

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ  
УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ  
ИНСТИТУТ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОБЛЕМ СЕВЕРА  
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО ОТДЕЛЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

ХАМЕНКОВА ЕЛЕНА ВЛАДИМИРОВНА

**СТРУКТУРА И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ  
СООБЩЕСТВ МАКРОЗООБЕНТОСА В БАССЕЙНЕ РЕКИ ОЛА  
(МАГАДАНСКАЯ ОБЛАСТЬ)**

03.02.10 – гидробиология

Диссертация на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель  
доктор биологических наук  
Тесленко В.А.

Магадан-2015

## Оглавление

<b>Введение</b>	.....	<b>4</b>
<b>Глава 1</b>	История изучения пресноводных беспозвоночных Северо-Востока России.....	<b>9</b>
<b>Глава 2</b>	Материалы и методы исследования.....	<b>17</b>
<b>Глава 3</b>	Физико-географическая характеристика бассейна р. Ола....	<b>21</b>
3.1.	Природные условия района исследований.....	<b>21</b>
3.1.1.	Рельеф.....	<b>21</b>
3.1.2.	Ландшафт.....	<b>23</b>
3.1.3.	Климат.....	<b>25</b>
3.1.4.	Гидрологический режим.....	<b>27</b>
3.1.5.	Гидрохимия.....	<b>31</b>
3.2.	Гидроморфологическая характеристика станций в местах отбора проб.....	<b>33</b>
3.3.	Динамичность климатических и гидрологических условий в бассейне р. Ола в период исследований.....	<b>38</b>
<b>Глава 4</b>	Эколого-фаунистический анализ макрозообентоса бассейна р. Ола.....	<b>46</b>
4.1.	Таксономический состав фауны донных беспозвоночных и ее распределение.....	<b>46</b>
4.2.	Зоогеографический анализ фауны.....	<b>82</b>
<b>Глава 5</b>	Структура сообществ макрозообентоса в бассейне р. Ола.....	<b>85</b>
5.1.	Классификация сообществ макрозообентоса по составу фауны.....	<b>86</b>
5.2.	Структура сообществ макрозообентоса основного русла....	<b>92</b>
5.3.	Структура сообществ макрозообентоса в устьевых частях притоков.....	<b>109</b>

5.4.	Пространственное распределение сообществ макрозообентоса.....	118
5.5.	Видовое разнообразие сообществ.....	120
5.6.	Сезонная динамика видового разнообразия сообществ основного русла.....	124
<b>Глава 6</b>	<b>Количественное развитие сообществ макрозообентоса в бассейне р. Ола.....</b>	<b>130</b>
6.1.	Сезонная и межгодовая динамика плотности и биомассы сообществ макрозообентоса.....	131
6.2.	Пространственное распределение плотности и биомассы макрозообентоса.....	147
<b>Глава 7</b>	<b>Трофическая структура сообществ макрозообентоса в бассейне р. Ола.....</b>	<b>155</b>
7.1.	Состав трофических группировок в сообществах макрозообентоса.....	158
7.2.	Трофическая структура сообществ макрозообентоса основного русла.....	159
7.3.	Трофическая структура сообществ макрозообентоса в притоках .....	164
7.4.	Стабильность трофической структуры.....	170
	<b>Заключение.....</b>	<b>176</b>
	<b>Выводы .....</b>	<b>178</b>
	<b>Список литературы.....</b>	<b>180</b>

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность исследования.** Интерес к гидробиологическим исследованиям пресноводных систем во многом связан с развитием хозяйственной деятельности и усилением антропогенного воздействия на них. На северном побережье Охотского моря большинство рек относятся к водотокам высшей категории рыбохозяйственного значения, в них происходит нерест производителей и нагул молоди тихоокеанских лососей. Интенсивное освоение природных ресурсов Магаданской области, развитие горно- и рыбодобывающей промышленности создает определенную угрозу сохранности речных экосистем. Необходимость рационального использования ресурсов лососевых рек и их охрана требуют проведения экологического мониторинга. Особое место в системе мониторинга текущих вод занимают биологические показатели состояния среды, базирующиеся на анализе сообществ макрозообентоса. Его первоочередная задача заключается в изучении их фоновое и импактного состояния, поскольку изменения структурных характеристик сообществ, выходящих за пределы естественных флуктуаций, являются надёжным показателем экологического неблагополучия водотоков.

Круг наших интересов был сосредоточен на типичном лососевом водотоке северного побережья Охотского моря – р. Ола и ее основных притоках. Река Ола – среднеразмерный водоток (Комлев, Черных, 1984), один из крупнейших по запасам лососевых видов рыб в Магаданской области. В бассейне Олы расположен ряд рыбопромысловых участков и ведется отбор посадочного материала для искусственного воспроизводства лососей. Однако значительная часть бассейна до настоящего времени остается не освоенной и отличается низким уровнем антропогенной нагрузки. Этот фактор делает бассейн реки Олы удобным модельным объектом для изучения естественной динамики бентосных сообществ.

**Степень разработанности.** На Дальнем Востоке наиболее изученными в отношении структурной организации являются сообщества донных

беспозвоночных в реках юга Приморского края, бассейна р. Амур и полуострова Камчатка. Вместе с тем, водотоки Севера Дальнего Востока (СДВ) обследованы фрагментарно и, в основном, фаунистически, данные о структурно-функциональной организации макрозообентоса в них практически отсутствуют. Комплексные бассейновые исследования сообществ зообентоса на СДВ единичны, что в значительной степени ограничивает представления об их функционировании и затрудняет проведение оценочных и мониторинговых работ по качеству поверхностных вод в регионе, где малые и средние реки активно вовлечены в хозяйственную деятельность.

**Цель и задачи исследования.** Цель работы – изучить структуру и распределение сообществ макрозообентоса по продольному профилю типичной для Севера Дальнего Востока лососевой реки.

Для достижения поставленной цели выдвинуты следующие задачи:

1. Определить видовой состав, оценить разнообразие, распределение и провести зоогеографический анализ фауны донных беспозвоночных;
2. Выявить структуру сообществ макрозообентоса;
3. Проанализировать динамику структурных характеристик сообществ макрозообентоса в пространственно-временном аспекте.

**Научная новизна.** Впервые приводятся наиболее полные сведения о видовом составе фауны донных беспозвоночных и ее распределении в водотоках бассейна р. Ола. Выявлены 4 новых для науки вида, 28 таксонов впервые указываются для Северо-Востока Азии, 12 видов впервые отмечены для северного побережья Охотского моря. Установлено, что видовое богатство и разнообразие сообществ макрозообентоса р. Ола сопоставимо с показателями, известными для рек Юга Дальнего Востока России.

Впервые в типичной лососевой реке Северо-Востока Азии по ее продольному профилю выделены речные подзоны ритрали, проанализированы имеющиеся несоответствия классическим

представлениям. Определены особенности структурно-функциональной и пространственно-временной организации сообществ, отличающихся руководящими, второстепенными и третьестепенными таксонами и максимальными количественными показателями развития макрозообентоса в летний, либо зимний период, обоснованы причины этих различий. Установлено, что в трофической структуре сообществ метаритрали р. Ола преобладающей функциональной группировкой являются коллекторы-подбиратели, в отличие от коллекторов-фильтраторов, имеющих наибольшее значение в трофической организации макрозообентоса в речных экосистемах Юга Дальнего Востока России.

**Теоретическое и практическое значение.** Полученные данные расширяют известные представления о видовом богатстве и разнообразии фауны макрозообентоса северных водотоков Дальнего Востока России.

Результаты изучения структурных характеристик сообществ и особенностей их распределения по продольному профилю северной реки в сезонном и межгодовом аспекте вносят вклад в развитие концепций пространственно-временной организации речных экосистем и теории их функционирования.

Характеристики структурной организации и количественного развития сообществ макрозообентоса в бассейне р. Ола могут рассматриваться как модельные для водотоков северного побережья Охотского моря со схожим гидрологическим режимом и использоваться в качестве «регионального фона» при проведении гидробиологического мониторинга, а также для расчета рыбопродуктивности водных объектов.

#### **Положения, выносимые на защиту.**

1. Динамичность гидрологических условий определяет особенности структурно-функциональной организации сообществ макрозообентоса в бассейне р. Ола и выступает одним из ключевых факторов, обуславливающих их высокое видовое богатство и разнообразие.

2. В отличие от классических представлений, типичная для Северо-Востока России лососевая р. Ола на всем своем протяжении представляет собой ритраль.

**Степень достоверности результатов.** Достоверность результатов обеспечена применением стандартных методик сбора и статистической обработки оригинальных данных, объемом проанализированного материала (309 проб), собранного в ходе многолетних (2008–2014 гг.) исследований на 8 участках основного русла и 9 устьевых участках притоков р. Ола. Количественные сборы имеют сезонный характер и охватывают периоды открытой воды 2011 и 2013 гг.

Ключевым этапом работы выступает точность определения видовой принадлежности основных организмов донных беспозвоночных. Поскольку основу макрозообентоса составляли амфибиотические насекомые, особое внимание было уделено их определению. Качество его выполнения было обеспечено сотрудничеством с ведущими специалистами сертифицированной Лаборатории пресноводной гидробиологии БПИ ДВО РАН. Достоверность идентификации амфибиотических насекомых подтверждалась сопоставлением личинок, куколок и имаго либо выведением имагинальных стадий из личинок в естественных условиях.

Результаты исследований подтверждены табличными данными, графическими изображениями и иллюстрациями.

**Апробация работы.** Результаты работы представлены в виде докладов на Чтениях памяти В.Я. Леванидова (Владивосток, 2011, 2014), отчетной сессии МагаданНИРО (Магадан, 2009, 2012), международной конференции «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (Петропавловск-Камчатский, 2012); Всероссийском симпозиуме по амфибиотическим и водным насекомым «Гидроэнтомология в России и сопредельных странах» (Борок, 2012), Чтениях памяти академика К.В. Симакова (Магадан, 2013), на межинститутском Гидробиологическом семинаре ИБМ ДВО РАН и БПИ ДВО РАН (Владивосток, 2014).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 14 работ, из которых 2 статьи в журналах из рекомендованного ВАК «Перечня рецензируемых научных изданий» и 1 статья в журнале, входящем в международную реферативную базу данных и систему цитирования Scopus.

