

УДК: 574.587

## ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ МАКРОЗООБЕНТОСА РЕКИ ОЛА (северное побережье Охотского моря, Магаданская область)

Хаменкова Е. В.<sup>1</sup> , Тесленко В. А.<sup>2</sup> 

<sup>1</sup> Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, г. Магадан

<sup>2</sup> Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН,  
г. Владивосток

E-mail: tauy@mail.ru [teslenko@biosoil.ru](mailto:teslenko@biosoil.ru)

Предлагаемая работа является заключительной в цикле публикаций о структурно-функциональной организации сообществ макрозообентоса р. Ола в пространственно-временном аспекте. Впервые в северном дальневосточном водотоке выявлена трофическая структура сообществ макрозообентоса и ее сезонная и межгодовая изменчивость, сформулированы возможные причины, ее обуславливающие. Установлено, что иерархия трофических группировок по продольному профилю реки в целом соответствует положениям концепции речного континуума. Отличительной чертой функциональной организации сообществ макрозообентоса р. Ола является высокая доля коллекторов-подбирателей. Подтверждены выводы о выделении сообществ зон эпи-, мета- и гипоритрали, сделанные в предыдущих работах на основании их видового состава.

**Ключевые слова:** макрозообентос, трофическая структура, распределение, река Ола, северное побережье Охотского моря.

DOI: 10.34078/1814-0998-2024-4-51-60

Характеристика сообществ макрозообентоса с точки зрения их структуры и функциональной организации выступает ключевым этапом в исследовании водных экосистем. Однако оценка видовой структуры в большей степени носит описательный характер, тогда как по отношению к круговороту веществ и, например, продуктивности невозможно опираться только на виды (Винберг, 1983). Известно, что однотипные сообщества могут не иметь общих видов, а разнотипные – дают высокие значения индексов видового сходства. При этом доминирование вида в разных сообществах свидетельствует лишь о степени его эврибионтности, но малоинформативно в отношении установления особенностей сообщества. Смена доминирующих видов не может служить поводом для изменения статуса сообщества без решения вопроса о том, какие конкретно изменения в его структуре в целом вытекают из этой смены (Баканов, 2005).

Развитие энергетического подхода в гидробиологии привело к формулированию положения о том, что функционально объединенные

группировки лучше отражают характер сообществ, чем составляющие их популяции, поскольку по отношению к круговороту веществ и продуктивности именно они, а не видовые популяции выступают реально взаимодействующими элементами экосистемы (Винберг, 1983). Простым выражением функциональной организации сообществ выступает их трофическая структура.

Причины трофической дифференциации донных сообществ и их смена по продольному профилю рек подробно обоснованы в ряде концепций, основной и наиболее известной из которых по праву является концепция речного континуума – КРК (Vannote et al., 1980). Факторы среды, географическое расположение рек, особенности геоморфологии местности оказывают влияние на гидрологические характеристики водотоков. В результате можно наблюдать изменения в организации сообществ макрозообентоса отдельных речных участков, не укладывающиеся в общепринятые парадигмы (Nicola, Almodovar, 2010).

Данная работа является логическим завершением ранее опубликованных исследований по сообществам макрозообентоса р. Ола, одной из наиболее значимых рек Магаданской обл. по

запасам лососевых видов рыб на северном побережье Охотского моря (Хаменкова, Тесленко, 2017; Хаменкова и др., 2017). В составе макро-

зообентоса ранее было выявлено 253 таксона, принадлежащих 3 типам и 5 классам, среди которых преобладали амфибиотические насекомые.

