

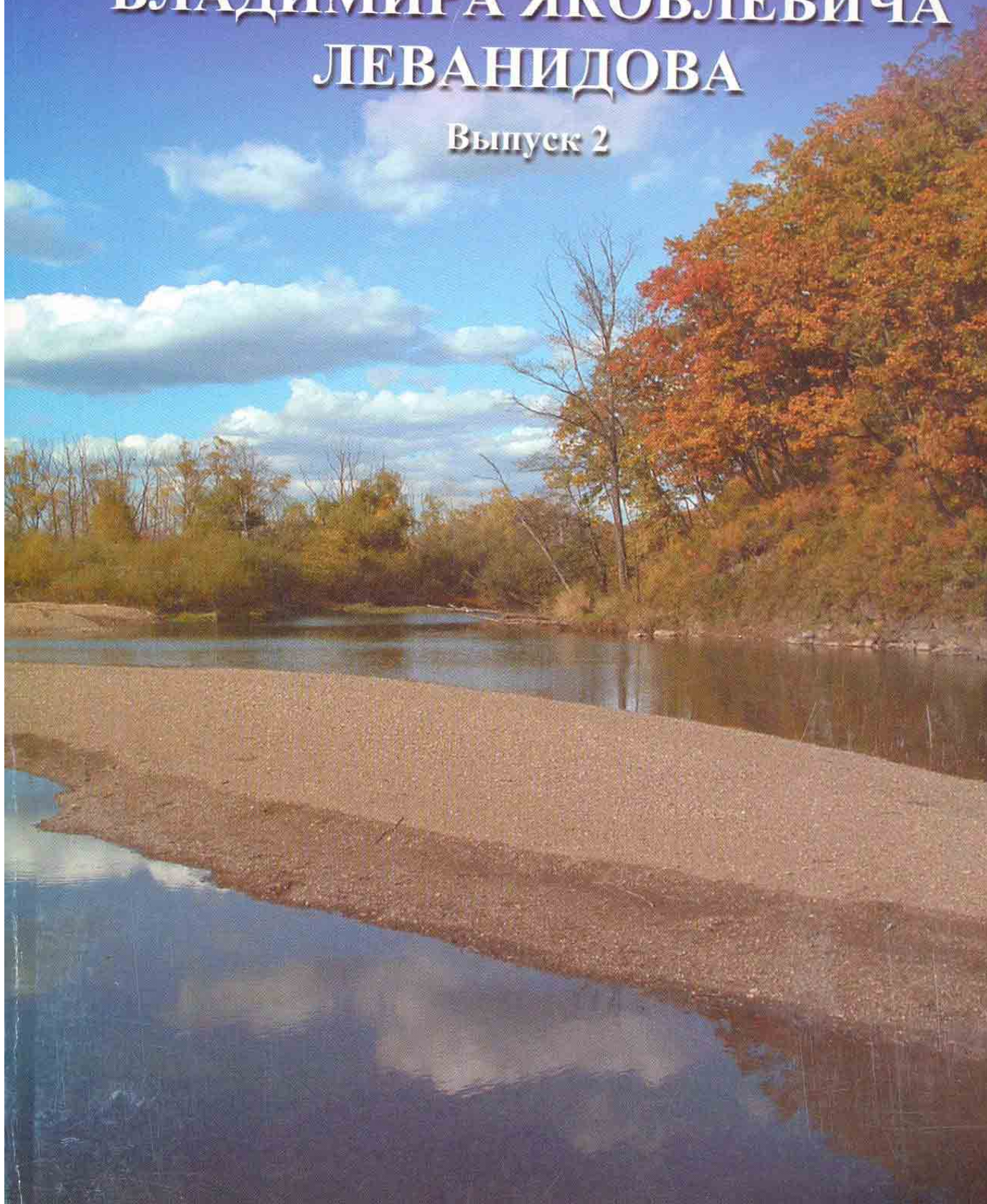


РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ КОМИТЕТ ПО РЫБОЛОВСТВУ РФ

# ЧТЕНИЯ ПАМЯТИ ВЛАДИМИРА ЯКОВЛЕВИЧА ЛЕВАНИДОВА

Выпуск 2



**Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 2. Владивосток: Дальнаука, 2003. 576 с. ISBN 5-8044-0373-7**

В сборник включены 62 доклада, заслушанных и представленных на стендах 19-21 марта 2003 г. на вторых чтениях памяти В.Я. Леванидова сотрудниками Биолого-почвенного института, Института водных и экологических проблем, Института биологии моря и Института биологических проблем Севера ДВО РАН, Читинского института природных ресурсов СО РАН, Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) и Тихоокеанских институтов рыбного хозяйства и океанографии (ТИНРО-Центра, СахНИРО, КамчатНИРО, МагаданНИРО, ХоТИНРО-Центра), а также Дальневосточного и Сахалинского государственных университетов, Сихотэ-Алинского и Ханкайского заповедников.

В представленных статьях на высоком современном уровне освещены проблемы пресноводной гидробиологии и ихтиологии, которые в свое время разрабатывал В.Я. Леванидов, рассмотрены вопросы биоразнообразия, паразитологии пресноводных организмов Дальнего Востока. Показаны современное состояние и перспективы изучения экосистем лососевых рек. Приведены данные по фауне, систематике, биологии и распространению амфибиотических насекомых, моллюсков, ракообразных, пресноводных и солоноватоводных рыб, а также флоре водорослей.

Книга будет интересна и полезна гидробиологам, ихтиологам, гидроэнтомологам, паразитологам, альгологам, специалистам природоохранных и рыбохозяйственных организаций, в том числе и рыбоведам заводов по воспроизводству тихоокеанских лососей, а также преподавателям и студентам биологических факультетов вузов.

**Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings. Vol. 2. Vladivostok: Dalnauka, 2003. 576 p. ISBN 5-8044-0373-7**

The book includes 62 oral and poster reports presented at 2<sup>nd</sup> Conference in memory of V.Ya. Levanidov in March 19-21, 2003.