**Связь работы с научными темами.** Работа проведена при финансовой поддержке грантов ДВО № 14-III-B-06-024 «Продольное распределение сообществ макрозообентоса р. Ола (Магаданская область)» и РФФИ № 14-34-50202 «Исследование структурной организации сообществ макрозообентоса р. Ола (Магаданская область)».

**Структура и объем работы.** Материалы диссертации изложены на 200 страницах и проиллюстрированы 21 рисунком и 30 таблицами. Диссертация состоит из введения, 7 глав, заключения, выводов и списка литературы. Список литературы включает 196 источников, из которых 36 на иностранных языках.

**Благодарности.** Автор выражает искреннюю благодарность сотрудникам Лаборатории пресноводной гидробиологии БПИ ДВО РАН: научному руководителю д.б.н. В.А. Тесленко за помощь в осмыслении и оформлении диссертационной работы; проф., д.б.н. Т.М. Тиуновой, за поддержку, консультации и ценные замечания; проф., д.б.н. Е.А. Макаrenchенко, М.А. Макаrenchенко, к.б.н. О.В. Орел (Зориной), к.б.н. Д.А. Сидорову за помощь в определении материала и уточнение таксономической принадлежности отдельных групп гидробионтов. Особую признательность автор выражает сотрудникам ИБПС ДВО РАН заведующему Лаборатории гидробиологии к.б.н. В.Г. Харитонову, заведующему Лабораторией биоценологии д.б.н, проф. Д.И. Берману и к.б.н. Н.А. Булаховой за конструктивную критику, поддержку и содействие. Другу и единомышленнику С.А. Майорову за помощь в сборе материала.

## ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ

Интерес к изучению пресноводных беспозвоночных Северо-Востока России (СВР) возник еще во второй половине XIX века. Первые сведения о амфибиотических насекомых региона касаются фауны стрекоз побережья Охотского моря (Hagen, 1856; Selys Longchamps, McLachlan, 1872).

Познание пресноводной фауны было основным направлением гидробиологических исследований вплоть до 70-х годов XX века. В целом изучение пресноводной фауны не отличалось системностью и имело случайный и «поверхностный» характер (Засыпкина, 1996, 1999). Большая часть данных о водных насекомых региона была получена из попутных сборов в ходе экспедиции Н. Норденшельда в 1878-1880 гг.; колымских экспедиций С.А. Батурлина в 1904-1907 гг.; экспедиции Арктического института в 1931-1932 гг. (сборы ручейников Л.А. и Л.К. Портенко в Анадырском и Чукотском крае); экспедиции Академии Наук СССР на о. Врангеля в 1938-1939 гг., материалов, полученных А.П. Васьковским в окрестностях Магадана в 1944 г. и др. (Засыпкина, 1999). Позднее эти материалы, обработанные А.В. Мартыновым (1936 а) и А.А. Штакльбергом (1944), определили представление об общем характере фауны ручейников и двукрылых «восточного сектора Арктической Сибири». Коллекции насекомых, собранных в этих экспедициях, хранились в Зоологическом музее (ЗИН АН СССР) и в зоологическом музее МГУ им. Ломоносова. Обработывались они не сразу, сведения были разрозненными и публиковались в различных специальных изданиях (Sahlberg, 1885; Якобсон, 1905-1914).

В 60-х годах XX века в результате работы паразитологической экспедиции Биологического института СО АН СССР (г. Новосибирск), целью которой было изучение «гноса», удалось получить новые данные по фауне некоторых амфибионтных двукрылых СВР. Так, в басс. р. Анадырь в

1967 г. было обнаружено 16 видов кровососущих комаров, 6 видов мокрецов и 17 видов мошек (Черпанов и др., 1971; Засыпкина, 1999).

В это же время различными учеными проводился ряд частных исследований, например, по типулидам в южной части Магаданской области А.Н. Желоховцевым и Л.В. Зиминной в 1963 г. (Засыпкина, 1999). Позднее эти и другие материалы легли в основу нескольких крупных обобщающих работ по разным отрядам амфибиотических насекомых. Так, были опубликованы монографии «Типулоидные двукрылые в тундровой зоне» (Ланцов, Чернов, 1987) и «Фауна и экология стрекоз» (Белышев и др., 1989).

Системное изучение фауны пресных вод региона было начато в 70-х годах прошлого века. Этому способствовали два основных фактора: организация В.Я. Леванидовым лаборатории пресноводной гидробиологии в БПИ ДВО РАН в г. Владивостоке и создание ИБПС ДВО РАН в г. Магадане (Черешнев, Макаренченко, 2013). Тогда же были получены первые сведения по фауне хирономид, веснянок и поденок СВР, значительно расширен фаунистический список ручейников. Гидробиологическими исследованиями были охвачены водотоки Чукотского п-ова, арктического и берингоморского побережий, о. Врангеля, Северной Камчатки, в том числе, примыкающие к Камчатскому перешейку (р. Пенжина), а также стекающие с юга Корякского нагорья и материкового побережья Охотского моря. Кроме этого был обследован бассейн Верхней Колымы с целью выяснения общности пресноводной фауны Восточной Сибири и СВ Дальнего Востока России (ДВР) (Леванидова, 1982), материкового побережья северной части Охотского моря: рек Таватум, Ола, Дукча, Улукан, Мотыклейка, а также небольшие водотоки в окрестностях г. Магадан (Жильцова, 1979а, б; Макаренченко, 1985; Макаренченко, 2003 и др.). Большая часть материалов с Чукотского п-ова была собрана В.Я. Леванидовым, Е.А. Макаренченко, И.А. Черешневым и Т.С. Вшивковой; из Магаданской области – Е.А. Макаренченко и И.А. Черешневым. Значительная часть сборов проведена сотрудниками ИБПС ДВО РАН И.А. Засыпкиной, Э.А. Стрелецкой, В.Л. Самохваловым и

др. В результате этих исследований удалось получить уникальные сведения по фауне и биологии представителей основных отрядов амфибиотических насекомых, доминирующих в составе макрозообентоса. Первое широко известное обобщение результатов тех лет было сделано в монографии И.М. Леванидовой (1982), где представлен обзор видового разнообразия, зоогеографических и экологических особенностей фауны поденок, веснянок и ручейников южных регионов ДВ и СВР. В фауне поденок и веснянок Чукотского п-ова было зарегистрировано по 15 видов соответственно, а список ручейников увеличен с 4 до 20 видов. Для материкового побережье Охотского моря указывалось 13 видов поденок, 31 – веснянок и 14 – ручейников. Данные о составе фауны поденок и веснянок северного побережья Охотского моря представлены также в отдельных работах (Леванидова, Жильцова, 1976; Тиунова, 1986, 1989). Фауна двукрылых в монографии И.М. Леванидовой не рассматривалась. Тем не менее, сведения, полученные в этот период, послужили основой для дальнейшего активного исследования отряда *Diptera*, в особенности одного из самых многочисленных его семейств – *Chironomidae*. Первое обобщение по фауне хирономид, основанное на сборах 70-х годов, было сделано в монографии Е.А. Макаrenchенко (1985). Работа включала сведения по систематике, таксономии и распространению трех подсемейств *Podonominae*, *Diamesinae* и *Prodiamesinae*. Материалы по хирономидам тех лет до сих пор корректируются и дополняются, продолжают публиковаться описания новых видов (Макаrenchенко, Макаrenchенко, 2003, 2006, 2009, 2013).

Следует отметить, что амфибиотические насекомые были и остаются приоритетом в гидробиологических исследованиях пресных вод ДВ и, в особенности, на СВР. Это обусловлено географическими особенностями Дальневосточного региона, где преобладают горные ландшафты, равнины и низменности занимают подчиненное положение (Леванидова, 1982). Большинство дальневосточных рек имеют горный и предгорный характер, основу численности и биомассы макрозообентоса в них формируют

личиные стадии амфибиотических насекомых.

Вместе с тем, и другие группы водных беспозвоночных привлекали внимание исследователей. В середине и второй половине 20 века на СВР изучаются также моллюски, водяные клещи, пиявки и олигохеты (Старобогатов, Стрелецкая, 1967; Вайнштейн, 1976; Лукин, 1976; Морев, 1975; Старобогатов, Будникова, 1976; Тузовский, 1978, 1981, 1982; Морев, 1983а, б, в; Тузовский, 1986, 1988; Прозорова, 1986, 1988). Не смотря на довольно отрывочные представления о фауне моллюсков СВР, имеющиеся данные были включены в схему первого биогеографического районирования ДВР (Старобогатов, 1970) и позволили выделить Колымскую, Приохотскую, Чукотскую и Камчатскую провинции Восточносибирской подобласти Палеарктики.

Наряду с изучением фауны пресноводных беспозвоночных, под руководством И.М. и В.Я. Леванидовых, на СВР впервые исследованы особенности жизненных циклов отдельных видов, количественные показатели сообществ макрозообентоса в некоторых северных водотоках, а также рассмотрены особенности роста и развития доминирующих видов макрозообентоса (Леванидов, 1976, 1977; Леванидов, Вшивкова, 1977; Леванидов, 1978; Макаренченко, Макаренченко, 1980; Леванидов, 1981, 1982; Леванидова, 1982; Самохвалов, 1983).

В 90-х годах прошлого века интенсивность гидробиологических работ заметно снижается. Публикации основываются, в основном, на материалах 70-80-х годов и, в большей части, являются фаунистическими (Засыпкина, 1991; Засыпкина и др., 1996; Прозорова, Старобогатов, 1998; Kruglov, Starobogatov, 1993; Prozorova, Foster, 1996; Prozorova, 1998 и пр.). Исключение составляют работы В.Л. Самохвалова, в которых основное внимание уделяется дрейфу макрозообентоса и руслообразовательным процессам в северных реках (Самохвалов, 1992, 1993а, б, в). Событием в этот период стал выход в свет сводки по фауне амфибиотических насекомых СВР (Засыпкина и др., 1996). В работе представлены результаты собственных

исследований и литературные данные. Для СВР указывалось: 29 видов поденок, из них для северного побережья Охотского моря и Чукотского п-ова по 15 видов; 50 видов веснянок, из которых 40 для Охотоморского побережья, и 16 видов для Чукотского п-ова; 78 видов ручейников, из них 61 вид для Охотоморского побережья и 29 видов для Чукотского п-ова, а также 135 видов хирономид, из которых 9 видов для Охотоморского побережья и 91 вид для Чукотского п-ова. В 2001 г. опубликованы новые данные по фауне ручейников северного побережья Охотского моря (Засыпкина, 2001).