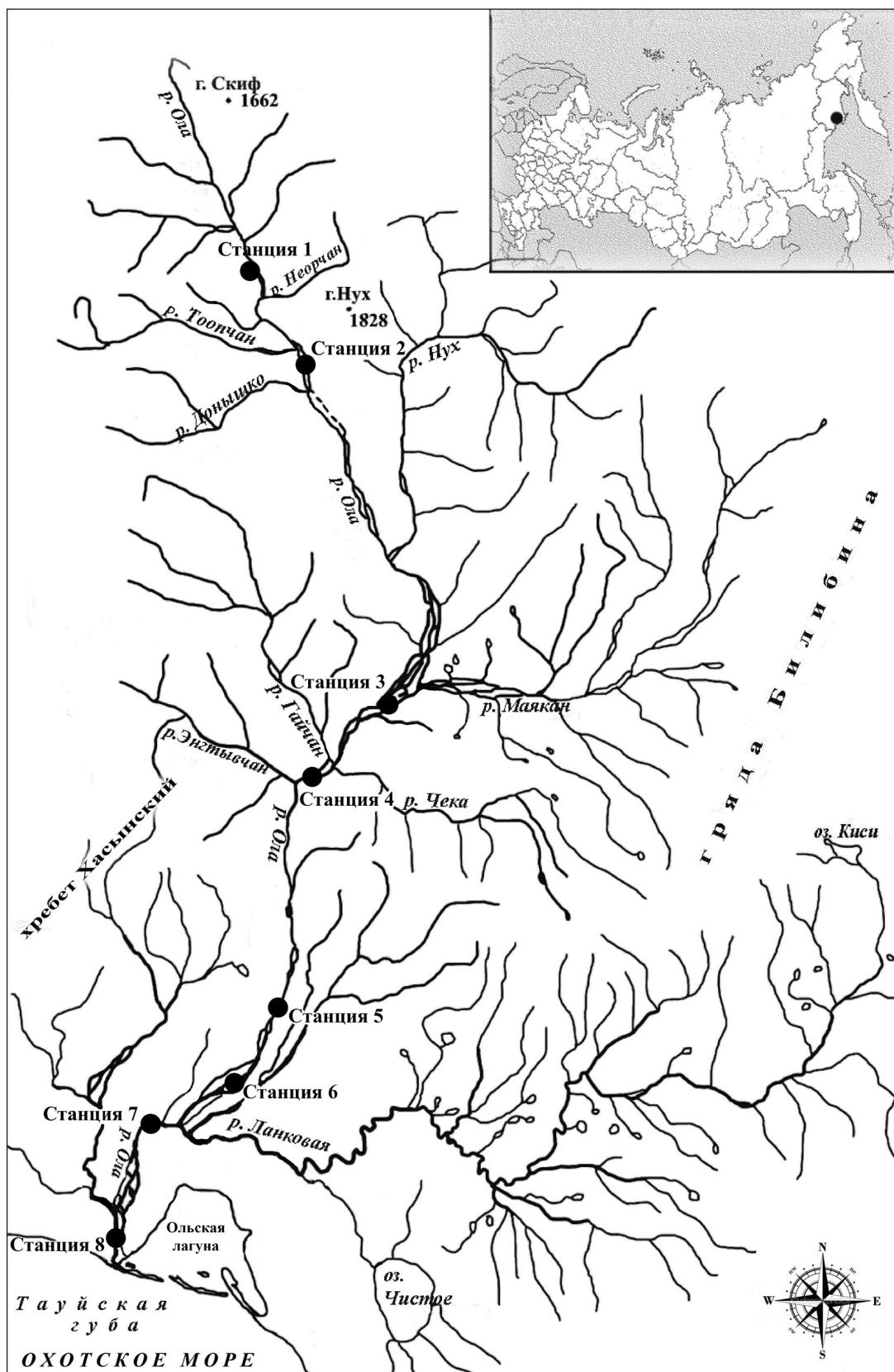


Рис. 1. Схема расположения станций отбора проб по продольному профилю р. Ола  
Fig. 1. Scheme of sampling station locations along the Ola River longitudinal profile

Основу их фауны (> 55 % общего числа таксонов) составляли двукрылые хирономиды. Была показана пространственная неоднородность распределения бентофауны по продольному профилю в подзонах эпи-, мета- и гипоритрали, исследована структурная организация, определены доминирующие виды (Хаменкова, Тесленко, 2017). Выявлена динамичность видового состава и биомассы макрозообентоса, связанная с особенностями гидрологического режима реки в условиях прерывистого и островного распространения вечной мерзлоты. Вместе с тем в межгодовом аспекте в видовой структуре сообществ отмечена стабильность комплекса доминирующих таксонов. Определены ключевые факторы, обуславливающие динамику внутригодовых изменений биомассы.

Цель настоящей работы – оценить трофическую структуру сообществ макрозообентоса р. Ола в пространственном и временном аспекте.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Река Ола протяженностью 166 км берет начало на Охотско-Колымском водоразделе и впадает в Тауйскую губу Охотского моря. Основная гидроморфологическая характеристика реки приведена в работе 2017 г. (Хаменкова и др., 2017). Отбор материала проводился на 8 постоянных станциях основного русла (рис. 1) в период открытой воды 2011 и 2013 гг. с мая по ноябрь. Количественные пробы макрозообентоса на этих станциях отбирались общепринятыми гидробиологическими методами с использованием модифицированного бентометра Леванидова с площадью захвата 0,0625 м<sup>2</sup> (Тиунова, 2003). Всего было собрано и обработано 93 количественные пробы.

Для выявления трофической структуры применяли классификацию по способу добывания пищи, включающую пять категорий донных беспозвоночных: хищников, измельчителей, соскрабателей, фильтрующих и подбира-

ющих коллекторов (Леванидов, 1981; Merritt, Cummins, 1984; Леванидова и др., 1989; Morse et al., 1994; Кочарина, Тиунова, 1997; Kocharina, 1997). Общая трофическая характеристика сообществ макрозообентоса и сравнение их трофической структуры в межгодовом аспекте приведены по среднегодовым данным. Сезонная динамика трофической структуры сообществ по продольному профилю р. Ола проанализирована на примере данных 2013 г. Из анализа исключены станции 3 и 4, расположенные в среднем течении, где пробы отобраны не более 3 раз за сезон.