The problems of freshwater hydrobiology and ichthyology, had been previously developed by V.Ya. Levanidov, with the aspects of biodiversity and parasitology of freshwater organisms in the Far East are discussed in the book on a high scientific level. The nowadays knowledge and perspectives in investigation of the salmon rivers ecosystem are shown. The data on fauna, systematic, biology, diversity of the amphibiotic insects, mollusks, crustaceans, fresh and brackish-water fishes and on fauna of freshwater algae are given.

This volume will be useful and interesting to a wide range of specialists including hydrobiologists, ichthyologists, hydro-entomologists, parasitologists, algologists, pacific salmon fish-farming specialists and also to the students and teachers of the biological faculties at the universities.

Редколлегия: д.б.н. *Е.А. Макаренко* (отв. редактор), д.б.н. *В.В. Богатов*, д.б.н. *Т.М. Тиунова*,  
к.б.н. *Л.А. Медведева*, к.б.н. *А.Ю. Семенченко*

Рецензенты: д.б.н. *А.С. Лелей*, д.б.н. *С.В. Фролов*

*Издано по решению Редакционно-издательского совета  
Биолого-почвенного института ДВО РАН*

Книга издана при финансовой поддержке гранта ДВО РАН № 03-Д-06-011

**ОСНОВНЫЕ ИТОГИ ИЗУЧЕНИЯ СТРУКТУРНО-  
ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ПРЕСНОВОДНЫХ  
ЭКОСИСТЕМ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ**

**В.В. Богатов**

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

В статье изложены основные результаты исследования закономерностей функционирования пресноводных экосистем Дальнего Востока России. Обсуждаются причины эвтрофикации водоемов и водотоков зоны муссонного климата. Установлено, что годовая рыбопродукция в водоемах Нижнего Амура связана со среднегодовой концентрацией хлорофилла "а" в планктоне и возрастает до определенного предела хлорофилльной массы, превышение которого приводит к эффекту вторичного загрязнения. Показана роль экстремальных событий в формировании структурно-функциональной организации пресноводных сообществ. Рассмотрены перспективы гидро-биологических исследований на современном этапе.