Разница в количестве выявленных видов в отрядах амфибиотических насекомых была обусловлена не только особенностями распределения и богатством фауны исследуемых отрядов, но и степенью изученности отдельных районов СВР. Позднее происходит смещение исследований в южные районы СВР.

В начале 2000-х годов интерес к гидробиологическим исследованиям на СВР усиливается. В значительной степени этому способствует развитие рыбохозяйственной науки и горнодобывающей отрасли, и, как следствие, возникшая необходимость проведения экологического мониторинга за состоянием качества пресных вод. Учитывая эти обстоятельства, основная часть полевых сборов проводится в водотоках зал. Шелихова и Тауйской губы Охотского моря, на лососевых водотоках высшей рыбохозяйственной категории и реках, расположенных в горнопромышленных районах (басс. рек Гижига и Анадырь) (Засыпкина, Самохвалов, 2011; Засыпкина, Тихменев, 2011).

В 2001 г., по инициативе Магаданского НИИ рыбного хозяйства и океанографии проводятся совместные комплексные гидробиологические исследования сотрудниками лаборатории пресноводной гидробиологии БПИ ДВО РАН и МагаданНИРО в басс. р. Тауй (Тауйская губа, северное побережье Охотского моря). Цель работ заключалась в определении фаунистического состава донных беспозвоночных и их количественного развития (Арефина и др., 2003; Кочарина, Хаменкова, 2003). В результате

этих исследований появились новые данные по фауне поденок, веснянок, ручейников и хирономид. Некоторые виды поденок и ручейников были впервые указаны для Северо-Востока, два вида веснянок ранее не указывались для Охотоморского побережья. Список видов и форм хирономид удалось расширить с 9 до 120, из них 3 вида были описаны как новые для науки (Макарченко, Макарченко, 2005, 2006, 2009). Впервые для северного Охотоморья были представлены данные по структуре и сезонной динамике численности и биомассы сообществ макрозообентоса.

В 2005 г. выходит из печати коллективная монография «Биологическое разнообразие Тауйской губы Охотского моря», инициатором которой являлся И.А. Черешнев. В своих исследованиях И.А. Черешнев еще в 1998 г. определил побережье Тауйской губы как территорию высокого разнообразия пресноводной фауны (Черешнев, 1988). В «Биологическом разнообразии Тауйской губы», уже на основе комплексных данных, этой территории присваивается особый биогеографический статус. Наряду с материалами по другим группам животных и растений в книге описаны основные группы амфибиотических насекомых. Для рек побережья Тауйской губы указывалось 67 видов ручейников, 44 вида веснянок, 39 видов поденок и 103 вида хирономид, что действительно превышало показатели обилия фауны (например, поденок, веснянок и хирономид) соседних водотоков (Тесленко, 2007; Тиунова, 2007; Макарченко и др., 2005, 2011). Анализ фауны амфибиотических насекомых побережья Тауйской губы был позднее представлен в одноименной работе И.А. Засыпкиной (Засыпкина, 2008). В 2011 г. аналогичные материалы были опубликованы по макрозообентосу водотоков зал. Шелихова (Засыпкина, Тихменев, 2011). В 2007 и 2009 гг. вышли крупные сводки по фауне и зоогеографии веснянок и поденок ДВ, в которых оценивалось современное состояние изученности этих отрядов в реках Дальнего Востока России и сопредельных территорий (Тиунова, 2007; Тесленко, 2007; Tiunova, 2009).

Несмотря на то, что большая часть гидробиологических работ,

проводимых на СВР, была направлена на исследование фауны амфибиотических насекомых, ее изученность в регионе продолжает оставаться невысокой. Лучше других исследованы водотоки, протекающие по наиболее заселенной и легкодоступной территории (северное побережье Охотского моря). Основная часть данных по фауне поденок и веснянок этой территории представлена сборами с рек Охотского района Хабаровского края, граничащего с западной частью Магаданской области (Тесленко, 2007; Тишова, 2009). Тогда как данные для Магаданской области представлены, в основном, материалами, полученными для басс. р. Тауй (Арефина и др., 2003).

Проблема недостаточной изученности макрозообентоса рек северного побережья Охотского моря в разных гидробиологических аспектах остро обозначилась в 2009 г., когда в результате катастрофического паводка произошел промыв ограждающей дамбы хвостохранилища Карамкенского ГОКа. Возникла необходимость оценки качества воды в р. Хасын (приток р. Армань, Тауйская губа) и расчета ущерба, нанесенного водным биологическим объектам, а данные, по которым можно было провести сравнение, отсутствовали (Хаменкова, 2012, 2013; Khamenkova et al., 2014).

В период с 2009 по 2013 гг. появились публикации, имеющие не только фаунистическую направленность, но и затрагивающие некоторые аспекты функционирования сообществ макрозообентоса и питания рыб (Хаменкова, Жарникова, 2009; Хаменкова, Рябуха, 2009; Хаменкова, 2011; Хаменкова, Волобуев, 2011). Эти работы выполнены сотрудниками Магаданского НИИ рыбного хозяйства, и большинство из них представляют собой материалы докладов отчетной сессии МагаданНИРО, что затрудняет их доступность для широко круга заинтересованных специалистов.

В 2011 г. впервые были представлены количественные характеристики макрозообентоса р. Ола (Тауйская губа) (Хаменкова, 2012).

В 2013 г. были опубликованы данные об участии личинок поденок в

сообществах макрозообентоса р. Ола и сделана попытка оценки особенностей циклов их развития, в сравнении с другими регионами (Хаменкова, 2013).

Таким образом, в истории изучения бентофауны Северо-Востока России период целенаправленного системного исследования рек региона пришелся на 70–80 годы прошлого века. Современные исследования водотоков СВР имеют, как и прежде, фаунистическую ориентированность. Практически не изученными в северных реках остаются вопросы функционирования, структурной организации макрозообентоса, а также особенности его развития.

## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для работы послужили оригинальные сборы автора, проведенные в период с 2008 по 2014 гг. в основном русле и главных притоках р. Ола (Магаданская обл.). Отбор проб осуществлялся по общепринятым гидробиологическим методикам (Тиунова, 2003). Для отбора проб макрозообентоса в бассейне р. Ола была выбрана постоянная сетка станций (рис. 1). Станции с 1 по 8 расположены по основному руслу р. Ола в направлении от верховьев к устью. Станции 9–17 находились в устьевых участках важнейших притоков р. Ола, в направлении от верховьев к устью.

Количественные пробы макрозообентоса на указанных станциях отбирались складным модифицированным бентометром Леванидова с площадью захвата  $0,0625 \text{ м}^2$  (Тиунова, 2003) в вегетационный период 2011 и 2013 гг. с мая по ноябрь (табл. 1). На труднодоступных участках среднего течения р. Ола (ст. 3, 4, 12, 13) и притоках в нижнем течении реки из-за обильных паводков отбор количественных проб осуществлялся по возможности, поэтому материал представлен летне-осенними сборами в 2011 г. и весенними в 2013 г. (табл. 1). Всего было собрано 186 количественных, 43 качественные пробы макрозообентоса и 80 проб имаго амфибиотических насекомых.

На каждой станции, в одну дату отбиралось в основном, по 2 пробы (с плеса и переката), затем полученный материал объединяли и фиксировали 4%-м формалином. Периодичность сборов определялась в пределах 14 дней и более, в случае обильных паводковых явлений, что допустимо для холодноводных водотоков (Тиунова, 2003).

Камеральная обработка собранного материала проводилась в лабораторных условиях. Перед разборкой проба несколько раз промывалась проточной водой через газ-сито. Идентификацию амфибиотических насекомых проводили до видов и групп видов, затем их просчитывали и

взвешивали. Полученные данные пересчитывали на 1 м<sup>2</sup> площади поверхности речного дна.

Таблица 1

Сроки отбора количественных проб макрозообентоса на постоянных станциях в бассейне р. Ола

Год	Дата	№ станции														
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
2011	07 мая								+							
	22 мая		+						+							
	05 июня	+				+	+			+	+	+				
	18 июня	+	+			+	+	+	+	+	+	+				
	12 июля	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+			+	+
	05 августа	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+
	23 августа	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
	19 сентября	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+
2013	28 апреля								+							
	12 мая	+	+			+	+	+	+		+	+				
	25 мая	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
	08 июня	+	+			+	+		+	+	+	+				
	23 июня	+	+			+	+	+	+	+	+	+			+	
	07 июля	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	21 июля	+	+			+	+	+	+	+	+	+				
	04 августа	+	+			+	+	+	+	+	+	+				
	18 августа	+	+			+	+	+	+	+	+	+				
	01 сентября	+	+			+	+	+	+	+	+	+				
	17 сентября	+	+			+	+	+	+	+	+	+				
	01 октября		+			+	+	+	+	+						
	20 ноября		+			+	+	+	+							

Для выявления видового разнообразия фауны в басс. р. Ола, параллельно с отбором количественных проб собирали качественные пробы макрозообентоса и имаго амфибиотических насекомых. Качественные пробы отбирались методом взмучивания речного грунта ногой и сбора высвобождающейся взвеси с помощью сачка-промывалки. Отлов имаго осуществлялся кошением прибрежной растительности с помощью сачка для ловли имаго. Собранные качественные пробы фиксировались 70%-м спиртом.

Идентификация личиночного материала проведена самостоятельно, при консультативном сотрудничестве со специалистами Лаборатории пресноводной гидробиологии БПИ ДВО РАН. Идентификацию имаго амфибиотических насекомых и ракообразных проводили сотрудники указанной лаборатории.

При видовой идентификации использовались определители и статьи (Определитель веснянок ..., 2009; Определитель пресноводных беспозвоночных ..., 1997; Определитель насекомых ДВ СССР, Том 1, 1986; Определитель насекомых ..., 1997; Определитель насекомых ..., 2006; Клюге, 2007; Горовая, Тиунова, 2013; Тиунова, Горовая, 2013; Макаrenchенко, Макаrenchенко, 2006; 2010 а, б, в; 2012; 2013 а, б, в; Makarchenko, Makarchenko, 2007; Zorina, 2013).