### РЕЗУЛЬТАТЫ

Трофические категории хищников, измельчителей, соскрабателей, фильтрующих и подбирающих коллекторов распределялись в структуре сообществ обследованных участков по-разному, иногда некоторые отсутствовали. Наибольшим числом таксонов характеризовалась категория коллекторов-подбирателей, ее основу составляли многочисленные виды хирономид. На втором месте по таксономической представленности находились хищники, затем соскрабатели и измельчители, для которых отмечено почти равное видовое богатство. Меньше всего видов выявлено в трофической категории коллекторов-фильтраторов (таблица).

По значению, занимаемому каждой трофической категорией в структуре рассматриваемых сообществ макрозообентоса, вне зависимости от ее видового богатства преобладало ограниченное число видов. Так, хищники в основном были представлены веснянками сем. Perlodidae и Chloroperlidae, поденками *Drunella triacantha* Tshernova, 1949, реже – некоторыми двукрылыми, планариями и клещами. Из измельчителей повсеместно преобладали веснянки сем. Capniidae, реже – двукрылые типулиды и лимонииды.

**Таблица. Богатство видов в трофических группировках макрозообентоса реки Ола**

**Table. Species abundance in trophic groups of the Ola River macrozoobenthos**

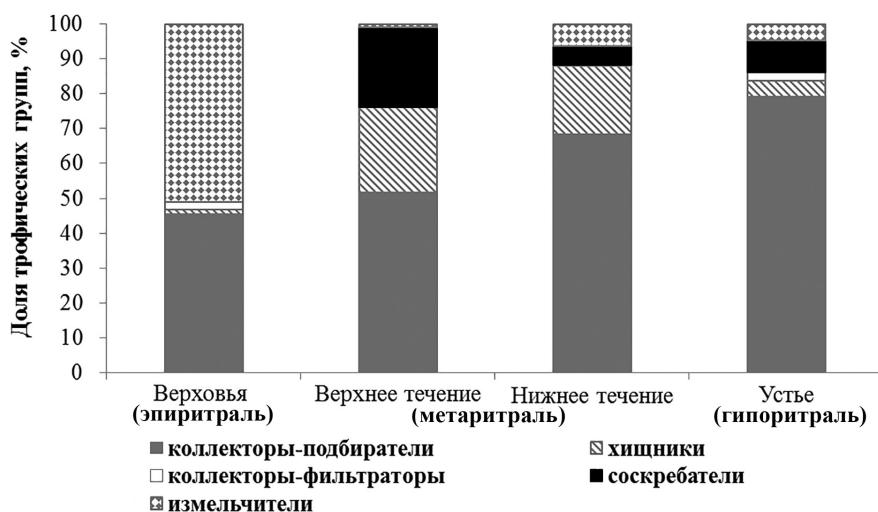
Трофическая группировка	Эпиритраль	Метаритраль		Гипоритраль
	Верховье	Верхнее течение	Нижнее течение	Устье
Хищники	14	14	24	15
Измельчители	6	7	18	10
Соскрабатели	8	12	19	10
Подбиратели	37	50	97	69
Фильтраторы	1	2	5	4
Всего:	66	90	163	108

В нижнем течении важное место среди измельчителей, наряду с уже перечисленными группами, занимали хирономиды *Cricotopus gr. tremulus*. В верховьях реки в группе измельчителей доминировали веснянки сем. Nemouridae, ракообразные *Synurella* sp. и ручейники *Hydatophylax* sp. Трофическая группировка соскребателей включала веснянок *Taenionema japonicum* (Okamoto 1922) и ручейников сем. Glossosomatidae (в сообществах устьевой части р. Ола). Группу фильтрующих коллекторов составили мошки, хирономиды *Rheotanytarsus* sp., ручейники *Brachycentrus* sp. и *Arctopsyche amurensis* Martynov, 1934. В категории коллекторов-подбирателей преоб-

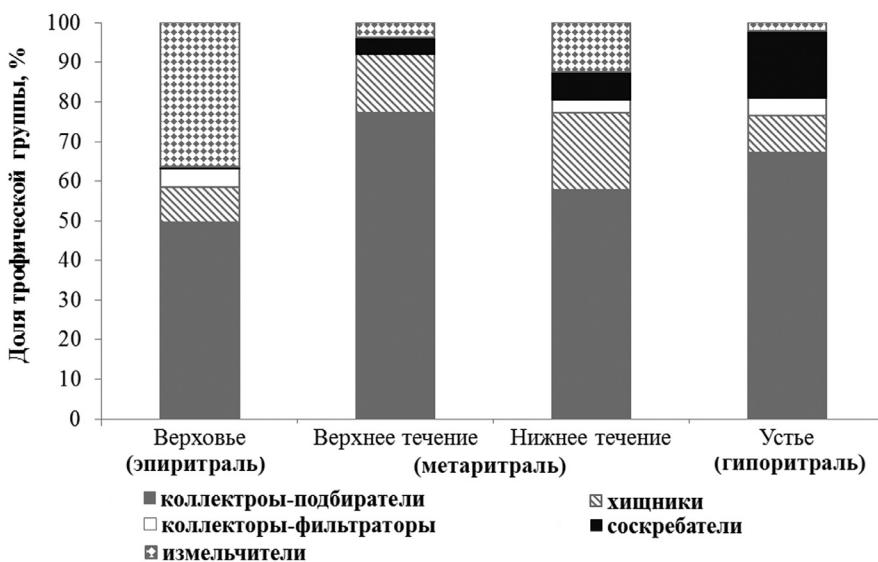
ладали поденки сем. Heptageniidae, Baetidae, Ameletidae и хирономиды.