**MAIN RESULTS ON INVESTIGATION OF THE FRESHWATER ECOSYSTEM  
IN RUSSIAN FAR EAST**

**V.V. Bogatov**

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

Main data on freshwater ecosystem functioning in Russian Far East are given in the article with a discussion of eutrophication causes of monsoon climate zone water bodies. It is found, the annual Low Amur basin fish production is connected with the annual plankton chlorophyll "a" concentration and increases by certain limit of the chlorophyll mass. Effect of the secondary pollution is caused by exceeding of the noted limit. Role of extreme events for formation of structure-functional links in the freshwater communities is shown. Perspectives for contemporary hydrobiological investigations are considered.

К важнейшим пресноводным объектам территории российского Дальнего Востока относятся:

- многочисленные ручьи и реки, в основном горного и предгорного характера;
- одна из величайших водных артерий мира р. Амур с крупными пойменными озерами;
- олиго- и мезотрофные озера Северо-Востока Азии эндогенного происхождения;
- водохранилища.

При этом необходимо иметь в виду, что Дальний Восток – в основном горный регион, в котором равнины и низменности занимают менее ¼ его территории. Именно поэтому речным системам здесь отводится особая роль не только как источникам пресной воды, но и как местам воспроизводства тихоокеанских лососей и других ценных пород рыб.

Население стоячих и слабопроточных водоемов (озера, водохранилища), а также равнинных участков крупных рек представлено тремя крупными экологическими группировками:

- организмами планктона, населяющими толщу воды. Это не способные активно противостоять течению планктонные водоросли, определяющие величину первичной продукции водоема, а также бактерии, мелкие животные, представленные простейшими, колеровками, рачками и др. беспозвоночными;
- организмами нектона, к которым относятся крупные активно передвигающиеся в водной среде, в том числе в речном потоке, животные (рыбы, некоторые высшие ракообразные и др.);
- донными или бентосными организмами (некоторые водные растения, моллюски, личинки водных насекомых, амфиподы и др. ракообразные, малощетинковые черви, нематоды и др).

В предгорных и горных реках и ручьях из-за быстрого течения планктонные организмы отсутствуют. Население этих водотоков представлено лишь двумя группировками:

- сообществом рыб, большинство из которых лососевые;
- бентосным сообществом, в состав которого входят прикрепленные к грунту водоросли, беспозвоночные животные, среди которых доминируют амфиподы и личинки водных насекомых.

Дальний Восток, в отличие от других регионов России, расположен в зоне муссонного климата. Например, в бассейне Амура летом выпадает до 80-90% годовой суммы осадков ливневого характера. Число подъемов воды на малых и средних реках достигает 10-15 за теплый период при их средней продолжительности в 140 дней. Таким образом, пресноводные экосистемы региона часто подвергаются воздействию экстремальных природных явлений (к основным из которых можно отнести паводки, в том числе катастрофические, промерзание водоемов или русел рек, их обсыхание, биогенную нагрузку при отсутствии выраженного половодья и т.д.), что во многом определяет особенности их структурно-функциональной организации.

### Основные этапы исследования

Начало планомерного изучения биоты пресноводных водоемов региона связано с созданием в 1932 г. Дальневосточного филиала АН СССР и организацией в его составе Биологического института с сектором гидробиологии и пресноводной станцией на оз. Ханка. Особое значение также имели открытие в 1928 г. во Владивостоке Тихоокеанского института рыбного хозяйства (с 1934 г. – Тихоокеанский институт рыбного хозяйства и океанографии) и организация в последующие годы его отделений в дальневосточных регионах, часть сотрудников которых стала заниматься изучением пресноводных организмов.

В 1945-1949 гг. в бассейне Амура работала крупная Амурская ихтиологическая экспедиция, задача которой состояла в комплексном изучении ихтиофауны и кормовых организмов. В состав этой экспедиции вошли ведущие ихтиологи и гидробиологи СССР, а ее "Труды" не потеряли актуальность и в наше время.

