это необходимо для прогнозирования таксономического и функционального состава при данных условиях среды, что делает возможной биоиндикацию (Legendre, Legendre, 2012).

Расчет индикаторной ценности таксонов (IndVal)

Индикаторная значимость таксона $IndVal_{kj}$ включает две составляющие: верность (A_{kj}) и специфичность (B_{kj}) таксона по отношению к рассматриваемому кластеру проб. Рассчитывается по формуле (Legendre, Legendre, 2012):

$$IndVal_{kj} = A_{kj}B_{kj}$$

Специфичность A_{kj} основана на показателях обилия и рассчитывается по формуле:

$$A_{kj} = N_{individuals_{kj}} / N_{individuals_{+k}}$$

где $N_{individuals_{kj}}$ – среднее обилие таксона j во всех пробах, принадлежащих к кластеру k и $N_{individuals_{+k}}$ – сумма средних обилий таксона j для всех кластеров. Максимальное значение принимает, когда таксон присутствует только в этом кластере (Legendre, Legendre, 2012).

Верность B_{kj} – показатель, основанный на данных о встречаемости видов. Рассчитывается по формуле

$$B_{kj} = N_{sites_{kj}} / N_{sites_{k+}}$$

где $N_{sites_{kj}}$ – число проб в кластере k , где присутствует таксон, $N_{sites_{k+}}$ – общее число проб в этом кластере. Максимальное значение принимает, если таксон присутствует во всех пробах в кластере k (Legendre, Legendre, 2012).

Проверка устойчивости выделенных групп методом кросс-валидации. CAP (canonical analysis of principal coordinates, канонический анализ принципиальных координат)

Для оценки устойчивости выделенных в ходе кластерного анализа групп проб был использован канонический анализ принципиальных координат (CAP). Целями процедуры является нахождение осей, наилучшим образом разделяющих априори выделенные группы в облаке данных (дискриминантный анализ) или в наибольшей степени коррелируют с каким-либо набором переменных (каноническая корреляция). В нашем случае анализ используется для оценки, насколько отчетливы полученные в ходе кластерного анализа группы. Для этого проводится процедура кросс-валидации, которая заключается в извлечении проб по одной из выборки и проверке способности модели корректно определять их принадлежность к

исследуемым группам. Кросс-валидация позволяет оценить, насколько различается отчетливость выделения каждой группы (чем выше процент корректности кросс-валидации, тем выше отчетливость) (Anderson et al., 2008).

Выявление факторов среды, достоверно отличающихся для разных кластеров проб.
Критерий Крускала-Уоллиса

После выявления статистически достоверных групп проб на основании их таксономического сходства с помощью кластерного анализа мы оценивали, различаются ли факторы среды (такие как температура и скорость течения, ширина и глубина русла) для этих групп. Для проверки достоверности различий использовался критерий Крускала-Уоллиса. Это непараметрический критерий, служащий для сравнения нескольких выборок, не требует нормальности распределения. При расчете все значения набора данных, независимо от принадлежности к выборке, упорядочиваются по возрастанию. Далее каждому значению присваивают ранг в зависимости от его положения в ряду, если значения совпадают, то их ранг равен среднему значению тех мест, которые они занимают. Затем для каждой сравниваемой выборки вычисляют средний ранг. В случае отсутствия различий между группами средние значения рангов должны быть близки. Мерой расхождения средних рангов является значение критерия Крускала-Уоллиса H . (Гланц, 1999).

Значение H рассчитывается по формуле

$$H = \frac{12}{N(N+1)} \sum n_M (\bar{R}_M - \bar{R})^2$$

где N – общее число наблюдений во всей выборке, n_M – численность каждой из M исследуемых групп, \bar{R}_M – средний ранг для каждой из M исследуемых групп, \bar{R} – средний ранг для всей выборки (Гланц, 1999).

Затем значение H сравнивается с критическим значением χ^2 для числа степеней свободы, меньшего числа исследуемых групп на единицу. Если различия групп статистически значимо, полученное значение H должно быть больше критического (Гланц, 1999).

Проверка достоверности разделения проб на группы на основании принадлежности к бассейну: метод ANOSIM (analysis of similarities, анализ сходства)

Водосборный бассейн является важной единицей в анализе распределения макробеспозвоночных в пресных водах, т.к. считается, что в его границах препятствия к расселению организмов в речной сети минимальны и факторы среды играют более важную роль в объяснении распределения, чем пространственные. Мы предполагаем, что для распределения функциональных форм границы принадлежности к бассейну также должна играть меньшую роль, чем для таксономического распределения и определяться в большей степени факторами среды. Для проверки достоверности разделения на группы на основании

принадлежности к бассейну для таксономического и функционального состава мы используем метод ANOSIM (анализ сходства). Это непараметрический метод, позволяющий с помощью перестановочного теста оценить степень статистической достоверности разделения проб на группы на основании таксономического сходства. Важно заметить, что этот метод применим только в случае априорного (до каких-либо аналитических процедур) выделения групп и не подходит для оценки достоверности групп, полученных, например, в ходе кластерного анализа (Clarke et al., 2014).

Основные этапы процедуры:

1) Подсчет статистики, отражающей разницу между группами по сравнению с различиями между пробами внутри групп. Рассчитывается средняя дистанция между каждой парой проб внутри группы и сравнивается со средней дистанцией между парами проб из разных групп. Метод основан на ранжировании показателей сходства между пробами от наибольшего к наименьшему (ранг 1 присваивается показателю сходства между наиболее похожими пробами) (Clarke et al., 2014).

Рассчитывается по формуле:

$$R = \frac{(\bar{r}_B - \bar{r}_W)}{\frac{1}{2}M}$$

где $M=n(n-1)/2$, n – общее число рассматриваемых проб, \bar{r}_W – средний ранг показателей сходства внутри группы, \bar{r}_B – средний ранг показателей сходства между пробами из разных групп (Clarke et al., 2014).

R может принимать значения $(-1;1)$, значение 1 показатель принимает в том случае, когда сходство любой пары проб внутри группы больше чем сходство любой пары проб между группами. R равен 0 в случае, если нулевая гипотеза верна и сходство внутри и между группами примерно равно (Clarke et al., 2014).

Статистическая достоверность разделения проб на группы оценивается с помощью перестановочного теста, в ходе которого принадлежность проб к анализируемым группам определяется в случайном порядке, и показатель R рассчитывается для этого случайного набора данных. Процедура повторяется значительное число раз. В случае, если верна нулевая гипотеза, т.е., сходство проб внутри выделенных групп в среднем не выше, чем в целом по выборке, R для анализируемого набора данных будет лежать в диапазоне значений, полученных для множества случайных наборов, сгенерированных в ходе перестановочного теста. Если реальный показатель R находится за пределами диапазона сгенерированных, нулевую гипотезу можно отвергнуть и сделать вывод о достоверности выделения групп проб на основании таксономического сходства (Clarke et al., 2014).

Визуализация распределения проб по таксономическому и функциональному сходству: неметрическое многомерное шкалирование (non-metric multidimensional scaling, nMDS)

Неметрическое многомерное шкалирование – это метод ординации, применяемый для наглядного представления распределения проб по степени их сходства. Анализ базируется на треугольной матрице попарного сходства между пробами. Пробы располагаются в пространстве ординации таким образом, чтобы пробы, более сходные между собой, находились на меньшем расстоянии друг от друга по сравнению с менее сходными (Clarke et al., 2014).

ГЛАВА 4. ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА СОСТАВ СООБЩЕСТВ

В ходе анализа сборы из района Шантарских островов были разделены на две группы по водосборному бассейну – водотоки мыса Врангеля и водотоки острова Большой Шантар. Сборы из р. Онгачан были объединены со сборами с о. Большой Шантар ввиду из географической близости.

В таблице 1 приведены значения факторов среды, достоверно ($p < 0,05$) различающихся для разных бассейнов. При попарном сравнении медианные значения температуры достоверно различались для всех пар бассейнов, кроме бассейна Баджала и водотоков о. Большой Шантар. Ширина русла достоверно отличалась у водотоков мыса Врангеля по сравнению с тремя остальными бассейнами. Медианная скорость течения достоверно отличалась у водотоков о. Большой Шантар по сравнению с тремя остальными бассейнами. Медианное значение глубины русла в точке отбора пробы достоверно различается между бассейнами Анюя и Баджала, бассейном Анюя и водотоками мыса Врангеля, бассейном Баджала и о. Большой Шантар и побережьем бухты Врангеля и о. Большой Шантар.

Таблица 1 – Значения факторов среды, достоверно ($p < 0,05$) различающиеся для обследованных бассейнов

Фактор		Анью	Баджал	Мыс Врангеля	О. Большой Шантар и побережье бухты Онгачан
Температура, °С	Среднее	13,53	11,03	8,14	10,71
	Медиана	13	11	8	11
Ширина русла, м	Среднее	14,79	7,94	3,07	7,75
	Медиана	10	10	1,25	5
Скорость течения, м/с	Среднее	0,27	0,49	0,23	1,01
	Медиана	0,2	0,2	0,25	0,6
Глубина, м	Среднее	0,99	0,33	0,26	0,46
	Медиана	0,5	0,3	0,2	0,5

На рисунке 14 приведены процентные доли проб с разными субстратами для каждого из обследованных бассейнов.

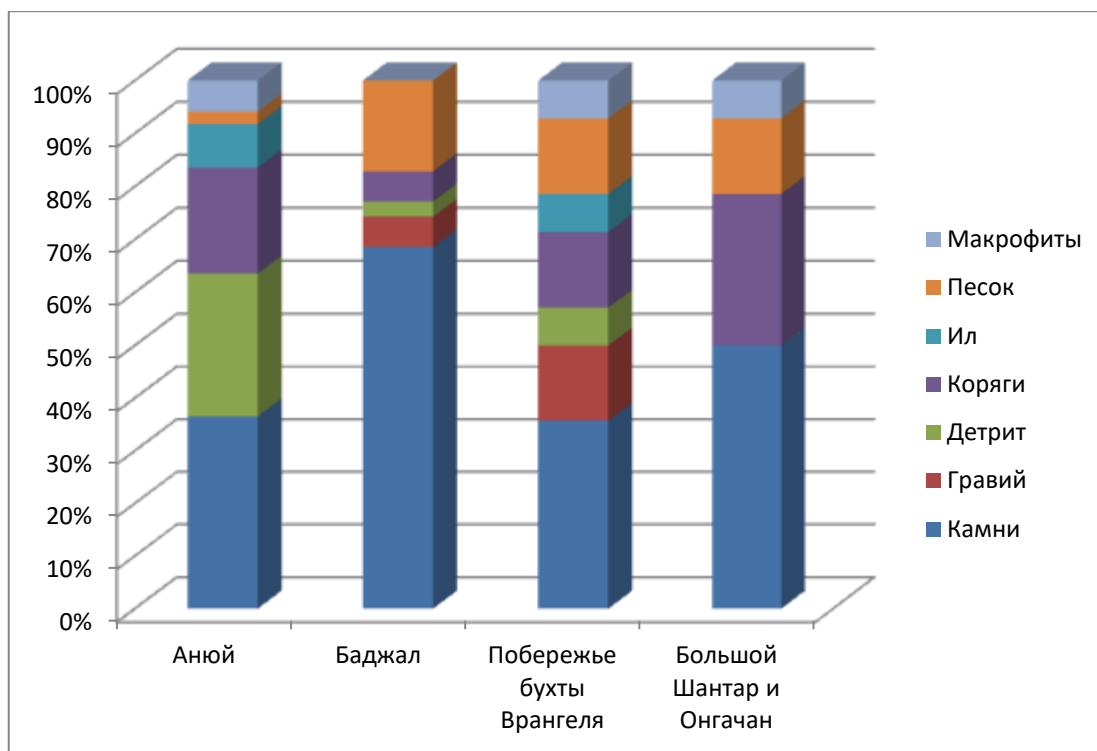


Рис. 14 – Процентные доли субстратов для выборки проб в каждом из обследованных бассейнов

Таким образом, обследованные водотоки характеризуются: в бассейне р. Анюй – самой высокой медианной температурой и наибольшей долей детрита в субстратах, в бассейне р. Баджал – наибольшей долей проб с каменистыми субстратами, мыс Врангеля – самой низкой температурой, узким руслом и разнообразием субстратов, острова Большой Шантар и р. Онгачан – наибольшей медианной скоростью течения, наименьшим разнообразием субстратов и самой большой долей затопленной древесины среди субстратов. На рис. 15 приведены фото основных типов водотоков, где производили отбор проб.



А



Б



В



Г



Д



Е

Рис. 15 – Водотоки обследованных районов. А – р. Анюй, Б – лесной ручей в бассейне р. Анюй, В – р. Баджал, Г – ручей с песчаным биотопом в бассейне р. Баджал, Д – р. Якшина, о. Большой Шантар, Е – ручей, мыс Врангеля

С помощью процедуры distLM выявлены факторы, вносящие наибольший вклад в объяснение распределения макробеспозвоночных. Анализ проводили для всей выборки и отдельно по каждому водосбору (для Шантар так же отдельно для выборки и для мыса Врангеля и острова Большой Шантар с побережьем бухты Онгачан). Для анализа использовали данные по обилию организмов, трансформированные по Хеллингеру (стандартизированы по пробе, вычислен квадратный корень из доли от численности). Проведен анализ основных факторов для таксономического состава и для жизненных форм. Результаты для таксономического состава приведены в таблице 2. В ходе анализа использовали критерий Акаике (AIC) и процедуру отбора факторов «умных шагов» (step-wise).

Таблица 2 – Доля объясненного распределения беспозвоночных для всей выборки и каждого водосборного бассейна в отдельности (таксономический состав)

Фактор	p	Объясненное распределение
Вся выборка		
Водосбор	0,001	0,16
Скорость течения	0,001	0,02
Ширина русла	0,001	0,02
Субстрат	0,001	0,10
Температура	0,001	0,01
Все факторы		0,32
Бассейн Анюя		
Субстрат	0,001	0,15
Ширина русла	0,001	0,04
Температура	0,002	0,03
Все факторы		0,22
Бассейн Баджала		
Скорость течения	0,001	0,20
Субстрат	0,001	0,22
Ширина русла	0,003	0,05
Температура	0,079	0,03
Все факторы		0,5
Шантары		
Водосбор	0,001	0,16
Ширина русла	0,001	0,09
Все факторы		0,25
Мыс Врангеля		
Скорость течения	0,029	0,14
Ширина русла	0,022	0,13
Все факторы		0,27
О. Большой Шантар и побережье бухты Онгачан		
Ширина русла	0,019	0,20
Глубина	0,016	0,15
Субстрат	0,5	0,27
Все факторы		0,62

По всей выборке известными факторами объясняется около трети распределения макрозообентоса, при этом основным объясняющим фактором является принадлежность к бассейну. Вторым по значимости фактор – субстрат, третий – скорость течения. Внутри каждого географического региона процент объясненного распределения и уровень значимости основных объясняющих факторов различается. Так, в бассейне Анюя известными факторами среды объясняется 24% распределения, основной объясняющий фактор – субстрат. В бассейне Баджала объясняется почти половина распределения, основные факторы – субстрат и скорость течения, субстрат – более сильный объясняющий фактор, но незначительно. Во всей выборке по Шантарам основным фактором остается географический. Отдельно для водотоков мыса Врангеля основными факторами являются скорость течения и ширина русла, для острова Большой Шантар и побережья бухты Онгачан – ширина русла, глубина и субстрат, при этом общая доля объясненного распределения для мыса Врангеля составляет 27%, для острова Большой Шантар и побережья бухты Онгачан – более 60%. Отмечалось, что в разных местностях выраженность влияния одних и тех же факторов может варьировать (Tonkin et al., 2016).

Локальные факторы среды являются основными объясняющими переменными для распределения макробеспозвоночных текущих вод, согласно многим опубликованным источникам, особенно субстрат и гидрологические характеристики, такие как скорость течения и число Фруда (Doisy, Rabeni, 2001; Johnson et al., 2004; Lamouroux et al., 2004; Sandin, Johnson, 2004; Costa, Melo, 2008; Dallas, 2007b; Korte, 2010; Kubosova et al., 2010; Silva et al., 2014; Jun et al., 2016; Burgazzi et al., 2021; Wang et al., 2022).

В таблице 3 приведены достоверные объясняющие факторы для функционального состава макрозообентоса.

Таблица 3 – Доля объясненного распределения беспозвоночных для всей выборки и каждого водосборного бассейна в отдельности (функциональный состав)

Фактор	p	Объясненное распределение
Вся выборка		
Субстрат	0,001	0,22
Водосбор	0,001	0,06
Ширина русла	0,001	0,03
Скорость течения	0,001	0,02
Температура	0,056	0,01
Все факторы		0,34
Бассейн Анюя		
Субстрат	0,001	0,24
Ширина русла	0,001	0,07
Температура	0,015	0,02

Продолжение таблицы 3

Все факторы		0,33
Бассейн Баджала		
Скорость течения	0,001	0,23
Субстрат	0,001	0,28
Температура	0,011	0,04
Все факторы		0,55
Шантары		
Глубина	0,003	0,135
Ширина русла	0,006	0,105
Субстрат	0,009	0,18
Все факторы		0,42
Мыс Врангеля		
Скорость течения	0,022	0,20
Субстрат	0,047	0,31
Все факторы		0,51

Для функционального состава сообщества о. Большой Шантар и побережья бухты Онгачан не выявлено достоверных объясняющих факторов.

Можно отметить резкое снижение значимости географического фактора, представленного в нашей работе категориальной переменной «бассейн» при сравнении таксономического состава и состава жизненных форм. Для всей выборки фактор водосбора остался в числе значимых, но в значительно меньшей степени, чем фактор субстрата, ставший основным определяющим. Для бассейна Анюя основные факторы, объясняющие распределение остались теми же, что и для таксономической классификации, однако доля объясненного распределения выросла. Для бассейна Баджала основными факторами остались субстрат и скорость течения. Для выборки по всему региону Шантар из значимых факторов ушел фактор бассейна и выросла доля объясненного распределения, для водотоков мыса Врангеля скорость течения осталась одним из основных факторов, но на первое место вышел субстрат. Таким образом, на распределение жизненных форм организмов в большей степени влияют локальные факторы среды.

Отмечалось, что локальные факторы среды вносят основной вклад в объяснение относительного обилия беспозвоночных. В разных географических регионах воздействовать на формирование сообществ могут разные факторы, в частности, отбор видов может быть сильнее или слабее выражен в зависимости от контекста, такого как рельеф и залесенность местности, климатические особенности, антропогенное воздействие и т.д. (Vo et al., 2020).

Принадлежность к водосбору, наравне с локальными факторами среды, является одним из основных прогностических факторов для распределения макробеспозвоночных. Средовой фильтр – основной механизм, определяющий структуру метасообществ, как минимум в

относительно небольших пространственных масштабах. Отмечалось, что для водных беспозвоночных влияние локальных факторов сильнее, чем фактора бассейна, но влияние последнего остается значимым, при этом влияние пространственных факторов внутри бассейна было пренебрежимо мало (Heino et al., 2017). Значимость фактора бассейна также отмечалось нами в исследованиях водотоков европейской части России и Латвии (Воробьева и др., 2020).

Локальные факторы среды вносят основной вклад в объяснение распределения функциональных групп беспозвоночных (Finn, Poff, 2005; Astorga Roine et al., 2022), превосходя в этом отношении факторы, связанные с географическим положением (Ge et al., 2021). В настоящей работе процент объясненного распределения для функционального состава по сравнению с таксономическим составом значительно выше для бассейна Анюя, всей выборки по региону Шантар и водотоков мыса Врангеля, незначительно выше – для всей выборки и бассейна Баджала, однако для водотоков острова Большой Шантар не было выявлено значимых объясняющих факторов для распределения по жизненным формам. В литературных источниках было показано, что для функционального состава факторами среды объяснялась большая доля распределения по сравнению с таксономическим (Tolonen et al., 2016, 2018). Состав факторов среды (кроме принадлежности к бассейну), в наибольшей степени влияющих на распределение, не изменился для функционального состава по сравнению с таксономическим для всей выборки и для бассейна Анюя, для бассейна Баджала значимым фактором перестала быть ширина русла, хотя остались два основных (субстрат и скорость течения), для Шантар – осталась ширина русла, но добавились глубина и субстрат, для мыса Врангеля – осталась скорость течения, но ушла ширина русла и добавился субстрат. Таким образом, основные факторы, влияющие на распределение таксонов и жизненных форм, одинаковы или очень близки для самых крупных выборок, для небольших выборок проб их состав может меняться.

Согласно литературным данным, основными определяющими факторами среды для функционального состава сообществ, так же как и для таксономического, являются субстрат и гидродинамические условия (Johnson et al., 2004; Lamouroux et al., 2004; Schröder et al., 2013). Для функционального состава сообществ значимость факторов локального масштаба более выражена по сравнению с таксономическим, тогда как для таксономического состава были значимы так же факторы среды более крупных пространственных масштабов (Finn, Poff, 2005; Ge et al., 2021; Astorga Roine et al., 2022), однако в целом для таксономического и функционального состава сообществ значимы одни и те же факторы среды (Heino et al., 2007; Gerth et al., 2013). Факторы среды обладают большей объяснительной силой для функционального состава, чем для таксономического по сравнению с пространственными факторами (Heino et al., 2007; Tolonen et al., 2018; Ge et al., 2021; Li et al., 2021c).

В литературе отмечалось, что биогеографические барьеры имеют меньшее значение для формирования функционального состава сообществ по сравнению с таксономическим. Таксономический состав географически удаленных друг от друга станций отражает различия региональных пулов видов и могут быть не связаны с разницей в факторах среды. В случае близости абиотических условий на удаленных участках они могут различаться по таксономическому составу, но быть близкими по функциональному (Poff et al., 2006; Gerth et al., 2013).

Влияние принадлежности к водосбору может быть связано как с процессами расселения (различаются локальные наборы видов), так и с комплексами факторов крупного пространственного масштаба, такими как климат. Пространственные факторы превосходили по значимости локальные факторы среды для объяснения распределения беспозвоночных в водотоках Китая, особенно эффект был выражен для горных регионов (Ge et al., 2021; Jiang et al., 2021; Li et al., 2021c; Lin et al., 2024). Этим речные системы Китая отличались от бореальных рек, где значимость локальных факторов среды в объяснении распределения сообществ, как правило, превосходит факторы, связанные с расстоянием (Mykrä et al., 2007; Tonkin et al., 2016), однако и там их действие сильнее выражено для функционального состава сообществ, чем для таксономического (Tolonen et al., 2018).

Влияние бассейна. В парадигме метасообществ одним из ключевых факторов, регулирующих состав сообществ, является расселение организмов между биотопами. Однако на практике определить степень влияния расселительных процессов на формирование сообществ может быть сложно. Как минимум частично эти эффекты можно оценить, фокусируясь на региональных различиях сообществ, где различия сообществ между регионами могут формироваться за счет ограниченной расселительной способности организмов, а внутри региона расселительные процессы могут наоборот гомогенизировать сообщества за счет «эффекта массы». Для водных макробеспозвоночных такой региональной единицей может быть водосборный бассейн, т.к. расселение организмов внутри бассейнов значительно более вероятно, чем между ними. При рассмотрении больших пространственных масштабов, включающих несколько водосборных бассейнов, особенно не прилегающих друг к другу, категориальная переменная «принадлежность к бассейну» может рассматриваться в качестве пространственного фактора (Heino et al., 2017).

Для системы биологического мониторинга принцип речного бассейна также является основополагающим. В основе этого принципа лежит представление, что описание статуса водных объектов в регионе возможно только на основании данных, полученных для речного бассейна в целом (Семенченко, 2004).

С помощью процедуры ANOSIM была проведена оценка достоверности различий таксономического и функционального состава обследованных бассейнов. Результаты для таксономического состава приведены в таблице 4 (значение показателя R для всей выборки составило 0,437; уровень статистической достоверности $p - 0,1\%$).

Таблица 4 – Достоверность разделения проб по водосборным бассейнам на основании сходства таксономического состава, результаты ANOSIM

Группы	R	p, %
Анью, Баджал	0,376	0,1
Анью, мыс Врангеля	0,529	0,1
Анью, о. Б. Шантар	0,47	0,1
Баджал, мыс Врангеля	0,482	0,1
Баджал, о. Б. Шантар	0,661	0,1
Мыс Врангеля, о. Б.Шантар	0,422	0,1

На рисунке 16 приведена визуализация распределения сходства проб по фактору принадлежности к бассейну на диаграмме неметрического многомерного шкалирования.

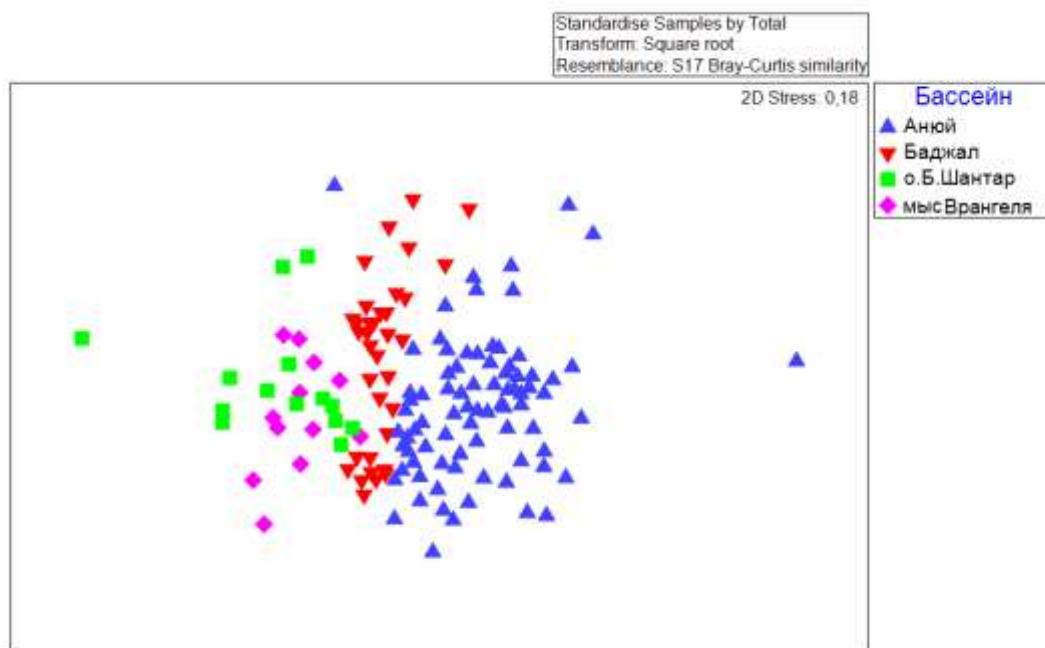


Рис. 16 – Сходство проб из разных бассейнов (таксономический состав), nMDS

Разделение на бассейны по степени сходства таксономического состава отличается высокой степенью достоверности для каждого бассейна. Наиболее выражены различия, согласно показателю R , между водотоками бассейна Баджала и о. Большой Шантар и водотоками бассейна Анюя и мыса Врангеля.

В таблице 5 приведены результаты процедуры ANOSIM для оценки степени сходства бассейнов по функциональному составу макрозообентоса (значение показателя R для всей выборки составило 0,054; уровень статистической достоверности p – 5,9%).

Таблица 5 – Достоверность разделения проб по водосборным бассейнам на основании сходства функционального состава, результаты ANOSIM

Группы	R	p , %
Анью, Баджал	0,075	2,6
Анью, мыс Врангеля	0,058	19,1
Анью, о. Б. Шантар	-0,058	80,8
Баджал, мыс Врангеля	0,113	5,1
Баджал, о. Б. Шантар	0,193	0,5
Мыс Врангеля, о. Б.Шантар	0,177	0,6

На рисунке 17 – диаграмма неметрического многомерного шкалирования для бассейнов по сходству функционального состава.