Выделение сообществ по продольному профилю р. Ола проводилось с учетом степени сходства фаунистического состава донных беспозвоночных. Для ее оценки был проведен кластерный анализ в программе PAST. В качестве меры сходства использован коэффициент Сёренсена (Sørensen, 1948), статистическая достоверность образования кластеров оценена с помощью бутстреп-анализа. При выделении сообществ, наряду с показателями сходства видового состава в качестве дополнительного критерия использовано присутствие экотона. Под «экотоном» понимали переходную зону между сообществами, которая характеризовалась резким увеличением разнообразия и плотности населения (Одум, 1975).

Структурную иерархию сообществ устанавливали с помощью числовой классификации А.М. Чельцова-Бебутова в модификации В.Я. Леванидова (1977), согласно которой доминанты составляли более 15,0% плотности или биомассы бентоса, субдоминанты от 5,0 до 14,9%, второстепенные виды от 1,0 до 4,9%, третьестепенные виды менее 1,0%. Плотность рассчитана в экз./м<sup>2</sup>, биомасса – в г/м<sup>2</sup>.

С целью выявления таксонов, обуславливающих специфику сообществ, определяли руководящие виды (Баканов, 2005) и виды-индикаторы биотопа.

Руководящими считали виды, стабильно встречающиеся в конкретном биотопе и присутствовавшие в нем, в основном, в большем числе, чем другие. Такой анализ был проведен как для каждого из сообществ, так и в целом для верхнего, среднего и нижнего течения р. Ола с притоками.

Видовое разнообразие сообществ макрозообентоса басс. р. Ола оценивали с помощью индекса Шеннона-Уивера –  $H$  (Shannon, 1949), который отражает не только видовое богатство и степень представленности видов, выявленных в сообществе относительно друг друга, но и меру сложности биологических систем (Алимов и др., 2013).

$$H = -\sum (N_i/N) \cdot \lg_2(N_i/N);$$

где  $N_i$  – численность каждого  $i$ -го вида,  $N$  – общая численность всех видов в сообществе.

Для отражения сезонной динамики индекс был рассчитан ежемесячно в 2011 и 2013 гг. В течение сезона состав сообществ макрозообентоса претерпевал значительные изменения, однако структура сообществ описывалась именно на основании всех, собранных за год данных. В связи с этим, чтобы отразить разнообразие каждого сообщества в целом, индекс был рассчитан также на основании среднегодовой структуры каждого из сообществ. Его значения за год, как и ожидалось, оказались выше, чем отмеченные в течение сезона.

Трофическую структуру сообществ в басс. р. Ола оценивали по способу потребления пищи донными беспозвоночными и руководствовались при этом литературными данными (Леванидов, 1981; Леванидова и др., 1989; Кочарина, Тиунова, 1997; Merritt, Cummins, 1984; Morse et al., 1994; Kocharina, 1997).

## ГЛАВА 3. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЕКИ ОЛА

### 3.1. Природные условия района исследования.

#### 3.1.1. Рельеф

Исследуемая р. Ола – среднеразмерный водоток (Комлев, Черных, 1984) Магаданской области. Она берет свое начало на Охотско–Колымском водоразделе и впадает в Тауйскую губу Охотского моря (рис. 1). Рельеф бассейна реки подчиняется общим тенденциям геологического строения побережья Тауйской губы. Побережье Тауйской губы относится к Магаданской горной области, которая состоит из одноименной провинции и вытянута вдоль побережья Охотского моря. Рельеф ее сложный. Перпендикулярно к берегу тянутся отроги Колымского нагорья, хребты Хенджанский (1515 м), Билибина (1304 м), Момолтыкич (1385 м) (Физико-географическое районирование СССР, 1968).

Максимальные абсолютные высоты «северной горной границы» басс. р. Ола лежат в интервале 1,5-1,8 тыс. м, а глубина эрозионного расчленения, за исключением отдельных горных узлов, не превышает 300-500 м. В пределах хребтов развиты денудационно-тектонический, эрозионный и аккумулятивный типы рельефа. Исток р. Ола находится на склонах Ольского плато, на высоте более 1000 м над ур. моря. Ольское плато – это обширная географическая область (около 400 км<sup>2</sup>) с абсолютными высотами 1400-1600 м.

В среднем течении, ниже впадения р. Маякан, басс. р. Ола ограничен с востока грядой Билибина, а с запада – Хасынским хребтом. Южная часть басс. р. Ола расположена на Ольской низменности, одной из крупных впадин в прибрежной части Охотского моря. Рельеф Ольской низменности холмистый, сложенный озерно-аллювиальными и водноледниковыми осадками.

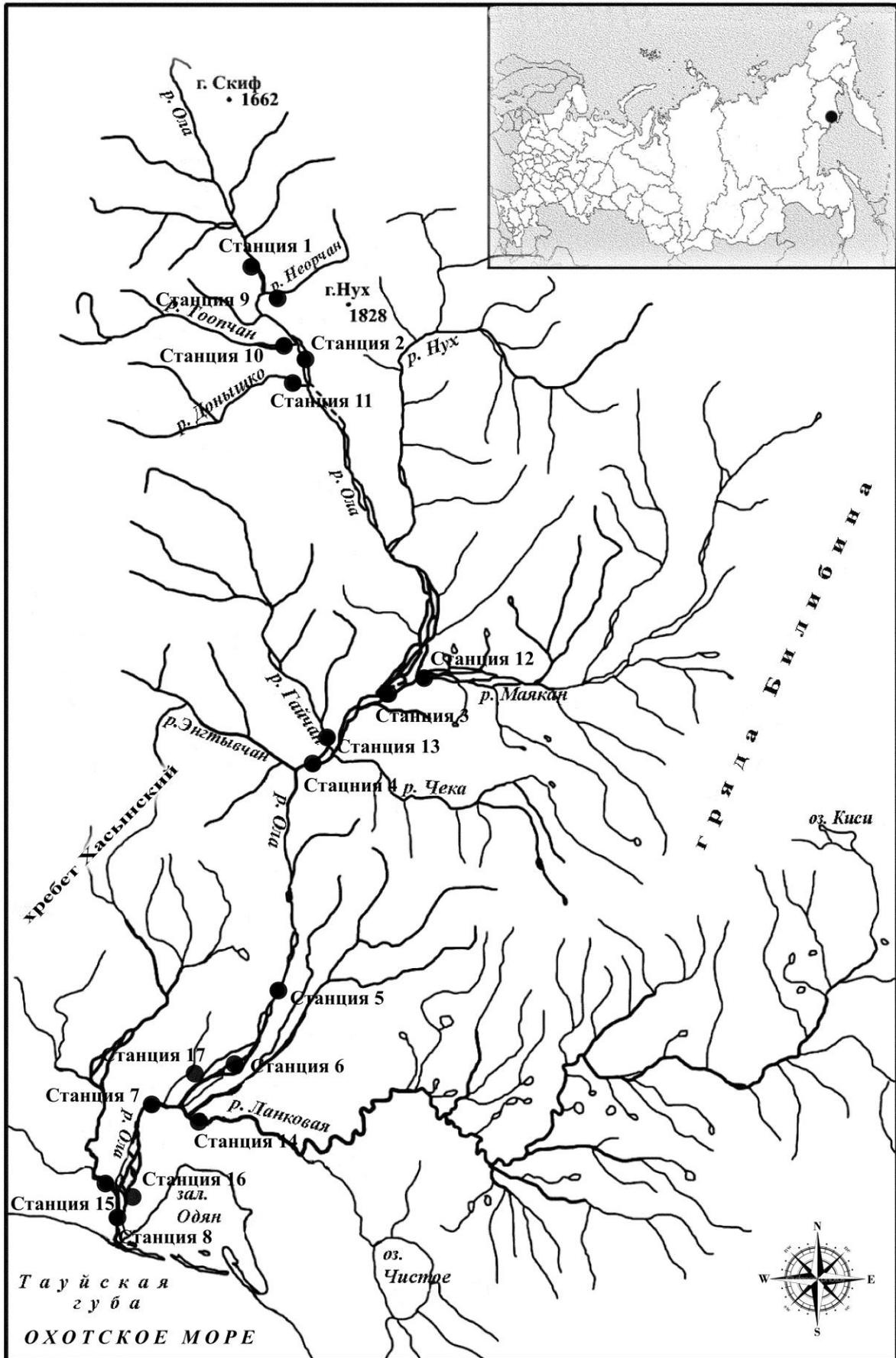


Рис. 1. Схема района исследований в бассейне р. Ола

### 3.1.2. Ландшафт

Ландшафты в басс. р. Ола разнообразны. Наиболее типичными из них являются прирусловые леса, лиственничные редколесья и заросли кедрового стланика, горные тундры на вершинах хребтов, болота и луга в низинах (Физико-географическое районирование СССР, 1968).

Вершины хребтов и горных систем, ограждающих бассейн р. Ола, представлены горными пустынями и тундрами. В субконтинентальной зоне они занимают высоты более 800-1000 м над ур. моря, в прибрежной зоне вместе со сменой среднегорий низкогорьями и вытеснением горных пустынь горными тундрами, они опускаются до высот 650-900 м над ур. моря. Литогенный каркас этих районов находится в многолетнемерзлотном состоянии. В пределах горных пустынь и тундр по строению растительного покрова выделяют два подрайона: горные пустыни с гольцами и горные кустарничково-лишайниковые тундры с фрагментами заболоченных горных тундр, причем последний подрайон занимает 70% площади. Растительный покров формируется тремя типами: пятнистыми кустарничково-лишайниковыми; разнотравно-кустарничково-лишайниковыми; заболоченными скрытополигональными кустарничково-осоково-моховыми растительными ассоциациями.

Средне- и низкогорный рельеф представлен горными и горно-долинными тундролесьями. Литогенный каркас аналогичен таковому ландшафта горных пустынь и тундр. Однако в его строении более широко распространены продукты поверхностного выравнивания и переотложения исходных материковых горных пород склоновыми процессами. Многолетнемерзлотные породы и мощность деятельного слоя также изменчивы, но в основном находятся в многолетнемерзлотном состоянии. В особенности это касается субконтинентальной территории. В прибрежной зоне наблюдается островное распределение многолетней мерзлоты.

Растительный покров ландшафтного района горных и горно-долинных тундролесий формируется в пределах хорошо выраженных подрайонов

(высотных растительных поясов): кедровых стлаников, лиственничников кедровостланиковых. В субконтинентальной части преобладает подрайон кедровых стлаников, а в прибрежной – подрайон лиственничников кедровостланиковых.