Оценка иерархии трофических группировок донных макробеспозвоночных подтвердила результаты продольного зонирования, полученные при анализе видовой структуры сообществ (рис. 2) (Хаменкова и др., 2017).

В трофической структуре сообщества эпиритрали (верховые, ст. 1) преобладали измельчители и коллекторы-подбиратели. Сообщества метаритрали верхнего, среднего и нижнего течения (ст. 2–7) характеризовались схожим соотношением трофических группировок и доминированием коллекторов-подбирателей и хищников. В сообществе гипоритрали (устье, ст. 8)



А.



Б.

*Rus. 2. Трофическая структура сообществ макрозообентоса р. Ола по среднегодовым данным: А – 2011 г.; Б – 2013 г.*

*Fig. 2. Trophic structure of the Ola River macrozoobenthos communities by average annual data: A – 2011; B – 2013.*

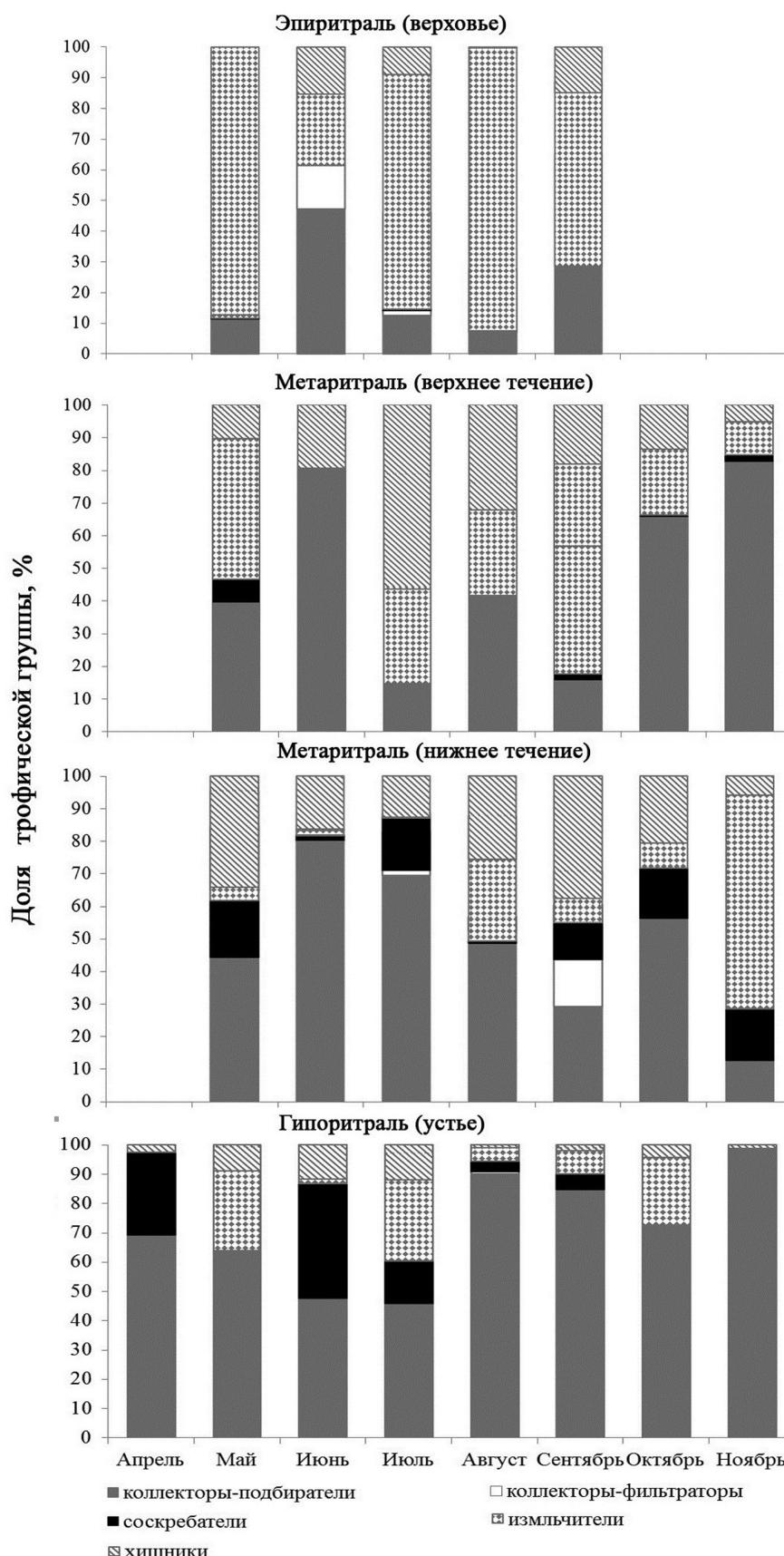


Рис. 3. Сезонная динамика трофической структуры сообществ макрозообентоса в р. Ола.