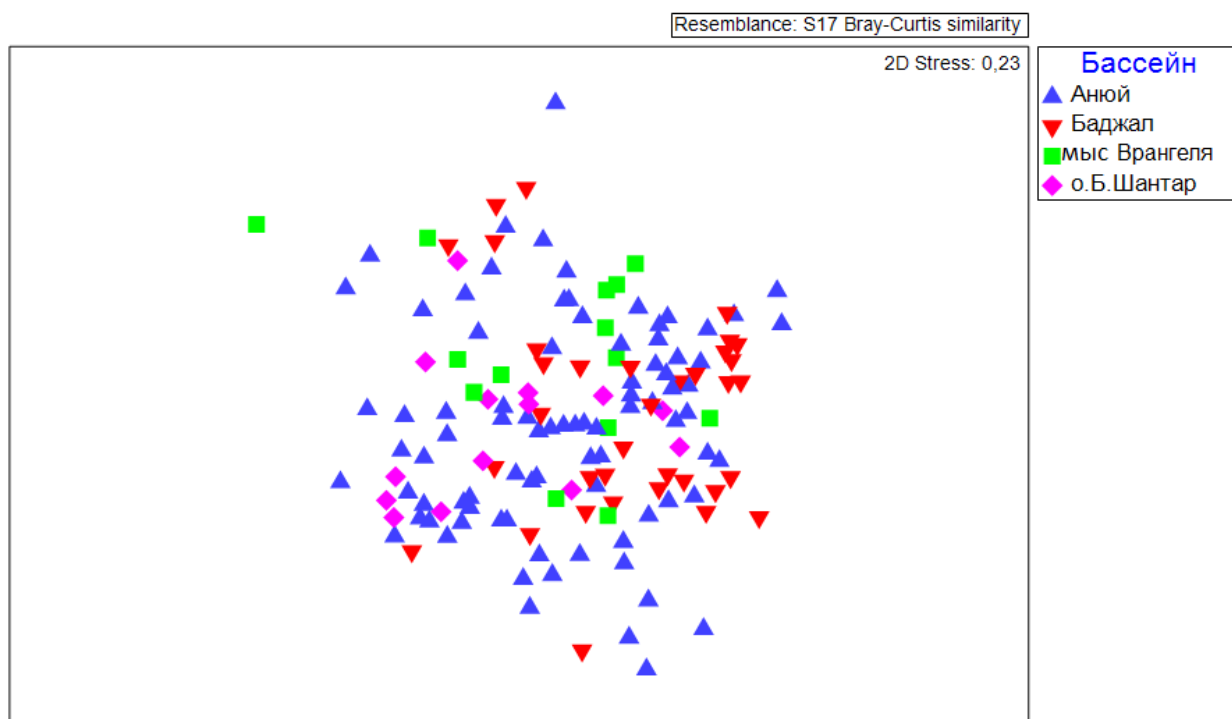


Рис. 17 – Сходство проб из разных бассейнов (функциональный состав), nMDS

Для функционального состава различия между бассейнами практически не выражены (значение показателя R для всей выборки всего 0,054, показатель статистической достоверности выше порога 5% (различия статистически недостоверны). При попарном сравнении выражены и

статистически достоверны различия между водотоками бассейна Баджала и острова Большой Шантар, и водотоками мыса Врангеля и о. Большой Шантар, но эти различия, выраженные в величине показателя R , значительно слабее, чем для таксономического состава. Таким образом, таксономический состав макрозообентоса каждого из обследованных бассейнов отличается высокой степенью своеобразия, что не характерно для функционального состава. Это подтверждает заметно большее влияние географического положения на таксономический состав сообществ по сравнению с функциональным составом.

Таким образом, показано, что учтенные в анализе факторы среды объясняют от 32 до 62 % таксономического распределения беспозвоночных и от 34 до 51 % функционального. Процент объясненного распределения и относительная значимость факторов среды варьируют для разных выборок. Субстрат в большинстве случаев является одним из наиболее значимых факторов среды как для таксономического, так и для функционального состава. Другие наиболее значимые факторы – ширина русла и сорость течения. Такие факторы, как температура и глубина в точке отбора проб встречаются среди значимых факторов в меньшем числе выборок и объясняют меньшую долю распределения по сравнению с субстратом, шириной русла и скоростью течения.

Основное различие в наборе значимых факторов для таксономического и функционального распределения – фактор принадлежности к водосборному бассейну, который является самым значимым для объяснения таксономического распределения (выборки, включающие все обследованные территории и весь регион Шантар), но слабозначимым для функционального. Анализ сходства проб, принадлежащих к разным бассейнам, подтверждает, что по таксономическому составу все бассейны выраженно различаются между собой, но для функционального состава эти различия практически не выражены. Возможной причиной может быть влияние расселительных процессов, гомогенизирующих таксономический состав внутри бассейнов, в то время как на функциональный состав оказывают преимущественно факторы среды.

ГЛАВА 5. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ СОСТАВ МАКРОЗООБЕНТОСА И ВЫДЕЛЕНИЕ СООБЩЕСТВ

5.1. Выделение сообществ на основании сходства таксономического состава

Всего было выявлено 227 таксонов, в основном ранга вида и рода, в отдельных случаях – семейства, их перечень приведен в Приложении 1. Подавляющее большинство таксономического разнообразия приходится на насекомых (209 таксонов). Группы с наибольшим таксономическим разнообразием – двукрылые семейства Chironomidae (54 таксона), поденки (51 таксон), ручейники (40 таксонов). Другие группы насекомых: прочие двукрылые (24 таксона), веснянки (19 таксонов), жесткокрылые (13 таксонов), стрекозы (3 таксона), полужесткокрылые (3 таксона), сетчатокрылые и вислокрылки (по одному таксону). Группы, не относящиеся к насекомым: моллюски (6 таксонов), олигохеты (5 таксонов), ракообразные (4 таксона), планарии (2 таксона), пиявки (1 таксон).

По всей выборке таксонов со встречаемостью менее 5% составило около 70% от общего числа, а с единичной встречаемостью – около трети.

Относительно высокое таксономическое разнообразие группы ЕРТ (Ephemeroptera-Plecoptera-Trichoptera) указывает на значительную представленность эрозионных зон (зоны размывания донных осадков в противоположность зонам осадконакопления) в обследованной местности (Weigel et al., 2003).

С помощью кластерного анализа было выделено 12 достоверных групп проб, соответствующих сообществам. Достоверность полученных кластеров была проверена с применением процедуры SIMPROF. Результаты кластерного анализа приведены на рисунке 18. Черными сплошными линиями обозначены математически достоверные группы, отмеченные номерами. Описания и расшифровка названий выявленных типов сообществ представлены ниже в тексте.

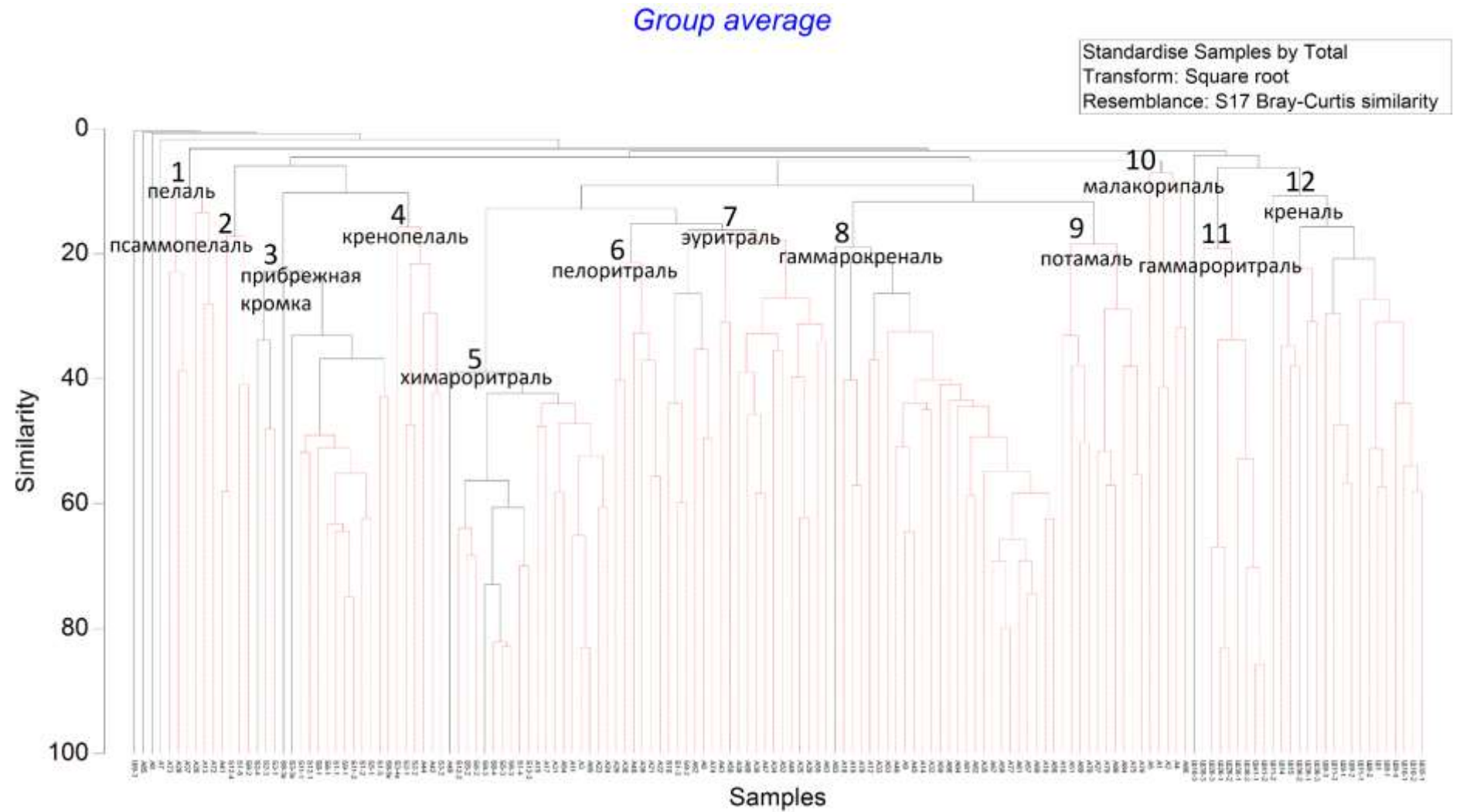


Рис. 18 – Результаты кластерного анализа для таксономического состава макрозообентоса

На рисунке 19 показано сходство таксономического состава проб в группах, полученных в ходе кластерного анализа, на диаграмме неметрического многомерного шкалирования. Видно отчетливое разделение на группы по степени сходства.

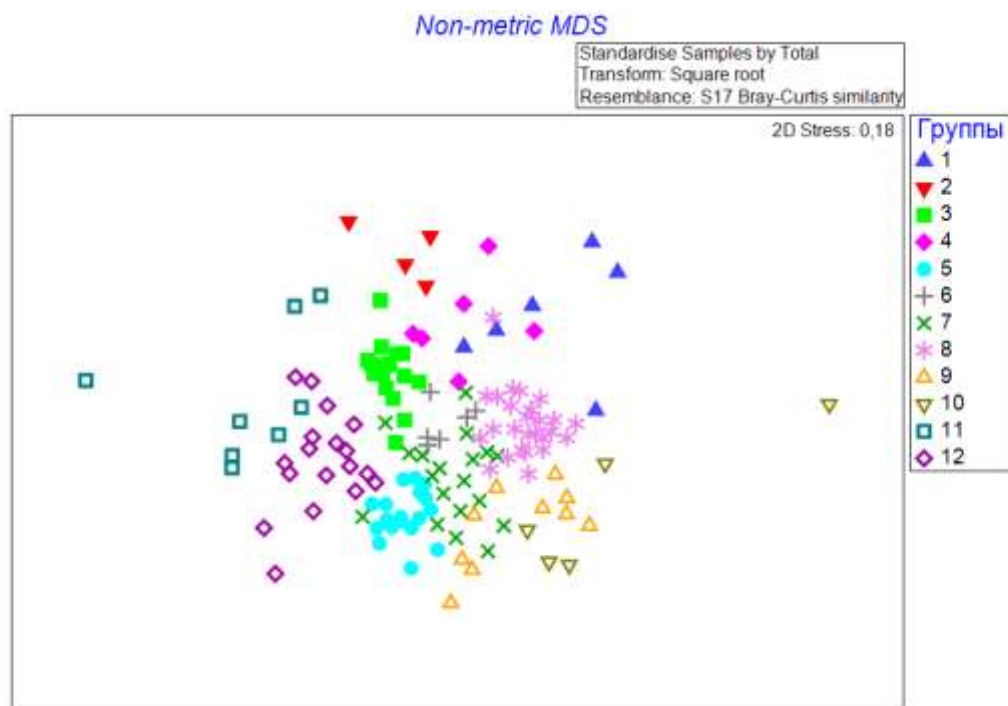


Рис. 19 – Сходство проб групп, полученных в ходе кластерного анализа (таксономический состав), nMDS

Анализ Крускелла-Уоллиса использовали для определения факторов среды, достоверно ($p < 5$) отличающихся в разных типах сообществ. Значения этих факторов приведены в таблице 6.

Таблица 6 – Факторы среды, достоверно ($p < 0,05$) отличающиеся для групп проб, выделенных по таксономическому составу макрозообентоса

Типы сообществ Факторы среды		1 (пелаль)	2 (псаммопелаль)	3 (каменистая прибрежная кромка)	4 (кренопелаль)	5 (химароритраль)	6 (пелоритраль)	7 (эуритраль)	8 (гаммарокреналь)	9 (потамаль)	10 (малакорипаль)	11 (гаммароритраль)	12 (креньаль, Шантары)
Температура, °C	Среднее	14,33	12,25	10,63	10	12,89	12,83	12,84	12,27	13,7	20,2	11	8,83
	Медиана	14	12,5	12	10	11,5	13	13	12,5	14	21	11	9
Ширина русла, м	Среднее	16,33	8,5	8,06	3,33	8,89	24	10,74	6,97	36	24	10,125	3,31
	Медиана	8,5	9	9	3	10	12,5	10	2,5	50	20	12	1,5
Скорость течения, м/с	Среднее	0,08	0,09	0,15	0,065	0,80	0,2	0,51	0,26	0,23	0,12	1,35	0,35
	Медиана	0,05	0,02	0,115	0,065	0,675	0,2	0,4	0,2	0,2	0,1	1,8	0,3

Индекс индикаторной ценности IndVal рассчитывали для выявления индикаторных таксонов для каждого типа сообществ. Достоверные индикаторные таксоны с показателем индикаторной значимости более 20 приведены в таблице 7.

Поскольку отбор проб производили с учетом мезобиотопов (масштаб первых метров), наши результаты подтверждают релевантность этого пространственного масштаба для изучения сообществ макрозообентоса.

Всего таксонов, являющихся достоверными индикаторами того или иного типа сообществ – 66 (около 30 % от всех таксонов)

Таблица 7 – Индикаторные таксоны для типов сообществ, выявленных в ходе кластерного анализа (таксономический состав)

Номер таксона	Название таксона	IndVal	<i>p</i>	Функциональная группа
Группа 1 (пелаль)				
1.	Euglesidae gen. sp.	59,42	0,0001	Роющий собиратель-фильтратор
2.	<i>Paratendipes albimanus</i>	50	0,0001	Роющий собиратель
3.	<i>Chrysops</i> sp.	33,33	0,0017	Ползающий хищник
4.	<i>Anabolia servata</i>	31,77	0,0009	Лазающий измельчитель
5.	Tubificidae gen. sp.	26,49	0,0011	Роющий собиратель
Группа 2 (псаммопелаль)				
1.	<i>Heterotrissocladius</i> gr. <i>marcidus</i>	68,97	0,0001	Ползающий собиратель
2.	<i>Dicranota</i> sp.	57,33	0,0003	Ползающий хищник
3.	<i>Cladotanytarsus</i> gr. <i>mancus</i>	25	0,0293	Роющий собиратель
4.	<i>Limnophora</i> sp.	25	0,028	Роющий хищник
5.	<i>Parametriocnemus</i> sp.	25	0,028	Ползающий собиратель
6.	<i>Tipula salisetorum</i>	21,49	0,0146	Роющий измельчитель
Группа 3 (прибрежная кромка)				
1.	<i>Ameletus cedrensis</i>	54,91	0,0001	Плавающий соскребатель
2.	<i>Suwallia</i> sp.	48,11	0,0001	Цепляющийся хищник
3.	Capniidae gen. sp.	46,28	0,0001	Ползающий измельчитель

Продолжение таблицы 7

4.	<i>Brachypsyche</i> sp.	38,13	0,0001	Ползающий измельчитель
5.	<i>Rhitrogena putoranica</i>	36,75	0,0001	Цепляющийся соскребатель
6.	<i>Pictetiella asiatica</i>	33,97	0,0001	Цепляющийся хищник
7.	<i>Drunella triacantha</i>	28,85	0,0001	Цепляющийся соскребатель
8.	<i>Ephemerella dentata</i>	28,07	0,0001	Цепляющийся собиратель
9.	<i>Rhithrogena hirasana</i>	23,19	0,0002	Цепляющийся соскребатель
Группа 4 (кренопелаль)				
1.	<i>Siphonurus immanis</i>	77,54	0,0001	Плавающий собиратель
2.	<i>Pseudodiamesa</i> sp.	54,8	0,0001	Ползающий собиратель
3.	<i>Chaetocladius</i> sp.	33,33	0,0015	Ползающий собиратель
4.	<i>Oreodytes</i> sp.	33,33	0,0015	Плавающий хищник
5.	<i>Lumbriculus variegatus</i>	30,22	0,0014	Роющий собиратель
6.	<i>Hydrobaenus</i> sp.	28,22	0,0013	Ползающий соскребатель
7.	<i>Tipula salisetorum</i>	26,5	0,0011	Роющий измельчитель
8.	<i>Polypedilum</i> gr. <i>nubeculosum</i>	21,28	0,0046	Лазящий измельчитель
Группа 5 (химароритраль)				
1.	Simuliidae gen. sp.	68,49	0,0001	Цепляющийся собиратель- фильтратор
2.	<i>Epeorus maculatus</i>	46,85	0,0001	Цепляющийся соскребатель
Группа 6 (пелоритраль)				
1.	<i>Pagastia orientalis</i>	52,4	0,0001	Ползающий собиратель
2.	<i>Dicosmoecus jozankeanus</i>	37,59	0,0002	Ползающий соскребатель
3.	<i>Ephemerella kozhovi</i>	25,17	0,001	Цепляющийся собиратель
4.	<i>Oreodytes jakovlevi</i>	25,11	0,0023	Плавающий хищник
5.	<i>Gyraulus</i> sp.	23,74	0,0028	Ползающий соскребатель
Группа 7 (эуритраль)				
1.	<i>Epeorus</i> gr. <i>pellucidus</i>	46,41	0,0001	Цепляющийся соскребатель

Продолжение таблицы 7

2.	<i>Optioservus kubotai</i>	28,76	0,0001	Цепляющийся соскребатель
3.	<i>Glossosoma sp.</i>	27,51	0,0001	Цепляющийся соскребатель
4.	<i>Drunella lepnavae</i>	23,82	0,0001	Цепляющийся соскребатель
5.	<i>Neophylax ussuriensis</i>	21,12	0,0001	Цепляющийся соскребатель
6.	<i>Epeorus alexandri</i>	21,05	0,0003	Цепляющийся соскребатель
Группа 8 (гаммарокреналь)				
1.	<i>Gammarus koreanus</i>	47,04	0,0001	Ползающий измельчитель
Группа 9 (потамаль)				
1.	<i>Baetis cf. vernus</i>	75,19	0,0001	Плавающий собиратель
2.	<i>Baetis fuscatus</i>	40,24	0,0001	Плавающий собиратель
3.	<i>Ephemerella zapekinae</i>	39,01	0,0001	Цепляющийся собиратель
4.	<i>Diura sp.</i>	31,96	0,0001	Цепляющийся хищник
5.	<i>Cloeon pennulatum</i>	26,71	0,0003	Плавающий собиратель
Группа 10 (малакорипаль)				
1.	<i>Baicalia nodosa</i>	75,42	0,0001	Ползающий собиратель
2.	<i>Ecdyonurus abracadabrus</i>	40	0,0012	Цепляющийся соскребатель
3.	<i>Labiobaetis atrebatinus</i>	40	0,0006	Плавающий собиратель
4.	<i>Drunella cryptomeria</i>	37,03	0,0004	Цепляющийся соскребатель
5.	<i>Radix sp.</i>	34,62	0,0013	Ползающий соскребатель
6.	<i>Microtendipes gr. pedellus</i>	30,3	0,0044	Цепляющийся собиратель-фильтратор
7.	<i>Baetis ussuricus</i>	22,25	0,0079	Плавающий собиратель
Группа 11 (гаммароритраль)				
1.	<i>Anisogammarus kygi</i>	93,28	0,0001	Ползающий измельчитель
2.	<i>Cricotopus (Cricotopus) sp.</i>	25	0,003	Цепляющийся измельчитель
3.	<i>Orthocladius sp.</i>	23,47	0,0007	Ползающий собиратель
Группа 12 (крень, Шантары)				

Продолжение таблицы 7

1.	<i>Rhithrogena grandifolia</i>	62,77	0,0001	Цепляющийся соскребатель
2.	<i>Protonemura</i> sp.	58,51	0,0001	Ползающий измельчитель
3.	<i>Baetis (Rhodobaetis) molecularis</i>	50	0,0001	Плавающий собиратель
4.	<i>Seidlia</i> sp.	48,25	0,0001	Ползающий хищник
5.	<i>Rheocricotopus</i> sp.	47,44	0,0001	Ползающий собиратель
6.	<i>Eukiefferiella</i> sp.	41,31	0,0001	Ползающий собиратель
7.	<i>Enchytraeidae</i> gen.sp.	25,95	0,0001	Роющий собиратель
8.	<i>Ephemerella aurivillii</i>	22,89	0,0002	Цепляющийся собиратель
9.	<i>Ecclisocosmoecus spinosus</i>	22,22	0,0002	Роющий соскребатель
10.	<i>Isoperla altaica</i>	22,22	0,0005	Цепляющийся хищник

Для наименования типов сообществ использована номенклатура, предложенная М.В. Чертопрудом при возможности установить соответствие между сообществами, описанными в его работах и в нашей. Сообщества в данной классификации относятся к пяти крупным классам, соответствующим основным типам биотопов. Это сообщества ритрали (жестких субстратов), пелали (илисто-песчаных субстратов), фитали (зарослей макрофитов), кренали (ручьев и родников) и рипали (субстратов береговой кромки). Внутри каждого крупного класса сообществ выделяются подтипы, соответствующие особенностям биотопа и населяющего его видового комплекса (Chertoprud et al., 2020; Чертопруд, 2021). При невозможности установить соответствие между описанными М.В. Чертопрудом и выявленными нами сообществами используется терминология, предложенная нами после сопоставления с описаниями схожих биоценозов в существующей литературе. Т.к. в большинстве случаев типы сообществ соответствуют комбинациям факторов среды (Чертопруд, 2021), ниже приведены как перечни индикаторных таксонов, так и описания соответствующих биотопов.

Группы, включающие более 10 проб

Группа 3 (сообщества каменистой прибрежной кромки): включает шестнадцать проб, все из бассейна Баджала, как притоки, так и основное русло. Группа 3, полностью из бассейна Баджала, по набору индикаторных таксонов и аботическим условиям соответствует группе 1А, выделенной ранее (Vorobjeva, Chertoprud, 2023). Этот тип биотопов представлен на жестких каменистых субстратах рек из бассейна Баджала. Схожие типы биотопа описаны Т.М.

Тиуновой как «прибрежная зона плеса и слива» (Тиунова, 2008), Такемоном как «береговая зона, накапливающая гравий» (Takemon, 1997). Подобную прибрежную галечную зону с высокой численностью поденок рода *Ameletus* выделял В.С. Лабай (Лабай, 2007). В этой работе далее мы будем называть эту группу сообществами каменистой прибрежной кромки. Субстраты представлены преимущественно камнями (13 проб), в двух пробах гравийный субстрат и в одной – погруженная древесина. Скорость течения достаточно низкая (медианное значение – 0,115 м/с), достоверно меньше, чем в группах 5, 7, 8, 11 и 12. Всего 60 таксонов, из них 59 – насекомые, группы с наибольшим разнообразием – поденки, хирономиды и ручейники (17, 15 и 11 таксонов соответственно). Жизненные формы по способу передвижения с наибольшим таксономическим разнообразием – цепляющиеся и ползающие (23 и 20 таксонов соответственно), по способу питания – собиратели, соскребатели и хищники (22, 15 и 12 таксонов соответственно). Достоверных индикаторных таксонов девять: *Ameletus cedrensis*, *Suwallia* sp., Capniidae gen. sp., *Brachypsyche* sp., *Rhithrogena putoranica*, *Pictetiella asiatica*, *Drunella triacantha*, *Ephemerella dentata*, *Rhithrogena hirasana*, их жизненные формы: плавающие и цепляющиеся соскребатели, ползающие измельчители, цепляющиеся хищники, цепляющиеся собиратели. Экологические группы поденок-индикаторов: психоритрофилы (любители холодной ритрали) (*Ameletus cedrensis*, *Rhithrogena hirasana*, *R. putoranica*, *Ephemerella dentata*); гемиритрофилы (преимущественно населяют зону ритрали, но могут проникать и в зону потамали) (*Drunella triacantha*) (Тиунова, 2005). Значительная представленность цепляющихся жизненных форм в этом типе биотопа указывает на жесткость субстратов. Вместе с тем, относительно невысокая скорость течения позволяет существовать также плавающим и ползающим формам. Что касается способов добывания пищи, то на этом биотопе сосуществуют соскребатели (указывающие на наличие жестких субстратов), собиратели и измельчители (индикаторы значительного количества аллохтонной органики в прибрежной зоне), а также хищники. Обращает на себя внимание высокое функциональное разнообразие индикаторных форм. Вероятно, это связано с высокой гетерогенностью биотопа. Каменистые субстраты благоприятствуют развитию цепляющихся форм и соскребателей. Вместе с тем, за счет близости к берегу и невысокой скорости течения возможно удержание в пределах биотопа значительного количества аллохтонного крупнодисперсного органического вещества. Это создает условия для обитания собирателей и измельчителей. Низкая скорость течения не препятствует обитанию в пределах биотопа плавающих форм.

Группа 5 (химароритраль): включает восемнадцать проб, девять из бассейна Баджала (восемь из основного русла), девять из бассейна Анюя (притоки), соответствует описанной ранее группе 2В (Vorobjeva, Chertoprud, 2023). Биотоп соответствует химароритрали по классификации М.В. Чертопруда (Chertoprud et al., 2020) и отчасти биотопу «скопления камней

на перекаате интенсивного течения» Т.М. Тиуновой (Тиунова, 2008). Далее этот тип сообществ мы будем называть «химароритраль» в соответствии с номенклатурой М.В. Чертопруда. Субстраты преимущественно каменистые, отличительный признак – высокая скорость течения (медианное значение – 0,675 м/с, достоверно выше, чем во всех группах, кроме 7 и 11). Всего отмечено 79 таксонов, из них насекомых – 74. Группы с самым высоким таксономическим разнообразием – поденки, хирономиды, ручейники, веснянки (24, 16, 14 и 12 таксонов соответственно). Наиболее представленные формы по способу передвижения – цепляющиеся и ползающие (44 и 24 таксона соответственно); по способу питания – собиратели и соскребатели (26 и 23 таксона соответственно). Достоверных индикаторных таксонов два: личинки мошек семейства Simuliidae и поденка *Epeorus maculatus*, их жизненные формы: цепляющиеся собиратели-фильтраторы, цепляющиеся соскребатели. Отмеченные нами особенности сообщества на сходных биотопах соответствуют данным, опубликованным в литературных источниках: высокая относительная численность поденок *Epeorus maculatus* (Тиунова, 2008) и массовое развитие личинок мошек сем. Simuliidae (Chertoprud et al., 2020). *Epeorus maculatus* по экологической классификации относится к психоритробионтам (обитателям холодной ритрали) (Тиунова, 2005). Индикаторные таксоны представлены цепляющимися формами, приспособленными к жизни на каменистых субстратах, в плане добывания пищи – прикрепленными фильтраторами, добывающими взвешенные частицы органики из потока воды и соскребателями, питающимися преимущественно водорослевыми обрастаниями на камнях. Этот тип сообществ приурочен к участкам среднего течения. Активное развитие водорослевых обрастаний и высокая доля соскребателей в сообществе на участках среднего течения и в реках среднего размера соответствует закономерностям, описанным в концепции речного континуума (Vannote et al., 1980). Высокое таксономическое разнообразие на участках среднего течения также отмечается в концепции речного континуума. Одной из причин этого может быть большое количество рефугиумов на этих отрезках русла (Vannote et al., 1980; Богатов, 2013).

Группа 7 (эуритраль): включает девятнадцать проб, шестнадцать из бассейна Анюя (пятнадцать из притоков), три из Баджала (основное русло), близка к выделенной ранее группе 2А (Vorobjeva, Chertoprud, 2023), преимущественно приуроченной к бассейну Анюя, малым и средним притокам основного русла. Соответствует эуритрали по классификации М.В. Чертопруда (Chertoprud et al., 2020), т.е. биотопам с жесткими субстратами и средней и высокой скоростью течения и доминированием поденки *Epeorus* gr. *pellucidus* (0,4–0,7 м/с), далее мы будем использовать данный термин для наименования этого типа сообществ. Субстрат представлен преимущественно камнями (пятнадцать проб), остальные – погруженная древесина. Скорость течения достаточно высока, ее медианное значение (0,4 м/с), достоверно выше, чем во всех группах, кроме 5 и 12, ниже, чем в группе 11. Всего отмечено 87 таксонов,

насекомых – 82, группы с наибольшим разнообразием – поденки, ручейники, хирономиды, веснянки (30, 15, 15 и 12 таксонов соответственно). Наиболее таксономически разнообразные группы по способу передвижения – цепляющиеся и ползающие (47 и 10 таксонов соответственно), по способу добывания пищи – собиратели и соскребатели (25 и 24 таксона соответственно). Достоверных индикаторных таксонов шесть: *Epeorus* gr. *pellucidus*, *Optioservus kubotai*, *Glossosoma* sp., *Drunella lepnavae*, *Neophylax ussuriensis*, *Epeorus alexandri*, их жизненные формы – цепляющиеся соскребатели. В литературе отмечалось, что роды *Epeorus*, *Glossosoma* и *Drunella* обитают на наименее загрязненных участках рек с быстрым течением в Южной Корее. *E. pellucidus* достигал пикового обилия при скорости течения 0,5-1 м/с (Jun et al., 2016). Поденки относятся к экологическим группам гемиритрофилов (преимущественно населяют зону ритрали, но могут проникать и в зону потамали) (*Epeorus* gr. *pellucidus*), эвритробионтов (обитатели всей зоны ритрали) (*Epeorus alexandri*) (Тиунова, 2005). Достоверных индикаторных таксонов больше, чем в группе 5, но все представлены одной жизненной формой: цепляющимися соскребателями. Вероятно, это индикатор того, что основной источник питания здесь – водорослевые обрастания камней, т.е. автохтонная, а не аллохтонная органика. Этот тип сообществ расположен на участках среднего течения. Развитие водорослевых обрастаний и повышение автотрофной продуктивности отмечается для среднего течения и рек среднего размера в концепции речного континуума (Vannote et al., 1980). Группы 5 и 7 обе относятся к категории ритрали, но группа 7 характеризуется меньшей медианной скоростью течения и большим разнообразием как всех отмеченных таксонов, так и индикаторных.