Самый нижний ярус горного рельефа представлен нагорно-террасово-холмистыми тундролесьями, которые располагаются в долинах притоков Олы, рек Гайчан, Чека, Маякан, а также в долине основного русла р. Ола, на участке между впадением рек Нух и Гайчан. Литогенный каркас выполнен завалуненными каменисто-мелкоземистыми (с примесью супеси и суглинка) ледниковыми и озерно-ледниковыми отложениями, содержащими погребенные льды на глубине 10-15 м от дневной поверхности. Многолетнемерзлотные породы распространены повсеместно. Уровень залегания мерзлоты от дневной поверхности в течение теплого периода в среднем около 0,5 м. Растительный покров тундролесий формируется в пределах следующих подрайонов, характеризующихся развитием трех основных растительных ассоциаций: лиственничников зеленомошных, приуроченных к субгоризонтальным и слабонаклонным поверхностям нагорных террас (70% площади района); лиственничников лишайниковых, приуроченных к верхним основаниям; и крутым дренированным склонам нагорных террас, занимающих 30% площади района.

Ландшафтный район равнинно-аккумулятивных террасово-холмистых и холмисто-увалистых тундролесий и заболоченных кочкарников (тундр) занимает нижнее течение р. Ола, территорию Ольской низменности, а также долины рек Ланковая и Маякан. Литогенный каркас этих районов образован ритмично-слоистыми осадками аллювиального, озерно-аллювиального, водно-ледникового и эолового происхождения. Их материнскими породами являются коренные породы Колымского нагорья. С поверхности они обогащены вулканическими пеплами, атмосферной пылью и другими континентальными отложениями. Многолетнемерзлые породы в этом ландшафтном районе распространены повсеместно. Талые зоны

распределены островками – прерывистыми участками на границе района с долинно-речными природно-территориальными комплексами, на местах развития термокарстовых озер. Растительный покров ландшафтного района включает несколько подрайонов, образующих ассоциации: лиственничников осоково-сфагновых, приуроченных к субгоризонтальным и слабонаклонным поверхностям холмов и увалов нагорных террас (45% площади); полигонально- и градово-мочажинных болотных лиственничных редин, занимающих плоские увалы и межувальные депрессии, а также выровненные платообразные поверхности (20% территории); лиственничников бруснично-лишайниковых с подлеском из кедрового стланика, приуроченных к верхним основаниям отдельных выпуклых дренированных увалов и коренных горных останцов, сложенных или покрытых рыхлыми каменисто-мелкоземистыми ледниковыми наносами (2% территории) (Павлов, Замощ, 2005).

### **3.1.3. Климат**

В соответствии с региональным климатическим районированием Севера Дальнего Востока (Прикладной климатологический справочник ..., 1960; Клюкин, 1970; Головин, 1983) р. Ола протекает по территории, где господствует зона климата тундры и лесотундры с большой суровостью погоды. Климат умеренно умеренно-континентальный и морской с морозной зимой. Формирование климата в регионе происходит в условиях сравнительно высоких широт и резких контрастов подстилающей поверхности в системе суша-океан (Клюкин, 1970).

Отрог азиатского антициклона располагается с октября по апрель над континентальными районами области и способствует благоприятным условиям для выхолаживания. Такое расположение барических областей создает на Охотоморском побережье устойчивые холодные северо-западные воздушные потоки – зимний континентальный муссон Восточной Азии. Летом расположение барических областей приблизительно обратное – над континентом преобладает пониженное давление, а над прилегающими

водными пространствами – повышенное давление. Ядро повышенного давления формируется и над Охотским морем (Замощ, 2005), которое принято считать «холодильником» Дальнего Востока, что наряду с известным отклонением природных зон (в том числе климатических) в северных широтах к югу обуславливает погодные условия на североохотоморском побережье.

Известно, что для Севера Дальнего Востока принято 6 сезонов года (зима, предвесенье, весна, лето, осень, предзимье) (Север Дальнего Востока, 1970). Кроме этого на СДВ выделено 4 района с разными сроками наступления отдельных сезонов года. Продольно басс. р. Ола расположен в двух из выделенных районов. Согласно классификации Б.П. Алисова, верховья р. Ола относятся к субарктическому поясу, доминирующему на СДВ (Алисов, 1936; Хромов, 1983). Зима здесь длится с ноября по март, а лето с июня по 2 декаду августа. Большая часть долины реки расположена в районе, соответствующем прибрежной полосе Охотского и Берингова морей и Севера Камчатки (Клюкин, 1970). Однако, согласно используемой нами классификации климатов (Хромов, 1983), территория, на которой располагается долина р. Ола, относится к умеренному поясу, в отличие от прибрежной полосы Берингово моря и Севера Камчатки. Зима длится с ноября по февраль, а лето с июня по август. В зимний период по мере удаления от берега, температура воздуха быстро снижается, уменьшается скорость ветра, снежный покров становится более рыхлым и равномерным. Для районов, находящихся в 50-60 км от побережья, число дней с температурой от  $-30$  до  $-40^{\circ}\text{C}$  составляет соответственно 2 и 15, с температурой от  $-20$  до  $-30^{\circ}\text{C}$  – 25 и 50 дней, соответственно. При этом ослабление ветра по мере удаления от побережья сглаживает понижение температуры. Среднегодовая температура воздуха в верховьях р. Ола  $-8^{\circ}\text{C}$ , а в прибрежной части  $-2^{\circ}\text{C}$ . Наиболее холодные месяцы – декабрь, январь и февраль, наиболее теплый месяц – июль.

В весенний период по мере удаления от побережья резко снижается повторяемость ветров, значительных по силе и продолжительности. В полосе, примыкающей к Охотоморскому побережью, начиная с 5-15 км от моря вглубь материка, весной отмечаются более благоприятные климатические условия, чем на побережье.

Продолжительность летнего периода не более 3 мес. В полосе, удаленной от побережья, как и весной, погодные условия более благоприятные, чем непосредственно у береговой черты. На побережье среднемесячные температуры воздуха невысокие, даже в июле и августе не более 11-12°C. В континентальной части бассейна реки, воздух прогревается значительно сильнее.

В осенний период прослеживается отепляющее влияние моря, отсутствие резкого температурного контраста между морем и сушей и увеличение циклонической деятельности над Охотским морем, что, в общем, и определяет медленное понижение температуры воздуха. Среднемесячная температура сентября – 5-8°C. Облачность осенью меньше, чем летом.

#### **3.1.4. Гидрологический режим**

Протяженность р. Ола – 166 км, общая площадь водосбора – 8570 км<sup>2</sup> (Ресурсы поверхностных вод, 1967). Общее падение – 1160 м, общий уклон – 7‰, причем распределение уклонов по продольному профилю неравномерно. Наибольший уклон 23,4‰ наблюдается в верховьях, от истока р. Ола до впадения руч. Тоопчан, далее уклон меняется незначительно и составляет в среднем 3,7‰. Река имеет меридиональную ориентацию. Гидрографическая сеть басс. р. Ола включает в себя 103 реки, представленных, в основном малыми притоками, длиной не более 25 км (78,6 %). Наиболее крупные притоки: Нух – 62 км; Маякан – 69 км; Гайчан – 49 км; Чека – 44 км; Ланковая – 162 км; Танон – 59 км.

В русле р. Ола на разных участках тальвега господствуют процессы эрозии, транспортировки и аккумуляции, а в пределах поймы – только

аккумуляции во время паводков. Речная эрозия делится на боковую и донную. Донная эрозия происходит на неравновесных участках профиля в ходе врезания. Боковая эрозия развивается на равновесных участках за счет меандрирования русла и расширения днища долины. Углы падения тальвегов большие и объем поступающего в реку обломочного материала весьма значителен, поэтому русло меандрирует слабо, глубины и скорости течения относительно постоянны и велики. Средняя скорость течения 1-2 м/с. Русловые отложения представлены грубообломочными фракциями – галькой и валунами, реже песчано-гравийными осадками. Исключение составляет р. Танон, дренирующая участки равнинного рельефа неотектонических впадин. Средняя скорость течения р. Танон 0,3–1 м/с, русло переуглублено и врезано в покровные песчано-суглинистые осадки плиоцен-четвертичного возраста. Берега р. Танон частично охвачены мерзлотно-болотными поверхностными явлениями. Поверхностные и грунтовые воды, поступающие в реку, насыщены органикой и гидроокислами железа, в результате чего вода р. Танон имеет темно-бурый цвет.

Долина р. Ола асимметричная, извилистая. Средняя минимальная глубина реки составляет 0,4–0,5 м, средняя максимальная глубина достигает 3–4 м. Ширина живого сечения реки в меженный период (июль-август) в среднем и нижнем течении – 40–60 м, местами доходит до 150–200 м. Скорость течения колеблется от 0,9 до 2,3 м/с.

На всем протяжении р. Ола на изгибах во время паводков нередко образуются многолетние заломы. В верхнем течении берега пологие, высота правого берега колеблется в пределах 0,5–0,7 м. Левый берег выражен слабо, грунт берегов песчано-галечный. Среднее и нижнее течение р. Ола местами образует сеть. Берега справа – пологие, слева, на отдельных участках высотой до 2-х м, грунт также песчано-галечный, сыпучий. Средняя минимальная глубина составляет 0,4–0,5 м, максимальная – 3–4 м. Ширина живого сечения р. Ола в меженный период (июль-август) составляет 40–60 м,

на отдельных участках доходит до 150–200 м.

Река Ола имеет смешанный тип питания. Основными источниками являются снеговые, дождевые и подземные воды. Каждый вид питания в отдельные периоды года имеет разную долю. В целом преобладает дождевое питание. Немалая доля приходится на многолетние снежники и наледи.

В режиме годового стока выделяются следующие периоды: весеннее половодье, летняя межень, летние паводки, осенний период и зимняя межень. Такая неравномерность стока объясняется режимом выпадения осадков.