Начало 70-х годов XX столетия ознаменовалось новым важным этапом в развитии гидробиологических исследований на Дальнем Востоке. В этот период в Институте биологических проблем Севера (г. Магадан), Отделе гидрологии и гидрогеологии Тихоокеанского института географии (г. Хабаровск) и Биолого-почвенном институте ДВНЦ АН СССР почти одновременно открываются лаборатории, тематика которых направлена на изучение биоразнообразия и продуктивности пресноводных экосистем. В проведении исследований этого этапа участвовали представители научных школ выдающихся советских и российских гидробиологов чл.-корр. АН СССР Г.Г. Винберга, д.б.н., ныне акаде-

мика РАН, А.Ф. Алимова, а также крупного дальневосточного ихтиолога и гидробиолога профессора В.Я. Леванидова.

### Важнейшие результаты исследования пойменных озер

Одно из важнейших направлений исследований – изучение продукции автотрофных организмов или первичной продукции – было развернуто в Отделе гидрологии и гидрогеологии Тихоокеанского института географии ДВНЦ АН СССР (впоследствии Институт водных и экологических проблем ДВО РАН). Известно, что первичная продукция как "первопища" населяющих водный объект гетеротрофных организмов (от бактерий до рыб) является объективным критерием общей биологической продуктивности водных экосистем, в том числе и конечного этапа продукционного процесса в водоеме или водотоке – продукции рыб.

В результате проведенных гидробиологами исследований было установлено, что в водоемах Нижнего Амура рыбопродукция закономерно связана с первичной продукцией планктона. При использовании многолетних ихтиологических данных, полученных в Амурском отделении ТИНРО, было показано, что средний вылов рыб составляет около 0,12% от первичной продукции за год. Важно, что полученная величина не выходит за пределы аналогичного соотношения, полученного Бульоном для различных внутренних водоемов земного шара (Бульон, 1994).

Известно, что первичная продукция (А) связана с максимальной величиной фотосинтеза планктона (А<sub>мах</sub>) при оптимальных световых условиях и прозрачностью воды (S) простым уравнением 1:

$$A = A_{\max} S. \quad [1]$$

При этом было установлено (Сиротский, 1993; 1998), что максимальная величина фотосинтеза зависит от паводкового режима водных объектов и связана с содержанием хлорофилла "а" в планктоне (С<sub>хл "а"</sub>) уравнением 2:

$$A_{\max} = 0,38 + 0,17C_{\text{хл "а"}} \quad (r=0,81). \quad [2]$$

Зависимость прозрачности воды от концентрации хлорофилла "а" в планктоне передается уравнением 3:

$$S = 1,3 e^{-0,015 C_{\text{хл "а"}}} \quad (r=0,93). \quad [3]$$

Полученные закономерности позволили в рамках совместной работы с сотрудником ИВЭП С.Е.Сиротским построить для условий Нижнего Амура теоретическую кривую связи между годовой рыбопродукцией и среднегодовой концентрацией хлорофилла "а" в планктоне и прозрачностью воды легко измеряемыми инструментально параметрами (Сиротский, Богатов, 1999). В частности, из рис. 1 видно, что рыбопродукция в водоемах Нижнего Амура возрастает до определенного предела хлорофилльной массы – 70-80 мг в м<sup>3</sup>, превышение которого приводит к эффекту вторичного загрязнения. Эта работа открывает возможность использовать полученные калибровочные значения расчетных величин с целью, например, организации оптимального вылова рыбы, оценки каких-либо ущербов, причиненных рыбному хозяйству, и т.д. В связи с этим, на наш взгляд, исключительно важное значение приобретает изучение факторов, влияющих на величину хлорофилла "а".

Для низовьев Амура было установлено, что в теплый период года концентрация хлорофилла "а" в