Группа 8 (гаммарокреналь): включает двадцать шесть проб из бассейна Анюя, из них 24 пробы – из притоков, соответствует описанной ранее группе 3А (Vorobjeva, Chertoprud, 2023). По классификации М.В. Чертопруда соответствует гаммарокренали – основному типу сообществ кренали Хабаровского края, с подавляющим доминированием бокоплавов рода *Gammarus* (Chertoprud et al., 2020), в дальнейшем для наименования этого типа сообществ будет использоваться этот термин. Отличительная особенность биотопа – малая ширина русла (медианное значение – 2,5 м, достоверно меньше, чем во всех группах, за исключением четвертой и двенадцатой). Субстраты разнообразны, но в основном представлены детритом, погруженной древесиной и камнями. Таксономическое разнообразие достаточно велико (83 таксона, из них насекомых – 72, наиболее разнообразны поденки, ручейники и хирономиды (21, 15 и 13 таксонов соответственно). Наиболее представленные жизненные формы по способу передвижения – цепляющиеся, ползающие и роющие (включают 31, 23 и 14 таксонов соответственно); по способу питания – собиратели, соскребатели и змельчители (24, 21 и 17 таксонов соответственно). Несмотря на высокое таксономическое разнообразие, индикаторный

таксон только один: *Gammarus koreanus*, жизненная форма: ползающий измельчитель, также являющийся факультативным хищником (Астахов, Скрипцова, 2020). Разнообразные субстраты и высокое таксономическое и функциональное разнообразие беспозвоночных, отмеченных в этом кластере, указывают на высокую мозаичность биотопов, характерную для ручьев и верховьев более крупных рек. Активное поступление крупнодисперсного органического вещества из водосборного бассейна – характерный для подобных биотопов феномен, описанный в концепции речного континуума (Vannote et al., 1980). Большое количество крупнодисперсной органики благоприятствует развитию высокой численности бокоплавов, которые доминируют над всеми остальными группами беспозвоночных.

Группа 9 (сообщества потамали): включает десять проб из бассейна Анюя (четыре – притоки, шесть – основное русло). Биотоп, приуроченный к крупным притокам и основному руслу р. Анюя, соответствует описанной ранее группе 3В (Vorobjeva, Chertoprud, 2023). По составу индикаторных таксонов тип сообществ близок к эурипали (Chertoprud et al., 2020). По расположению в русле соответствует потамали по классификации Иллиеса (зона крупных тепловодных равнинных рек с илисто-песчаным дном) (Illies, 1961). Чтобы подчеркнуть эту особенность, далее будем называть этот тип сообществами потамали. Основная особенность местообитания – наибольшая ширина русла среди всех описанных биотопов (медианное значение – 50 м). Температура воды достаточно высокая (медианное значение – 14 °С, достоверно выше, чем в группах 3, 4, 8, 11, 12, ниже, чем в группе 10). Субстраты – в основном детритизированные растительные остатки (7 проб). Всего 45 таксонов, из них 43 насекомых, группа с самым высоким таксономическим разнообразием – поденки (22 таксона). Жизненные формы по способу передвижения с наибольшим таксономическим разнообразием – цепляющиеся и плавающие (20 и 12 таксонов соответственно, по способу питания – собиратели и хищники (18 и 10 таксонов соответственно). Достоверных индикаторных таксонов пять: *Baetis gr. vernus*, *Baetis fuscatus*, *Ephemerella zapekinae*, *Diura* sp., *Cloeon pennulatum*, их жизненные формы: плавающие и цепляющиеся собиратели, цепляющиеся хищники. Экологические группы поденок: гемипотамофилы (обитатели ритрали и потамали, предпочитающие потамаль) (*Baetis gr. vernus*, *Baetis fuscatus*), психоритрофилы (*Ephemerella zapekinae*) (любители холодной ритрали), гемиритрофилы (преимущественно населяют зону ритрали, но могут проникать и в зону потамали) (*Cloeon pennulatum*) (Тиунова, 2005). Относительно небольшая скорость течения позволяет обитать плавающим жизненным формам, большое количество мелкодисперсной аллохтонной органики – собирателям. Соскребатели в составе индикаторных таксонов отсутствуют, что указывает на отсутствие водорослевых обрастаний среди основных источников питания, широко представлены собиратели. Это согласуется с концепцией речного континуума, согласно которой низовья рек и участки

крупных рек с широким руслом, относительно теплой водой и относительно медленным течением характеризуются гетеротрофностью и мелкодисперсной органикой в качестве основного источника пищи (Vannote et al., 1980).

Группа 12 (креналь): включает восемнадцать проб, двенадцать – с мыса Врангеля, шесть – с острова Большой Шантар (ручьи и небольшие речки). Соответствует кренали в понимании как Иллиеса (зона холодных чистых ручьев и родников) (Illies, 1961), так и М.В. Чертопруда (родники и ручьи с преобладанием мелко мозаичных субстратов) (Чертопруд, 2021). В нашем случае группа имеет четкую географическую приуроченность к району Шантарских островов. Среди субстратов преобладают камни (9 проб), также представлены гравий, погруженная древесина (по 3 пробы), детрит, макрофиты и мох (по одной пробе). Группа характеризуется самой низкой среди всех выделенных биотопов температурой (медианное значение 9 °C и самым узким руслом (медианное значение – 1,5 м). Скорость течения сравнительно высокая (медианное значение – 0,3 м/с, достоверно выше, чем в группах 1, 2, 3, 4, 6, 8, 9, 10, ниже, чем в группах 5 и 11). Всего таксонов 61, из них насекомых 57, группы с наибольшим таксономическим разнообразием – поденки, ручейники и хирономиды (15, 15 и 11 таксонов соответственно). Наиболее таксономически разнообразные жизненные формы по способу передвижения – цепляющиеся и ползающие (29 и 16 таксонов соответственно), по способу питания – собиратели, соскребатели и хищники (20, 15 и 14 таксонов соответственно). Достоверных индикаторных таксонов 10: *Rhithrogena grandifolia*, *Protonemura* sp., *Baetis* (*Rhodobaetis*) *molecularis*, *Seidlia* sp., *Rheocricotopus* sp., *Eukiefferiella* sp., *Enchytraeidae* gen.sp., *Ephemerella aurivillii*, *Ecclisocosmoecus spinosus*, *Isoperla altaica*, жизненные формы: цепляющиеся и роющие соскребатели, ползающие измельчители, плавающие, ползающие, роющие и цепляющиеся собиратели, ползающие и цепляющиеся хищники. Экологические группы индикаторных поденок: эвриритробии (обитатели всей зоны ритрали) (*Rhithrogena grandifolia*), гемиритрофилы (преимущественно населяют зону ритрали, но могут проникать и в зону потамали) (*Ephemerella aurivillii*) (Тиунова, 2005). Биотоп отличается большим разнообразием индикаторных таксонов и их жизненных форм, что отражает характерную для ручьев высокую мозаичность и гетерогенность. В состав индикаторных таксонов входят как характерные для ритрали цепляющиеся соскребатели, так и более типичные для кренали формы, такие как ползающие измельчители. Такой состав индикаторных жизненных форм отражает сочетание жестких субстратов с водорослевыми обрастаниями и наличия в биотопе крупнодисперсного органического вещества.

Группы, включающие менее 10 проб

Группа 1 (пелаль): включает шесть проб, все в бассейне Анюя, пять из них – на притоках, соответствует группе 5, выделенной нами ранее (Vorobjeva, Chertoprud, 2023). Данный тип

сообществ объединяет черты эупелали и эпипелали в классификации М.В. Чертопруда (Chertoprud et al., 2020), далее по отношению к этому типу сообществ будем применять термин «пелаль». Субстраты илистые или илисто-песчаные. Биотоп характеризуется низкой скоростью течения (медианное значение – 0,05 м/с, достоверно ниже, чем у групп 5, 7, 8, 9, 11, 12), температура относительно высокая (медианное значение – 14 °С, достоверно выше, чем в группах 3, 4, 8, 11 и 12). Всего в группе 34 таксона, из них насекомых – 31, группа с наибольшим таксономическим разнообразием – хирономиды (15 таксонов). Жизненные формы по способу передвижения с наибольшим таксономическим разнообразием – ползающие и роющие (12 и 8 таксонов соответственно), по способу питания – хищники и собиратели (11 и 10 таксонов соответственно). Достоверных индикаторных таксонов пять: *Euglesidae* gen. sp., *Paratendipes albimanus*, *Chrysops* sp., *Anabolia servata*, *Tubificidae* gen. sp., их жизненные формы представлены роющими собирателями, роющими собирателями-фильтраторами, ползающими хищниками, лазающими измельчителями. Широкая представленность роющих жизненных форм – характерный признак биотопов на рыхлых субстратах. Представленность собирателей и измельчителей указывает на высокое содержание как крупно- так и мелкодисперсного органического вещества удерживаемого в биотопе благодаря низкой скорости течения.

Группа 2 (псаммопелаль): включает четыре пробы, три из них из бассейна Баджала (две – основное русло, одна – приток), одна – приток Анюя. Относится к классу пелали по классификации М.В. Чертопруда (Чертопруд, 2021), псаммофильных биоценозов с точки зрения Жадина (Жадин, 1940). По абиотическим условиям близок к предыдущей группе, но с меньшей заиленностью. Субстрат – песчаный во всех пробах. Далее к этому типу сообществ будет применяться термин «псаммопелаль». Характеризуется самой низкой среди всех биотопов скоростью течения (медианное значение – 0,02 м/с. Всего 10 таксонов, все насекомые, группа с самым высоким таксономическим разнообразием – хирономиды (6 таксонов). Жизненные формы по способу передвижения с наивысшим таксономическим разнообразием – ползающие и роющие (5 и 4 таксона соответственно), по способу питания – собиратели и хищники (5 и 4 таксона). Достоверных индикаторных таксонов шесть: *Heterotrissocladius* gr. *marcidus*, *Dicranota* sp., *Cladotanytarsus* gr. *mancus*, *Limnophora* sp., *Parametriocnemus* sp., *Tipula salisetorum*, их жизненные формы – ползающие и роющие собиратели, ползающие и роющие хищники, роющие измельчители. Таксономическая бедность сообщества соответствует литературным описаниям песчаных биотопов (Pardo, Armitage, 1997; Roux, Clinton, 2023).

Группа 4 (кренопелаль): включает шесть проб, четыре из бассейна Баджала, две из бассейна Анюя, все пробы из притоков Анюя и Баджала, по составу индикаторных таксонов и абиотическим условиям соответствует выделенной ранее группе 1В (Vorobjeva, Chertoprud, 2023). Этот тип биотопов объединяет холодноводные участки с низкой скоростью течения и

преимущественно рыхлыми субстратами. Схожий тип биотопа описан Т.М. Тиуновой как «плесовая зона с подтоком грунтовых вод», с более низкой, чем на соседних участках, температурой, за счет притока грунтовых вод (Тиунова, 2008). По классификации М.В. Чертопруда близок к кренопелали (Chertoprud et al., 2020), далее мы будем именовать этот тип сообществ так. Субстраты: в трех пробах песок, по одной пробе приходится на детрит, ил и камни. Биотоп с достаточно низкой скоростью течения (медианно значение – 0,065 м/с, достоверно меньше, чем в группах 5, 6, 7, 8, 9, 11, 12), низкой температурой (медианное значение – 10 °С, достоверно ниже, чем в группах 1, 5, 6, 7, 8, 9, 10) и малой шириной русла (медианно значение – 3 м, достоверно ниже, чем в группах 1, 2, 3, 5, 6, 7, 9, 10, 11). Всего 43 таксона, из них 38 – насекомые, группы с самым высоким таксономическим разнообразием – хирономиды (14 таксонов). Жизненные формы с самым высоким таксономическим разнообразием по способу передвижения – роющие и ползающие (по 11 таксонов), по способу питания – собиратели и хищники (15 и 14 таксонов соответственно). Достоверных индикаторных таксонов восемь: *Siphonurus immanis*, *Pseudodiamesa* sp., *Chaetocladius* sp., *Oreodytes* sp., *Lumbriculus variegatus*, *Hydrobaenus* sp., *Tipula salisetorum*, *Polypedilum* gr. *nubeculosum*, их жизненные формы: плавающие, ползающие и роющие собиратели, роющие и лазающие измельчители, плавающие хищники, ползающие соскребатели. Экологические группы поденок-индикаторов: гемиритрофилы (преимущественно населяют зону ритрала, но могут проникать и в зону потамали) (*Siphonurus immanis*) (Тиунова, 2005). Представленность плавающих, ползающих и роющих форм среди индикаторных таксонов, характерных для биотопов с рыхлыми субстратами и низкой скоростью течения, наличие собирателей и измельчителей указывает на присутствие мелко- и крупнодисперсной органики, что является характерной особенностью ручьев и верховьев рек согласно концепции речного континуума (Vannote et al., 1980).

Группа 6 (пелоритраль): включает шесть проб из бассейна Анюя (две - основное русло и четыре - притоки), дополнительно выделена преимущественно из ранее описаной группы 2А (Vorobjeva, Chertoprud, 2023). Объединяет черты пелоритрала по классификации М.В. Чертопруда (Chertoprud et al., 2020) – биотопа заиленных камней с большой пропорцией личинок хирономид, и ксилокренали – сообществ погруженной древесины с доминированием ручейников *Dicosmoecus jozankeanus*. Для удобства далее будем применять термин «пелоритраль» как отражающий основные особенности биотопа: наличие одновременно твердых субстратов и заиления. Субстрат: три пробы приходится на камни, две пробы – на коряги, одна – на детрит. Медианная скорость течения (0,2 м/с) достоверно выше, чем в группе 4, ниже, чем в группах 5, 7, 11, 12. Медианная температура (13 °С) достоверно выше, чем в группах 3, 4, 12, ниже, чем в группе 10. Медианная ширина русла (12,5 м) достоверно выше,

чем в группах 4, 8, 12. Всего 50 таксонов, из них 47 – насекомые, группы с наибольшим таксономическим разнообразием – поденки и хирономиды (14 и 13 таксонов соответственно). Жизненные формы с наибольшим таксономическим разнообразием по способу передвижения – цепляющиеся и ползающие (24 и 14 таксонов), по способу питания – собиратели, хищники и соскребатели (14, 12 и 12 таксонов). Достоверных индикаторных таксонов пять: *Pagastia orientalis*, *Dicosmoecus jozankeanus*, *Ephemerella kozhovi*, *Oreodytes jakovlevi*, *Gyraulus* sp., их жизненные формы: ползающие и цепляющиеся собиратели, ползающие соскребатели, плавающие хищники. Экологическая классификация *Ephemerella kozhovi* – гемиритрофил (преимущественно населяет зону ритрали, но могут проникать и в зону потамали) (Тиунова, 2005). Функциональный состав индикаторных таксонов отражает как наличие твердых субстратов в данном биотопе (присутствие соскребателей и цепляющихся), так и органики, причем, преимущественно мелкодисперсной (наличие собирателей).

Группа 10 (малакорипаль): включает пять проб из притоков Анюя, соответствует описанной ранее группе 4 (Vorobjeva, Chertoprud, 2023). По классификации М.В. Чертопруда тип сообществ близок к малакорипали (Chertoprud et al., 2020), в дальнейшем будем именовать этот тип сообществ так. Субстрат в двух пробах представлен детритом, по одной пробе приходится на камни, коряги и ил. Отличительной особенностью этого биотопа является относительно высокая температура воды и достаточно широкое русло реки. Медианное значение температуры (21 °C) достоверно выше, чем у всех остальных групп, ширины русла (20 м) – достоверно выше, чем у всех групп, кроме 9. Скорость течения относительно невысокая, ее медианное значение (0,1 м/с) достоверно ниже, чем в группах 5, 7, 8, 9, 11, 12. Всего 42 таксона, из них насекомых – 35, группа с самым высоким таксономическим разнообразием – поденки (14 таксонов). Жизненные формы с наибольшим таксономическим разнообразием по способу передвижения – цепляющиеся и ползающие (17 и 10 таксонов соответственно), по способу питания – собиратели (16 таксонов). Достоверные индикаторные таксоны: *Baicalia nodosa*, *Ecdyonurus abracadabrus*, *Labiobaetis atrebatinus*, *Drunella cryptomeria*, *Radix* sp., *Microtendipes* гр. *pedellus*, *Baetis ussuricus*, жизненные формы: ползающие и плавающие собиратели, цепляющиеся собиратели-фильтраторы, цепляющиеся и ползающие соскребатели. Экологические группы поденок: гемипотамифилы (обитатели ритрали и потамали, предпочитающие потамаль) (*Ecdyonurus abracadabrus*), эвриритробионты (обитатели всей зоны ритрали) (*Labiobaetis atrebatinus*), гемиритрофилы (*Drunella cryptomeria*), мезопотамобионты (обитатели средней зоны потамали) (*Baetis ussuricus*) (Тиунова, 2005). Сообщество определяется сильным доминированием брюхоногих моллюсков, субстраты достаточно разнообразны, что отражается и в большом разнообразии других, помимо *Baicalia nodosa*, индикаторных таксонов и их жизненных форм. Данный тип сообществ может замещать другие

сообщества, особенно сообщества пелали. Таксономическое сходство достигается за счет моллюсков, способных обитать на сравнительно широком спектре субстратов (Chertoprud et al., 2020).

Группа 11 (гаммароритраль): включает восемь проб из водотоков о. Большой Шантар (по три пробы из р. Панкова и Якшина) и р. Онгачан (две пробы). Субстрат: по три пробы – коряги и камни, две – песок. Медианное значение скорости течения (1,8 м/с) самая высокая среди всех групп, достоверно выше, чем у всех других групп, кроме 5. Медианное значение температуры (11 °C) достоверно ниже, чем в группах 1, 7, 9, 10, выше, чем в группе 12. Медианное значение ширины русла (12 м) достоверно выше, чем в группах 4, 8, 12, ниже, чем в группах 9, 10. Всего 12 таксонов, из них насекомых – 9 (2 – поденки, 3 – ручейники, 3 – хирономиды, 1 – другие двукрылые), ракообразных – 2, олигохет – 1. Жизненные формы с наибольшим таксономическим разнообразием по способу передвижения – ползающие и цепляющиеся (5 и 4 таксона соответственно), по способу питания – собиратели, соскребатели и измельчители (5, 3 и 3 таксона соответственно). Достоверные индикаторные таксоны: *Anisogammarus kygi*, *Cricotopus (Cricotopus) sp.*, *Orthocladius sp.*, жизненные формы: ползающие и цепляющиеся измельчители, ползающие собиратели. Группа 11, из рек о. Большой Шантар, характеризуется очень высокой медианной скоростью течения, каменистыми грунтами и относительно широким руслом. Таксономический состав и жизненные формы списка индикаторных организмов выглядит достаточно нетипично для такого типа биотопа (сильное преобладание бокоплавов). Вероятно, крупные камни, составляющие основную часть субстрата, создают пространство рефугиумов, благодаря которому бокоплавы могут укрываться от интенсивного течения. Сообщества на нижней ритрале на каменисто-гравийных субстратах со значительной долей бокоплавов отмечались для Сахалина (Лабай и др., 2020). Далее будет применяться термин «гаммароритраль».

Таким образом, к наиболее распространенным в обследованном регионе типам сообществ относится гаммарокреналь (бассейн Анюя), эуритраль и химароритраль (бассейны Баджала и Анюя), креналь (Шантары), сообщества каменистой прибрежной кромки (бассейн Баджала), сообщества потамали (бассейн Анюя).

К менее распространенным типам сообществ относится гаммароритраль (Шантары), пелаль (бассейн Анюя), кренопелаль (бассейны Баджала и Анюя), пелоритраль (бассейн Анюя), малакорипаль (бассейн Анюя), псаммопелаль (бассейны Баджала и Анюя).

Кластер сообществ с высокой скоростью течения (медианное значение $\geq 0,3$ м/с) – эуритраль, химароритраль, креналь (Шантары), гаммароритраль (Шантары). Сообщества на медленном течении (медианное значение менее 0,1 м/с) – пелаль, псаммопелаль, кренопелаль.

Сообщества биотопов со средней скоростью течения – каменистая береговая кромка, пелоритраль, гаммарокреналь, сообщества потамали и малакорипаль.

Типы сообществ с самой низкой температурой воды – креналь (Шантары) и кренопелаль (медианное значение 9 и 10 °С соответственно, с самой высокой – малакорипаль (медианное значение – 21 °С), медианное значение температуры остальных типов сообществ – 11-14 °С.

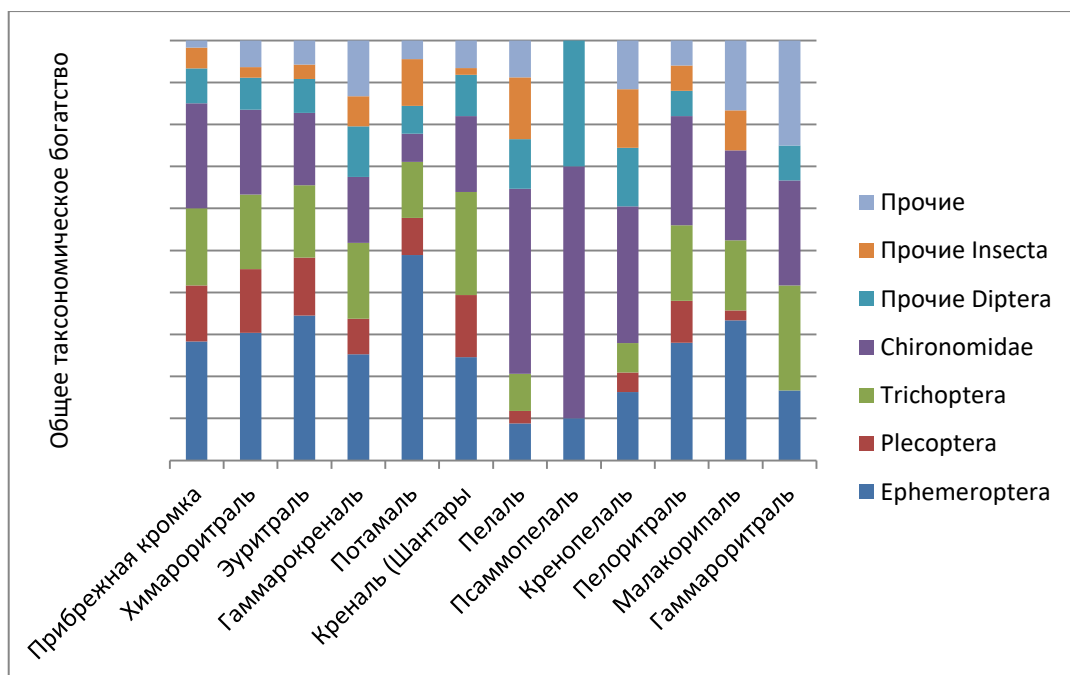
Типы сообществ с малой шириной русла – кренопелаль, гаммарокреналь, креналь (Шантары) (медианное значения 1,5-3 м), с высокой – малакорипаль и сообщества потамали (медианное значения – 20 и 50 м), остальные – промежуточный кластер с медианными значениями ширины русла 8,5-12,5 м.

Группы с наименьшим таксономическим разнообразием: псаммопелаль (10 таксонов) и гаммароритраль (12 таксонов).

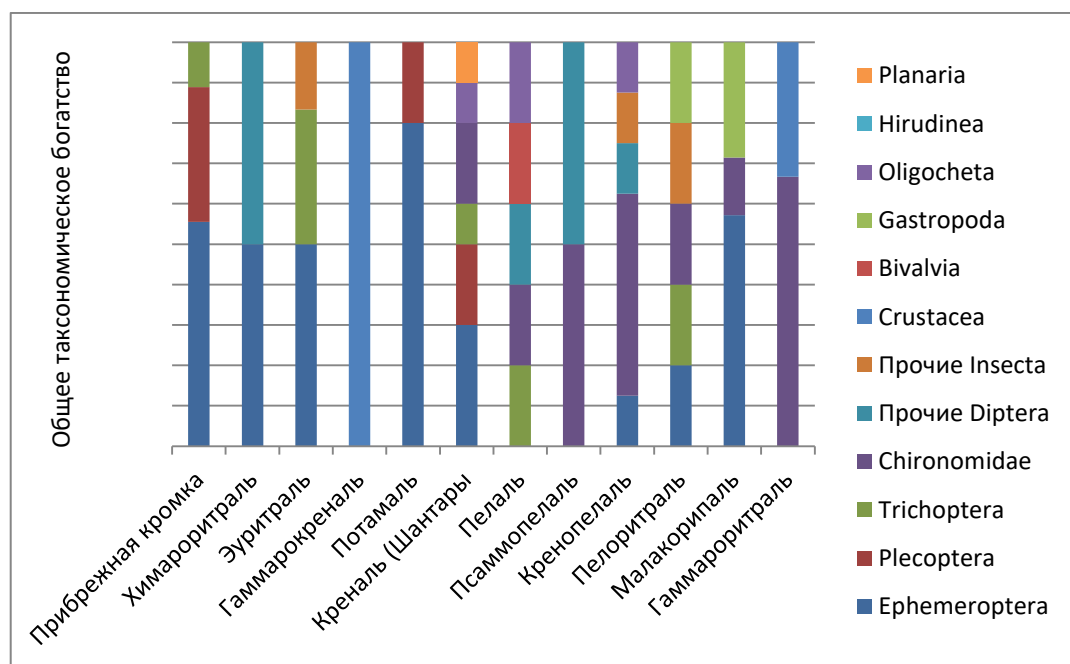
Из 22 видов поденок в списке индикаторных таксонов, 7 видов относилось к сем. Ephemerellidae, 7 – к сем. Heptageniidae, 6 – Baetidae, по одному виду – Ameletidae и Siphonuridae. Ранее отмечалась ведущая роль в формировании сообществ поденок лососевых рек Дальнего Востока представителей семейств Heptageniidae и Ephemerellidae (Горовая, 2022).

Сравнение состава индикаторных таксонов и всех таксонов, отмеченных для выделенных типов сообществ

Проанализировано соотношение таксономического разнообразия групп бентоса по пробам для всех отмеченных таксонов и для индикаторных. На рисунке 20 приведены результаты для основных систематических групп бентоса.



А



Б

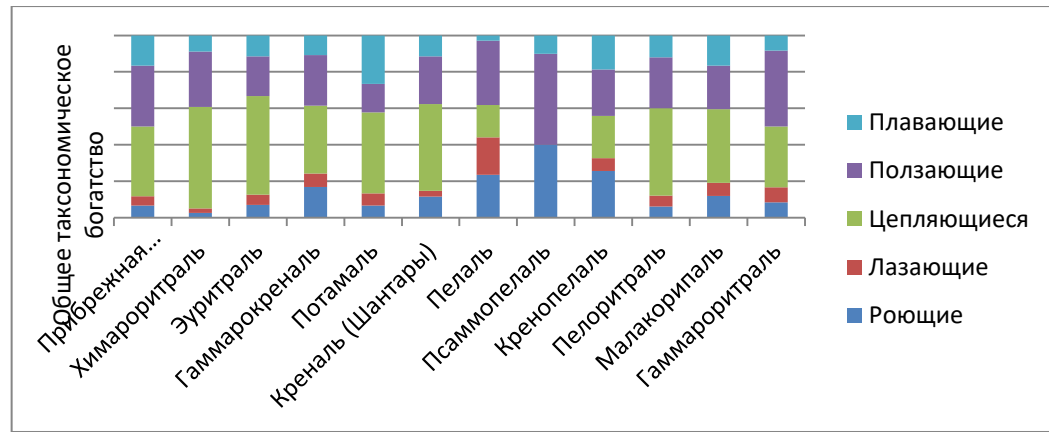
Рис. 20 – Соотношение процентных долей таксономического разнообразия основных систематических групп макрозообентоса (А – для всех таксонов, Б – для индикаторных таксонов)

Кластер сообществ, в которых 50% и более индикаторных таксонов составляют поденки – каменистая прибрежная кромка, химароритраль и эуритраль, сообщества потамали, малакорипаль. Среди всех таксонов, отмеченных в этих группах, на долю поденок приходится около трети таксономического разнообразия, за исключением потамали, где поденки составляют почти половину таксонов (среди индикаторов – 80%).