Fig. 3. Seasonal dynamics of the trophic structure of the Ola River macrozoobenthos communities.

ведущую роль играли коллекторы-подбиратели и сокребатели.

Общий облик иерархии лидирующих трофических группировок, отражающий их значение в структуре сообществ, сохранялся без заметных изменений в межгодовом аспекте. По среднегодовым данным, в сообществе эпиритрали как в 2011 г. так и в 2013 г. преобладали измельчители и коллекторы-подбиратели; в сообществах метаритрали – хищники и коллекторы-подбиратели; основу сообщества гипоритрали составляли коллекторы-подбиратели при относительно постоянном значении сокребателей.

В то же время в течение сезона наблюдалась изменчивость трофической структуры (рис. 3).

Несмотря на общее соответствие сезонных результатов (рис. 3) данным, полученным на основании среднегодовых значений (рис. 2), доля отдельных трофических группировок заметно варьировала в период открытой воды. Так, в сообществе эпиритрали доля основной трофической группировки измельчителей колебалась от 23 до 92 % в 2013 г. В метаритрали заметно менялась доля коллекторов-подбирателей и хищников противоположно друг другу, тогда как в гипоритрали, при относительно стабильном участии коллекторов-подбирателей, в структуре заметно изменялась доля измельчителей (за счет отрождения и вылета типулид) и ключевых для гипоритрали сокребателей – от 34 % в начале июня до отсутствия в октябре и ноябре.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Для большинства рек Дальнего Востока (ДВ) продольное распределение сообществ макрообентоса соответствуют классическим представлениям КРК (Богатов, 1995). Тем не менее особенности пространственной организации сообществ и смена трофических группировок по продольному профилю рек представлены лишь для небольшого числа водотоков (Кочарина, Тиунова, 1997; Тиунова, 2006). Имеющиеся материалы убедительно свидетельствуют, что даже на уровне функциональных групп в метаритрали рек разного типа могут доминировать разные трофические группы. Если эпиритраль в этом смысле наиболее стабильна, доминирующей трофической группой выступают в ней измельчители, что полностью укладывается в КРК, то в метаритрали малых рек умеренно холодноводного типа по биомассе могут доминировать фильтрующие коллекторы, в водотоках холодноводного типа – коллекторы и сокребатели, а в метаритрали

рек умеренно-тепловодного типа – хищники-сокребатели и сокребатели. При этом переход эпиритрали в метаритраль сопровождался заменой функционального лидера – измельчителей на хищников. В гипоритрали сокращалась доля хищников до 30 % и увеличивалось значение сокребателей и фильтрующих коллекторов (Тиунова, 2006).

Данные, полученные для холодноводного среднеразмерного северного водотока р. Ола, показали, что по продольному профилю реки замена функциональных групп на переходных участках соответствовала классическим представлениям (рис. 2), наблюдаемым и для рек юга ДВ (Хаменкова, Тесленко, 2017; Хаменкова и др., 2017). Отличительной чертой трофической структуры сообществ макрообентоса р. Ола является повсеместное высокое значение коллекторов-подбирателей и практически полное отсутствие коллекторов-фильтраторов.

Ранее оценка трофической структуры бентосных сообществ на севере ДВ была проведена в метаритрали р. Тауй (Магаданская область) ниже слияния рек Кава и Челомджа (Кочарина, Хаменкова, 2003). Было установлено доминирование коллекторов-подбирателей, однако, в отличие от р. Ола, в р. Тауй доля коллекторов-фильтраторов была высокой и достигала на отдельных участках 55 %.

Следует отметить, что смена речных подзон в р. Ола укладывается в КРК не в полной мере. Дело в том, что русло р. Ола практически не затенено пологом деревьев. Ширина поймы на всем протяжении реки в десятки раз превосходит ширину русла в межень (Хаменкова, Тесленко, 2017). Это означает, что полог прибрежной растительности достигает русла реки и частично укрывает зону рипали только в период паводков при значительных подъемах уровня воды, в том числе и в верховьях. Однако даже при этих обстоятельствах подзона эпиритрали (с доминированием измельчителей) выделяется довольно четко и располагается в соответствии с классическими представлениями. В то же время известно, что при стоке по безлесным ландшафтам подзона, где доминировали бы измельчители, попросту отсутствует (Minshall et al., 1985). Источником органического материала для измельчителей в верховьях обычно могут быть водоросли перифитона или высшая водная растительность. Однако по причине гидрологических особенностей, низкой температуры воды и высокой скорости течения высшая водная растительность в р. Ола практически отсутствует. Водоросли, как и в других даль-