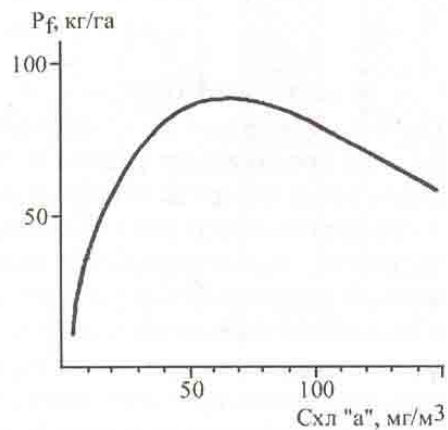
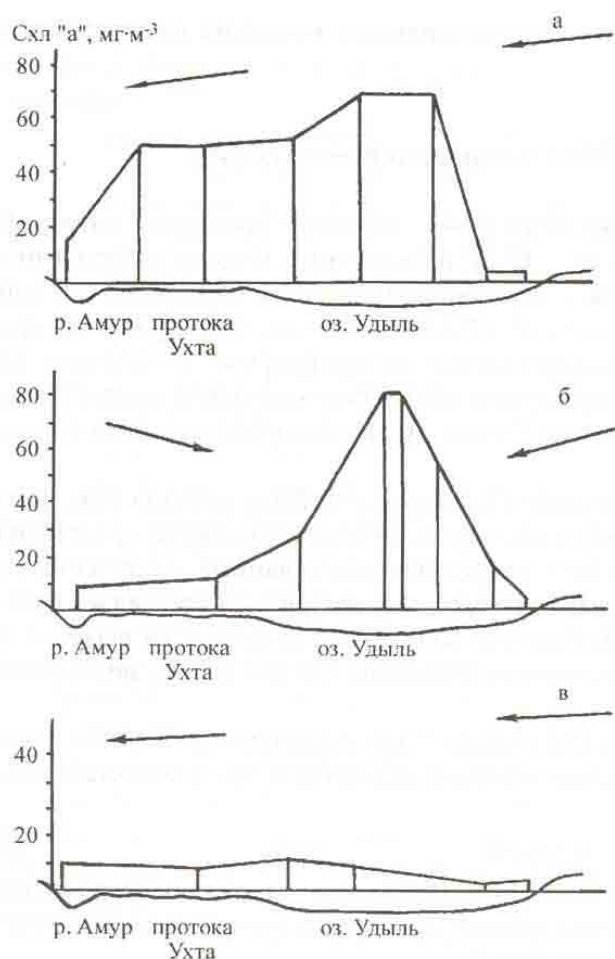


Рис. 1. Связь между концентрацией хлорофилла "а" (С<sub>хл "а"</sub>) и рыбопродукцией (P<sub>ф</sub>) в водоемах Нижнего Амура (по: Сиротский, Богатов, 1999)



**Рис. 2.** Горизонтальное распределение хлорофилла "а" в озере Удиль при уровне воды в 41 см (а), 130 см (б) и 59 см (в) (по: Bogatov et al., 1995). Стрелками показано направление течения

планктоне Амура связана с расходом воды обратно пропорциональной зависимостью (Bogatov et al., 1995). Однако развитие фитопланктона в пойменных озерах имеет свою специфику (рис. 2). На примере слабопроточного озера Удиль, которое связано с Амуром 12-километровой протокой, было показано, что в меженный период содержание хлорофилла "а" в планктоне может достигать высоких значений (рис. 2,а). В периоды больших паводков при проникновении в озеро через протоку амурских паводковых вод (с низкой концентрацией хлорофилла "а") в центральной части водоема образуется обширная застойная зона. Озеро временно становится непроточным, а в пределах застойной зоны наблюдается массовое развитие водорослей. В центре зоны наблюдается экстремально высокое содержание хлорофилла "а" в планктоне, которое превышает таковое для меженного периода (рис. 2,б). При спаде воды эта зона разрушается (рис. 2,в), озеро вновь становится проточным, при этом содержание хлорофилла "а" в планктоне имеет минимальные значения.

Из приведенных данных следует вывод, что стабилизация гидрологического режима в бассейне Нижнего Амура вызывает резкую эвтрофикацию вод.

Особенно опасно искусственное зарегулирование пойменных водоемов Амура, поэтому реализацию имеющихся в этом направлении планов следует признать недопустимой.

### Изучение речных экосистем

В отличие от озер, речные экосистемы относятся к числу наиболее динамичных. Говоря об их структурно-функциональной организации, необходимо иметь в виду, что по мере продвижения водной массы от истоков к устью происходят закономерные изменения качества среды обитания гидробионтов за счет как абиотических факторов, так и жизнедеятельности речных организмов (Vannote et al., 1980; Cummins et al., 1995). В частности, экосистемам верховьев рек (особенно лесной зоны) свойственен ярко выраженный гетеротрофный тип метаболизма, при котором отношение первичной продукции к дыханию сообщества много меньше 1 ( $A/R \ll 1$ ). Здесь первичные консументы в основном зависят от аллохтонного органического вещества (т.е. вещества, привнесенного извне). Ближе к среднему течению все большее значение в биотическом балансе приобретает автохтонная органика (спродуцированная внутри экосистемы). Первичную продукцию здесь обеспечивают водорослевые обрастания камней (фитобентос). На равнинных участках рек основные потоки энергии в экосистемах проходят через планктонные сообщества.