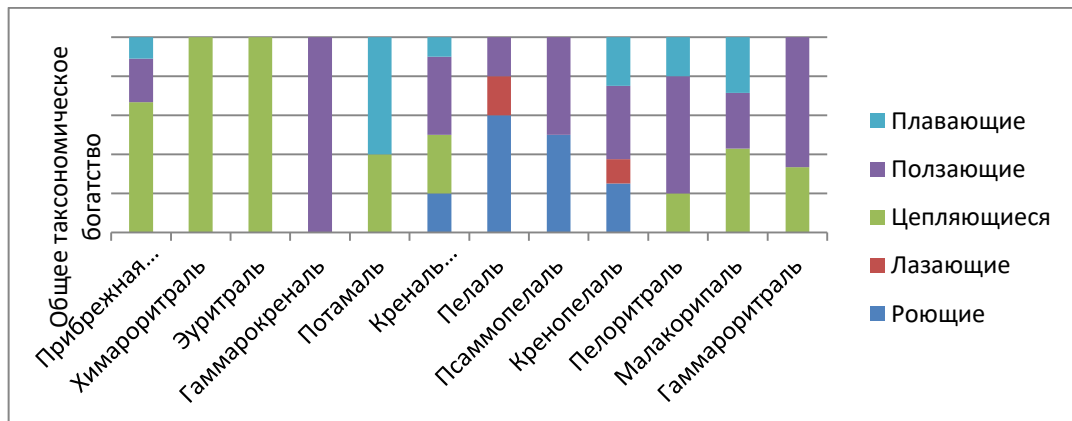
Хирономиды составляют половину и более индикаторных таксонов в сообществах псаммопелали, кренопелали и гаммароритрали. На эту группу приходится больше половины всего таксономического разнообразия псаммопелали, около трети – кренопелали, и только около 20% – гаммароритрали.

Для сообществ гаммарокренали, гаммароритрали, кренали района Шантар, пелали, пелоритрали и малакорипали среди индикаторных таксонов большая по сравнению со всеми таксонами доля разнообразия приходится на организмы, не относящиеся к насекомым. Бокоплавы являются единственным индикатором для гаммарокренали и одним из трех индикаторных таксонов гаммароритрали. В сообществах кренали района Шантар 20% таксономического разнообразия индикаторов приходится на олигохет и планарий, среди всего таксонов менее 10% не относятся к насекомым. Среди всего таксономического разнообразия сообществ пелали также не относятся к насекомым около 10%, среди индикаторных таксонов этого типа сообществ 40% – олигохеты и двустворчатые моллюски. 20-30% разнообразия индикаторных таксонов приходится на брюхоногих моллюсков в сообществах пелоритрали и малакорипали (среди всего таксономического разнообразия не относятся к насекомым около 8% и около 15% таксонов этих сообществ соответственно).

По способу передвижения все индикаторные таксоны химароритрали и эуритрали и две трети индикаторных таксонов сообществ каменистой прибрежной кромки относятся к цепляющимся (среди всех отмеченных таксонов эта группа составляет около 40% всех таксонов прибрежной кромки и 50-55% – химаро- и эуритрали). Роющие составляют 50-60% индикаторных таксонов пелали и псаммопелали (около 20 и 40% соответственно от всех таксонов). Плавающие – 60% индикаторных таксонов потамали (около четверти всех таксонов). К ползающим относится единственный индикаторный таксон гаммарокренали (около трети всех таксонов), два из трех таксонов гаммароритрали (40% всех таксонов), 60% индикаторных таксонов пелоритрали (треть всех таксонов), 50% индикаторных таксонов псаммопелали (50% всех таксонов) (рисунок 21).



А



Б

Рис. 21 – Соотношение процентных долей таксономического разнообразия основных функциональных групп макрозообентоса по способу передвижения (А – для всех таксонов, Б – для индикаторных таксонов)

Что касается функциональных групп по способу добывания пищи, соскребатели составляют 100% индикаторных таксонов эуритрали (и четверть всего таксономического разнообразия), половину индикаторных таксонов химароритрали (и треть всех), около 40% индикаторных таксонов сообществ каменистой прибрежной комки, пелоритрали и малакорипали (и около 15-20% от всего таксономического разнообразия этих групп). К группе соскребателей принадлежит единственный индикаторный таксон гаммарокренали (20% всего таксономического разнообразия) и два из трех индикаторных таксонов гаммароритрали (и примерно четверть от всех таксонов). Собиратели составляют 80% индикаторных таксонов в сообществах потамали (и 40% всех таксонов), 50% индикаторных таксонов кренали Шантарского региона (и около трети всего таксономического разнообразия), 50% как индикаторных, так и всех таксонов псаммопелали), 50% индикаторных и 35% всех таксонов кренопелали. Другие сообщества с высокой долей собирателей среди индикаторных таксонов – пелаль (40% индикаторных и 30% всех), пелоритраль (40% индикаторных и 30% всех),

малакорипаль (около 40% как среди индикаторных таксонов, так и среди всего таксономического разнообразия) (рисунок 22).

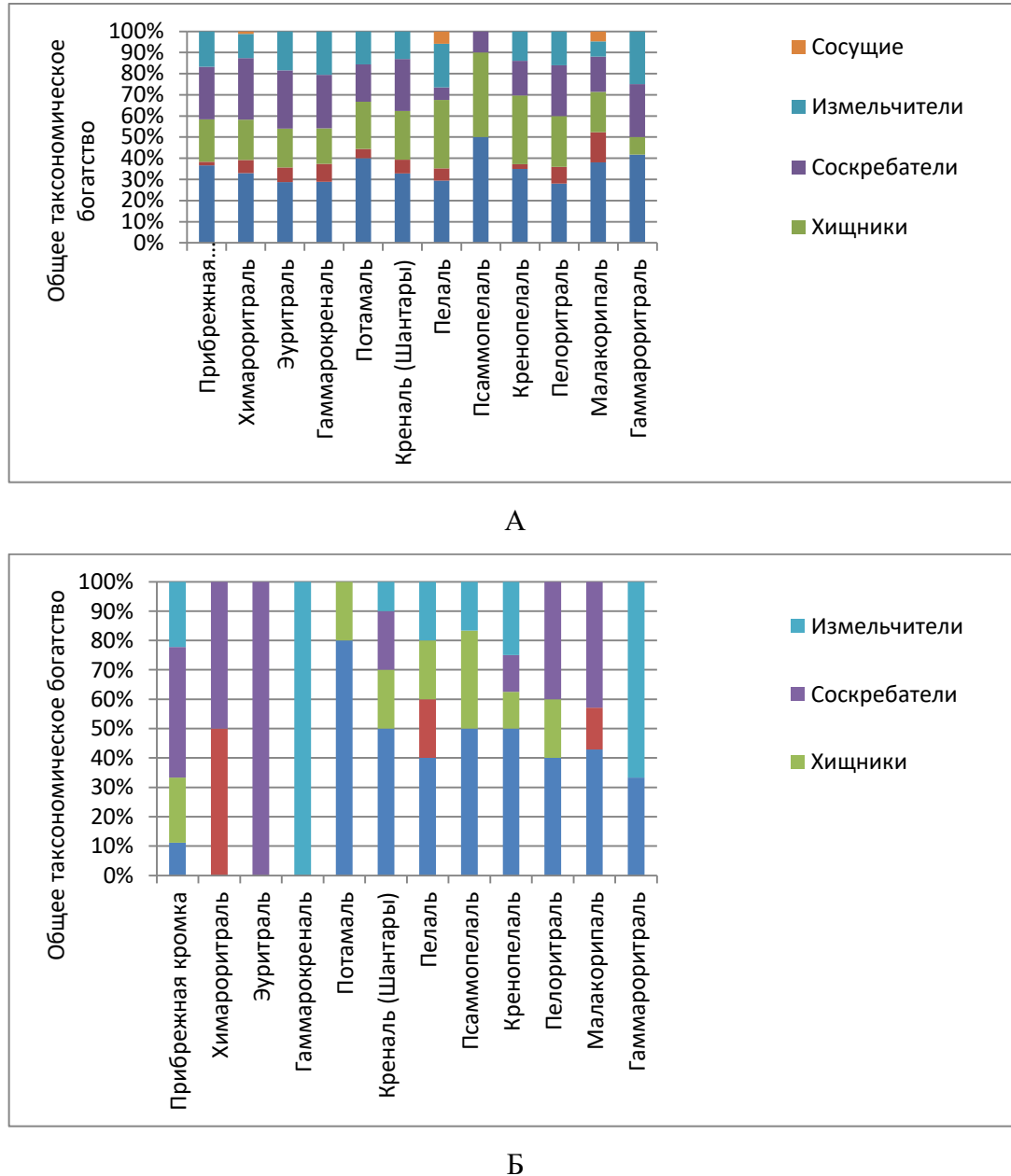


Рис. 22 – Соотношение процентных долей таксономического разнообразия основных функциональных групп макрозообентоса по способу добывания пищи (А – для всех таксонов, Б – для индикаторных таксонов)

Можно отметить, что распределение таксономического разнообразия систематических и функциональных групп более равномерно среди всех отмеченных для выделенных типов сообществ таксонов, чем среди индикаторных. Так, поденки отмечены во всех типах сообществ, однако среди индикаторных таксонов они отсутствуют для четырех

(гаммарокреналь, пелаль, псаммопелаль и гаммароритраль). Личинки хирономид также присутствуют во всех типах сообществ, однако для пяти из них они не отмечены в составе индикаторных таксонов (сообщества каменистой прибрежной кромки, химароритрали, эуритрали, гаммарокренали и потамали). Ручейники присутствуют в одиннадцати типах сообществ, но среди индикаторных таксонов отмечены только для пяти (каменистая прибрежная кромка, эуритраль, креналь (Шантары), пелаль и пелоритраль). Веснянки отмечены для десяти типов сообществ, но только в трех присутствуют среди индикаторных таксонов (каменистая прибрежная кромка, потамаль и креналь, Шантары). Наибольшая доля среди всех индикаторных таксонов приходится на поденок и хирономид (22 и 14 таксонов соответственно). Наибольшее число систематических групп среди индикаторных таксонов отмечено для кренали (Шантары), пелали и пелоритрали (6, 5 и 5 групп соответственно).

Для пресноводных макробеспозвоночных отмечалось существование наборов признаков организмов, ассоциированных с крупными таксономическими группами, такими как семейства и отряды, а также взаимосвязь между этими комплексами признаков и условиями среды (Resh et al., 1994; Poff et al., 2006). Так, в целом отряд жесткокрылых по набору признаков контрастирует с веснянками и поденками, и, таким образом, представители этих отрядов редко обитают совместно (Resh et al., 1994), в то время как поденки и веснянки отличаются сходным набором признаков и их совместная встречаемость является обычным явлением (Poff et al., 2006). Таксономический состав организмов, обнаруженных нами, подтверждает эту закономерность. Наибольшим числом таксонов ранга рода и вида, относительным обилием и встречаемостью среди всех отмеченных организмов характеризуются такие отряды насекомых как поденки (Ephemeroptera), веснянки (Plecoptera), ручейники (Trichoptera), двукрылые (Diptera), особенно личинки комаров семейства Chironomidae. Малым числом родов и видов представлены стрекозы Odonata и жесткокрылые Coleoptera.

Согласно классификации беспозвоночных по экологическим и биологическим признакам Усеглио-Полатера с соавторами (Usseglio-Polatera et al., 2000), среди беспозвоночных обследованного региона преобладают организмы, относящиеся к экологическим группам 1 и 2 (реофильные, ксено- или олигосапробные. Это организмы, типичные для холодных вод верховий горных или альпийских рек и беспозвоночные, встречающиеся преимущественно в олиготрофной среде предгорных или равнинных рек). По биологической классификации этих же авторов, большинство отмеченных нами организмов относятся к биологическим группам 5 и 6 (мелкие или средние организмы, короткоживущие, моно- или мультивольтинные, в основном ползающие, но могут быть временно прикрепленными; среднего размера, моновольтинные, в основном ползающие измелчители). Организмы этих групп доминируют на антропогенно ненарушенных участках (Usseglio-Polatera et al., 2000).

Что касается индикаторных таксонов, то следует отметить, что в тех типах сообществ, где высокая доля индикаторных таксонов приходится на поденок, хирономиды отсутствуют или представлены малым числом видов, и наоборот, что подтверждает биотопическую приуроченность крупных систематических групп. Среди жизненных форм по способу передвижения, плавающие, ползающие, лазающие и роющие присутствуют во всех выделенных типах сообществ, цепляющиеся – в одиннадцати из двенадцати. Среди индикаторных таксонов, цепляющиеся отсутствуют в сообществах гаммарокренали, пелали, псаммопелали, и кренопелали. Плавающих организмов нет среди индикаторных таксонов для химароритрали, эуритрали, гаммарокренали, пелали, псаммопелали и гаммароритрали, ползающих – в сообществах химароритрали, эуритрали и потамали. Лазающие среди индикаторных таксонов отмечены только для сообществ пелали и кренопелали, роющие – для кренали (Шантары), пелали, псаммопелали, и кренопелали. Наибольшим таксономическим разнообразием среди индикаторных таксонов характеризуются цепляющиеся и ползающие (24 и 21 таксон соответственно). Наибольшее число функциональных групп по способу передвижения включают индикаторные таксоны сообществ кренали (Шантары) и кренопелали (по 4 группы).

Среди функциональных групп по способу питания, соскребатели, хищники и собиратели отмечены для всех выделенных типов сообществ, измельчители – для одиннадцати из двенадцати, собиратели-фильтраторы – для десяти из двенадцати, сосущие – для трех типов сообществ. Среди индикаторных таксонов, измельчителей нет в сообществах химароритрали, эуритрали, потамали, пелоритрали и малакорипали. Соскребатели не отмечены среди индикаторных таксонов гаммарокренали, потамали, пелали, псаммопелали и гаммароритрали. Собиратели отсутствуют в индикаторных таксонах химароритрали, эуритрали и гаммарокренали, хищники – в сообществах химароритрали, эуритрали, гаммарокренали и гаммароритрали. Собиратели-фильтраторы среди индикаторных таксонов отмечены только для химароритрали, пелали и малакорипали. Наибольшее число функциональных групп по способу питания отмечено среди индикаторных таксонов сообществ каменистой прибрежной кромки, кренали (Шантары) и кренопелали (по 4 группы). Наибольшим таксономическим разнообразием среди индикаторов характеризуются группы собирателей и соскребателей (25 и 19 таксонов соответственно).

Распределение жизненных форм индикаторных таксонов по отношению к абиотическим условиям соответствует описанным в литературе закономерностям. Цепляющиеся соскребатели характерны для стабильных субстратов с крупными частицами, таких как поверхность крупных камней (Richards et. al., 1997; Schröder et al., 2013). В нашем случае это сообщества эу- и химароритрали, а также каменистой прибрежной кромки, причем для прибрежной кромки, где скорость течения меньше, доля представителей этой функциональной группы ниже по

сравнению с сообществами ритрали на участках с быстрым течением. Доля собирателей высока в биотопах с субстратами с мелкими частицами и высокой долей органического вещества (Лабай, 2007; Schröder et al., 2013), в первую очередь это сообщества потамали, кренали, псаммо- и кренопелали, пелали и пелоритрали. Роющие организмы встречаются в биотопах с мелкодисперсными субстратами (Richards et al., 1997; Schröder et al., 2013), в нашем случае относительно высокая доля роющих среди индикаторных таксонов отмечена для сообществ пелали и псаммопелали. Доля плавающих беспозвоночных высока для сообществ потамали, с их глубоким и широким руслом и сравнительно медленным течением. Высокое разнообразие жизненных форм среди индикаторных таксонов, характерное для кренали и кренопелали, отражает мозаичность и гетерогенность этих биотопов (Чертопруд, 2021). Таким образом, при анализе индикаторных таксонов, набор функциональных групп выглядит в значительно большей степени отражающим условия, характерные для каждого типа сообществ.

Следует отметить, что во всех выделенных типах сообществ присутствуют организмы, принадлежащие к функциональным группам, для которых условия среды, характерные для этого типа сообществ, не являются оптимальными. Ранее отмечалось, что для большинства пресноводных беспозвоночных не наблюдается строгой приуроченности к определенным типам биотопов (Kubosova et al., 2010). Распределение большинства беспозвоночных представляет собой континуум, лишь часть таксонов демонстрирует математически достоверно предпочтение какого-либо биотопа. Для редких таксонов корреляция с факторами среды выражена в меньшей степени (Burgazzi et al., 2021). Таким образом, меньшая часть обнаруженных таксонов достоверно связана с тем или иным типом сообществ и демонстрирует признаки адаптации к условиям среды, что указывает на наличие средового фильтра (Poff, 1997). Однако в каждом из выделенных кластеров присутствуют организмы, для которых локальные условия не являются оптимальными. Это может быть проявлением эффекта массы, когда организмы в небольшом количестве встречаются в неоптимальных для них условиях благодаря миграции из смежных биотопов (Leibold et al., 2004). Также вероятно наличие на участках рефугиумов, позволяющих организмам выживать, несмотря на неблагоприятные условия. Последнее особенно вероятно для биотопов с жесткими субстратами, где в качестве рефугиумов могут служить пространства между камнями (Богатов, 2013).

В таблице 8 представлены результаты кросс-валидации с использованием канонического анализа принципиальных координат для каждого типа сообществ по таксономическому составу. Процедура кросс-валидации заключается в извлечении проб по одной из выборки и проверке способности модели корректно определять их принадлежность к исследуемым группам. Высокий процент корректной кросс-валидации подтверждает устойчивость групп и отчетливость их выделения.

Таблица 8 – Результаты кросс-валидации для сообществ, выделенных по таксономическому составу

Группы проб, соответствующие типам сообществ	Всего проб	Доля корректной кросс-валидации, %
1 (пелаль)	6	66,667
2 (псаммопелаль)	4	100
3 (каменистая прибрежная кромка)	16	100
4 (кренопелаль)	6	83,333
5 (химароритраль)	18	100
6 (пелоритраль)	6	100
7 (эуритраль)	19	100
8 (гаммарокреналь)	26	88,462
9 (сообщества потамали)	10	100
10 (малакорипаль)	5	80
11 (гаммароритраль)	8	100
12 (крень, Шантары)	18	94,444

Таким образом, процент корректной кросс-валидации высок для типов сообществ, выделенных на основании сходства таксономического состава. Для семи из двенадцати групп проб доля корректно идентифицированной групповой принадлежности составляет 100%. Это все сообщества на жестких субстратах, а также сообщества песчаных грунтов и потамали. Типы сообществ каменистой прибрежной кромки, химароритрали и эуритрали отчетливо отделяются друг от друга, несмотря на схожий тип субстрата. Для типа сообществ с самой низкой долей корректной кросс-валидации (пелали) эта доля составляет две трети. Результаты кросс-валидации подтверждают существование достоверных типов сообществ и выраженность их различий.

5.2. Выделение сообществ на основании сходства состава жизненных форм

Все обнаруженные таксоны отнесены к 24 функциональным группам, представляющим собой сочетание жизненных форм по способу передвижения и добывания пищи. Перечень приведен в таблице 9, также приведены списки отрядов (для насекомых и ракообразных), семейств и число таксонов ранга рода и вида для каждой такой единицы.

Таблица 9 – Функциональные группы, к которым относятся организмы, обнаруженные в обследованных водотоках

	Всего таксонов ранга рода и вида	Отряды (для насекомых и ракообразных)	Семейства (в скобках – число таксонов ранга рода и вида)
Роющие собиратели	19	Ephemeroptera, Coleoptera, Diptera, Oligochaeta	Ephemeridae (1 таксон), Hydrophilidae (1), Chironomidae (8), Limoniidae (2), Psychodidae (1), Syrphidae (1), (1), Enchytraeidae (1) Lumbriculidae (1), Tubificidae (1), Naididae (1), Lumbricidae (1)
Роющие фильтраторы	2	Bivalvia	Euglesidae (2)
Роющие измельчители	4	Diptera	Tipulidae (2), Chironomidae (1), Limonoodae (1)
Роющие хищники	8	Diptera, Megaloptera	Limoniidae (3), Chironomidae (1), Ceratopogonidae (1), Pediciidae (1), Muscidae (1), Sialidae (1)
Роющие соскребатели	1	Trichoptera	Limnephilidae
Лазающие собиратели	3	Diptera, Trichoptera	Chironomidae (2), Leptoceridae (1)
Лазающие измельчители	11	Diptera, Trichoptera	Chironomidae (6), Lepidostomatidae (2), Limnephilidae (2), Phryganeidae (1)
Лазающие прокалыватели	1	Coleoptera	Haliplidae
Лазающие хищники	2	Odonata, Hemiptera	Calopterygidae (1), Nepidae (2)
Цепляющиеся фильтраторы	10	Trichoptera, Diptera	Stenopsychidae (2), Arctopsychidae (2), Hydropsychidae (2), Philopotamidae (1), Brachycentridae (1), Simuliidae (1), Chironomidae (1)
Цепляющиеся собиратели	13	Ephemeroptera, Trichoptera, Diptera, Plecoptera	Ephemerellidae (9), Limnephilidae (1), Chironomidae (1), Limoniidae (1), Chloroperlidae (1)

Продолжение таблицы 9

Цепляющиеся соскребатели	38	Ephemeroptera, Trichoptera, Coleoptera, Diptera	Heptageniidae (18), Ephemerellidae (4), Glossosomatidae (3), Goeridae (2), Apataniidae (3), Uenoidae (1), Hydraenidae (2), Elmidae (1), Deuterophlebiidae (1), Chironomidae (1), Blephariceridae (2)
Цепляющиеся прокалыватели	1	Trichoptera	Hydroptilidae
Цепляющиеся хищники	15	Plecoptera, Trichoptera	Chloroperlidae (2), Perlidae (1), Perlodidae (8), Polycentropodidae (1), Rhyacophilidae (3)
Цепляющиеся измельчители	6	Diptera, Trichoptera, Plecoptera	Chironomidae (3), Apataniidae (1), Brachycentridae (1), Pteronarcyidae (1)
Ползающие собиратели	24	Diptera, Isopoda, Gastropoda	Chironomidae (22), Asellidae (1), Semisulcospiridae (1)
Ползающие хищники	17	Diptera, Odonata, Neuroptera, Tricladida, Hirudinea	Chironomidae (7), Athericidae (1), Dolichopodidae (1), Pediciidae (1), Tabanidae (1), Corduliidae (2), Osmylidae (1), Planariidae (2), Erpobdellidae (1)
Ползающие соскребатели	7	Trichoptera, Diptera, Gastropoda	Limnephilidae (3), Chironomidae (1), Acroloxidae (1), Lymnaeidae (1), Planorbidae (1)
Ползающие измельчители	14	Plecoptera, Trichoptera, Amphipoda	Capniidae (1), Leuctridae (2), Nemouridae (3), Limnephilidae (5), Gammaridae (2), Dogielinotidae (1)
Плавающие фильтраторы	2	Diptera	Culicidae (1), Dixidae (1)
Плавающие собиратели	17	Ephemeroptera	Baetidae (14), Leptophlebiidae (1), Metretopodidae (1), Siphonuridae (1)
Плавающие прокалыватели	3	Hemiptera, Coleoptera	Corixidae (2), Hydrophilidae
Плавающие хищники	8	Coleoptera, Ephemeroptera	Dytiscidae (7), Metretopodidae (1)
Плавающие соскребатели	1	Ephemeroptera	Ameletidae

Из таблицы 9 видно, что самой таксономически богатой функциональной единицей являются цепляющиеся соскребатели, включающие 39 таксонов ранга рода и вида, почти половина из которых приходится на поденок семейства Heptageniidae. Другие функциональные

единицы, включающие более 10 таксонов – ползающие собиратели (24 таксона, преимущественно личинки хирономид), роющие собиратели (19 таксонов, преимущественно хирономиды и олигохеты), плавающие собиратели (18 таксонов, преимущественно поденки сем. Baetidae), ползающие хищники (17 таксонов, преимущественно двукрылые), цепляющиеся хищники (15 таксонов, преимущественно веснянки), цепляющиеся собиратели (14 таксонов, преимущественно поденки сем. Ephemerellidae), ползающие измельчители (14 таксонов, включает веснянок, ручейников и ракообразных-амфипод), лазающие измельчители (11 таксонов, отряды двукрылых и ручейников), цепляющиеся фильтраторы (10 таксонов, двукрылые и ручейники).

Классификацию сообществ на основании сходства функционального состава проводили с помощью кластерного анализа. Было выделено 10 достоверных групп проб. Достоверность выделения полученных кластеров проверяли с применением процедуры SIMPROF. Результат кластерного анализа приведен на рисунке 23. Черными сплошными линиями обозначены математически достоверные группы. Также на рисунке 23 указаны номера групп и названия полученных типов сообществ. Их описания и расшифровка названий даны в тексте ниже.

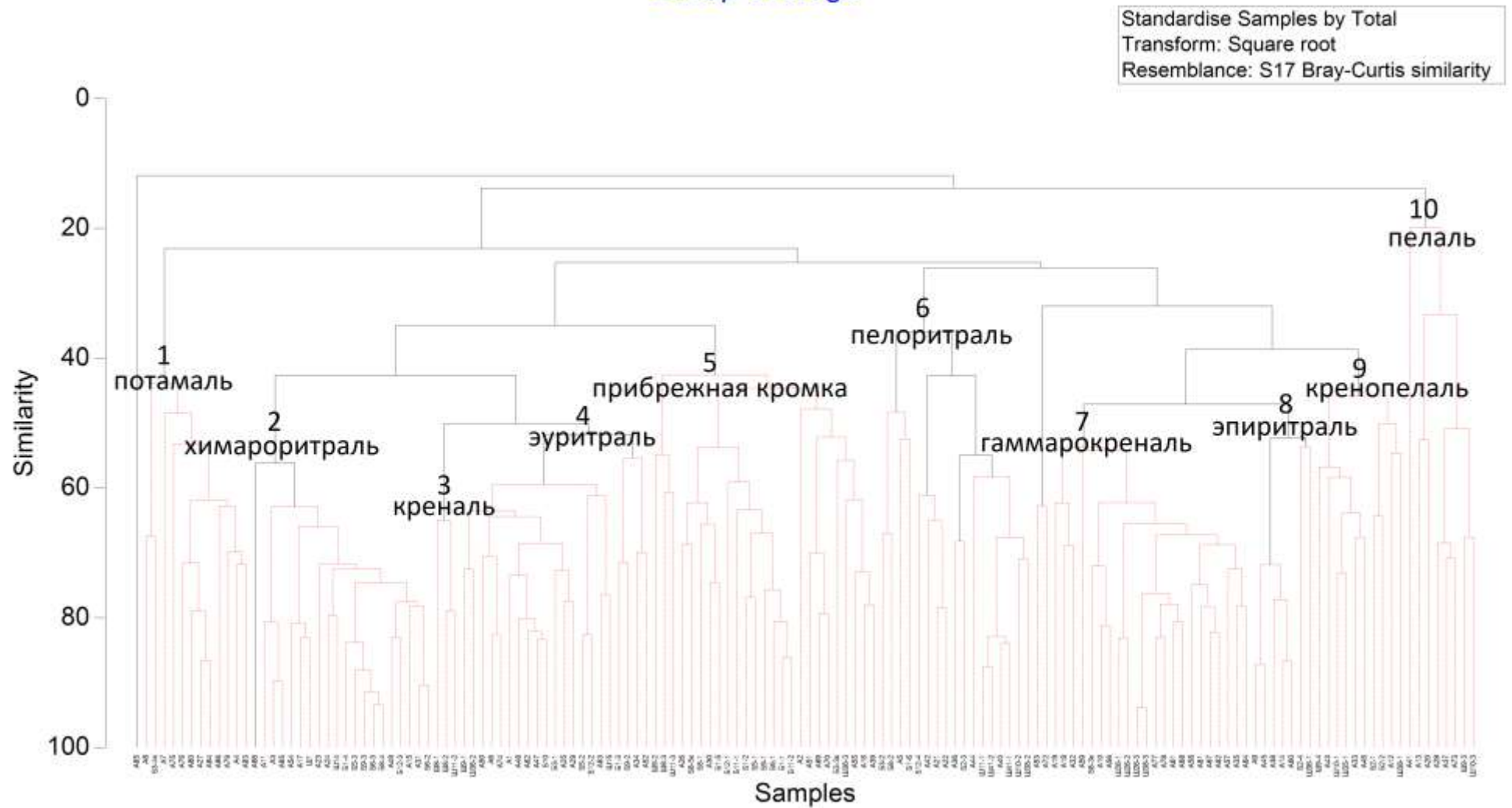
Group average

Рис. 23 – Результаты кластерного анализа для функционального состава макрозообентоса

На рисунке 24 показано сходство таксономического состава проб в группах, полученных в ходе кластерного анализа, на диаграмме неметрического многомерного шкалирования. Отмечается достаточное отчетливое разделение проб на группы на основании сходства функционального состава.