невосточных водотоках горного и предгорного типа (Медведева, 2005; Харитонов, 2012), развиваются сезонно (в период межени), большую часть вегетативного сезона они смываются паводками и подвижками речного аллювия. Возможным объяснением может быть то, что верховья (эпиритраль) р. Ола мелководны, выложены крупной и средней галькой и валунами. Такой гранулометрический состав русла может способствовать задержке растительных наносов, достигающих объемов, по-видимому достаточных для доминирования измельчителей в структуре сообществ этого речного участка. Там, где уровень воды не позволяет задерживаться листовому опаду, наблюдается смена трофических группировок, в структуре сообществ преобладают функциональные группы коллекторов-подбирателей и хищников, что характерно для метаритрали р. Ола, самой протяженной подзоны, охватывающей участок русла более 100 км. Сравнение выявленной трофической структуры сообществ и особенностей продольного распределения фауны макробентоса (Хаменкова и др., 2017) подтверждают положение о том, что сообщества, достоверно отличающиеся составом фауны, могут обладать одинаковой функциональной структурой, даже в пределах одного водотока.

По имеющимся литературным данным, соотношение лидирующих трофических группировок в метаритрали сохраняется вне зависимости от сезона (Тиунова, 2006). Наши результаты показали, что трофическая структура сообществ, выявленная на основании среднегодовых данных, сохраняет свой облик, а лидирующие трофические группировки из года в год имеют схожие значения (рис. 3).

В то же время сезонные данные не позволяют подтвердить результаты, полученные для водотоков юга ДВ. В сообществах речных подзон р. Ола внутригодовые соотношения функциональных групп меняются, даже для ключевых трофических категорий (измельчители в эпиритрали, коллекторы-подбиратели и хищники в метаритрали и коллекторы-подбиратели и соскрабатели в гипоритрали) (рис. 2).

В классической схеме, когда в верхнем течении водосбор покрыт лесом и затенен пологом деревьев, речная экосистема имеет гетеротрофный тип метаболизма, а источником аллохтонного органического вещества в эпиритрали является листовой опад, система стабильна в сезонном аспекте. Причины, обуславливающие функционирование сообществ в этих условиях, выступают постоянно действующим факто-

ром, который может измениться только в случае каких-то чрезвычайных обстоятельств (например, вырубка леса). В р. Ола накопление растительных остатков аллохтонного происхождения в верховьях реки обусловлено в большей мере характером речного русла и особенностями гидрологического режима. Многочисленные подъемы уровня в период открытой воды значительно препятствуют накоплению листового опада, используемого донными беспозвоночными, и структура сообществ изменяется в ответ на изменение условий среды.

Известно, что изменчивость гидрологического режима может выступать одним из факторов, определяющих формирование структуры сообществ временных весенних ручьев, где за относительно непродолжительный период их существования также наблюдалась смена соотношения трофических группировок (Alvarez, Pardo, 2009). Несмотря на то что р. Ола – непрерывающий среднеразмерный лососевый водоток, динамика и подвижность среды обитания гидробионтов определяет сезонную динамику трофических групп, которая только при рассмотрении среднегодовых данных дает достоверное представление о функциональной организации донных сообществ по продольному профилю реки.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Структурно-функциональная организация сообществ макрозообентоса водотоков разного типа и их внутренних зон и подзон – важнейшие характеристики речного бентоса, позволяющие подходить к решению широкого спектра вопросов не только фундаментального, но и прикладного назначения. Между тем объемность и трудоемкость обработки материала в значительной степени ограничивают получение фактических данных, позволяющих сформировать комплексное пространственно-временное представление о динамике речных донных сообществ. В частности, проведенные работы – это первые результаты, отражающие пространственно-временную организацию макрозообентоса в одной из рек Северо-Востока России (среднеразмерной р. Ола). Показано, что смена группировок в трофической структуре сообществ макрозообентоса по продольному профилю реки соответствует положениям КРК. Выявлено, что характер распределения иерархии трофических группировок обследованных участков реки подтверждает ранее проведенное зонирование реки на эпи-, мета- и гипоритраль. Установлено, что с учетом среднегодовых данных трофическая струк-

тура сообществ проявляет стабильность в межгодовом аспекте. В то же время в течение сезона иерархия трофических группировок в речных подзонах характеризуется определенной изменчивостью, даже по ключевым в отдельных подзонах группам (измельчители в эпиритрали, коллекторы-подбиратели и хищники в метаритрали и коллекторы-подбиратели и сокребатели в гипоритрали).

Изучение трофической структуры и ее сравнение с продольным распределением фауны макробентоса подтверждают положение о том, что сообщества, достоверно отличающиеся составом фауны, могут обладать одинаковой функциональной структурой (иметь схожее соотношение трофических групп), что ярко прослеживается на примере метаритрали р. Ола.

#### ЛИТЕРАТУРА

**Баканов А. И.** Количественная оценка доминирования в экологических сообществах // Количественные методы экологии и гидробиологии (сборник научных трудов, посвященный памяти А. И. Баканова) / Отв. ред. чл.-корр. РАН Г. С. Розенберг. Тольятти: СамНЦ РАН, 2005. 404 с.