Колебания расхода воды в различное время очень велики. Динамика и интенсивность осадков определяют внутригодовое распределение стока, который отличается резкой неравномерностью. Наибольшая интенсивность осадков наблюдается к октябрю, наименьшая на всем побережье соответствует периоду предвесенья (март-апрель). Коэффициент увлажнения выше 1,33 (Иогансон и др., 1970). В теплую часть года протекает основная масса воды (свыше 90%). Максимальный сток наблюдается в период весеннего половодья и дождевых паводков. Объемы половодья определяются снегозапасами к его началу и интенсивностью снеготаяния. Значительную роль в формировании его объема, а также максимального расхода воды оказывают жидкие осадки, выпадающие на пике половодья. Сток в этот период может составлять до 30-40% годового (Замощ, 2005). Начало половодья приходится на первую и начало второй декады мая. Пик наивысшего в году уровня воды приурочен к концу III декады мая и держится 3-4 дня. Паводковый период начинается вслед за весенним половодьем в конце июня, иногда – еще на его спаде и продолжается по сентябрь включительно. В среднем, ежегодно отмечается от одного-двух до трех-пяти паводков. Наибольшие паводки проходят преимущественно в сентябре. Интенсивность летне-осенних паводков определяется интенсивностью и слоем выпавших дождевых осадков, а также предшествующей дождю увлажненности поверхности бассейна.

Минимальный сток наблюдается в период летней и зимней межени. Летняя межень, как правило, не продолжительна. По времени образования меженные периоды можно объединить в три группы: летний, летне-осенний и осенний. Летний меженный период начинается во второй половине лета и заканчивается перед подъемом осеннего паводка. Летне-осенняя межень наблюдается обычно во второй половине лета (август) и продолжается до появления ледяных образований на реке. Осенний меженный период наблюдается в дождливые годы, когда в течение всего лета имеют место паводки и поступление жидких осадков прекращается только с наступлением отрицательных температур воздуха.

Термический режим р. Ола в целом повторяет годовой ход температур воздуха. Средние даты перехода температуры воды через  $0,2^{\circ}\text{C}$  для весны – 15–25 мая, что является показателем начала устойчивого повышения температуры воды и исчезновения ледяных образований; для осеннего периода – 10–25 октября, что является показателем времени начавшегося охлаждения воды в период появления ледяных образований. Наиболее высокая температура воды в нижней части реки наблюдаются во второй половине июля и составляют  $9\text{--}12^{\circ}\text{C}$ , максимальная температура в июле в отдельные годы может достигать  $14\text{--}15^{\circ}\text{C}$  (Государственный водный кадастр, 1981–1985). В верховьях р. Ола наибольшая температура воды также отмечается во второй половине июля – начале августа и составляют  $7\text{--}9^{\circ}\text{C}$ , максимальные значения редко превышают  $10^{\circ}\text{C}$ .

Ледовый покров устанавливается, как правило, в октябре–ноябре. Обычно лёд появляется на плёсах, а затем постепенно замерзают более быстрые участки реки. Ледяной покров почти сплошной, кроме некоторых участков с обильным выходом грунтовых вод. Продолжительность ледостава – 225–227 дней. На реке не наблюдается промерзания русла до дна. Вскрытие реки происходит в мае.

### 3.1.5. Гидрохимия

Для басс. р. Ола гидрохимические данные имеются лишь для устьевой части реки, где расположен гидрологический пост Росгидромета. По результатам химико-аналитических исследований, вода р. Олы соответствует требованиям, предъявляемым к водоемам рыбохозяйственного значения, предельно допустимые концентрации основных физико-химических показателей не превышаются как на устьевом участке, так и выше по течению (табл. 2). По химическому составу вода р. Ола является гидрокарбонатной со смешанным катионным составом, отличается слабой минерализацией – общая жесткость не более 0,5 мг экв/дм<sup>3</sup>. Кислотно-щелочное состояние характеризуется как слабо кислое, близкое к нейтральному (рН 5,74-6,08) (Алекин, 1946, 1948; Качество поверхностных вод РФ, 2011).

Известно, что минерализация воды на разных участках реки меняется в зависимости от сезона и горизонта стока. Согласно материалам, полученным лабораторией «ВНИИ-1» (г. Магадан) в период осенней межени вода в нижнем течении р. Ола характеризуется как сульфатно-гидрокарбонатная кальциево-натриевая (Замош, 2005).

Таблица 2

Гидрохимическая характеристика воды в р. Ола, сентябрь-ноябрь 2003 г.

Физико-химические показатели и параметры		Предельно допустимые концентрации для водоемов рыбохозяйственного значения, мг/л	Чувствительность, мг/дм <sup>3</sup>	Содержание химических веществ в воде, мг/дм <sup>3</sup>	
				55 км от устья	устье
Водородный показатель рН (ед.)		6,5-8,5	0,01	7,26	7,30
Мутность (взвешенные вещества)		0,25-0,75	1	8,00	6,00
Сухой остаток (общая минерализация)			50	37,00	48,00
ОКБ в 100 мл (КОЕ)				<10	<10
ТКБ в 100 мл (КОЕ)				<10	<10
Na	натрий	120,00	0,01	2,34	2,62
K	калий	50,00	0,01	0,24	0,32
Ca	кальций	180,00	0,5	3,54	3,05
Mg	магний	40,00	0,2	1,49	2,09
Cu	медь	0,0010	0,001	<0,001	0,001
Zn	цинк	0,0100	0,004	<0,004	0,0200
Pb	свинец	0,0060	0,002	0,002	0,002
Mn	марганец	0,0100	0,01	<0,01	<0,01
Fe <sub>общ</sub>	железо (общее)	0,10	0,01	0,01	0,07
NH <sub>4</sub> (N)	аммоний	0,5 (0,4)	0,05	0,95	2,01
HCO <sub>3</sub>	гидрокарбонаты		10	19,50	19,50
CO <sub>3</sub>	карбонаты		1	<1,0	<1,0
Cl	хлориды	300,00	1	<1,0	<1,0
SO <sub>4</sub>	сульфаты	100,00	10	8,29	9,05
NO <sub>3</sub> (N)	нитраты	40,0 (9,1)	0,1	0,1	0,1
NO <sub>2</sub> (N)	нитриты	0,08 (0,02)	0,02	0,14	0,12
PO <sub>4</sub> (P)	фосфаты	0,20 (0,066)	0,05	<0,05	<0,05
	нефтепродукты	0,05	0,05	0,06	0,05
	БПК	2,00	0,5	0,5	0,80

Примечание: данные приведены по (Ландшафты ..., 2005).

### **3.2. Гидроморфологическая характеристика станций в местах отбора проб**

Характеристика станций приводится на основании собственных наблюдений (табл. 3). Для двух участков в нижнем течении (станции 6 и 8) данные по температуре воды получены на постах КУГМС (Колымское управление гидрометео службы). Скорость течения для всех участков представлена на основании собственных измерений, исключая показатели, соответствующие периодам высоких подъемов уровня воды в р. Ола. Русло реки на всех исследованных участках не затенено пологом деревьев.

Станция 1 расположена в верховьях основного русла р. Ола, в 151 км от устья, на высоте 630 м над ур. моря. Уклон реки на этом участке составляет 23,4‰. Скорость течения колеблется от 0,7 до 1,3 м/с. По полученным нами данным, максимальные значения температуры воды летом достигают 8,6°C. За период работ, показатели рН воды менялись от 5,9 до 8,0. Ширина реки в период межени составляет не более 6 м. Иногда река делится на два рукава, ширина каждого не превышает 2-3 м. Русло довольно широкое, более чем в 5 раз превышает ширину реки в межень. Максимальная глубина может достигать немногим более 1 м, в основном не превышает 0,25 м. Грунт представлен мелкой, средней и крупной галькой, очень подвижный и сыпучий.

Станция 2 расположена в верхнем течении основного русла р. Ола в 130 км от устья, высота над ур. моря не превышает 530 м. Уклон равен 6,9 ‰. Скорость течения колеблется от 0,3 до 0,9 м/с, ширина – от 5 до 200 м. Глубина в период максимального подъема может достигать 3 м и более, в основном составляет 0,3-0,4 м. По полученным данным температура воды на этом участке прогревается летом до 10,4°C. Значения рН в течение сезона меняются от 6,6 до 7,4. Грунт представлен разноразмерной галькой, подвижный и сыпучий.

Таблица 3

Характеристика участков отбора количественных проб макрозообентоса в бассейне р. Ола

	№ станции	Высота над уровнем моря, м	Ширина (min-max), м	Средний уклон, ‰	Глубина (min-max), м	Температура воды (max), С°	pH (min-max)	Грунт	Скорость течения (min-max) м/с
Основное русло	Ст. 1	630	2-20	23,4	0,1-1,0	8,9	5,9-8,0	Галечный, сыпучий	0,7-1,3
	Ст. 2	530	5-200	6,9	0,3-3,0	10,4	6,6-7,4	Галечный, сыпучий	0,3-0,9
	Ст. 3	230	20-200	4,2	0,3-5,0	13,5	6,4-6,7	Галечный, сыпучий	0,3-0,7
	Ст. 4	200	20-200	3,7	0,3-3,0	13,0	6,5-6,8	Галечный, сыпучий	0,3-0,7
	Ст. 5	145	40-200	3,7	0,3-5,0	15	6,8-7,9	Галечный, сыпучий, валуны	0,3-0,7
	Ст. 6	80	40-200	3,7	0,3-5,0	15	6,8-8,7	Галечный, сыпучий, валуны	0,3-0,7
	Ст. 7	35	40-200	3,2	0,3-5,0	15	6,4-7,5	Галечный, сыпучий	0,3-0,6
	Ст. 8	4	40-240	1,6	0,3-5,0	15	6,4-7,1	Галечный, сыпучий	0,2-0,7
Притоки	Ст. 9	612	1,5-10	84,4	0,1-1,5	8,1	5,5-7,5	Галечный, местами галечно-каменистый	0,8-1,1
	Ст. 10	500	2,5-15	24,5	0,3-1,5	7,6	6,5-7,1	Галечный, местами галечно-каменистый	0,8-1,3
	Ст. 11	453	3-20	20,4	0,2-1,5	7,2	6,5-7,0	Галечный, сыпучий	0,7-1,1
	Ст. 12	245	4-10	3,7	0,2-4,0	13,5	6,2-7,0	Галечный, сыпучий	0,5-0,7
	Ст. 13	210	2,5-30	7,6	0,2-3,0	13	6,5	Галечный, сыпучий	0,2-0,8
	Ст. 14	50	60-180	3,7	0,3-4	25	6,6-7,1	Галечный, галечно-каменистый, плотный, с примесью песка	0,2-0,4
	Ст. 15	15	5-40	14	0,3-2	15	6,5	Галечный, плотный, с примесью песка	0,2-0,7

Станция 3 расположена в среднем течении основного русла р. Ола, в 75 км от устья. Высота над ур. моря – 230 м, уклон равен 4,2 ‰. Русло очень извилистое, ширина реки от 20 до 200 м. Глубина на отдельных участках в период подъема воды может достигать 5 м и более. В период межени на большей части русла глубина не превышает 0,3-0,5 м. Скорость течения изменяется от 0,3 до 0,7 м/с. Температура воды может достигать 13,5°C. Значения рН находится в пределах 6,4-6,7. Грунт представлен подвижной и сыпучей разноразмерной галькой.