Реальное существование в крупной реке (по мере продвижения от истоков к устью) разных экосистем не вызывает сомнения. Однако границы между этими системами настолько "размыты", что любые попытки их строгого выделения в большинстве случаев становятся бессмысленны. В связи с этим нами была предложена концепция *реобиома* как особой надорганизменной формы организации природных комплексов – континууме речных экосистем (Богатов, 1995).

Известно, что реобиомы южной части Дальнего Востока по сравнению с реобиомами других крупных речных бассейнов России (например, Волги, Оби, Енисея, Лены и др.) отличаются большим видовым богатством и количественным развитием биоты. Парадокс заключается в том, что речные системы Дальнего Востока постоянно подвергаются воздействию больших и катастрофических паводков, в результате которых биомасса фито- и зообентосных организмов резко снижается. Как видно из рис. 3, в начальный период паводка наблюдается некоторое уменьшение выноса гидробионтов из системы, а затем происходит скачкообразный рост бентостока. По нашим предварительным оценкам, суммарная величина подобного отчуждения биомассы зообентоса может достигать 30% его годовой продукции.

Важно отметить, что в речных экосистемах зоны муссонного климата случайные экстремальные события (в т.ч. весенне-летние паводки) являются доминирующими. К сожалению, во многих работах такие события рассматриваются как возмущающий фактор, наносящий некий урон экосистеме, или не учитываются вовсе.

Исследованиями последних двух десятилетий было показано, что *чередование* межженных и паводковых периодов в целом благоприятно сказывается на общей экологической обстановке рек. Несмотря на муссонный характер климата, в дальневосточных реках на всех участках руслового потока в период открытой воды десятилетиями отмечается поразительная стабильность в соотношении в среднем за сезон основных групп гидробионтов (рис. 4). Однако важно отметить, что любая длительная стабилизация гидрологического режима в дальневосточных реках приводит к их эвтрофированию.

Нашими работами впервые доказано особое значение *половодья* в функционировании реобиома (Богатов, 2001). Фактически половодье является ключевым фактором, определяющим направление развития речного сообщества в вегетационный период, т.к. в результате его прохождения резко снижается биогенная нагрузка на водоток. В частности, многочисленные наблюдения показали, что после прохождения половодья содержание хлорофилла "а" в последующий межженный период в фитобентосе лососевых рек редко превышает 30 мг на 1 м<sup>2</sup>. Однако в годы, когда из-за малоснежных зим половодье не развивалось, уже к июню содержание хлорофилла "а" могло достигать 7000 мг на 1 м<sup>2</sup> (350 г на 1 м<sup>2</sup> сухой массы). Такое развитие водо-

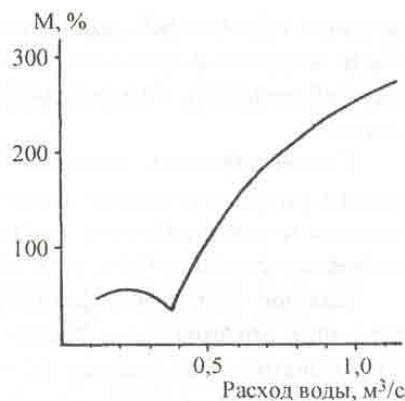


Рис. 3. Доля суточной продукции амфипод (М, %), удаляемая из сообщества рачков р. Ухта в период развивающегося паводка (по: Богатов, 1994)