**Богатов В. В.** Комбинированная концепция функционирования речных экосистем // Вестник ДВО РАН. 1995. № 3. С. 51–61.

**Винберг Г. Г.** Биологическая продуктивность водоемов // Экология. 1983. № 3. С. 3–12.

**Комлев А. К., Черных Е. Н.** Реки Пермской области. Пермь, 1984. 213 с.

**Кочарина С. Л., Тиунова Т. М.** Структура сообществ донных беспозвоночных реки Бикин // Экосистемы бассейна р. Бикин. Человек, среда, управление. Владивосток: ДВО РАН, 1997. С. 116–125.

**Кочарина С. Л., Хаменкова Е. В.** Структура сообществ донных беспозвоночных в некоторых водотоках бассейна р. Тауй (Охотское побережье Магаданской области) // Чтения памяти В. Я. Леванидова. Вып. 2. Владивосток: Дальнаука, 2003. С. 91–106.

**Леванидов В. Я.** Экосистемы лососевых рек Дальнего Востока // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток, 1981. С. 3–21.

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

**Медведева Л. А.** Влияние паводков на численность и биомассу водорослей перифитона малой ло-

сосевой реки (Приморский край) // Вестник Тюменского государственного университета. 2005. № 2. С. 86–92.

**Тиунова Т. М.** Методы сбора и первичной обработки количественных проб. Методические рекомендации по сбору и определению зообентоса при гидробиологических исследованиях водотоков Дальнего Востока России. Методическое пособие. Москва: ВНИРО, 2003. С. 5–13.

**Тиунова Т. М.** Трофическая структура сообществ беспозвоночных в экосистемах лососевых рек юга Дальнего Востока // Экология. 2006. № 6. С. 457–463.

**Хаменкова Е. В., Тесленко В. А.** Структура сообществ макрозообентоса и динамика их биомассы в реке Ола (северное побережье Охотского моря, Магаданская область) // Зоологический журнал. 2017. Т. 96. № 6. С. 619–631.

**Хаменкова Е. В., Тесленко В. А., Тиунова Т. М.** Распределение фауны макробентоса в бассейне реки Ола (северное побережье Охотского моря) // Зоологический журнал. 2017. Т. 96. № 4. С. 400–409.

**Харитонов В. Г.** Состав Bacillariophyceae р. Хасын до прорыва дамбы Карамкенского хвостохранилища в 2009 г. // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. 2012. № 3. С. 23–27.

**Alvarez M., Pardo I.** Dynamics in the trophic structure of the macroinvertebrate community in a Mediterranean, temporary stream // Aquatic Science. 2009. Vol. 71. P. 202–213.

**Kocharina S. L.** The larval retreats and food of three species of net-spinning caddis flies in a river of the foothill type (Russian Far East, South Primorye) // Russian Journal of Aquatic Ecology. 1997. Vol. 6 (1–2). P. 43–51.

**Merritt R. W., Cummins K. W.** An introduction to the aquatic insects of North America. 2<sup>nd</sup> ed. Dubuque, Iowa: Kendall/Hunt Publishing Company, 1984. 722 p.

**Minshall G. W., Cummins K. W., Petersen R. C., Cushing C. E., Bruns D. A., Sedell J. R., Vannote R. L.** Developments in stream ecosystem theory // Canadian Journal of Fishery and Aquatic Sciences. 1985. Vol. 42. No. 5. P. 1045–1055.

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

**Nicola G. G., Almodovar A.** Effects of environmental factors and predation on benthic communities in headwater stream // Aquatic science. 2010. Vol. 72. P. 419–429.

**Vannote R. L., Minshall G. W., Cummins K. W., Sedell J. R., Cushing C. E.** The river continuum concept // Canadian Journal of Fishery and Aquatic Sciences. 1980. Vol. 37. No. 1. P. 130–137.

Поступила в редакцию 11.09.2024.

Поступила после доработки 14.10.2024.

## TROPHIC STRUCTURE OF THE OLA RIVER MACROZOOBENTHOS COMMUNITIES (Sea of Okhotsk Northern Coast, Magadan Oblast)

***E. V. Khamenkova<sup>1</sup>, V. A. Teslenko<sup>2</sup>***

<sup>1</sup> *Institute of Biological Problems of the North, FEB RAS, Magadan*

<sup>2</sup> *Federal Scientific Center for Biodiversity of Terrestrial Biota of East Asia, FEB RAS, Vladivostok*

The proposed paper completes the series of publications on the structural and functional organization of the Ola River macrozoobenthos communities in the spatio-temporal aspect. It is for the first time that, in the Far North-East watercourse, the macrozoobenthos community trophic structure and its seasonal and interannual variability were revealed, and possible causes for the latter were formulated. It was established that the hierarchy of trophic groups along the longitudinal profile of the Ola River generally corresponds to the provisions of the river continuum concept. The functional organization of Ola River macrozoobenthos communities is distinguished with the high proportion of collectors-gatherers. The conclusions on the allocation of epi-, the meta-, and the hyporithral zone communities, previously made on the basis of their species composition, are confirmed.