Станция 4 расположена в среднем течении основного русла р. Ола, в 65 км от устья. Высота над ур. моря 200 м, уклон реки равен 3,7 ‰. Русло реки извилистое, неглубокое, максимальные глубины в период подъема воды не превышают 3 м. Ширина реки меняется от 20 м (в период межени) до 200 м (в период подъема воды). Скорость течения 0,3-0,7 м/с. По полученным нами данным температура воды не превышает 13°C, рН варьирует от 6,5 до 6,8. Грунт представлен разноразмерной галькой, на большинстве участков подвижной и сыпучей.

Станция 5 расположена в нижнем течении основного русла р. Ола, в 55 км от устья, где река выходит на Ольскую низменность. Высота над ур. моря 145 м, уклон равен 3,7 ‰. Русло не разветвленное, слабо извилистое, ширина реки меняется от 40 до 200 м. Скорость течения колеблется от 0,3 до 0,7 м/с. По нашим данным температура воды летом может достигать 15°C, рН – 6,8-7,9. Грунт представлен разноразмерной галькой, местами преобладают валуны.

Станция 6 расположена в нижнем течении основного русла р. Ола на Ольской низменности, в 30 км от устья. Высота над ур. моря 80 м. Уклон реки составляет 3,7 ‰. Русло на этом участке сильно меандрирует. Глубина колеблется в пределах от 0,3 до 5 м. По нашим данным, максимальная температура воды в летнее время может достигать 15°C. По данным КУГМС (Колымское управление гидро-метео службы) максимальная среднесуточная температура воды за период 2011-2013 гг. не превышала 13°C. Значения рН

находятся в пределах от 6,8 до 7,5. Грунт галечный, местами с валунными и каменистыми участкам.

Станция 7 расположена в основном русле нижнего течения р. Ола, на Ольской низменности в 19 км от устья. Высота над ур. моря 35 м. Уклон реки 3,2‰. Русло делится на два основных рукава, имеющих извилистый, меандрирующий характер. Ширина каждого из них в межень составляет около 30-40 м. В период половодья и паводков оба рукава сливаются в один и общая ширина русла может достигать 800 м. Скорость течения колеблется в пределах 0,3-0,6 м/с. Данные за паводковый период отсутствуют. Согласно собственным измерениям максимальная летняя температура воды в течение суток может достигать 15°C. Грунт представлен разноразмерной галькой, часто подвижной и сыпучей.

Станция 8 расположена в устьевой части основного русла р. Ола. Высота над ур. моря 4 м, уклон реки составляет 1,6‰. Русло прямое, его ширина от 40 до 240 м. Глубина в зоне медиали в период подъема воды достигает 5 м, а в зоне рипали в межень – 0,3 м. Скорость течения – 0,2-0,7 м/с. Максимальные летние температуры воды в течение суток по нашим данным, достигают 15°C. По данным КУГМС среднесуточные значения температуры воды летом – 12,6°C. Грунт сыпучий, представлен средней и крупной галькой.

Станция 9 – устьевая часть р. Неорчан, левого притока р. Ола в верховьях. Высота над ур. моря 612 м. Уклон реки составляет 84,4‰. Ширина русла меняется от 1,5 до 10 м, глубина – от 0,1 до 1,5 м. Скорость течения колеблется от 0,8 до 1,3 м/с. Максимальная температура воды летом достигает 8,1°C. В период затяжной межени река на этом участке уходит под землю. Значения рН 5,5-7,5. Грунт галечный, местами галечно-каменистый, сыпучий.

Станция 10 – устьевая часть р. Топчан, правого притока р. Ола в верховьях. Высота над ур. моря 500 м. Уклон равен 24,5‰. Ширина меняется от 2,5 до 15 м. Иногда река делится на два рукава. Глубина составляет 0,3-1,5

м. Скорость течения варьирует от 0,8 до 1,3 м/с. Максимальная температура воды летом не превышает 7,6°C. Значения рН меняются от 6,5 до 7,1. Грунт реки галечный, местами галечно-каменистый.

Станция 11 – устьевая часть р. Донышко, правого притока р. Ола в верховьях. Высота над ур. моря 453 м. Уклон реки равен 20,4‰. Ширина варьирует от 3 до 20 м. Глубина колеблется от 0,3 до 1,5 м. Максимальная температура воды летом не превышает 7,2°C. Значения рН меняются от 6,5 до 7. Грунт галечный, сыпучий.

Станция 12 – устьевая часть р. Маякан, левого притока р. Ола в среднем течении. Высота над ур. моря 245 м. Уклон реки равен 3,7‰. Русло извилистое, его ширина меняется от 4 до 10 м. Глубина колеблется от 0,3 до 4 м. Максимальная температура воды летом достигает 13,5°C. Значения рН варьируют от 6,2 до 7. Грунт в реке галечный, сыпучий.

Станция 13 – устьевая часть р. Гайчан, правого притока р. Ола в среднем течении. Пойма реки во много раз превосходит ширину речного русла в период межени, в результате чего ширина русла в течение сезона может варьировать от 2,5 до 30 м. Высота над ур. моря 210 м. Уклон реки равен 7,6‰. Глубина колеблется от 0,2 до 3 м. Максимальная температура воды летом достигает 13°C, рН – 6,5. Грунт галечный, сыпучий.

Станция 14 – устьевая часть тундровой р. Ланковая, левого притока р. Ола в нижнем течении. Русло не разветвленное, извилистое. Высота над ур. моря 50 м, уклон 3,7‰. Ширина реки в районе отбора проб составляет 60-180 м, глубина колеблется от 0,3 до 4 м. Грунт галечный, плотный с примесью песка. Вода имеет темную окраску. Максимальные летние температуры воды достигают 25°C.

Станция 15 – устьевая часть тундровой р. Танон, правого притока р. Ола в нижнем течении. Русло реки не разветвленное, извилистое. Высота над ур. моря 15 м, уклон реки равен 14‰. Ширина в устьевой части составляет 5-40 м. Глубина меняется от 0,3 до 2 м. Грунт галечный, плотный, с примесью песка. Вода имеет темную окраску. Максимальные летние температуры воды

не превышают 15°C.

### 3.3. Динамичность климатических и гидрологических условий в бассейне р. Ола в период исследований

Географическое положение р. Ола обуславливает смену муссонного прибрежного климата на континентальный в направлении к верховьям реки. Граница перехода между ними зависит от многих факторов и ее определение не входит в наши задачи. Тем не менее, уже в 80 км от устья суточная и сезонная динамика температур имеет отличия от таковых в устьевой части реки.

В 2011 г. в устьевой части р. Ола максимальные летние температуры воздуха в конце июля достигали 21,1°C. С мая по сентябрь суточная разница между максимальной и минимальной температурами воздуха менялась от 1,0 до 11,9°C. Период наименьших суточных колебаний пришелся на август – начало сентября (рис. 2).

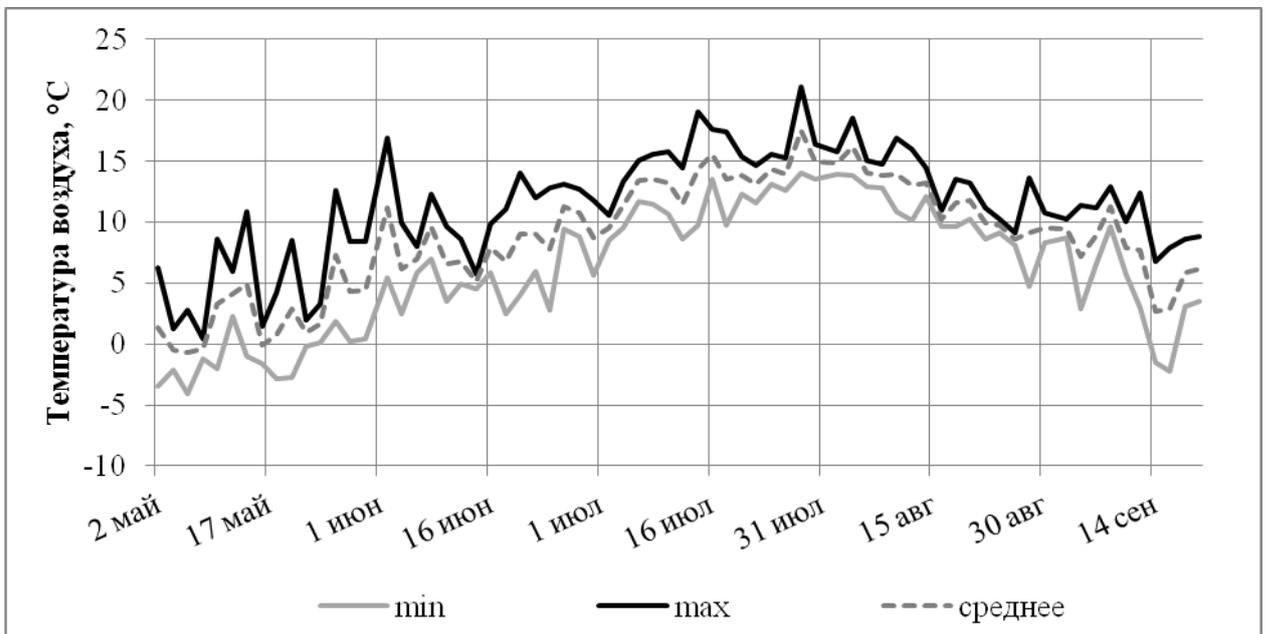


Рис. 2. Сезонная динамика температуры воздуха в устьевой части р. Ола в 2011 г.

В 80 км от побережья в 2011 г. максимальная летняя температура воздуха достигала 29,4°C также, как в устье реки в конце июля. В течение вегетационного сезона суточная разница между максимальной и

минимальной температурой составляла 1,0-22,5°C. Период наибольшего перепада суточных температур пришелся на конец мая, июнь и июль. Весной, в конце августа и сентябре эти колебания были ниже и, как правило, не превышали 13°C (рис. 3).