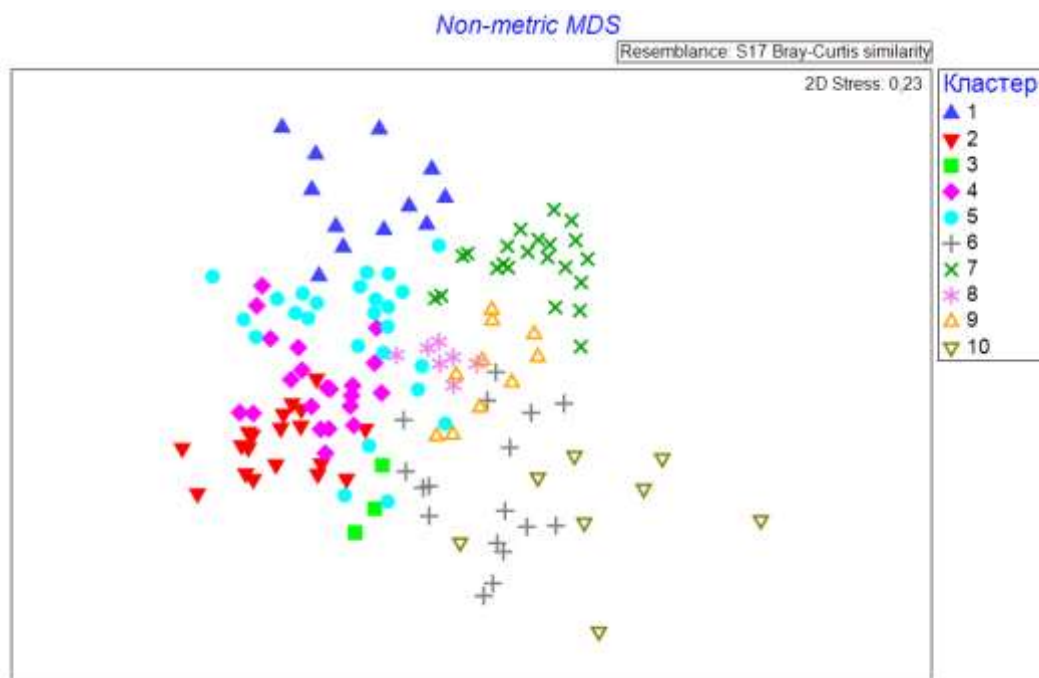


Рис. 24 – Сходство групп проб, полученных в ходе кластерного анализа (функциональный состав), nMDS

Анализ Крускала-Уоллиса использовали для определения факторов среды, достоверно ($p < 5$) отличающихся в разных типах сообществ, выделенных по функциональному составу. Значения этих факторов приведены в таблице 10.

Таблица 10 – Факторы среды, достоверно различающиеся для групп проб, выделенных функциональному составу макрозообентоса

<div>Типы сообществ</div> <div>Факторы среды</div>		1 (потамадь)	2 (химаритраль)	3 (креналь)	4 (эуритраль)	5 (прибрежная кромка)	6 (пелоритраль)	7 (гаммарокреналь)	8 (эпиритраль)	9 (кренопелаль)	10 (пелаль)
Температура, °С	Среднее	15,05	12,52	8,67	12,44	11,83	11,26	11,83	10,8	10,48	12,63
	Медиана	14	11,8	10	12	12,1	11	12	11	10,45	13
Ширина русла, м	Среднее	29,83	8,58	1,17	11,3	12,32	13,68	6,59	2,84	4,97	13,38
	Медиана	30	8	1,5	10	10	10	4	2	4	8,5
Глубина русла, м	Среднее	1,2	0,73	0,2	0,58	0,672	0,59	0,97	0,26	0,34	0,63
	Медиана	1	0,4	0,2	0,5	0,3	0,4	0,45	0,2	0,3	0,5
Скорость течения, м/с	Среднее	0,22	0,68	0,3	0,62	0,19	0,44	0,35	0,39	0,355	0,14
	Медиана	0,2	0,6	0,3	0,5	0,2	0,13	0,25	0,4	0,15	0,1

Для определения достоверных индикаторных жизненных форм использовали расчет индекса индикаторной значимости IndVal. Достоверные индикаторные жизненные формы для типов сообществ, выделенных на основании сходства функционального состава, приведены в таблице 11.

Таблица 11 – Индикаторные жизненные формы для типов сообществ, выявленных в ходе кластерного анализа (функциональный состав)

Функциональная группа	IndVal	p
Группа 1 (потамаль)		
Плавающие собиратели	45,35	0,0001
Группа 2 (химароритраль)		
Цепляющиеся фильтраторы	61,51	0,0001
Группа 3 (креналь)		
Ползающие собиратели	26,65	0,0071
Цепляющиеся соскребатели	21,4	0,0097
Группа 4 (эуритраль)		
Цепляющиеся соскребатели	25,08	0,0001
Группа 5 (прибрежная кромка)		
Цепляющиеся хищники	35,78	0,0001
Цепляющиеся собиратели	24,75	0,0001
Плавающие соскребатели	22,61	0,0001
Группа 6 (пелоритраль)		
Ползающие собиратели	28,14	0,0001
Группа 7 (гаммарокреналь)		
Ползающие измельчители	30,76	0,0001
Группа 8 (эпиритраль)		
Ползающие измельчители	22,62	0,0003
Группа 9 (кренопелаль)		
Роющие собиратели	25,86	0,0004
Группа 10 (пелаль)		
Роющие собиратели	42,48	0,0001
Роющие фильтраторы	25,33	0,0022
Ползающие хищники	25,31	0,0006

Группы, включающие более 10 проб

Группа 1 (сообщества потамали): включает 12 проб, одиннадцать – из бассейна Анюя (шесть – из притоков, пять – основное русло), одна – приток Баджала. По составу входящих в кластер проб наибольшим сходством обладает с группой 9 классификации, основанной на таксонах (в состав входят шесть из десяти проб группы 9). Выделенная по таксономическому составу группа 9 соответствует потамали, т.е. зоне нижнего течения относительно крупных водотоков. По абиотическим условиям данный кластер так же близок выделенному ранее кластеру потамали: преобладание детрита среди субстратов (восемь проб из двенадцати), относительно высокая температура воды (медианное значение – 14 °С, достоверно выше, чем у

всех групп, кроме 11, выделенных по жизненным формам), широкое русло (медианное значение – 30 м, достоверно выше, чем у всех групп, выделенных по жизненным формам). Достоверная индикаторная жизненная форма – плавающие собиратели (соответствует жизненным формам трех из пяти индикаторных таксонов группы 9).

Группа 2 (химароритраль): включает девятнадцать проб, десять – из бассейна Анюя (притоки), семь – из бассейна Баджала (шесть – притоки, одна – основное русло), по одной – мыс Врангеля и о. Большой Шантар. По составу проб наибольшее сходство наблюдается с группой 5 классификации, основанной на таксономическом составе (16 из 18 проб группы 5). Группа 5, выделенная на основании таксономического состава, соответствует типу сообществ «химароритраль». Абиотические условия близки к таковым для биотопа химароритрали, выделенного по таксономическому составу: преимущественно каменистые субстраты (16 проб), высокая скорость течения (медианное значение – 0,6 м/с, достоверно выше, чем в группах 1, 6, 7, 8, 10, 11). Достоверная индикаторная жизненная форма – цепляющиеся фильтраторы, соответствует жизненной форме основного индикаторного таксона выделенного ранее сообщества химароритрали – личинкам мошек сем. *Simuliidae*.

Группа 4 (эуритраль): включает двадцать одну пробу, двенадцать из бассейна Анюя (одиннадцать – из притоков), шесть – из бассейна Баджала (пять – из основного русла), одна – из ручья с мыса Врангеля, две – из рек с о. Большой Шантар. По абиотическим условиям группа близка кластеру эуритрали, выделенному по таксономическому составу: преимущественно каменистые субстраты (16 проб, одна – затопленная древесина), высокая скорость течения (медианное значение – 0,5 м/с, достоверно выше, чем в группах 1, 6, 7, 8, 10, 11). Достоверная индикаторная жизненная форма – цепляющиеся соскребатели. К цепляющимся соскребателям относятся все индикаторные таксоны группы 7, выделенной по таксономическому составу (эуритрали).

Группа 5 (сообщества каменистой прибрежной кромки): включает двадцать пять проб, девять из бассейна Анюя (семь – из притоков), двенадцать из бассейна Баджала (девять из основного русла), три – из ручьев мыса Врангеля, одна – из реки на о. Большой Шантар. В состав кластера входит двенадцать из шестнадцати проб группы 3, выделенной по таксономическому составу (прибрежная кромка каменистых перекатов), 4 пробы из группы 12, выделенной по таксономическому составу (креналь, Шантарские острова и мыс Врангеля), 4 пробы из группы 9 по таксономическому составу (потамаль). По абиотическим условиям близка группе 3 (сообщества прибрежной кромки), выделенной по таксономическому составу: преимущественно твердые субстраты (одиннадцать проб представлены камнями, десять – затопленная древесина), при относительно невысокой скорости течения (медианное значение –

0,2 м/с, достоверно ниже, чем в группах 2, 4, 5, 8, 9). Достоверные индикаторные жизненные формы – цепляющиеся собиратели, цепляющиеся хищники, плавающие соскребатели.

Группа 6 (пелоритраль): включает семнадцать проб, семь из бассейна Анюя (шесть – из притоков), пять – из бассейна Баджала (три – из притоков), две – из ручьев мыса Врангеля, одна – из р. Якшина с о. Большой Шантар, две – из р. Онгачан. В состав группы входят пробы из нескольких небольших кластеров, выделенных на основании таксономического состава. Это четыре из шести проб группы 6 (пелоритраль/ксилокрень), три из шести проб группы 4 (кренопелаль), три из четырех проб группы 2 (пелаль, песчаные субстраты), две пробы из группы 12 (крень, Шантарские острова и мыс Врангеля), три из семи пробы группы 11 (реки Якшина и Онгачан, Шантары, ритраль с доминированием бокоплавов). Субстраты разнообразны: восемь проб приходится на камни, четыре – на песок, две – на ил, по одной – на детрит, коряги и мох. Скорость течения относительно невысокая (медианное значение — 0,13 м/с, температура и ширина русла средние (медианное значение 11 °С и 10 м соответственно). Достоверная индикаторная жизненная форма – ползающие собиратели. Объединяет как жесткие субстраты на медленном течении, так и рыхлые субстраты. Вероятно, общей чертой входящих в группу проб является наличие мелкодисперсного органического вещества, благоприятного для этой жизненной формы. В наибольшей степени соответствует сообществам пелоритрали.

Группа 7 (гаммарокреналь): включает двадцать две пробы, семнадцать – из бассейна Анюя (шестнадцать – из притоков), одна – из притока Баджала, четыре – из рек с о. Большой Шантар. В состав входят семнадцать из двадцати шести проб группы 8, выделенной по таксономическому составу (классифицированной как гаммарокреналь), пять из восьми проб группы 11 (ритраль с доминированием бокоплавов из района Шантар). Субстраты в основном представлены погруженной древесиной (восемь проб), детритом (шесть проб), четыре пробы приходится на камни, две – на песок, по одной – на макрофиты и ил. Как и биотоп гаммарокренали, выделенной по таксономическому составу, отличительный признак данного кластера – узкое русло (медианное значение – 4 м, достоверно ниже, чем в группах 1, 2, 4, 6, 7). Достоверная индикаторная жизненная форма – ползающие измельчители. Соответствует выделенному на основании таксономического состава типу сообществ «гаммарокреналь» как по абиотическим условиям, так и по индикаторной жизненной форме.

Группа 9 (кренопелаль): включает десять проб, четыре пробы из притоков Анюя, две – основного русла Баджала, две – из ручья с мыса Врангеля, две – из рек с о. Большой Шантар. В состав входят три пробы из группы 8, выделенной по таксономическому составу (гаммарокреналь), три пробы из группы 12 (крень, Шантары), две пробы из группы 4 (кренопелаль), по одной пробе из групп 7 и 11 (эуритраль и ритраль с доминированием

бокоплавов (Шантары). Субстрат представлен детритом (четыре пробы), затопленной древесиной и песком (по две пробы), камнями и макрофитами (по одной пробе). Биотоп характеризуется низкой скоростью течения (медианное значение – 0,15 м/с, достоверно ниже, чем в группах 2 и 4), узким руслом (медианное значение – 4 м, достоверно ниже, чем в группах 1, 4, 6), относительно низкой температурой (медианное значение – 10,45 °С, достоверно ниже, чем в группах 1, 2, 4, 5, 6, 8). Достоверная индикаторная группа – роющие собиратели. По условиям среды и индикаторной жизненной форма кластер соответствует кренопелали – сообществам рыхлых грунтов ручьев.

Группы, включающие менее 10 проб

Группа 3 (креналь): включает три пробы из ручья с мыса Врангеля (из группы 12, выделенной по таксономическому составу, соответствующей кренали из Шантарского региона). Субстрат: гравий, камни, песок. Характеризуется низкой температурой воды (медианное значение – 10 °С, самая низкая среди всех групп, достоверно ниже, чем в группах 1, 2, 4, 5, 6, 8.) и узким руслом (медианное значение 1,5 м, самое низкое среди всех групп, достоверно ниже, чем во всех группах, кроме 9 и 10). Достоверные индикаторные жизненные формы – ползающие собиратели.

Группа 8 (эпиритраль): включает семь проб, пять из притоков Анюя, одна – притока Баджала, одна – из реки с о. Большой Шантар. В состав входит три пробы из группы 8, выделенной по таксономическому составу и классифицированной как гаммарокреналь, две пробы из группы 7 (эурипаль), по одной – из групп 3 и 12 (прибрежная кромка с жесткими субстратами и ритраль с доминированием бокоплавов). Субстрат: пять проб – камни, по одной – гравий и коряги. Скорость течения достаточно высокая (медианное значение – 0,4 м/с, достоверно выше, чем в группах 1, 6 и 11), ширина русла небольшая (медианное значение – 2 м, достоверно ниже, чем в группах 1, 2, 3, 6, 7, 11). Достоверная индикаторная жизненная форма – ползающие измельчители. По условиям среды сообщество можно идентифицировать как эпиритраль – сообщество ручьев и небольших речек на жестких субстратах и быстром течении (Chertoprud, 2020).

Группа 10 (пелаль): включает восемь проб, шесть – притоки Анюя, две – из ручьев с мыса Врангеля. В состав входят пять проб из шести группы 1, выделенной по таксономическому составу и классифицированной как пелаль. Субстраты: пять проб – ил, три пробы – песок. Течение медленное (медианное значение – 0,1 м/с, самое низкое среди всех групп, достоверно ниже, чем в группах 2, 4, 5, 8, 9). Достоверные индикаторные жизненные формы – роющие собиратели, роющие фильтраторы, ползающие хищники. По условиям среды и составу индикаторных жизненных форм является типичным сообществом пелали.

Для некоторых типов сообществ, выделенных по функциональному составу, отмечены в целом те же особенности распределения, что и для таксономического состава. Высокой степенью сходства по составу проб отличаются такие группы, соответствующие типам сообществ, как потамаль, химаро- и эуритраль, гаммарокреналь, выделенные по таксономическому и функциональному составу. Группа проб, соответствующая сообществам прибрежной кромки, выделенная по функциональному составу, включает почти все пробы из соответствующей группы, выделенной по таксономическому составу, а также пробы из других бассейнов с биотопов, похожих по абиотическим условиям (жесткие субстраты при относительно низкой скорости течения).

При выделении сообществ по таксономическому составу, по-видимому, заметную роль играет эффект расселительных процессов внутри водосборного бассейна. Выделение сообществ по функциональному составу позволяет в значительной степени нивелировать этот эффект. В результате, с одной стороны, небольшие группы проб из разных бассейнов со сходными абиотическими условиями, различающиеся по таксономическому составу, но по функциональному составу могут объединяться в более крупные группы. С другой стороны, группы с высокой степенью сходства по таксономическому составу, приуроченные к одному бассейну, могут распадаться на несколько групп, приуроченных к биотопам, различающимся по абиотическим условиям, при анализе функционального состава. Так, пелоритраль и кренопелаль, выделенные по функциональному составу, включают пробы из нескольких, относящихся к разным бассейнам, групп, выделенных по таксономическому составу. С другой стороны, две специфические по таксономическому составу группы проб с Шантарских островов, при анализе распределения функционального состава перестают выделяться как отдельные кластеры.

Наиболее крупные группы: 1 (12 проб), 2 (19 проб), 4 (17 проб), 5 (25 проб), 6 (17 проб), 7 (22 пробы), 9 (10 проб). Самая крупная группа (5) – объединяет черты прибрежной кромки и пелоритрали – биотоп с жесткими субстратами и относительно медленным течением, позволяющий сосуществовать достаточно разнообразному спектру жизненных форм, включая плавающих и цепляющихся. Группа 7 – объединяет сообщества кренали из разных бассейнов. Группы 2 соответствует биотопу химароритрали, группа 4 – эуроритрали. Группа 6 характеризуется медленным течением и разнообразными субстратами, по-видимому, объединяя черты пелоритрали, кренали и пелали, основной характеристикой биотопа, видимо, является высокое содержание органики. Первая группа соответствует потамали и десятая представляет собой пелаль.

Из групп, включающих менее 10 проб, группа 3 (3 пробы) представляет собой холодноводную креналь, 8 (7 проб) – ритраль по абиотическим условиям, но ползающие

измельчители в качестве индикаторной жизненной формы указывают на высокое содержание крупнодисперсной органики, вероятно, организмы представлены в основном обитателями пространства между камней. Группа 10 (8 проб) – пелаль с самым медленным течением.

Таким образом, в число основных типов сообществ, выделенных на основании жизненных форм, входят сообщества зоны потамали, эу- и химароритраль

К кластеру с высокой скоростью течения можно отнести группы 2, 4, 8 (медианная скорость течения $\geq 0,3$ м/с), с относительно низкой – 6, 9, 10 (медианная скорость течения $\leq 0,15$ м/с), остальные – кластер со средней скоростью течения (медианная скорость 0,1-0,2 м/с). К относительно тепловодным группам можно отнести группу 1 (медианная температура 14 °С), холодноводным – группы 3 и 9 (медианная температура 10-10,45 °С), остальные – кластер со средними значениями температур (11-13 °С). Группа 1 отличается высокой шириной русла (медианное значение – 30 м), кластер с узким руслом – группы 3, 7, 8, 9 (медианное значение – 1,5-4 м), остальные – кластер со средней шириной русла (медианное значение – 7-10 м). Группы 1 и 4 – с наибольшей глубиной в точке отбора проб (медианное значение 0,65-1 м), 3 и 8 – самые мелководные (медианное значение 0,2 м), остальные – со средней глубиной (медианное значение – 0,3-0,5 м).

Во многих выделенных группах можно отметить наличие проб, не вполне подходящих под благоприятный биотоп по абиотическим условиям (возможно, отражает эффект массы).

Значимость собирателей-фильтраторов снижается по мере уменьшения представленности в субстрате крупнообломочных материалов. В этой ситуации возрастает роль подбирающих собирателей. Подбирающие собиратели были доминирующей группой и на плесе (поденки и двукрылые) (Лабай, 2007).

Для групп проб, выделенных по функциональному составу, также была применена процедура кросс-валидации с использованием канонического анализа принципиальных координат, при которой из выборок случайным образом извлекаются пробы по одной, а затем модель определяет их принадлежность к группам. Высокая доля корректной кросс-валидации подтверждает достоверность и отчетливость выделения групп и их отличие друг от друга. В таблице 12 приведены результаты кросс-валидации для каждой группы проб, выделенных по функциональному составу. Во всех группах, кроме 3 и 5 (самых малочисленных) доля корректной кросс-валидации начинается от 80%. Только для двух типов сообществ из одиннадцати доля корректной кросс-валидации составила 100% (сообщества потамали и пелали). Для таксономического состава таких сообществ было семь из двенадцати. Тем не менее, для сообществ, выделенных по функциональному составу, также удалось подтвердить существование достаточно отчетливых достоверных типов сообществ.

Таблица 12 – Результаты кросс-валидации для сообществ, выделенных по функциональному составу

Группы проб, соответствующие типам сообществ	Всего проб	% корректной кросс-валидации
1 (сообщества потамали)	12	100
2 (химароритраль)	19	100
3 (холодноводная креналь)	3	66,667
4 (эуритраль)	21	88,952
5 (прибрежная кромка)	25	92
6 (пелоритраль)	17	94,118
7 (гаммарокреналь)	22	95,455
8 (креналь)	7	85,714
9 (кренопелаль)	10	80
10 (пелаль)	8	100

Таким образом, было проведено исследование разных типов водотоков (от ручьев до относительно крупных рек) из четырех районов Хабаровского края. Отбор проб проводился в соответствии с конфигурацией мезобиотопов – визуально заметными видимо однородными участками речного дна масштаба первых метров. Этот подход обычен для планирования исследований сообществ пресноводных макробеспозвоночных (Pardo, Armitage, 1997; Thomson et al., 2001; Principe et al., 2007; Чертопруд, 2021).

Нами выделены достаточно отчетливые типы сообществ, основанных только на основании биологического сходства, без априорного выделения групп на основании биотопов. Ранее было показано, что классификация, основанная на биологических данных может быть сильнее, чем основанная на принадлежности к биотопу (Waite et al., 2000).

Значения факторов среды для типов сообществ, выделенных на основании биологического сходства, достоверно различаются, таким образом, удалось подтвердить привязку сообществ беспозвоночных к биотопам для обследованного региона. Особенности сообществ, приуроченных к биотопам, соответствуют описанным ранее в литературе для других регионов. Так, ранее отмечалась фаунистическая бедность песчаных биотопов (Pardo, Armitage, 1997; Roux, Clinton, 2023) и большее по сравнению с песчаными богатство илистых (Pardo, Armitage, 1997), что подтверждается нашими результатами (10 таксонов отмечено для псаммопелали, 34 – для пелали. Группы с наибольшим таксономическим разнообразием: химароритраль (79 таксонов) и эуритраль (87 таксонов) – с медианной скоростью 0,675 м/с и 0,4 м/с соответственно, гаммарокреналь (83 таксона). Высокое таксономическое разнообразие на жестких субстратах при их высокой гетергенности (т.е. камни среднего размера) при скоростях течения от 11 до 120 см/с отмечалось в литературе (Degani et al., 1993; Beisel et al., 1998; Beauger et al., 2006; Korte, 2010; Roux, Clinton, 2023). Таксономическое разнообразие химаро- и

эуритрали выше, чем сообществ каменистой прибрежной кромки с медленным течением (60 таксонов), что тоже соответствует закономерностям, описанным в литературе (Pardo, Armitage, 1997).

Группа 8 (гаммарокреналь) также включает наибольшее число проб. Вероятно, причина высокого таксономического разнообразия – характерная для кренали мозаичность субстратов. Однако, для этой группы выявлен только один индикаторный вид, следовательно, основная масса видов, вероятно, относится к категории случайных.

Описанные нами типы сообществ частично подтверждают опубликованные ранее результаты. Выявлены типы сообществ, соответствующие эуритрали, химароритрали, гаммарокренали, эурипали (у нас – прибрежная кромка участков потамали), кренали, пелали, псаммопелали, кренопелали, малакорипали, отчасти пелоритрали, описанным раньше для Хабаровского края М.В. Чертопрудом с соавторами (Chertoprud et al., 2020), но не подтвержденным статистически. Кроме того, выявлен тип сообществ каменистой прибрежной кромки, близкий к описанным другими авторами прибрежной зоне плеса и слива (Тиунова, 2008), береговой зоне, накапливающей гравий (Takemon, 1997), прибрежной галечной зоне (Лабай, 2007). Этот тип сообществ приурочен к береговой кромке участков ритрали, но также может отмечаться в небольших водотоках с каменисто-гравийным субстратом и сравнительно низкой скоростью течения. Другой тип сообществ, отмеченных для о. Большой Шантар и р. Онгачан, по абиотическим условиям соответствующий ритрали, но с доминированием бокоплавов, сход с сообществами, описанными для Сахалина (Лабай и др., 2020). В целом, подтверждается биотопический подход В.И. Жадина, выделявшего сообщества каменистых, песчаных, илистых, глинистых грунтов макрофитов (Жадин, 1940; Жадин, Герд, 1961). Однако необходимо отметить, что эти внутри этих групп выделяются типы сообществ, отличающихся по составу и абиотическим факторам, а также существуют сообщества мозаичных (такие как креналь и рипаль) и смешанных (пелоритраль) биотопов. В большей степени наши результаты подтверждают выводы М.В. Чертопруда, выделявшего пять крупных типов сообществ: сообщества плотных грунтов (ритрали), мягких грунтов (пелали), зарослей макрофитов (фитали), ручьев и родников (кренали) и береговой кромки (рипали) (Чертопруд, 2021). В исследованном нами регионе сообщества фитали практически отсутствуют.

Описанные нами закономерности во многом соответствуют основным положениям, описанным в концепции речного континуума (Vannote et al., 1980). Так, типы биотопов с широкой представленностью измельчителей и собирателей в числе индикаторных таксонов (гаммарокреналь, креналь, кренопелаль) отличаются малой шириной русла (медианное значение – 1,5-3 м), т.е. относятся к верховьям рек, где доминирование измельчителей и собирателей прогнозируется концепцией речного континуума. Участки ритрали с

доминированием соскребателей расположены в среднем течении (медианное значение ширины русла для сообществ эу- и химароритрали, а также каменистой прибрежной кромки – 9-10 м), сообщества потамали с преобладанием собирателей среди индикаторных таксонов расположены на участках нижнего течения (медианная ширина русла – 50 м). Эти результаты также согласуются с закономерностями, описанными в концепции речного континуума. При этом сообщества пелали и псаммопелали по соотношению жизненных форм (широкая представленность измельчителей и собирателей близки к сообществам кренали и кренопелали (сообществам верхнего течения), но по показателю ширины русла – к ритрали (медианные значения – 8,5-9 м), т.е. по этому показателю их можно отнести к сообществам среднего течения.

В основе концепции речного континуума лежит идея плавных закономерных изменений сообществ при движении от истока до устья. При этом сообщества участков, прилегающих друг к другу в пространстве, должны быть более сходны друг с другом, чем сообщества пространственно удаленных участков. В нашем случае пробы, отобранные на разных субстратах одного сегмента русла длиной 10-30 м, относятся к разным типам сообществ. Таким образом, локальный тип биотопа в большей степени влияет на степень сходства проб, чем положение в русле реки. Это подтверждает идею мозаичности сегментов русла, отраженную в концепции динамики пятен (Townsend, 1989). С точки зрения В.В. Богатова (Богатов, 2013), концепции динамики пятен и речного континуума не являются взаимоисключающими, т.к. несмотря на мозаичность русла, число и разнообразие рефугиумов закономерно изменяется при движении от истока к устью, а таксономическое богатство сообществ ритрали является результатом гетерогенности этого типа биотопа, т.е., большим количеством доступных рефугиумов.

Концепция речного континуума фокусируется на линейной природе речных экосистем, тогда как реки являются комплексными структурами, включающими основное русло, различные биотопы со стоячей водой, подбереговые зоны затопления и пойменную зону (Thorpe et al., 2006). Кроме того, функционирование экосистемы каждого участка русла реки находится в зависимости от его геоморфологии и продольная последовательность этих участков уникальна для каждого водотока, хотя определенные закономерности продольного распределения этих участков существуют. Однако при прогнозировании распределения таких участков, или зон функциональных процессов (ЗФП), вдоль русла, необходимо учитывать особенности региона, такие как преобладающий рельеф (Poole, 2002; Thorpe et al., 2006).

В обследованном нами регионе преобладают сообщества биотопов с каменистыми субстратами и сообщества мозаичных ручьевых биотопов (креналь). Зачастую к одному типу сообществ относятся пробы из разных водотоков, что подтверждает вывод о том, что участки,

принадлежащие к схожим зонам функциональных процессов, даже при их расположении в разных точках речной сети, обладают большим биологическим сходством, чем расположенные в одном водотоке, но в разных ЗФП (Thorp et al., 2006). Биотопы со стоячей водой включают прибрежные зоны, мелководные заливы, боковые ответвления русла, аллювиальные увлажненные участки и частично изолированные от основного русла старицы (Thorp et al., 2006). В нашем случае к подобным биотопам относятся небольшие по числу входящих проб биотопы с рыхлыми субстратами. Биотопы прибрежной кромки, прилегающие к биотопам ритрали, отражают явление накопления детрита в прибрежной полосе за счет замедленного течения (Thorp et al.).

Выявленные нами закономерности распределения таксономического и функционального состава макробеспозвоночных подтверждают наличие «средового фильтра» (Poff, 1997; Schmera et al., 2013) или механизма «отбора видов» в парадигме метасообществ (Leibold et al., 2004). Индикаторные таксоны, выявленные для каждого типа сообществ, обладают признаками, позволяющими им существовать при абиотических условиях, характерных для биотопов, к которым приурочены эти типы сообществ. К достоверным индикаторным таксонам относятся около трети от всех встреченных в обследованных водотоках, что согласуется с другими опубликованными результатами (Merovich, Petty, 2010; Kubosova et al., 2010). При этом остальные таксоны не демонстрируют достоверной привязки к тому или иному типу сообществ. Почти для всех типов биотопов отмечены почти все жизненные формы по способу питания и добывания пищи. Таким образом, значительная часть организмов была отмечена для биотопов, не являющихся для них оптимальными, что, вероятно, отражает такой механизм формирования сообществ как «эффект массы» – когда организмы мигрируют в неблагоприятные для себя биотопы из соседних участков (Leibold et al., 2004).

Эффект массы и индивидуалистичность реакций беспозвоночных на изменения условия среды приводит к тому, что резкие границы между сообществами отсутствуют. Видовой состав изменяется плавно, каждый тип сообществ отличается невысоким уровнем внутреннего сходства между входящими в него пробами. Это явление характерно для сообществ макрозообентоса в водотоках (Wright et al., 1984; Heino et al., 2003; Kubosova et al., 2010; Merovich, Petty, 2010; Богатов, 2013). Отмечалось, что большинство беспозвоночных, населяющих водотоки, относится к так называемым «сорным» видам (Townsend, 1989). Эти виды являются хорошими колонизаторами, однако слабо конкурентоспособны. В водотоках практически не наблюдаются сукцессии, основанные на изменении биотопов ранними колонистами и последующем заселении видами последующих стадий (Thorp et al., 2006). Таким образом, среди пресноводных макробеспозвоночных практически отсутствуют виды-эдификаторы, способные создавать дискретные сообщества. Тем не менее, очевидно, что

распределение макрозообентоса не является случайным и равномерным. В нашем случае явно можно говорить о квантованности распределения макробеспозвоночных в понимании Ипатова и Кириковой (Ипатов, Кирикова, 1997), с наличием относительно однородных по условиям среды и населяющим организмам участков и дифференцированностью экотопов в качестве основной причины квантованности.