**Keywords:** macrozoobenthos, communities, trophic structure, distribution, Ola River, Sea of Okhotsk northern coast.

### REFERENCES

- Alvarez, M., Pardo I., 2009. Dynamics in the Trophic Structure of the Macroinvertebrate Community in a Mediterranean, Temporary Stream, *Aquatic Science*. 71, 202–213.
- Bakanov, A. I., 2005. Quantitative Assessment of Dominance in Ecological Communities, *Quantitative Methods of Ecology and Hydrobiology (Collection of Scientific Papers in Memory of A. I. Bakanov)*. Ed. G. S. Rosenberg. Togliatti, SamSC RAS [In Russian].
- Bogatov, V. V., 1995. Combined concept of functioning of river ecosystems // *Bulletin of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences*. 1995. 3, 51–61 [In Russian].
- Khamenkova, E. V., Teslenko, V. A., 2017. Structure of Macrozoobenthos Communities and Dynamics of Their Biomass in the Ola River (Sea of Okhotsk Northern Coast, Magadan Oblast), *Zoologichesky Zhurnal*. 96 (6), 619–631 [In Russian].
- Khamenkova, E. V., Teslenko, V. A., Tiunova, T. M., 2017. Distribution of the Macrofauna in the Ola River Basin (Sea of Okhotsk Northern Coast), *Zoologichesky Zhurnal*. 96 (4), 400–409 [In Russian].
- Kharitonov, V. G., 2012. Composition of Bacillariophyceae in the Khasyn River before the Karamken Tailings Dam Breakthrough in 2009, *Bulletin NEISRI FEB RAS*. 3, 23–27 [In Russian].
- Kocharina, S. L., 1997. The Larval Retreats and Food of Three Species of Net-Spinning Caddis Flies in a River of the Foothill Type (Russian Far East, South Primorye), *Russian Journal of Aquatic Ecology*. 6 (1–2), 43–51.
- Kocharina, S. L., Khamenkova, E. V., 2003. Structure of Benthic Invertebrate Communities in Some Tavy River Basin Water Courses (Okhotsk Coast of Magadan Oblast), *Readings in Memory of V. Ya. Levanidov*. 2. Vladivostok, Dalnauka, 91–106 [In Russian].
- Kocharina, S. L., Tiunova, T. M., 1997. Structure of Benthic Invertebrate Communities of the Bikin River, *Ecosystems of the Bikin River Basin: Man, Environment, Management*. Vladivostok, FEB RAS, 116–125 [In Russian].
- Komlev, A. K., Chernykh, E. N., 1984. Perm Oblast Rivers. Perm. Perm [In Russian].
- Levanidov, V. Ya., 1981. Ecosystems of Salmon Rivers in the Far East, *Invertebrates in Ecosystems of the Far East Salmon Rivers*. Vladivostok, 3–21 [In Russian].
- Levanidova, I. M., Lukyanenko, V. A., Teslenko, V. A., Makarchenko, M. A., Semenchenko, A. Yu., 1989. Ecological Studies of Salmon Rivers in the USSR's Far East, *Systematics and Ecology of River Organisms*. Vladivostok, FEB AS USSR, 74–111 [In Russian].
- Medvedeva, L. A., 2005. Floods Effect on the Abundance and the Biomass of Periphyton Algae in a Small Salmon River (Primorsky Krai), *Tyumen State University Herald*. 2, 86–92 [In Russian].

- Minshell, G. W., Cummins, K. W., Petersen, R. C., Cushing, C. E., Bruns, D. A., Sedell, J. R., Vannote, R. L., 1985. Developments in Stream Ecosystem Theory, *Canadian Journal of Fishery and Aquatic Sciences*. 42 (5), 1045–1055.
- Merritt, R. W., Cummins, K. W., 1984. An Introduction to the Aquatic Insects of North America. 2<sup>nd</sup> ed. Dubuque, Iowa, Kendall/Hunt Publishing Company.
- Morse, J. C., Jang, L., Tian, L., 1994. Aquatic Insects of China Useful for Monitoring Water Quality. Nanjing, Hohai University Press.
- Nicola, G. G., Almodovar, A., 2010. Effects of Environmental Factors and Predation on Benthic Communities in Headwater Stream, *Aquatic Science*. 72, 419–429.
- Tiunova, T. M., 2003. Quantitative Sample Collecting and Primary Processing Methods. Methodological Recommendations for Collecting and Identifying Zoobenthos in Hydrobiological Studies of Water Courses in Russia's Far East. Methodological Manual. Moscow, VNIRO, 5–13 [In Russian].
- Tiunova, T. M., 2006. Trophic Structure of Invertebrate Communities in Salmon Rivers Ecosystems in the South of the Far East, *Russian Journal of Ecology*. 6, 457–463 [In Russian].
- Vannote, R. L., Minshell, G. W., Cummins, K. W., Sedell, J. R., Cushing, C. E., 1980. The River Continuum Concept, *Canadian Journal of Fishery and Aquatic Sciences*. 37 (1), 130–137.
- Vinberg, G. G., 1983. Biological Productivity of Water Bodies, *Russian Journal of Ecology*. 3, 3–12 [In Russian].