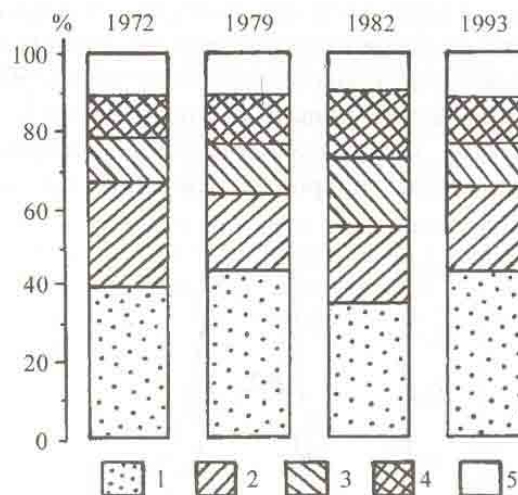


Рис. 4. Структура биомассы бентоса р. Кедровая в 1972 (по: Леванидов, 1977), 1979 (по: Кочарина и др., 1988), 1982 (по: Богатов, 1994) и 1993 (по: Тиунова, 2001) гг.

1 – личинки ручейников; 2 – личинки поденок; 3 – личинки веснянок; 4 – амфиподы; 5 – прочие

рослевых обрастаний приводило к деградации зообентосного сообщества и массовой гибели мальков и личинок рыб (Богатов, 1994). В горных чистоводных реках повсеместно наблюдалась гиперэвтрофикация речных систем. Лишь паводок выравнивал ситуацию.

Таким образом, оценивая роль паводков с позиций поддержания определенной степени упорядоченности речных экосистем зоны муссонного климата, мы можем заключить, что воздействия, вызванные паводками, не только не вызывают стресса в биологических сообществах, но и являются необходимым условием их существования.

Важное значение в функционировании речных экосистем имеют активный подъем бентосных организмов в толщу воды в ночные часы и их снос вниз по течению – процесс, названный *активным дрейфом* (рис. 5). В результате многолетних исследований были выявлены основные закономерности проявления этого процесса. Впервые дрейф гидробионтов был рассмотрен как результат функционирования водного сообщества на всем отрезке реки, расположенном выше створа наблюдения. Такой подход позволил оценить роль дрейфа в биотическом балансе донных биоценозов. В частности, было отмечено, что по мере удаления от истока реки доля продукции популяций, изымаемая в результате дрейфа гидробионтов, закономерно уменьшается, хотя биомасса сносимых через сечение реки организмов может увеличиваться (Богатов, 1984; 1994).

Установлены механизм регуляции активного дрейфа в условиях дождевого паводка и межени, а также способность водных организмов воспринимать сигналы "тревоги" и за счет активных перемещений, в том числе против течения, покидать опасные зоны. Показана особая роль в поддержании структурно-функциональной организации речных сообществ системы естественных рефугиумов (убежищ), во многом обеспечивающих выживание отдельных популяций при неблагоприятных условиях среды.

### Основные направления гидробиологических исследований на современном этапе

В последние 3 десятилетия в академических институтах Дальнего Востока и системы институтов ТИНРО выросли высококвалифицированные кадры пресноводных гидробиологов и ихтиологов. В настоящее время сложившаяся дальневосточная гидробиологическая школа по праву считается лидером в исследованиях речных экосистем, наиболее сложных в методическом отношении. Особое значение здесь имеют результаты по исследованию причин эвтрофирования вод (в т.ч. текучих) и методов его предотвращения, общим закономерностям роста, питания и дыхания реофильных организмов, что позволяет оценивать потоки энергии в популяциях, биоценозах и экосистемах. Продолжается также изучение биоразнообразия пресноводных экосистем, их трофической структуры, микрораспределения организмов по биотопам. В последнее время много

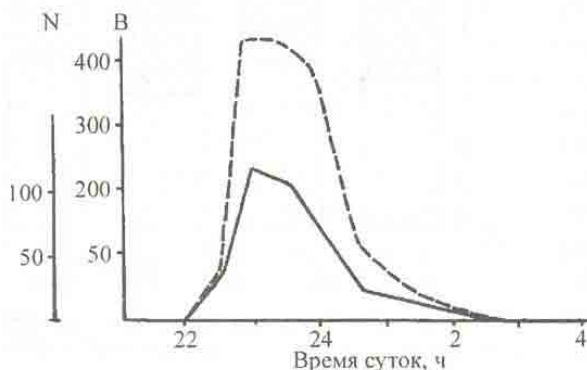


Рис. 5. Дрейф амфипод в р. Ухта (бассейн Нижнего Амура) в июле 1979 года: N (—) – численность, экз. в сачке за 10 мин; B (---) – биомасса, мг в сачке за 10 мин (по: Богатов, 1994)

внимания уделяется роли экстремальных природных явлений в структурно-функциональной организации водных сообществ, а также влиянию хозяйственной деятельности на водную биоту.