Для сообществ, выделенных по таксономическому составу, прослеживается выраженная приуроченность к бассейнам. Так, одна из крупных групп, относящихся к типу кренали, относится к бассейну Анюя (гаммарокреналь), другая – к региону Шантарских островов. Только группы 4 (кренопелаль), 5 (химароритраль) и 7 (эуритраль) включают пробы из двух бассейнов (Анюя и Баджала). При этом десять из одиннадцати типов сообществ, выделенных по жизненным формам, включают пробы более, чем из одного бассейна. Это подтверждает сделанный на основании анализов DisILM и ANOSIM вывод, что на таксономическое распределение влияют как локальные факторы среды, так и географический фактор, в то время как для распределения по функциональному составу локальные факторы среды выходят на первое место.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе выполнения работы нам удалось выявить основные закономерности распределения макрозообентоса в водотоках четырех водосборных бассейнов Хабаровского края. Статистически подтверждено существование типов сообществ макробеспозвоночных, приуроченных к определенным биотопам. Для каждого типа сообществ определен набор достоверных индикаторных таксонов (встречающихся в большинстве проб, принадлежащих к данному типу и не встречающихся в пробах за его пределами). Для распределения таксономического состава важнейшим определяющим фактором являлась принадлежность к водосборному бассейну, локальные факторы среды влияли на распределение в меньшей степени.

Для функционального состава сообществ (распределения функциональных групп по способу передвижения и добывания пищи) так же выявлены достоверные типы сообществ, индикаторные функциональные группы и биотопы, с которыми эти типы сообществ связаны. Для функционального распределения фактор принадлежности к водосборному бассейну практически не значим, т.к. один тип сообщества может объединять пробы с различным таксономическим, но сходным функциональным составом. Средовой фильтр выглядит основным механизмом, формирующим функциональный состав сообществ, для таксономического состава больше выражены пространственные факторы, отраженные в принадлежности к водосбору, что совпадает с литературными данными для Китая, но противоречит данным по бореальным рекам (Ge et al., 2021; Jiang et al., 2021).

Сравнение выделения сообществ по сходству таксономического и функционального состава позволяет разграничить влияние географического фактора и локальных факторов среды. По нашему мнению, необходимы дальнейшие исследования в этом направлении, с включением других признаков организмов и сочетаний этих признаков, для более ясного понимания механизмов взаимодействия организмов со средой обитания.

Доля объясненного известными факторами среды распределения варьирует от приблизительно от 20 % до 60 % таксономического состава и от 30% до 50 % – функционального в зависимости от выборки. Относительная значимость факторов в разных выборках также различается.

Достоверными индикаторными таксонами для какого-либо типа сообществ являются около трети от всех отмеченных таксонов рангов рода и вида. Распределение индикаторных таксонов в большей степени отражает абиотические условия биотопов, к которым приурочены сообщества, по сравнению с распределением всего таксономического состава. Почти для всех сообществ отмечены представители всех жизненных форм, но индикаторные таксоны

представлены преимущественно жизненными формами, в наибольшей степени приспособленными к условиям биотопа. Таким образом, условия среды служат фильтром, обеспечивая существование наборов достоверных индикаторных таксонов и жизненных форм, в наибольшей степени адаптированных к условиям среды. Однако, многие организмы отмечены на биотопах, не являющихся для них оптимальными, а многие, вероятно, вообще не демонстрируют выраженных предпочтений того или иного субстрата. Можно предположить, что эти таксоны и обеспечивают связность и взаимовлияние сообществ в речных бассейнах, объединяя их в метасообщество через расселительные процессы.

Выявленные нами закономерности частично соответствуют концепции речного континуума (Vannote et al., 1980). В верховьях рек и ручьях среди индикаторных таксонов преобладают собиратели и измельчители крупной органики, что отражает процессы активного поступления аллохтонного органического вещества с территории водосбора на этих участках. Собиратели также составляют большинство индикаторных таксонов в нижних участках относительно крупных рек, что является показателем наличия мелкодисперсной органики, поступающей с участков ниже по течению. В среднем течении и водотоках среднего размера среди индикаторных таксонов преобладают соскребатели, что отражает наличие развитых водорослевых обрастаний. Однако достаточно часто соседние пробы относятся к разным типам сообществ, а один тип сообществ включает пробы из пространственно удаленных участков и разных водотоков, что противоречит идее плавных изменений биоты от истока к устью, положенной в основу концепции речного континуума. Это явление отражает мозаичное распределение биотопов и в большей степени соответствует концепции синтеза речных экосистем, согласно которой сообщества сходных функциональных зон обладают большим сходством, чем пространственно близкие сообщества из разных функциональных зон реки (Thorp et al., 2006). На природу функциональной зоны может влиять ее положение в русле реки, но также такие факторы, как, например, геология бассейна.

По нашему мнению, предложенный в настоящей работе подход к анализу распределения макробеспозвоночных текущих вод полезен для объяснения механизмов функционирования этих экосистем, может применяться в других географических и климатических зонах и включать исследования различных пространственных масштабов.

ВЫВОДЫ

1. В ходе исследования в водотоках бассейна Анюя, бассейна Баджала и водотоках мыса Врангеля и о. Большой Шантар выявлено 227 таксонов макробеспозвоночных преимущественно рангов рода и вида. Более 90% таксономического разнообразия составляют насекомые. Выявленные таксоны относятся к 24 функциональным единицам, представляющим собой сочетание функциональных групп по способу передвижения и способу добывания пищи.

2. Учетными в анализе факторами среды объясняется 32% изменчивости распределения таксономического состава беспозвоночных, ключевым фактором является принадлежность к бассейну (объясняет 16% распределения). Для каждого водосборного бассейна в отдельности доля объясненного распределения и относительная значимость факторов меняется, но, в большинстве случаев, субстрат является одним из наиболее значимых.

3. Для функционального состава беспозвоночных значимость принадлежности к бассейну резко снижается, и на первое место выходит фактор субстрата – 22% вариаций распределения объясняются субстратом, и только 6% – принадлежностью к бассейну. Для состава жизненных форм, в большинстве случаев, возрастает доля вариаций распределения, объясненных абиотическими факторами среды, но набор факторов и их соотношение по степени значимости остается схожим с таковыми для таксономического состава.

4. Для таксономического состава выделено 12 статистически достоверных групп проб, для которых определены индикаторные таксоны и достоверно различающиеся факторы среды. Самые широко представленные группы относятся к сообществам ритрали, кренали и потамали, сообщества пелали являются второстепенными.

5. Для жизненных форм выделено 10 статистически достоверных групп проб, также выделены индикаторные жизненные формы и достоверно различающиеся факторы среды.

6. В крупных пространственных масштабах для таксономического состава макрозообентоса географический фактор обладает высокой значимостью, сопоставимой по значимости с факторами среды, тогда как распределение по функциональному составу регулируется преимущественно локальными факторами среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арефина, Т.И. Фауна водных насекомых бассейна реки Тауй (Магаданская область) / Т.И. Арефина, П.Ю. Иванов, С.Л. Кочарина, Г.Ш. Лафер, М.А. Макаrenchенко, В.А. Тесленко, Т.М. Тиунова, Е.В. Хаменкова // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. – 2003. – № 2. – С. 45–60.

Арефина, Т.И. Фауна ручейников (Insecta, Trichoptera) Еврейской автономной области (Дальний Восток России) / Т.И. Арефина // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. – 2005. – № 3. – С. 312–327.

Астахов, М.В. Потенциал утилизации аллохтонных беспозвоночных амфиподами *Gammarus koreanus* Uéno / М.В. Астахов, А.В. Скрипцова // Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. – 2020. – Т. 92, № 95. – С. 28–38.

Баканов, А.И. Состояние сообществ донных организмов Верхней Волги (территория Ярославской области) / А.И. Баканов, Б.А. Флеров // Биология внутренних вод. – 1996. – № 1. – С. 79 – 84.

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

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

Винокуров, Н.Н. Предварительные данные по фауне полужесткокрылых насекомых (Heteroptera) островов залива Петра Великого (Японское море) / Н.Н. Винокуров, Е.В. Канюкова, К.А. Остапенко, М.Е. Сергеев // Евразийский энтомологический журнал. – 2021. – Т. 20, № 1. – С. 15–20.

Воробьева, Л.В. Закономерности распределения макрозообентоса в некоторых реках европейской части России и сопредельных территорий / Л.В. Воробьева, И.С. Решетов, А.И. Азовский, Н.П. Ковачева, Е.С. Чертопруд // Зоологический журнал. – 2020. – Т. 99, № 8. – С. 843–865.

Вшивкова, Т.С. Итоги исследования трихoptерофауны (Insecta: Trichoptera) Камчатки: к 100-летию юбилею И.М. и В.Я. Леванидовых / Т.С. Вшивкова, И.А. Засыпкина, Л.Е. Лобкова // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: тез. докл. XIV Междунар. науч. конф. (14-15 нояб. 2013 г.). – Петропавловск-Камчатский, 2013. – С. 183–190.

Вшивкова, Т.С. Первые данные по фауне ручейников (Insecta, Trichoptera) водотоков и водоёмов бассейна залива Восток (залив Петра Великого, Приморский край) / Т.С. Вшивкова,

О.С. Флинт, Р.В. Холзентал, К.М. Чер, П.Б. Франдсен, Р.Е. Томсон, А.Б. Егоров // Жизнь пресных вод. – Владивосток. – 2013. – Вып.1. – С. 123–143.

Вшивкова, Т.С. Ручейники (Insecta, Trichoptera) Западного Приханковья (Пограничный и Ханкайский районы, Приморский край) / Т.С. Вшивкова // Жизнь пресных вод. – Владивосток. – 2016. – Вып.2. – С.147–173.

Гланц, С. Медико-биологическая статистика. / С. Гланц. – М.: Практика, 1999. – 459 с.

Горовая, Е.А. Динамика структуры сообщества поденок (Insecta, Ephemeroptera) малой лососевой реки (Южное Приморье, Россия) / Е.А. Горовая // Биология внутренних вод. – 2022. – № 6. – С. 793–802.

Горовая, Е.А. Жизненный цикл *Ameletus cedrensis* Sinitshenkova, 1977 (Insecta, Ephemeroptera) в условиях малого водотока (Южное Приморье) / Е.А. Горовая // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. – 2017. – № 7. – С. 61–66.

Горовая, Е.А. Фенология подёнок (Ephemeroptera, Insecta) юга Дальнего Востока России / Е.А. Горовая // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. – 2014. – № 6. – С. 165–175.

Государственный водный реестр [Электронный ресурс]. Режим доступа свободный: <https://textual.ru/gvr/>. (Дата обращения: 21.08.2024)

Димитрюк, Е.Ю. Стрекозы (Insecta, Odonata) окрестностей г. Сковородино Амурской области / Е.И. Димитрюк, Е.И. Маликова // Проблемы экологии Верхнего Приамурья: сборник научных трудов в 2 т., под общ. ред. Л.Г. Колесниковой. – Благовещенск: Изд-во БГПУ. – 2008. – Вып.10, т. 2. – С. 4–19.

Жадин, В.И. Реки, озера и водохранилища СССР, их фауна и флора / В.И. Жадин, С.В. Герд – М.: Государственное учебно-педагогическое издательство Министерства просвещения РСФСР. – 1961. – 599 с.

Жадин, В.И. Фауна рек и водохранилищ / В.И. Жадин // Труды зоологического института АН СССР. – 1940. – Т. 5, № 3–4. – С. 519–919.

Живоглядова, Л.А. Сообщества подёнок, веснянок и ручейников малых рек Южного Сахалина на примере притоков р. Лютога / Л.А. Живоглядова, В.С. Лабай, Д.С. Даирова // Труды ВНИРО. – 2017. – Вып. 166. – С. 125–138.

Засыпкина, И.А. Анализ фауны амфибиотических насекомых побережья Тауйской губы / И.А. Засыпкина // Вестник СВНЦ ДВО РАН. – 2008а. – № 4. – С. 35–44.

Засыпкина, И.А. Веснянки (Insecta, Plecoptera) семейства Capniidae Севера Дальнего Востока (аннотированный список видов) / И.А. Засыпкина // Евразийский энтомологический журнал. – 2018. – Т. 17, № 2. – С. 92–99.

Засыпкина, И.А. Зообентос водотоков бассейна реки Хасын (побережье Тауйской губы Охотского моря) / И.А. Засыпкина, В.Л. Самохвалов // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2013. – Т. 15, № 3. – С. 2268–2276.

Засыпкина, И.А. Природная среда и разнообразие бентоса водотоков побережья залива Шелихова Охотского моря / И.А. Засыпкина, П.Е. Тихменев // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2011. – Е. 13, №1. – С. 1097–1101.

Засыпкина, И.А. Ручейники (Insecta, Trichoptera) севера Дальнего Востока России / И.А. Засыпкина // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. – 2011. – № 5. – С. 187–198.

Засыпкина, И.А. Сообщества донных макробеспозвоночных водотоков бассейна реки Анадырь / И.А. Засыпкина, В.Л. Самохвалов // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2011. – Т. 13, №1. – С. 1092–1096.

Засыпкина, И.А. Фауна водных моллюсков бассейна Верхнего Амура / И.А. Засыпкина // Пресноводные экосистемы бассейна реки Амур. – Владивосток: Дальнаука, 2008б. – С. 144–150.

Иванов, П.Ю. Фауна стрекоз (Odonata) бассейна озера Ханка / П.Ю. Иванов // Животный мир Дальнего Востока. – Благовещенск: Изд-во БГПУ. – 2002. – Вып. 4. – С. 47–60.

Ипатов, В.С. Фитоценология: учебник / В.С. Ипатов, Л.А. Кирикова – СПб.: Изд-во С.-Петербургского ун-та, 1997. – 316 с.

Колесников, Б.П. Очерк растительности Дальнего Востока / Б.П. Колесников – Хабаровск, 1955. – 104 с.

Колпаков, Е.В. Состав и особенности распространения пресноводных брюхоногих моллюсков (Gastropoda) на северо-востоке Приморья / Е.В. Колпаков // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. – 2003. – № 2. – С. 160–164.

Кочарина, С.Л. Структура сообществ донных беспозвоночных некоторых водотоков бассейна р. Тауй (Магаданская область) / С.Л. Кочарина, Е.В. Хаменкова // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. – 2003. – № 2. – С. 91–105.

Лабай, В.С. Зоогеографический очерк фауны высших раков (Crustacea Malacostraca) пресных и солоноватых вод острова Сахалин / В.С. Лабай // Труды СахНИРО. – 2011. – № 12. – С. 131–151.

Лабай, В.С. Макробентос кренали и ритрали типичной «лососевой» реки северо-восточной части о. Сахалин (на примере р. Даги) / В.С. Лабай, А.И. Новоселова, О.Н. Березова, О.Б. Шарлай, Т.С. Шпилько, В.Д. Никитин, А.П. Прохоров // Известия ТИНРО. – 2019. – № 196. – С. 138–154.

Лабай, В.С. Макробентос типичного малого водотока Южных Курильских островов (на примере ручья б/н, остров Шикотан) / В.С. Лабай, А.И. Новоселова, Е.В. Абрамова, О.Н.

Березова, Е.С. Корнеев, О.Б. Шарлай, Т.С. Шпилько // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2020. – №. 56. – С. 107–119.

Лабай, В.С. Распределение бентоса в нижней ритрале р. Поронай под воздействием некоторых абиотических факторов среды / В.С. Лабай // Труды СахНИРО. – 2007. – № 9. – С. 184–206.

Макаренко, В.П. Двустворчатые моллюски города Биробиджана / В.П. Макаренко, П.В. Лединский // Вестник ДВГСГА. Естественнонаучные знания. – 2011. – Т. 2, № 9. – С. 132–139.

Макарченко, Е.А. Первые итоги изучения фауны и таксономии хирономид (Diptera, Chironomidae) российского Дальнего Востока / Е.А. Макарченко, М.А. Макарченко, О.В. Зорина, И.В. Сергеева // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. – 2005. – № 3. – С. 394–420.

Макарченко, Е.А. Предварительные данные по фауне хирономид (Diptera, Chironomidae) бассейна реки Амур / Е.А. Макарченко, М.А. Макарченко, О.В. Зорина, Н.М. Яворская // Пресноводные экосистемы бассейна реки Амур. – Владивосток: Дальнаука, 2008. – С. 189–208.

Макарченко, Е.А. Фауна хирономид (Diptera, Chironomidae) острова Сахалин / Е.А. Макарченко, М.А. Макарченко, О.В. Зорина, С.К. Холин, И.В. Сергеева // Растительный и животный мир острова Сахалин (Материалы Международного сахалинского проекта). Часть 2. – Владивосток: Дальнаука, 2005. – С. 189–222

Маликова, Е.И. Первые материалы по видовому составу стрекоз (Insecta, Odonata) Зейского заповедника (Амурская область, Россия) / Е.И. Маликова // Амурский зоологический журнал. – 2014. – Т. VI, №3. – С. 256–259.

Маликова, Е.И. Стрекозы (Insecta, Odonata) Хинганского заповедника и его окрестностей / Е.И. Маликова // Животный мир Дальнего Востока. – Благовещенск: Изд-во БГПУ, 2002. – Вып. 4. – С. 61–78.

Никитина, И.А. Влияние изменения климата на характер пожароопасных сезонов в национальном парке «Ануйский» (Хабаровский край) / И.А. Никитина, И.Е. Гусакова // Мониторинг состояния и загрязнения окружающей среды: приземный климат, загрязняющие и климатически активные вещества: мат-лы III всеросс. научн. конф. с межд. участием. – Москва, 2023. – С. 394–398.

Определитель насекомых Дальнего Востока России / под ред. А.С. Лелея. – Владивосток: Дальнаука, 2006. – Т. VI, ч. 4. – 936 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий / под ред. С.Я. Цалолихина. – СПб.: ЗИН РАН, 1994. – Т. 1. – 397 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий / под ред. С.Я. Цалолихина. – СПб.: ЗИН РАН, 1997. – Т. 3. – 439 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий / под ред. С.Я. Цалолихина. – СПб.: ЗИН РАН, 1999. Т. 4. – 998 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий / под ред. С.Я. Цалолихина. – СПб.: ЗИН РАН, 2001. – Т. 5. – 836 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий / под ред. С.Я. Цалолихина. – СПб.: Наука, 2004. – Т. 6. – 528 с.

Прозорова, Л.А. Моллюски рода *Parafossarulus* (Caenogastropoda, Rissooidea, Bithyniidae) в бассейне реки Амур / Л.А. Прозорова, В.П. Макаренко, Т.Я. Ситникова // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. – 2014а. – № 6. – 552–560.

Прозорова, Л.А. Особенности распространения пресноводной малакофауны на Дальнем Востоке России и его биогеографическое районирование / Л.А. Прозорова // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. – 2001. – № 1. – С. 112–125.

Прозорова, Л.А. Оценка разнообразия амуро-приморской пресноводной малакофауны (юг Дальнего Востока России) / Л.А. Прозорова // Биота и среда природных территорий. – 2022. – Т. 10, № 2. – С. 5–18.

Прозорова, Л.А. Пресноводные моллюски заповедника «Кедровая Падь» (Приморский край) / Л.А. Прозорова, М.В. Астахов // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. – 2008. – № 4. – 130–133.

Прозорова, Л.А. Распространение моллюсков-живородок Viviparoidea (Caenogastropoda, Architaenioglossa) в бассейне Амура / Л.А. Прозорова, В.П. Макаренко, И.В. Балан // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. – 2014б. – № 6. – С. 543–551.

Семенченко, В.П. Принципы и системы биоиндикации текущих вод / В.П. Семенченко. – Минск: «Орех», 2004. – 125 с.

Сидоров, Д.А. Фауна водяных осликов (Crustacea, Isopoda, Asellidae) пресных вод Дальнего Востока и сопредельных территорий / Д.А. Сидоров // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. – 2005. – № 3. – С. 255–274.

Тесленко, В.А. Новые указания веснянок (Insecta, Plecoptera) для бассейнов рек Бурея и Зея / В.А. Тесленко // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. – 2014. – № 6. – 654–659.

Тесленко, В.А. Определитель веснянок (Insecta, Plecoptera) России и сопредельных стран. Имаго и личинки / В.А. Тесленко, Л.А. Жильцова. – Владивосток: Дальнаука, 2009. – 382 с.

Тиунова, Т.М. Поденки (Insecta, Ephemeroptera) бассейна реки Анжуй (Хабаровский край) / Т.М. Тиунова // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. – 2019. – № 8. – С. 155–165.

Тиунова, Т.М. Поденки (Insecta, Ephemeroptera) северного Сихотэ-Алиня (эколого-фаунистический обзор и значение в питании рыб) / Т.М. Тиунова, Г.А. Коротенко // Известия ТИНРО. – 2008. – № 154. – С. 165–188.

Тиунова, Т.М. Состав и структура сообществ зообентоса микробиотопов в метаритрали малой предгорной реки умеренно холодноводного типа / Т.М. Тиунова // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. – 2008. – № 4. – С. 31–45.

Тиунова, Т.М. Трофическая структура сообществ беспозвоночных в экосистемах лососевых рек юга Дальнего Востока / Т.М. Тиунова // Экология. – 2006. – № 5. – С. 1–7.

Тиунова, Т.М. Фауна поденок (Insecta, Ephemeroptera) Нижнего Амура и его левобережных притоков / Т.М. Тиунова, Е.А. Горовая // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. – 2011. – № 5. – С. 522–539.

Тиунова, Т.М. Экологическая классификация реофильных личинок поденок (Ephemeroptera) юга российского Дальнего Востока / Т.М. Тиунова // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. – 2005. – № 3. – С. 113–117.

Чебанова, В.В. Бентос лососевых рек Камчатки / В.В. Чебанова – М.: Изд-во ВНИРО, 2009. – 172 с.

Чертопруд, М.В. Основные классы реофильных сообществ макробеспозвоночных и их региональная изменчивость в Евразии / М.В. Чертопруд // Биология внутренних вод. – 2021. – № 5. – С. 481–500.

Шитиков, В.К. Дифференциация экологических ниш на примере донных сообществ Среднего и Нижнего Поволжья / В.К. Шитиков, Т.Д. Зинченко, Л.В. Головатюк // Поволжский экологический журнал. – 2022. – № 1. – С. 94–108.

Шлотгауэр, С.Д. Особенности формирования высокогорной флоры хребта Баджал (Хабаровский край) / С.Д. Шлотгауэр // Сибирский экологический журнал. – 2014. – № 1. – С. 35–42.

Шлотгауэр, С.Д. Растительный покров Шантарских островов / С.Д. Шлотгауэр, М.В. Крюкова // География и природные ресурсы. – 2012. – № 3. – С. 110–114.

Шлотгауэр, С.Д. Реликтовые черты лесной растительности национального парка «Ануйский» (Хабаровский край) / С.Д. Шлотгауэр // Региональные проблемы. – 2016. – Т. 19, № 3. – С. 38–48.

Яворская, Н.М. Донные беспозвоночные левобережных притоков нижнего Амура (Хабаровский Край) / Н.М. Яворская // Региональные проблемы. – 2016. – Т. 19, № 3. – С. 62–72.

Яворская, Н.М. Зообентос водотоков и водоемов заповедника «Болоньский» (Россия) / Н.М. Яворская // *Nature Conservation Research. Заповедная наука.* – 2020а. – Т. 5, № 2. – С. 64–79.

Яворская, Н.М. Зообентос лососевых рек национального парка «Ануйский» (Хабаровский край, Россия) / Н.М. Яворская // *Амурский зоологический журнал.* – 2021. – Т. XIII, № 2. – С. 183–201.

Яворская, Н.М. Зообентос реки Правая (заказник «Хехцирский», Хабаровский край) / Н.М. Яворская, М.А. Климин // *Вестник ДВО РАН.* – 2019. – № 1. – С. 34–43.

Яворская, Н.М. Количественная характеристика зообентоса водотоков заповедника «Комсомольский» (Нижнее Приамурье) / Н.М. Яворская // *Амурский зоологический журнал.* – 2024. – Т. XVI, № 1. – С. 146–173.

Яворская, Н.М. Личинки хирономид (Diptera, Chironomidae) рек бассейна р. Амур и материкового побережья Татарского пролива / Н.М. Яворская // *Известия ТИНРО.* – 2008. – № 152. – С. 201–214.

Яворская, Н.М. Оценка качества вод рек и ручьев хребта Хехцир (Хабаровский кр.) по структуре зообентоса / Н.М. Яворская // *Евразийский энтомологический журнал.* – 2022. – № 21. – С. 119–126.

Яворская, Н.М. Структура сообществ донных беспозвоночных животных реки Левая (Бассейн реки Амур) (Хабаровский край) / Н.М. Яворская // *Амурский зоологический журнал.* – 2015. – Т. VII, № 1. – С. 14–19.

Яворская, Н.М. Таксономический состав донных беспозвоночных водотоков заповедника «Комсомольский» (Хабаровский край) / Н.М. Яворская, В.В. Бобровский // *Амурский зоологический журнал.* – 2023. – Т. XV, № 3. – С. 657–678.

Яворская, Н.М. Таксономический состав и количественные показатели зообентоса нижнего течения реки Большая Пёра (бассейн р. Зея, Амурская область) / Н.М. Яворская // *Амурский зоологический журнал.* – 2020б. – Т. XII, № 2. – С. 84–97.

Яворская, Н.М. Фауна комаров-звонцов (Diptera, Chironomidae) природного заповедника "Большехехцирский" (Хабаровский край) / Н.М. Яворская, М.А. Макаrenchенко, О.В. Орёл, Е.А. Макаrenchенко // *Евразийский энтомологический журнал.* – Т. 16, № 2. – С. 180–191.

Якубович, В.С. К фауне стрекоз (Odonata) нижнего течения реки Уссури, Хабаровский край // *Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова.* – 2014. – Вып. XXV. – С. 41–48.

Якубович, В.С. Новые сведения к фауне стрекоз (Insecta, Odonata) нижнего Амура / В.С. Якубович // *Животный мир Дальнего Востока: сборник научных трудов.* – Благовещенск: Изд-во БГПУ, 2007 – Вып. 6. – С. 10–12.

Яныгина, Л.В. Пространственные аспекты организации сообществ макробеспозвоночных горных водотоков Алтая / Л.В. Яныгина // Биология внутренних вод. – 2022. – № 6. – С. 759–765.

Akaike, H. Information theory as an extension of the maximum likelihood principle / H. Akaike // Proceedings, 2nd International Symposium on Information Theory. – Budapest: Akademiai Kiado, 1973. – P. 267–281.

Anderson, M.J. PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods / M.J. Anderson, R.N. Gorley, K.R. Clarke – Plymouth, UK: PRIMER-E, 2008.

Arefina, T.I. A new species of the genus *Stactobiella* Martynov with reassignment of *Stactobiella tshistjakovi* (Arefina et Morse, 2002) and new records of micro-caddisflies (Trichoptera: Hydroptilidae) from the Russian Far East / T.I. Arefina // Euroasian Entomological Journal. – 2004. – Vol. 3, Issue 3. – P. 209–211.

Arefina, T.I. Caddisflies of the family Ecnomidae MacLachlan (Insecta: Trichoptera) of the Russian Far East / T.I. Arefina // Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings. – 2003. – Vol. 2. – P. 178–183.

Arefina, T.I. Two new species of caddisflies (Insecta: Trichoptera) from the Russian Far East / T.I. Arefina // Far Eastern Entomologist. – 2002. – No. 112. – P. 1-7.

Astorga Roine, A. Macroinvertebrate community composition and richness along extreme gradients: The role of local, catchment, and climatic variables in Patagonian headwater streams / A. Astorga Roine, B. Reid, L. Uribe, P. Moreno-Meynard, P. Fierro, I. Madriz, R.G. Death // Freshwater Biology. – 2022. – Vol. 67, Issue 3. – P. 445–460.

Astorga, A. Habitat heterogeneity drives the geographical distribution of beta diversity: the case of New Zealand stream invertebrates / A. Astorga, R. Death, F. Death, R. Paavola, M. Chakraborty, T. Muotka // Ecology and Evolution. – 2014. – Vol. 4, Issue 13. – P. 2693–2702.

Beauger, A. The distribution of macroinvertebrate assemblages in a reach of the River Allier (France), in relation to riverbed characteristics / A. Beauger, N. Lair, P. Reyes-Marchant, J.-L. Peiry // Hydrobiologia. – 2006. – Vol. 571. – P. 63–76.

Beisel, J.-N. The spatial heterogeneity of a river bottom: a key factor determining macroinvertebrate communities / J.-N. Beisel, P. Usseglio-Polatera, J.-C. Moreteau // Hydrobiologia. – 2000. – Vol. 422/423. – P. 163–171.

Beisel, J.-N. Stream community structure in relation to spatial variation: the influence of mesohabitat characteristics / J.-N. Beisel, P. Usseglio-Polatera, S. Thomas, J.-C. Moreteau // Hydrobiologia. – 1998. – Vol. 389. – P. 73–88.

Bo, T. Contribution of beta diversity in shaping stream macroinvertebrate communities among hydro-ecoregions / T. Bo, A. Doretto, M. Levrino, S. Fenoglio // *Aquatic Ecology*. – 2020. – Vol. 54. – P. 957–971.

Boyero, L. Latitudinal gradient of nestedness and its potential drivers in stream detritivores / L. Boyero, R.G. Pearson, C.M. Swan, C. Hui, R.J. Albariño, M. Arunachalam, M. Callisto, J. Chará, A.M. Chará-Serna, E. Chauvet, A. Cornejo, D. Dudgeon, A.C. Encalada, V. Ferreira, M.O. Gessner, J. Gonçalves, M.A.S. Graça, J.E. Helson, J.M. Mathooko, B.G. McKie, M.S. Moretti, C.M. Yule // *Ecography*. – 2015 – Vol. 38. – P. 1–7.

Boyero, L. Multiscale patterns of spatial variation in stream macroinvertebrate communities / L. Boyero // *Ecological Research*. – 2003. – Vol. 18. – P. 365–379.

Braun-Blanquet, J. *Pflanzensoziologie* / J. Braun-Blanquet – Wien: Springer, 1964.

Brierley, G.J. River styles, a geomorphic approach to catchment characterisation: implications for river rehabilitation in Bega Catchment, New South Wales, Australia / G.J. Brierley, K. Fryirs // *Environmental Management*. – 2000. – Vol. 25. – P. 661–679.

Brown, B.L. Dendritic network structure constrains metacommunity properties in riverine ecosystems / B.L. Brown, C.M. Swan // *Journal of Animal Ecology*. – 2010. – Vol. 79. – P. 571–580.

Brown, B.L. Metacommunity theory as a multispecies, multiscale framework for studying the influence of river network structure on riverine communities and ecosystems / B.L. Brown, C.M. Swan, D.A. Auerbach, E.H.C. Grant, N.P. Hitt, K.O. Maloney, C. Patrick // *Journal of the North American Benthological Society*. – 2011. – Vol. 30, Issue 1. – P. 310–327.

Burgazzi, G. Effect of microhabitats, mesohabitats and spatial position on macroinvertebrate communities of a braided river / G. Burgazzi, P. Vezza, G. Negro, L. Astegiano, R. Pellicanó, B. Pinna, P. Viaroli, A. Laini // *Journal of Ecohydraulics*. – 2021. – Vol. 6, Issue 3. – P. 1–10.

Calle-Martínez, D. Chironomid species, stream classification, and water-quality assessment: the case of 2 Iberian Mediterranean mountain regions / D. Calle-Martínez, J.J. Casas // *Journal of the North American Benthological Society*. – 2006. – Vol. 25, Issue 2. – P. 465–476.

Cañedo-Argüelles, M. Dispersal strength determines meta-community structure in a dendritic riverine network / M. Cañedo-Argüelles, K.S. Boersma, M.T. Bogan, J.D. Olden, I. Phillipsen, T.A. Schriever, D.A. Lytle // *Journal of Biogeography*. – 2015. – Vol. 42, Issue 4. – P. 778–790.

Chertoprud, M.V. Macrozoobenthic Communities of the Piedmont and Lowland Watercourses of the Lower Amur Region / M.V. Chertoprud, E.S. Chertoprud, L.V. Vorob'eva, D.M. Palatov, A.N. Tsyganov, I.S. Reshetov., N.P. Kovacheva // *Inland Water Biology*. – 2020. – Vol. 13, Issue 1. – P. 51–61.

Clarke, A. Macroinvertebrate diversity in headwater streams: a review / A. Clarke, R. Mac Nally, N. Bond, P.S. Lake // *Freshwater Biology*. – 2008. – Vol. 53. – P. 1707–1721.

Clarke, K.R. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation / K.R. Clarke, R.N. Gorley, P.J. Somerfield, R.M. Warwick – Plymouth: PRIMER-E, 2014.

Clements, F.E. Plant Succession. An analysis of the development of vegetation / F.E. Clements – Washington: Carnegie Institution, 1916. – 512 p.

Connell, J.H. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization / J.H. Connell, R.O. Slatyer // *American Naturalist*. – 1977. – Vol. 111. – P. 1119–1144.

Costa, S.S. Beta diversity in stream macroinvertebrate assemblages: among-site and among-microhabitat components / S.S. Costa, A.S. Melo // *Hydrobiologia*. – 2008. – Vol. 598. – P. 131–138.

Courtney, G.W. Order Diptera / G.W. Courtney, P.S. Cranston // *Freshwater Invertebrates*. – 2015. – Vol. I: Ecology and General Biology. – P. 1043–1058.

Cummins, K.W. Ecology and Distribution of Aquatic Insects / K.W. Cummins, R.W. Merritt, M.B. Berg // *An introduction to the aquatic insects of North America*. – Dubuque: Kendall Hunt, 2019. – P. 117–140.

Dallas, H.F. The effect of biotope-specific sampling for aquatic macroinvertebrates on reference site classification and the identification of environmental predictors in Mpumalanga, South Africa / H.F. Dallas // *African Journal of Aquatic Science*. – 2007a. – Vol. 32, Issue 2. – P. 165–173.

Dallas, H.F. The influence of biotope availability on macroinvertebrate assemblages in South African rivers: implications for aquatic bioassessment / H.F. Dallas // *Freshwater Biology*. – 2007b. – Vol. 52. – P. 370–380.

Death, R.G. Invertebrate community structure in streams of the Manawatu–Wanganui region, New Zealand: the roles of catchment versus reach scale influences / R.G. Death, M.K. Joy M.K. // *Freshwater Biology*. – 2004. – Vol. 49. – P. 982–997.

Degani, G. Relationship between current velocity, depth and the invertebrate community in a stable river system / G. Degani, G.N. Herbst, R. Ortal, H.J. Bromley, D. Levanon, Y. Netzer, N. Harari, H. Glazman // *Hydrobiologia*. – 1993. – Vol. 263. – P. 163–172.

Díaz, S. Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability / S. Díaz, A. Purvis, J.H.C. Cornelissen, G.M. Mace, M.J. Donoghue, R.M. Ewers, P. Jordano, W.D. Pearse // *Ecology and Evolution*. – 2013. – Vol. 3, Issue 9. – P. 2958–2975.

Doisy, K.E. Flow Conditions, Benthic Food Resources, and Invertebrate Community Composition in a Low-Gradient Stream in Missouri / K.E. Doisy, C.F. Rabeni // *Journal of the North American Benthological Society*. – 2001. – Vol. 20, Issue 1. – P. 17–32.

Eichhorn, M. Natural systems: the organisation of life / M. Eichhorn – Chichester: John Wiley and Sons, 2016. – 414 p.

Feminella, J.W. Correspondence between stream macroinvertebrate assemblages and 4 ecoregions of the southeastern USA / J.W. Feminella // Journal of the North American Benthological Society. – 2000. – Vol. 19, Issue 3. – P. 442–461.

Fery, H. Notes on the identity of *Oreodytes dauricus* (Motschulsky 1860) and other members of the *O. alaskanus*-clade (Coleoptera: Dytiscidae) / H. Fery, P.N. Petrov, Y. Alarie // Linzer biologische Beiträge. – 2007. – Vol. 39, Issue 1. – P. 65–78.

Fery, H. Notes on the identity of *Oreodytes okulovi* Lafer, 1988 (Coleoptera: Dytiscidae) / H. Fery, P.N. Petrov // Linzer biologische Beiträge. – 2014. – Vol. 46, Issue 2. – P. 1241–1254.

Finn, D.S. Variability and convergence in benthic communities along the longitudinal gradients of four physically similar Rocky Mountain streams / D.S. Finn, N.L. Poff // Freshwater Biology. – 2005. – Vol. 50. – P. 243–261.

Frissell, C.A. A Hierarchical Framework for Stream Habitat Classification: Viewing Streams in a Watershed Context / C.A. Frissell, W.J. Liss, C.E. Warren, M.D. Hurley // Environmental Management. – 1986. – Vol. 10, Issue 2. – P. 199–214.

Ge, Y. Stochasticity overrides deterministic processes in structuring macroinvertebrate communities in a plateau aquatic system / Y. Ge, X. Meng, J. Heino, J. García-Girón, Y. Liu, Z. Li, Z. Xie // Ecosphere. – 2021. – Vol. 12, Issue 7. – P. 1–18.

Gerth, W.J. Large-scale macroinvertebrate assemblage patterns from least-disturbed wadeable stream sites across the 48 contiguous US states / W.J. Gerth, A.T. Herlihy, J.C. Sifneos // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. – 2013. – Vol. 408, Issue 2. – P. 1–20.

Gleason, H.A. The individualistic concept of the plant association / H.A. Gleason // Bulletin of the Torrey Botanical Club. – 1926. – Vol. 53, Issue 1. – P. 7–26.

Göthe, E. Metacommunity structure in a small boreal stream network / E. Göthe, D.G. Angeler, L. Sandin // Journal of Animal Ecology. – 2013. – Vol. 82. – P. 449–458.

Green, M.D. Rethinking biodiversity patterns and processes in stream ecosystems / M.D. Green, K.E. Anderson, D.B. Herbst, M.J. Spasojevic // Ecological Monographs. – 2022. – Vol. 92, Issue 3. – P. 1–20.

Hamid, A. Assessment of ecological characteristics of macroinvertebrate communities and their relationship with environmental factors in a stream ecosystem / A. Hamid, S.U. Bhat, A. Jehangir // Chemistry and Ecology. – 2021. – Vol. 37, Issue 9-10. – P. 746–766.

Haritonov, A.Yu. Odonata of the Russian Far East: a summary / A.Yu. Haritonov, E.I. Malikova // Odonatologica. – 1998. – Vol. 27, Issue 3. – P. 375–381.

He, S. Elements of metacommunity structure of diatoms and macroinvertebrates within stream networks differing in environmental heterogeneity / S. He, K. Chen, J. Soininen, J. Heino, N. Ding N., B. Wang // Journal of Biogeography. – 2020. – Vol. 47, Issue 8. – P. 1–10.

He, S. Patterns in aquatic metacommunities are associated with environmental and trait heterogeneity / S. He, B. Wang, K. Chen, J. Soininen // *Freshwater Biology*. – 2023. – Vol. 68, Issue 1. – P. 91–102.

Heino, J. Control of stream insect assemblages: roles of spatial configuration and local environmental factors / J. Heino, H. Mykrä // *Ecological Entomology*. – 2008. – Vol. 33, Issue 5. – P. 614–622.

Heino, J. Defining macroinvertebrate assemblage types of headwater streams: implications for bioassessment and conservation / J. Heino, T. Muotka, H. Mykrä, R. Paavola, H. Hämäläinen, E. Koskenniemi // *Ecological Applications*. – 2003. – Vol. 13, Issue 3. – P. 842–852.

Heino, J. Ecological filters and variability in stream macroinvertebrate communities: do taxonomic and functional structure follow the same path? / J. Heino, H. Mykrä, J. Kotanen, T. Muotka // *Ecography*. – 2007. – Vol. 30. – P. 217–230.

Heino, J. Metacommunity ecology meets biogeography: effects of geographical region, spatial dynamics and environmental filtering on community structure in aquatic organisms / J. Heino, J. Soininen, J. Alahuhta, J. Lappalainen, R. Virtanen // *Oecologia*. – 2017. – Vol. 183. – P. 121–137.

Illies, J. Versuch einer allgemeinen biozonotischen Gliederung der Fließgewässer / J. Illies // *Int. Revue Ges. Hydrobiol.* – 1961. – Vol. 46. – P. 205.

Jacobus, L.M. Revision of Ephemerellidae Genera (Ephemeroptera) / L.M. Jacobus, W.P. McCafferty // *Transactions of the American Entomological Society*. – 2008. – Vol. 134 (1+2). – P. 185–274.

Jiang, X. The role of environmental conditions, climatic factors and spatial processes in driving multiple facets of stream macroinvertebrate beta diversity in a climatically heterogeneous mountain region / X. Jiang, B. Pan, W. Jiang, Y. Hou, H. Yang, P. Zhu, J. Heino // *Ecological Indicators*. – 2021. – Vol. 124. – 107407.

Johnson, R.K. Spatial scale and ecological relationships between the macroinvertebrate communities of stony habitats of streams and lakes / R.K. Johnson, W. Goedkoop, L. Sandin // *Freshwater Biology*. – 2004. – Vol. 49. – P. 1179–1194.

Jun, Y.-C. Spatial Distribution of Benthic Macroinvertebrate Assemblages in Relation to Environmental Variables in Korean Nationwide Streams / Y.-C. Jun, N.-Y. Kim, S.-H. Kim, Y.-S. Park, D.-S. Kong, S.-J. Hwang // *Water*. – 2016. – Vol. 8, Issue 27. – P. 1–20.

Kim, J.S. Bibliographic review, systematic status, and biogeographic notes on Korean and Far East Russian stoneflies (Insecta: Plecoptera) with their new Korean records / J.S. Kim, Y.J. Bae, L.A. Zhiltzova // *Korean Journal of Biological Sciences*. – 1998. – Vol. 2, Issue 4. – P. 419–425.

Kluge, N.J. Review of Ameletidae (Ephemeroptera) of Russia and adjacent lands / N.J. Kluge // *Russian Entomological Journal*. – 2007. – Vol. 16, Issue 3. – P. 245–258.

Kluge, N.J. Systematics of the mayfly taxon *Acentrella* (Ephemeroptera: Baetidae), with description of new Asian and African species / N.J. Kluge, E.A. Novikova // *Russian Entomological Journal*. – 2011. – Vol. – 20, Issue 1. – P. 1–56.

Korte, T. Current and substrate preferences of benthic invertebrates in the rivers of the Hindu Kush-Himalayan region as indicators of hydromorphological degradation / T. Korte // *Hydrobiologia*. – 2010. – Vol. 651. – P. 77–91.

Kosterin, O.E. Odonata collection from the Bureinskii State Nature Reserve, Khabarovskii Krai, Russia / O.E. Kosterin, I.I. Lyubechanskii // *Notulae odonatologicae*. – 2009. – Vol. 7, Issue 3. – P. 25–27.

Kubosova, K. Selection of indicative taxa for river habitats: a case study on benthic macroinvertebrates using indicator species analysis and the random forest methods / K. Kubosova, K. Brabec, J. Jarkovsky, V. Syrovatka // *Hydrobiologia*. – 2010. – Vol. 651. – P. 101–114.

Labay, V.S. Malacostraca (Arthropoda: Crustacea) of Fresh and Brackish Waters of Sakhalin Island: The Interaction of Faunas of Different Origins / V.S. Labay // *Recent Advances in Freshwater Crustacean Biodiversity and Conservation* (1st. Ed.). – CRC Press, 2021. – P. 19–66.

Lamouroux, N. Biological traits of stream macroinvertebrate communities: effects of microhabitat, reach, and basin filters / N. Lamouroux, S. Dolédec, S. Gayraud // *Journal of the North American Benthological Society*. – 2004. – Vol. 23, Issue 3. – P. 449–466.

Legendre, P. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data / P. Legendre, E.D. Gallagher // *Oecologia*. – 2001. – Vol. 129. – P. 271–280.

Legendre, P. Numerical Ecology, 3rd Edition / P. Legendre, L. Legendre – Elsevier, 2012. – Vol. 24. – 990 p.

Leibold, M.A. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology / M.A. Leibold, M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J.M. Chase, M.F. Hoopes, R.D. Holt, J.B. Shurin, R. Law, D. Tilman, M. Loreau, A. Gonzalez // *Ecology Letters*. – 2004. – Vol. 7. – P. 601–613.

Levanidova, I.M. A tabular check-list of caddisflies (Insecta, Trichoptera) of the Russian Far East / I.M. Levanidova, T.S. Vshivkova, T.I. Arefina, I.A. Zasyapkina // *Far-Eastern Entomologist*. – 1995. – Vol. 16. – P. 1–19.

Li, Z. Disentangling the effects of dispersal mode on the assembly of macroinvertebrate assemblages in a heterogeneous highland region / Z. Li, J. Wang, X. Meng, J. Heino, M. Meiqin Sun, X. Jiang, Z. Xie // *Freshwater Science*. – 2019. – Vol. 38, Issue 1. – P. 1–13.

Li, Z. Distance decay of benthic macroinvertebrate communities in amountain river network: Do dispersal routes and dispersal ability matter? / Z. Li, X. Chen, X. Jiang, J.D. Tonkin, Z. Xie, J. Heino // *Science of the Total Environment*. – 2021a. – Vol. 758. – 143630.

Li, Z. Spatio-temporal variation of macroinvertebrate metacommunity organization in a monsoon-climate region / Z. Li, J. Heino, Z. Song, X. Jiang, J. Wang, Z. Liu, X. Chen, X. Meng, J. Zhang, Z. Xie // *Journal of Biogeography*. – 2021b. – Vol. 48, Issue 12. – P. 3118–3130.

Li, Z. The drivers of multiple dimensions of stream macroinvertebrate beta diversity across a large montane landscape / Z. Li, J. Heino, Z. Liu, X. Meng, X. Chen, Y. Ge, Z. Xie // *Limnology and Oceanography*. – 2021c. – Vol. 66. – P. 226–236.

Lin, Z. Scales matter: regional environment factors affect α diversity but local factors affect β diversity of macroinvertebrates in Thousand Islands Lake catchment area / Z. Lin, C. Liu, K. Guo, K. Wang, L. Wijewardene, N. Wu // *Ecological Indicators*. – 2024. – Vol. 158. – 111561.

Makarchenko, E.A. A preliminary list of Chironomidae (Diptera) of the Primorye territory (Russian Far East) / E.A. Makarchenko, M.A. Makarchenko, O.V. Zorina // *Far Eastern entomologist*. – 1999. – Vol. 78. – P. 1–15.

Makarchenko, E.A. Review of subfamily Prodiamesinae (Diptera: Chironomidae) from the Russian Far East and bordering territory / E.A. Makarchenko, A.A. Semenchenko // *Zootaxa*. – 2023. – Vol. 5323, Issue 1. – P. 1–26.

Makarchenko, E.A. Review of the genus *Abiskomyia* Edwards (Diptera: Chironomidae: Orthocladiinae), with description of new taxa from the Russian Far East and bordering territories / E.A. Makarchenko, M.A. Makarchenko // *Zootaxa*. – 2015. – Vol. 3919, Issue 1. – P. 41–60.

Makarchenko, E.A. Review of the genus *Pseudosmittia* Edwards (Diptera: Chironomidae: Orthocladiinae) from the Russian Far East / E.A. Makarchenko, M.A. Makarchenko // *Russian Entomological Journal*. – 2008. – Vol. 17, Issue 2. – P. 217–228.

Makarchenko, E.A. Towards the taxonomy of *Corynoneura* Winnertz (Diptera: Chironomidae: Orthocladiinae) from the Russian Far East and Eastern Siberia / E.A. Makarchenko, M.A. Makarchenko, A.A. Semenchenko // *Zootaxa*. – 2019. – Vol. 4612, Issue 2. – P. 221–236.

Makarchenko, M.A. A preliminary chironomid list (Diptera, Chironomidae) of the Kamchatka peninsula and bordering territories / M.A. Makarchenko, E.A. Makarchenko, T.L. Vvedenskaja // *Far Eastern entomologist*. – 1997. – Vol. 40. – P. 1–7.

McCreadie, J.W. Patterns of co-occurrence of stream insects and an examination of a causal mechanism: ecological checkerboard or habitat checkerboard? / J.W. McCreadie, C.R. Bedwell // *Insect Conservation and Diversity*. – 2012. – Vol. 6, Issue 2. – P. 105–113.

Merovich, G.T. Continuous response of benthic macroinvertebrate assemblages to a discrete disturbance gradient: consequences for diagnosing stressors / G.T. Merovich, T. Petty // *Journal of the North American Benthological Society*. – 2010. – Vol. 29, Issue 4. – P. 1241–1257.

Merritt, R.W. Development and application of a macroinvertebrate functional-group approach in the bioassessment of remnant river oxbows in southwest Florida / R.W. Merritt, K.W. Cummins, M.B.

Berg, J.A. Novak, M.J. Higgins, K.J. Wessell, J.L. Lessard // *Journal of the North American Benthological Society*. – 2002. – Vol. 21, Issue 2. – P. 290–310.

Merrit, R.W. *Trophic Relationships of Macroinvertebrates* / R.W. Merrit, K.W. Cummins, M.B. Berg // *Methods in Stream Ecology*. – Elsevier Inc., 2017. – Vol. 1: Ecosystem Structure. – P. 413–434.

Minakawa, N. *Caddisflies (Trichoptera) of the Kuril Archipelago* / N. Minakawa, T.I. Arefina, T. Ito, T. Nozaki, N. Kuhara, H. Nishimoto, M. Uenishi, V.A. Teslenko, D.J. Bennett, R.I. Gara, K.L. Kurowski, P.B.H. Oberg, T.I. Ritchie, L.J. Weis // *Biodiversity and Biogeography of the Kuril Islands and Sakhalin*. – 2004. – Vol. 1. – P. 49–80.

Miserendino, M.L. *Macroinvertebrate assemblages in Andean Patagonian rivers and streams: environmental relationships* / M.L. Miserendino // *Hydrobiologia*. – 2001. – Vol. 444. – P. 147–158.

Munn, M.D. *The relative influence of geographic location and reach-scale habitat on benthic invertebrate assemblages in six ecoregions* / M.D. Munn, I.R. Waite, D.P. Larsen, A.T. Herlihy // *Environmental Monitoring and Assessment*. – 2009. – Vol. 154, Issue 1-4. – P. 1–14.

Mykrä, H. *Scale-related patterns in the spatial and environmental components of stream macroinvertebrate assemblage variation* / H. Mykrä, J. Heino, T. Muotka // *Global Ecology and Biogeography*. – 2007. – Vol. 16, Issue 2. – P. 149–159.

Newbold, J.D. *Nutrient spiraling in stream: The concept and its field measurement* / J.D. Newbold, J.W. Elwood, R.V. O'Neill, W. Winkle // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 1981. – Vol. 38. – P. 860–863.

Palmer, C.G. *Are macroinvertebrate assemblages in the Buffalo River, southern Africa, associated with particular biotopes?* / C.G. Palmer, J.H. O'Keeffe, A.R. Palmer // *Journal of the North American Benthological Society*. – 1991. – Vol. 10, Issue 4. – P. 349–357.

Pardo, I. *Species assemblages as descriptors of mesohabitats* / I. Pardo, P.D. Armitage // *Hydrobiologia*. – 1997. – Vol. 344. – P. 111–128.

Parsons, M. *Hierarchical patterns of physical–biological associations in river ecosystems* / M. Parsons, M.C. Thoms // *Geomorphology*. – 2007. – Vol. 89. – P. 127–146.

Parsons, M. *Scales of macroinvertebrate distribution in relation to the hierarchical organization of river systems* / M. Parsons, M.C. Thoms, R.N. Norris // *Journal of the North American Benthological Society*. – 2003. – Vol. 22, Issue 1. – P. 105–122.

Patrick, C.J. *The application of metacommunity theory to the management of riverine ecosystems* / C.J. Patrick, K.E. Anderson, B.L. Brown, C.P. Hawkins, A. Metcalfe, P. Saffarinia, T. Siqueira, C.M. Swan, J.D. Tonkin, L.L. Yuan // *Wiley Interdisciplinary Reviews Water*. – 2021. – Vol. 8, Issue 2. – P. 1–21.

- Peralta-Maraver, I. Environmental filtering and community delineation in the streambed ecotone / I. Peralta-Maraver, J. Galloway, M. Posselt, S. Arnon, J. Reiss, J. Lewandowski, A.L. Robertson // *Scientific Reports*. – 2018. – Vol. 8, Issue 1. – 15871.
- Poff, N.L. Functional trait niches of North American lotic insects: traits-based ecological applications in light of phylogenetic relationships / N.L. Poff, J.D. Olden, N.K.M. Vieira, D.S. Finn, M.P. Simmons, B.C. Kondratieff // *Journal of the North American Benthological Society*. – 2006. – Vol. 25, Issue 4. – P. 730–755.
- Poff, N.L. Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology / N.L. Poff // *Stream Ecology*. – 1997. – Vol. 16. – P. 391–409.
- Polazzo, F. A modelling approach to assess climate change impacts on taxonomic and functional diversity of European stream macroinvertebrates: Implications for water quality monitoring / F. Polazzo, S. Domisch, M. Flörke, A. Rico // *Ecological Indicators*. – 2024. – Vol. 166. – 112404
- Poole, G.C. Fluvial landscape ecology: addressing uniqueness within the river discontinuum / G.C. Poole // *Freshwater Biology*. – 2002. – Vol. 47. – P. 641–660.
- Potikha, E. The caddisfly faunas (Insecta, Trichoptera) of Protected Natural Areas in southern Far East Russia / E. Potikha, T. Vshivkova // *Zoosymposia*. – 2016. – Vol. 10. – P. 357–383.
- Potikha, E.V. A Taxonomic List of the Mayflies, Stoneflies and Caddisflies (Insecta: Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera) of the Sikhote-Alin Biosphere Reserve / E.V. Potikha // *Achievements in the Life Sciences*. – 2015. – Vol. 9. – P. 22–31.
- Principe, R.E. Do hydraulic units define macroinvertebrate assemblages in mountain streams of Central Argentina? / R.E. Principe, G.B. Raffaini, C.M. Gualdoni, A.M. Oberto, M.C. Corigliano // *Limnologica*. – 2007. – Vol. 37, Issue 4. – P. 323–336.
- Pringle, C.M. Patch dynamics in lotic systems: the stream as a mosaic / C.M. Pringle, R.J. Naiman, G. Bretscroco, J.R. Karr, M.W. Oswood, J.R. Webster, R.L. Welcomme, M.J. Winterbourn // *Journal of the North American Benthological Society*. – 1988. – Vol. 7, Issue 4. – P. 503–524.
- Rabeni, C.F. Testing the biological basis of a stream habitat classification using benthic invertebrates / C.F. Rabeni, K.E. Doisy, D.L. Galat // *Ecological Applications*. – 2002. – Vol. 12, Issue 3. – P. 782–796.
- Resh, V.H. Theoretical habitat templates, species traits, and species richness: a synthesis of long-term ecological research on the Upper Rhône River in the context of concurrently developed ecological theory / V.H. Resh, A.G. Hildrew, B. Statzner, C.R. Townsend // *Freshwater Biology*. – 1994. – Vol. 31. – P. 539–554.
- Rice, S.P. Tributaries, sediment sources, and the longitudinal organisation of macroinvertebrate fauna along river systems / S.P. Rice, M.T. Greenwood, C.B. Joyce // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. – 2001. – Vol. 58. – P. 824–840.

Richards, C. Catchment and reach-scale properties as indicators of macroinvertebrate species traits / C. Richards, R.J. Haro, L.B. Johnson, G.E. Host // *Freshwater Biology*. – 1997. – Vol. 37. – P. 219–230.

Roux, A.J. Evaluation of the Relationship between Stream Habitat Quality and Taxa and Trait Richness and Diversity in Piedmont Streams in North Carolina / A.J. Roux, S.M. Clinton // *Hydrobiology*. – 2023. – Vol. 2. – P. 363–381.

Sandin, L. Benthic macroinvertebrates in Swedish streams: community structure, taxon richness, and environmental relations / L. Sandin // *Ecography*. – 2003. – Vol. 26. – P. 269–282.

Sandin, L. Local, landscape and regional factors structuring benthic macroinvertebrate assemblages in Swedish streams / L. Sandin, R.K. Johnson // *Landscape Ecology*. – 2004. – Vol. 19. – P. 501–514.

Sartori, M. Order Ephemeroptera / M. Sartori, J.E. Brittain // *Freshwater Invertebrates*. – 2015. – Vol. I: Ecology and General Biology. – P. 873–892.

Sazhnev, A.S. New data on water beetles (Coleoptera: Gyrinidae, Haliplidae, Noteridae, Dytiscidae, Hydrophilidae, Elmidae) of Primorsky Krai (Russia) / A.S. Sazhnev, A.A. Prokin, M.E. Sergeev // *Russian Entomological Journal*. – 2021. – Vol. 30, Issue 3. – P. 264–274.

Schmera, D. Characterising functional strategies and trait space of freshwater macroinvertebrates / D. Schmera, J. Heino, J. Podani // *Scientific Reports*. – 2022. – Vol. 12. – 12283.

Schmera, D. Habitat filtering determines spatial variation of macroinvertebrate community traits in northern headwater streams / D. Schmera, T. Erős, J. Heino // *Community Ecology*. – 2013. – Vol. 14, Issue 1. – P. 77–88.

Schmidt-Kloiber, A. www.freshwaterecology.info - an online tool that unifies, standardises and codifies more than 20,000 European freshwater organisms and their ecological preferences / A. Schmidt-Kloiber, D. Hering // *Ecological Indicators*. – 2015. – Vol. 53. – P. 271–282

Schröder, M. Substratum associations of benthic invertebrates in lowland and mountain streams / M. Schröder, J. Kiesel, A. Schattmann, S.C. Jähnig, A.W. Lorenz, S. Kramm, H. Keizer-Vlek, P. Rolauffs, W. Graf, P. Leitner, D. Hering // *Ecological Indicators*. – 2013. – Vol. 30. – P. 178–189.