На повестке дня – поиск способов оптимальной эксплуатации водных экосистем, которые обеспечивали бы их неистощительное развитие. Для этого недостаточно знаний об устройстве экосистемы. Необходимы понимание механизмов, обеспечивающих внутренние взаимосвязи в экосистемах, и умение выражать их количественно. Парадоксально, но до сих пор мы ничего не зна-



ем о влиянии на функционирование речных сообществ массового возврата лососевых. Крайне необходима также разработка теории экологического прогнозирования. В этом плане уже имеется хороший задел (Алимов, 2000). Очевидно, что дальнейшее расширение исследований в данном направлении вполне оправдано.

### Литература

- Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2000. 147 с.
- Богатов В.В. Значение бентоса в процессах биологического продуцирования в реках // Экология. 1984. № 3. С. 52-60.
- Богатов В.В. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 1994. 218 с.
- Богатов В.В. Комбинированная концепция функционирования речных экосистем // Вестн. ДВО РАН. 1995. № 3. С. 51-61.
- Богатов В.В. Роль экстремальных природных явлений в функционировании речных сообществ российского Дальнего Востока // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 1. Владивосток: Дальнаука, 2001. С. 22-24.
- Бульон В.В. Закономерности первичной продукции в лимнических экосистемах // Тр. Зоол. ин-та. СПб.: Наука, 1994. Т. 216. 222 с.
- Кочарина С.Л., Макаренченко Е.А., Макаренченко М.А., Николаева Е.А., Тиунова Т.М., Тесленко В.А. Донные беспозвоночные в экосистеме лососевой реки юга Дальнего Востока СССР // Фауна, систематика и биология пресноводных беспозвоночных. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. С. 86-108.
- Леванидов В.Я. Биомасса и структура донных биоценозов реки Кедровой // Пресноводная фауна заповедника "Кедровая Падь". Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977. С. 126-158.
- Сиротский С.Е. Значение первичной продукции в оценке состояния водной экосистемы реки Амур // Биогеохимическая экспертиза состояния окружающей среды. Владивосток: Дальнаука, 1993. С. 49-69.
- Сиротский С.Е. К вопросу о трофической классификации водоемов и водотоков на основании величин первичной продукции и концентрации хлорофилла "а" // Биогеохимические и гидроэкологические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток: Дальнаука, 1998. С. 77-83.
- Сиротский С.Е., Богатов В.В. Методические рекомендации по оценке ущерба рыбному хозяйству на основе данных о первичной продукции в водотоках и водоемах // Геохимические и биогеохимические процессы в экосистемах Дальнего Востока. Вып. 9. Владивосток: Дальнаука, 1999. С. 129-152.
- Тиунова Т.М. Современное состояние и перспективы изучения экосистем лососевых рек юга российского Дальнего Востока // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 1. Владивосток: Дальнаука, 2001. С. 25-30.
- Bogatov V., Sirotsky S., Yuriev D. The ecosystem of the Amur river // Ecosystems of the World. V. 22. River and stream ecosystems / Ed. C.E.Cushing, K.W.Cummins, G.W. Minshall. Amsterdam; Lausanne; New York; Oxford; Shannon; Tokyo: Elsevier, 1995. P. 601-613.
- Cummins K.W., Cushing C.E., Minshall G.W. Introduction: an overview of stream ecosystems // Ecosystems of the World. V. 22. River and stream ecosystems / Ed. C.E.Cushing, K.W. Cummins, G.W. Minshall. Amsterdam; Lausanne; New York; Oxford; Shannon; Tokyo: Elsevier, 1995. P. 1-8.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedall I.R., Cushing C.E. The river continuum concept // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1980. V. 37, N 1. P. 130-137.