Sidorov, D.A. On a small collection of amphipods (Crustacea, Amphipoda) from the Lesser Kuril Chain / D.A. Sidorov // *Amurian Zoological Journal*. – 2023. – Vol. XV, No. 1. – P. 42–49.

Sidorov, D.A. Review of the genus *Asellus* E.L. Geoffroy, 1762 (Crustacea: Isopoda: Asellidae) from the Asian part of Russia, with description of plesiomorphic *A. turanaicus* sp.n. / D.A. Sidorov, S. Prevorčnik // *Arthropoda Selecta*. – 2016. – Vol. 25, Issue 2. – P. 157–169.

Silva, D.R.O. Visually determined stream mesohabitats influence benthic macroinvertebrate assessments in headwater streams / D.R.O. Silva, R. Ligeiro, R.M. Hughes, M. Callisto // *Environmental Monitoring and Assessment*. – 2014. – Vol. 186, Issue 9. – P. 5479–5488.

Siqueira, A.S. Non-flying and flying macroinvertebrates show similar beta diversity patterns caused by different factors at two spatial scales in Amazon streams / A.S. Siqueira, S.M. Boschilia, C.R.M. Santos, J. Heino, R. // *Aquatic Sciences*. – 2021. – Vol. 83, Issue 4. – 62.

Smith, M.J. AusRivAS: using macroinvertebrates to assess ecological condition of rivers in Western Australia / M.J. Smith, W.R. Kay, D.H.D. Edward, P.J. Papas, K. St. Richardson, J.C. Simpson, A.M. Pinder, D.J. Cale, P.H.J. Horwitz, J.A. Davis, F.H. Yung, R.H. Norris, S.A. Halse // *Freshwater Biology*. – 1999. – Vol. 41, Issue 2. – P. 269–282.

Southwood, T.R.E. Habitat, template for ecological strategies / T.R.E. Southwood // *Oikos*. – 1997. – Vol. 46. – P. 337–365.

Takemon, Y. Management of biodiversity in aquatic ecosystems: dynamic aspects of habitat complexity in stream ecosystems / Y. Takemon // *Biodiversity: an ecological perspective*. – New York: Springer-Verlag, 1997. – P. 259–275.

Teslenko, V.A. Stoneflies (Plecoptera) of the Russian Far East: diversity and zoogeography / V.A. Teslenko // *International Journal of Freshwater Entomology*. – 2009. – Vol. 31, Sup.1. – P. 693–706.

Thompson, R. A truce with neutral theory: local deterministic factors, species traits and dispersal limitation together determine patterns of diversity in stream invertebrates / R. Thompson, C. Townsend // *Journal of Animal Ecology*. – 2006. – Vol. 75, Issue 2. – P. 476–484.

Thomson, J.R. A geomorphological framework for river characterization and habitat assessment / J.R. Thomson, M.P. Taylor, K.A. Fryirs, G.J. Brierley // *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. – 2001. – Vol. 11. – P. 373–389.

Thomson, J.R. Are River Styles ecologically meaningful? A test of the ecological significance of a geomorphic river characterization scheme / J.R. Thomson, M.P. Taylor, G.J. Brierley // *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. – 2004. – Vol. 14. – P. 25–48.

Thorp, J.H. Introduction to Invertebrates of Inland Waters / J.H. Thorp, D.C. Rogers, W.W. Dimmick // *Freshwater Invertebrates*. – 2015. – Vol. I: Ecology and General Biology. – P. 3–22.

Thorp, J.H. The riverine ecosystem synthesis: biocomplexity in river networks across space and time / J.H. Thorp, M.C. Thoms, M.D. DeLong // *River Research and Applications*. – 2006. – Vol. 22, Issue 2. – P. 123–147.

Tiunova, T.M. Biodiversity and distribution of mayflies (Ephemeroptera) in the Russian Far East / T.M. Tiunova // *Aquatic Insects*. – 2009. – Vol. 31. – P. 671–691.

Tiunova, T.M. Chironomid community (Diptera: Chironomidae) of temporary stream of Southern Primorye, Russian Far East / T.M. Tiunova, E.A. Makarchenko // *Far Eastern Entomologist*. – 2020. – Vol. 414. – P. 1–10.

Tolonen, K.E. Ecological uniqueness of macroinvertebrate communities in high-latitude streams is a consequence of deterministic environmental filtering processes / K.E. Tolonen, K. Leinonen, J. Erkinaro, J. Heino // *Aquatic Ecology*. – 2018. – Vol. 52. – P. 17–33.

Tolonen, K.E. Environmental predictability of taxonomic and functional community composition in high-latitude streams / K.E. Tolonen, K. Leinonen, H. Marttila, J. Erkinaro, J. Heino // *Freshwater Biology*. – 2016. – Vol. 62, Issue 1. – P. 1–16.

Tonkin, J.D. Context dependency in biodiversity patterns of central German stream metacommunities / J.D. Tonkin, J. Heino, A. Sundermann, P. Haase, S.C. Jähnig // *Freshwater Biology*. – 2016. – Vol. 61. – P. 607–620.

Tonkin, J.D. Environmental Controls on River Assemblages at the Regional Scale: An Application of the Elements of Metacommunity Structure Framework / J.D. Tonkin, A. Sundermann, S.C. Jähnig, P. Haase // *PLoS ONE*. – 2015. – Vol. 10, Issue 8. – P. 1–19.

Townsend, C.R. Species traits in relation to a habitat templet for river systems / C.R. Townsend, A.G. Hildrew // *Freshwater Biology*. – 1994. – Vol. 31. – P. 265–275.

Townsend, C.R. Species traits in relation to temporal and spatial heterogeneity in streams: a test of habitat templet theory / C.R. Townsend, S. Dolédec, M.R. Scarsbrook // *Freshwater Biology*. – 1997. – Vol. 37. – P. 367–387.

Townsend, C.R. The influence of scale and geography on relationships between stream community composition and landscape variables: description and prediction / C.R. Townsend, S. Dolédec, R. Norris, K. Peacock, C. Arbuckle // *Freshwater Biology*. – 2003. – Vol. 48. – P. 768–785.

Townsend, C.R. The patch dynamics concept of stream community ecology / C.R. Townsend // *Journal of the North American Benthological Society*. – 1989. – Vol. 8, Issue 1. – P. 36–50.

Usseglio-Polatera, P. Biological and ecological traits of benthic freshwater macroinvertebrates: relationships and definition of groups with similar traits / P. Usseglio-Polatera, M. Bournaud, P. Richoux, H. Tachet // *Freshwater Biology*. – 2000. – Vol. 43, Issue 2. – P. 175–205.

Vannote, R.L. The River Continuum Concept / R.L. Vannote, G.W. Minshall, K.W. Cummins, J.R. Sedell, C.E. Cushing // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. – 1980. – Vol. 37, Issue 1. – P. 131–137.

Vasconcelos, M.D.C. Comparing the performance of different stream classification systems using aquatic macroinvertebrates / M.D.C. Vasconcelos, A.S. Melo, A. Schwarzbald // *Acta Limnologica Brasiliensia*. – 2013. – Vol. 25, Issue 4. – P. 406–417.

Vellend, M. Conceptual synthesis in community ecology / M. Vellend // *The Quarterly Review of Biology*. – 2010. – Vol. 85, Issue 2. – P. 183–206.

Vellend, M. *The Theory of Ecological Communities (MPB-57)* – M. Vellend. – Princeton, NJ: Princeton University Press, 2016. – 229 p.

Verberk, W.C.E.P. Delivering on a promise: integrating species traits to transform descriptive community ecology into a predictive science / W.C.E.P. Verberk, C.G.E. Noordwijk, A.G. Hildrew // *Freshwater Science*. – 2013. – Vol. 32, Issue 2. – P. 531–547.

Vorobjeva, L.V. General patterns of macrozoobenthos distribution in two rivers basins of the Khabarovsk Krai (Far East of Russia) / L.V. Vorobjeva, E.S. Chertoprud // *Nature Conservation Research. Заповедная наука*. – 2023. – Vol. 8, Issue 4. – P. 21–35.

Waite, I.R. Comparing strengths of geographic and nongeographic classifications of stream benthic macroinvertebrates in the Mid- Atlantic Highlands, USA / I.R. Waite, A.T. Herlihy, D.P. Larsen, D.J. Klemm // *Journal of the North American Benthological Society*. – 2000. – Vol. 19, Issue 3. – P. 429–441.

Wang, L. Species Diversity and Community Composition of Macroinvertebrates in Headwater Streams of Two Subtropical Neighboring Lowland Basins / L. Wang, X. Lv, J. Li, L. Tan, E.Z. Rizo, B.-P. Han // *Diversity*. – 2022. – Vol. 14. – 402.

Waringer, J. Larval morphology and identification of *Rhyacophila meyeri* McLachlan 1879 (Trichoptera: Rhyacophilidae) / J. Waringer, S. Vitecek, W. Graf // *Zootaxa*. – 2016. – Vol. 4093, Issue 4. – 565.

Webster, J.R. Effects of watershed perturbation on stream potassium and calcium dynamics / J.R. Webster, B.C. Patten // *Ecol. Monogr*. – 1979. – Vol. 49. – P. 57–72.

Weigel, B.W. Relative influence of variables at multiple spatial scales on stream macroinvertebrates in the Northern Lakes and Forest ecoregion, U.S.A. / B.W. Weigel, L. Wang, P.W. Rasmussen, J.T. Butcher, P.M. Stewart, T.P. Simon, M.J. Wiley // *Freshwater Biology*. – 2003. – Vol. 48. – P. 1440–1461.

Winemiller, K.O. Patch dynamics and environmental heterogeneity in lotic ecosystems / K.O. Winemiller, A.S. Flecker, D.J. Hoeinghaus // *Journal of the North American Benthological Society*. – 2010. – Vol. 29, Issue 1. – P. 84–99.

Wright, J.F. A preliminary classification of running-water sites in Great Britain based on macroinvertebrate species and the prediction of community type using environmental data / J.F. Wright, D. Moss, P.D. Armitage, T. Furse // *Freshwater Biology*. – 1984. – Vol. 14. – P. 221–256.

Wright, J.F. Development and use of a system for predicting the macroinvertebrate fauna in flowing waters / J.F. Wright // *Australian Journal of Ecology*. – 1995. – Vol. 20. – P. 181–197.

Wu, J. From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology / J. Wu, O.L. Loucks // *The Quarterly Review of Biology*. – 1995. – Vol. 70, Issue 4. – P. 439–466.

Yavorskaya, N.M. An updated checklist of Chironomidae (Diptera) from the Amur River basin (Russian Far East) / N.M. Yavorskaya, M.A. Makarchenko, O.V. Orel, E.A. Makarchenko // *Journal of Limnology*. – 2018. – Vol. 77, Issue 1. – P. 155–159.

Zwick, P., The Net-Winged Midges (Diptera: Blephariceridae) of the Russian Far East / P. Zwick, T. Arefina // Bonner Zoologische Beiträge. – 2005. – Vol. 53, Issue 3/4. – P. 333–35.

ПРИЛОЖЕНИЕ – Перечень отмеченных в исследовании таксонов

Таксоны	1	2	3	4
INSECTA				
Odonata				
1.	<i>Calopteryx japonica</i> Selys, 1869	*	-	-
2.	<i>Somatochlora exuberata</i> Bartenev, 1910	*	-	*
3.	<i>S. viridiaenea</i> (Uhler, 1858)	*	-	-
Ephemeroptera				
4.	<i>Acentrella sibirica</i> Kazlauskas, 1963	*	**	-
5.	<i>Ameletus cedrensis</i> Sinitshenkova, 1977	**	***	**
6.	<i>Baetiella tuberculata</i> Kazlauskas 1963	*	-	-
7.	<i>Baetis</i> s.str.sp.	*	-	-
8.	<i>B. bicaudatus</i> Dodds, 1923	*	**	-
9.	<i>B. fuscatus</i> L., 1761	*	-	-
10.	<i>B. molecularis</i> Tiunova, Semenchenko, 2020	-	-	***
11.	<i>B. pseudothemicus</i> Kluge, 1983	*	-	-
12.	<i>B. ursinus</i> Kazlauskas, 1963	*	-	-
13.	<i>B. ussuricus</i> Kluge, 1983	**	*	-
14.	<i>B. gr. vernus</i>	**	*	-
15.	<i>Cincticostella tshernovae</i> Bajkova, 1962	*	-	-
16.	<i>Cloeon bifidum</i> Bengtsson, 1912	*	-	-
17.	<i>C. pennulatum</i> (Eaton, 1870)	*	-	-
18.	<i>Drunella aculea</i> Allen, 1971	*	-	-
19.	<i>D. cryptomeria</i> (Imanishi, 1937)	*	-	-
20.	<i>D. lepnevae</i> Tshernova, 1949	**	*	-
21.	<i>D. triacantha</i> Tshernova, 1949	*	***	**
22.	<i>Ecdyonurus</i> sp.	**	-	-
23.	<i>E. abracadabrus</i> Kluge, 1983	*	-	-
24.	<i>E. aspersus</i> Kluge, 1980	-	-	-
25.	<i>E. kibunensis</i> Imanishi, 1936	*	-	-
26.	<i>E. scalaris</i> Kluge, 1983	*	-	-
27.	<i>Epeorus alexandri</i> Kluge & Tiunova, 1989	*	-	-
28.	<i>E. curvatulus</i> Matsumura, 1931	**	*	-
29.	<i>E. frolenkoi</i> Sinitshenkova, 1981	-	-	*
30.	<i>E. maculatus</i> Tshernova, 1949	*	**	**
31.	<i>E. gr. pellucidus</i>	**	**	-
32.	<i>Ephemerella</i> sp.	*	-	-
33.	<i>Ephemerella aurivillii</i> Bengtsson, 1908	*	**	**
34.	<i>E. dentata</i> Bajkova, 1967	*	**	-
35.	<i>E. ignita</i> Poda, 1761	**	-	-
36.	<i>E. kozhovi</i> Bajkova, 1967	**	-	**

Продолжение приложения

37.	<i>E. maculocaudata</i> Ikonov, 1961	*	-	-	-
38.	<i>E. nuda</i> Tshernova, 1949	**	**	-	-
39.	<i>E. setigera</i> (Bajkova, 1967)	**	-	-	-
40.	<i>E. zapekinae</i> Bajkova, 1967	**	-	-	-
41.	<i>Heptagenia fuscogrisea</i> (Retzius, 1783)	*	-	-	-
42.	<i>Labiobaetis atrebatinus</i> (Eaton, 1870)	*	-	-	-
43.	<i>L. tricolor</i> (Tshernova, 1928)	*	-	-	-
44.	<i>Metreplecton macronyx</i> Kluge, 1996	*	-	-	-
45.	<i>Metretopus tertius</i> Tiunova, 1995	*	-	-	-
46.	<i>Neoleptophlebia chocolata</i> (Imanishi, 1937)	**	**	-	**
47.	<i>Rhithrogena cava</i> Ulmer, 1927	*	-	-	-
48.	<i>R. grandifolia</i> Tshernova 1952	*	-	***	**
49.	<i>R. hirasana</i> Imanishi, 1935	*	**	-	-
50.	<i>R. kurenzovi</i> (Bajkova, 1965)	*	-	-	-
51.	<i>R. gr. lepnevae</i>	*	-	-	-
52.	<i>R. putoranica</i> Kluge, 1980	-	***	-	-
53.	<i>R. sibirica</i> Brodsky, 1930	-	**	-	-
54.	<i>Siphonurus immanis</i> Kluge, 1985	*	**	-	-
Plecoptera					
55.	<i>Amphinemura</i> sp.	*	*	-	-
56.	<i>Arcynopteryx</i> sp.	*	**	-	-
57.	Capniidae gen. sp.	-	**	*	-
58.	<i>Claassenia brachyptera</i> Brinck, 1949	*	-	-	-
59.	<i>Diura</i> sp.	**	-	-	-
60.	<i>Isoptera altaica</i> Šámal, 1939	-	-	**	-
61.	<i>I. eximia</i> Zapekina-Dulkeit, 1975	**	*	-	-
62.	<i>Megarcys ochracea</i> Klapálek, 1912	*	*	*	*
63.	<i>Nemoura</i> sp.	**	**	-	-
64.	<i>Paraleuctra cercia</i> (Okamoto, 1922)	*	-	-	-
65.	<i>Paraperla lepnevae</i> Zhiltzova, 1970	-	*	-	-
66.	<i>Perlomyia</i> sp.	-	*	-	-
67.	<i>Pictetiella asiatica</i> Zwick & Levanidova, 1971	-	**	-	*
68.	<i>Protonemura</i> sp.	*	-	**	**
69.	<i>Pteronarcys sachalina</i> Klapálek, 1908	*	-	-	-
70.	<i>Skwala pusilla</i> (Klapálek, 1912)	*	-	-	**
71.	<i>Stavsolus manchuricus</i> Teslenko, 1999	-	-	*	-
72.	<i>Suwallia</i> sp.	*	***	**	-

Продолжение приложения

73.	<i>Sweltza</i> sp.	*	-	-	**
Heteroptera					
74.	<i>Hesperocorixa sahlbergi</i> (Fieber, 1848)	*	-	-	-
75.	<i>Ranatra chinensis</i> Mayr, 1865	*	-	-	-
76.	<i>Sigara weymarni</i> (Hungerford, 1940)	*	-	-	-
77.	<i>Agapetus</i> sp.	*	-	-	-
Trichoptera					
78.	<i>Allomyia sichotalinensis</i> (Martynov, 1935)	*	-	-	-
79.	<i>Anabolia servata</i> (McLachlan 1880)	*	-	-	-
80.	<i>Apatania crymophila</i> McLachlan, 1880	-	*	-	*
81.	<i>A. stigmatella</i> (Zetterstedt, 1840)	**	-	-	-
82.	<i>A. zonella</i> (Zetterstedt, 1840)	-	-	**	-
83.	<i>Archithremma ulachensis</i> Martynov, 1935	-	*	-	-
84.	<i>Arctopsyche amurensis</i> Martynov, 1934	**	-	-	**
85.	<i>A. palpata</i> Martynov 1934	*	*	-	-
86.	<i>Asynarchus</i> gr. <i>lapponicus</i>	*	-	-	-
87.	<i>Brachycentrus americanus</i> (Banks, 1899)	**	*	-	**
88.	<i>Brachypsyche</i> sp.	*	**	-	-
89.	<i>Ceraclea annulicornis</i> (Stephens, 1836)	*	-	-	-
90.	<i>Dicosmoecus jozankeanus</i> (Matsumura, 1931)	**	-	-	-
91.	<i>D. obscuripennis</i> Banks, 1938	-	*	-	-
92.	<i>D. palatus</i> McLachlan, 1872	-	*	-	**
93.	<i>Dolophilodes</i> sp.	*	-	-	-
94.	<i>Ecclisocosmoecus spinosus</i> Schmid, 1964	-	-	**	-
95.	<i>Ecclisomyia kamtschatica</i> Martynov, 1914	-	-	*	-
96.	<i>Glossosoma</i> sp.	**	*	**	**
97.	<i>G. schmidi</i> (Levanidova, 1979)	*	-	-	-
98.	<i>Goera</i> sp.	*	*	-	*
99.	<i>Goerodes</i> sp.	**	*	-	-
100.	<i>Halesus sachalinensis</i> Martynov 1914	*	-	-	-
101.	<i>Hydatophylax</i> sp.	**	-	-	**
102.	<i>Hydropsyche kozhantschikovi</i> Martynov, 1924	*	-	-	-
103.	<i>H. nevae</i> (Kolenati, 1858)	*	-	-	-
104.	<i>Hydroptila</i> sp.	*	-	-	-
105.	<i>Lepidostoma</i> sp.	-	-	-	**

Продолжение приложения

106.	<i>Micrasema</i> sp.	*	*	-	**
107.	<i>Neophylax</i> <i>ussuriensis</i> (Martynov, 1914)	**	*	**	**
108.	<i>Plectrocnemia</i> sp.	*	-	-	-
109.	<i>Pseudostenophylax</i> sp.	*	*	-	-
110.	<i>Rhyacophila</i> (<i>Hyporhyacophila</i>) sp.	**	*	**	**
111.	<i>R. hokkaidensis</i> Iwata, 1927	-	-	**	*
112.	<i>R. retracta</i> Martynov, 1914	*	**	-	-
113.	<i>Semblis</i> sp.	*	-	-	-
114.	<i>Stenopsyche</i> <i>bergeri</i> Martynov 1926	*	-	-	-
115.	<i>S. marmorata</i> Navás 1920	*	-	-	-
116.	<i>Stenophylcini</i> g.sp.	*	-	-	-
Coleoptera					
117.	<i>Agabus</i> sp.	*	-	-	-
118.	<i>Crenitis</i> sp.	*	-	-	-
119.	<i>Halipus</i> sp.	*	-	-	-
120.	<i>Hydraena</i> sp.	*	-	-	-
121.	<i>Laccobius</i> sp.	*	-	-	-
122.	<i>Laccophilus</i> sp.	*	-	-	-
123.	<i>Ochthebius</i> sp.	*	-	-	-
124.	<i>Optioservus</i> <i>kubotai</i> Nomura, 1958	**	-	-	**
125.	<i>Oreodytes</i> sp.	*	*	-	-
126.	<i>O. alpinus</i> (Paykull, 1798)	-	**	-	-
127.	<i>O. dauricus</i> (Motschulky, 1860)	-	*	-	-
128.	<i>O. jakovlevi</i> (Zaitzev, 1905)	*	-	-	-
129.	<i>O. okulovi</i> Lafer, 1988	-	*	-	-
Neuroptera					
130.	<i>Osmylus</i> sp.	*	-	-	-
Megaloptera					
131.	<i>Sialis longidens</i> Klingstedt, 1932	**	*	-	-
Diptera					
132.	<i>Agathon</i> <i>decorilarva</i> (Brodskij, 1954)	*	*	-	-
133.	<i>Antocha</i> sp.	*	-	-	-
134.	<i>Aphrosylus</i> sp.	*	-	-	-
135.	<i>Atherix ibis</i> (Fabricius, 1798)	*	-	-	-
136.	<i>Bezzia</i> sp.	*	-	*	-
137.	<i>Blepharicera japonica</i> (Kitakami, 1931)	*	-	-	-
138.	<i>Chrysops</i> sp.	*	-	-	-
139.	<i>Culex</i> sp.	*	-	-	-
140.	<i>Deuteroephlebia sajanica</i> Jedlicka & Halgos, 1981	-	*	-	-
141.	<i>Dicranota</i> sp.	*	**	**	**
142.	<i>Dixa</i> sp.	*	-	-	*
143.	<i>Eloeophila</i> sp.	*	*	-	-

Продолжение приложения

144.	<i>Hexatoma</i> sp.	*	**	-	-
145.	<i>Lejogaster</i> sp.	*	-	-	-
146.	<i>Limnophora</i> sp.	-	*	-	-
147.	Limoniidae spp.	*	-	-	-
148.	<i>Pedicia</i> sp.	*	*	*	-
149.	<i>Pilaria</i> sp.	-	*	-	-
150.	Psychodidae sp.	*	-	-	-
151.	<i>Rhabdomastix</i> sp.	-	*	-	-
152.	<i>Scleroprocta</i> sp.	*	-	-	-
153.	Simuliidae gen. sp.	**	**	**	**
154.	<i>Tipula</i> sp.	*	-	-	*
155.	<i>Tipula salisetorum</i> (Siebke, 1870)	-	**	-	-
Diptera (Chironomidae)					
156.	<i>Ablabesmyia monilis</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	*
157.	<i>Arctopelopia</i> sp.	-	*	-	-
158.	<i>Brillia</i> gr. <i>flavifrons</i>	*	-	-	*
159.	<i>Cardiocladius fuscus</i> Kieffer, 1924	*	**	-	-
160.	<i>Chaetocladius</i> sp.	-	*	-	-
161.	<i>Cladotanytarsus</i> gr. <i>mancus</i>	-	*	-	-
162.	<i>Cricotopus</i> (<i>Cricotopus</i>) sp.	-	-	-	*
163.	<i>Cricotopus</i> gr. <i>bicinctus</i>	*	*	-	-
164.	<i>C.</i> rp. <i>tremulus</i>	**	**	-	-
165.	<i>Cryptochironomus</i> gr. <i>defectus</i>	*	-	-	-
166.	<i>Cryptotendipes</i> sp.	*	-	-	-
167.	<i>Diamesa</i> sp.	*	*	**	-
168.	<i>Eukiefferiella</i> sp.	*	*	**	**
169.	<i>Harnischia curtilamellata</i>	*	-	-	-
170.	<i>Heleniella</i> sp.	-	*	-	-
171.	<i>Heterotrissocladius</i> gr. <i>marcidus</i>	*	**	-	-
172.	<i>Hydrobaenus</i> sp.	*	**	-	-
173.	<i>Krenosmittia</i> sp.	-	*	-	-
174.	<i>Lappodiamesa</i> sp.	-	*	-	-
175.	<i>Macropelopia paranebulosa</i> Fittkau, 1962	*	-	*	-
176.	<i>Micropsectra</i> sp.	*	**	**	**
177.	<i>Microtendipes</i> gr. <i>pedellus</i>	*	-	-	-
178.	<i>Natarsia</i> sp.	*	-	-	-
179.	<i>Oliveridia tricornis</i> (Oliver, 1976)	-	*	-	-
180.	<i>Orthocladius</i> sp.	**	**	**	**
181.	<i>Orthocladius</i> (<i>Euorthocladius</i>) sp.	-	*	**	-
182.	<i>Pagastia orientalis</i> (Chernovskii, 1949)	**	**	**	*
183.	<i>Paralauterborniella nigrohalteralis</i> (Malloch, 1915)	*	-	-	-

Продолжение приложения

184.	<i>Parametriocnemus</i> sp.	-	*	-	-
185.	<i>Paratanytarsus</i> sp.	*	-	-	-
186.	<i>Paratendipes albimanus</i> (Meigen, 1818)	*	-	-	-
187.	<i>Parorthocladius nudipennis</i> (Kieffer, 1908)	*	*	-	-
188.	<i>Phaenopsectra flavipes</i> (Meigen, 1818)	*	-	-	-
189.	<i>Polypedilum bicrenatum</i> Kieffer, 1921	*	-	-	-
190.	<i>P. convictum</i> (Walker, 1856)	*	-	-	-
191.	<i>P. gr. nubeculosum</i>	*	**	-	-
192.	<i>P. paraviceps</i> Niitsuma, 1992	*	-	-	-
193.	<i>P. pedestre</i> (Meigen, 1830)	*	*	-	-
194.	<i>P. sordens</i> (van der Wulp, 1874)	*	-	-	-
195.	<i>Pothastia gaedii</i> (Meigen, 1838)	*	-	-	-
196.	<i>Procladius (Holotanypus)</i> sp.	*	-	-	-
197.	<i>Prodiamesa olivacea</i> (Meigen, 1818)	*	-	-	-
198.	<i>Protanypus</i> sp.	*	-	-	-
199.	<i>Pseudodiamesa</i> sp.	*	**	-	-
200.	<i>Rheocricotopus</i> sp.	*	-	**	*
201.	<i>Rheopelopia ornata</i> (Meigen, 1838)	*	-	-	-
202.	<i>Sergentia baueri</i> Wuelker, Kiknadze, Kerkis & Nevers, 1999	*	-	-	-
203.	<i>Stenochironomus gibbus</i> (Fabricius, 1794)	*	-	-	-
204.	<i>Stictochironomus</i> sp.	*	*	-	-
205.	<i>Symposiocladius lignicola</i> (Kieffer, 1915)	-	-	-	*
206.	<i>Sympothastia</i> sp. Pagast, 1947	-	*	-	-
207.	<i>Synendotendipes dispar</i> (Meigen, 1830)	*	-	-	-
208.	<i>Thienemanniella</i> sp.	*	-	*	*
209.	<i>Tvetenia</i> sp.	-	*	-	-
CRUSTACEA					
210.	<i>Anisogammarus kygi</i> (Derzhavin, 1923)	-	-	-	***
211.	<i>Asellus hilgendorffii</i> Bovallius, 1886	-	-	*	-
212.	<i>Dogielinotus moskvitini</i> (Derzhavin, 1930)	-	-	-	*
213.	<i>Gammarus koreanus</i> Uéno, 1940	***	-	-	-
MOLLUSCA					
214.	<i>Acroloxus</i> sp.	*	-	-	-
215.	<i>Baicalia nodosa</i> Westerlund, 1897	*	-	-	-
216.	Euglesidae gen. sp.	*	-	-	-

Продолжение приложения

217.	<i>Euglesa (Casertiana) sp.</i>	*	-	-	-
218.	<i>Gyraulus sp.</i>	*	-	-	-
219.	<i>Radix sp.</i>	*	-	-	-
ANNELIDA					
220.	<i>Eiseniella tetraedra</i> Savigny, 1826	*	-	-	-
221.	Enchytraeidae gen.sp.	-	*	**	**
222.	<i>Erpobdella quaternaria</i> (Moore, 1930)	*	-	-	-
223.	<i>Lumbriculus variegatus</i> (Müller, 1774)	-	*	**	-
224.	<i>Spirosperma sp.</i>	*	-	-	-
225.	Tubificidae gen. sp.	**	*	-	**
TRICLADIDA					
226.	<i>Seidlia sp.</i>	*	-	**	**
227.	<i>Phagocata sp.</i>	**	-	-	-

Примечание: 1 – бассейн Анюя, 2 – бассейн Баджала, 3 – мыс Врангеля, 4 – о. Большой Шантар и побережье бухты Онгачан.