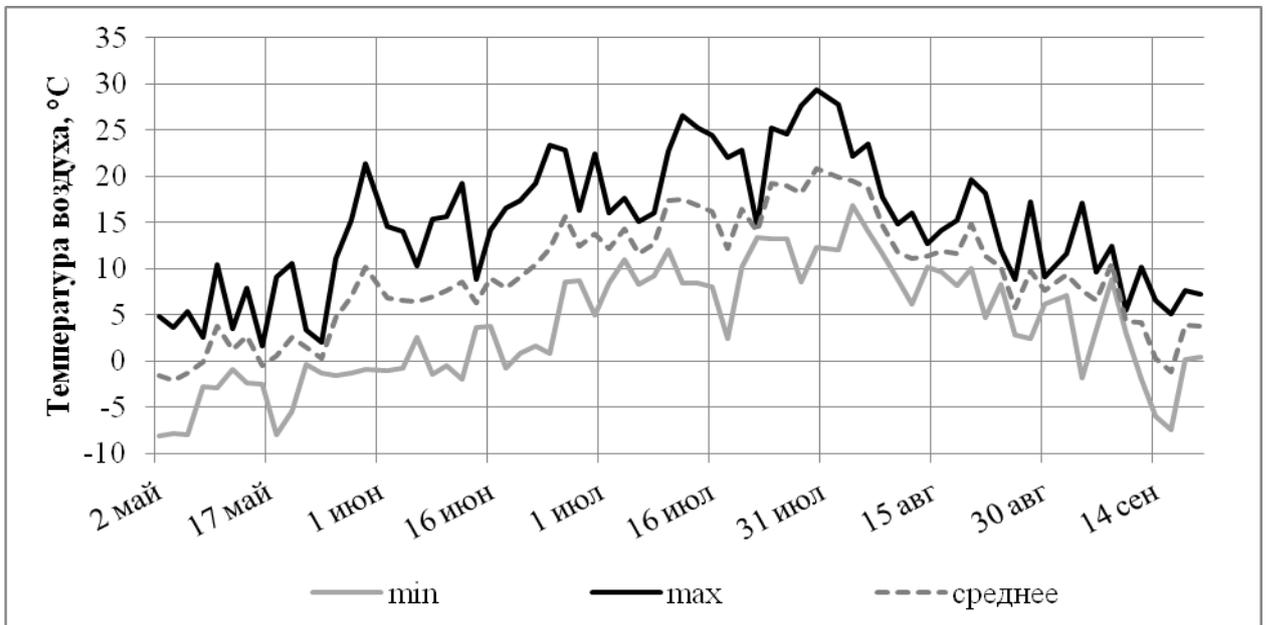


Рис. 3. Сезонная динамика температуры воздуха в в 80 км от устья р. Ола в 2011 г.

Весной 2011 г. переход среднесуточных температур через 0°C, в сторону повышения, проходил во второй декаде мая, что на 4-9 дней позже средних дат. В мае на территории области преобладала погода без осадков. Однако в конце месяца выпало 60% их месячной нормы. Среднемесячная температура воздуха колебалась в пределах нормы. Начало весеннего ледохода наблюдалось в I-II декаде мая. Очищение реки ото льда произошло на 10 дней раньше средних дат. Подъем половодья пришелся на начало мая. В начале июня на вторую часть половодья наложился дождевые паводки. Среднемесячная температура в июне была на 1-2°C выше нормы, осадков выпало ниже нормы. Но в I декаде июля на Охотское побережье выпало около 2-х месячных норм осадков. Среднемесячная температура воздуха была на 2-4°C выше нормы. В августе сохранялся неустойчивый характер погоды, часто наблюдались дожди. Во II декаде августа выпало 1,5-2 нормы осадков. В целом за летний сезон выпало 120-160% осадков. Водность р. Ола

была повышенной. В первой декаде сентября на Охотоморском побережье выпало от 1,5 до 7 норм осадков. Средняя месячная температура соответствовала многолетним значениям. Переход среднесуточных температур через 0°C в сторону понижения произошел в конце третьей декады сентября. Устойчивые ледовые образования появились позже средних дат, в середине октября. Ледостав установился в конце октября – начале ноября. Водность была выше нормы.

Данные по динамике уровня и температуры воды в р. Ола на гидрологических постах Ола-Ола (соответствует станции отбора проб № 8) и Ола-Клепка (соответствует станции отбора проб № 6) в 2011 г. представлены на рисунках 4, 5.



Рис. 4. Динамика уровня (см) и температуры воды (°C) в районе расположения ст. 6 (пос. Клепка) в нижнем течении р. Ола в 2011 г. (данные КУГМС)

Динамика уровня воды в районе пос. Клепка (30 км от устья) в течение периода открытой воды характеризовалась относительной стабильностью (рис. 4). Средние за сезон значения составили 346 см. Наименьший уровень отмечался в мае, 280 см. В июне и июле средний уровень воды повышался до 368 и 359 см соответственно. Летняя межень отмечена в августе, средние значения уровня воды были выше, чем в мае, и равны 333 см. Пик водности

отмечался в конце августа – начале сентября, уровень воды достигал 431 см. Осенняя межень пришла на конец сентября, причем перед ледоставом, значения уровня воды соответствовали величинам периода летней межени (344 см).

В устьевой части р. Ола средние значения уровня за период открытой воды были в 3 раза ниже, чем в 30 км от устья, и составляли 106 см. Динамика уровневого режима в течение сезона соответствовала таковой на участке в 30 км от устья (рис. 5). Однако минимальные за сезон значения пришлись на летнюю межень, в августе, и составили 45 см. Максимальные значения 209 см отмечены в период осеннего паводка. Средние значения уровня воды в мае составили 82 см, в июне – 139 см, в июле – 119 см, в августе – 58 см и в сентябре – 130 см., осенняя межень пришла на конец сентября, значения уровня воды в этот период соответствовали таковым в мае.



Рис. 5. Динамика уровня (см) и температуры воды ( $^{\circ}\text{C}$ ) на участке расположения ст. 8 в устьевой части р. Ола в 2011 г. (данные КУГМС)

Динамика температуры воды между исследованными участками была сопоставима, только в нижнем течении ее максимальные среднесуточные значения составили  $15^{\circ}\text{C}$ , что на  $0,9^{\circ}\text{C}$  выше, чем в районе пос. Клепка (30 км

от устья).

В 2013 г. максимальные летние температуры воздуха в устьевой части р. Ола достигали  $21,6^{\circ}\text{C}$ , что на  $0,5^{\circ}\text{C}$  выше, чем в 2011 г., и отмечались в начале августа (рис. 6). Суточная разница между максимальной и минимальной температурой с конца апреля по начало октября составляла  $1,0$ - $16,0^{\circ}\text{C}$ . Период наименьших суточных колебаний, пришелся на конец июля – начало августа.

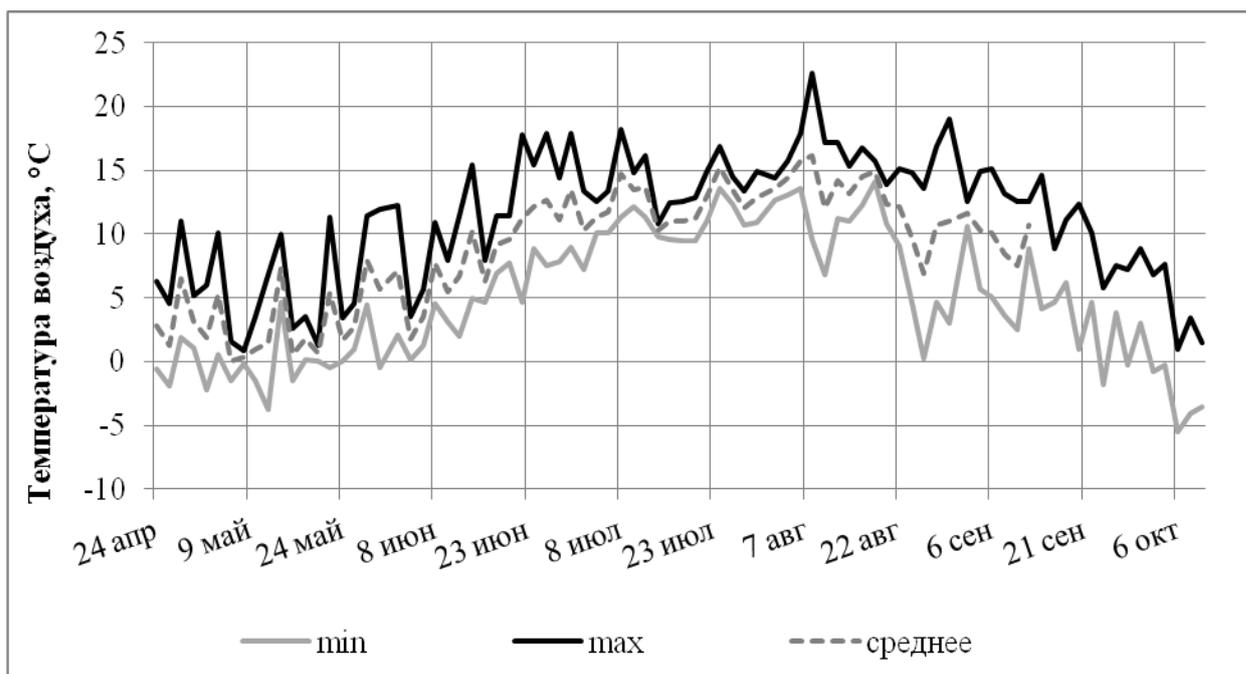


Рис. 6. Сезонная динамика температуры воздуха в устьевой части р. Ола в 2013 г.

В 80 км от побережья в 2013 г. максимальная летняя температура воздуха в басс. р. Ола достигала  $25,9^{\circ}\text{C}$ , что на  $3,5^{\circ}\text{C}$  ниже, чем в 2011 г. и зарегистрирована в конце июня – начале июля. Суточная разница между максимальными и минимальными значениями температуры воздуха в период с конца апреля по начало октября достаточно высока от  $1,0$  до  $28,5^{\circ}\text{C}$ . Период наибольших колебаний пришелся на май-июнь, а наименьших – на сентябрь-октябрь (рис. 7).

В 2013 г. переход среднесуточных температур через  $0^{\circ}\text{C}$ , в сторону повышения произошел почти на 20 дней раньше, чем в 2011 г., что на 10 дней раньше среднемноголетних значений. В апреле-мае наблюдались

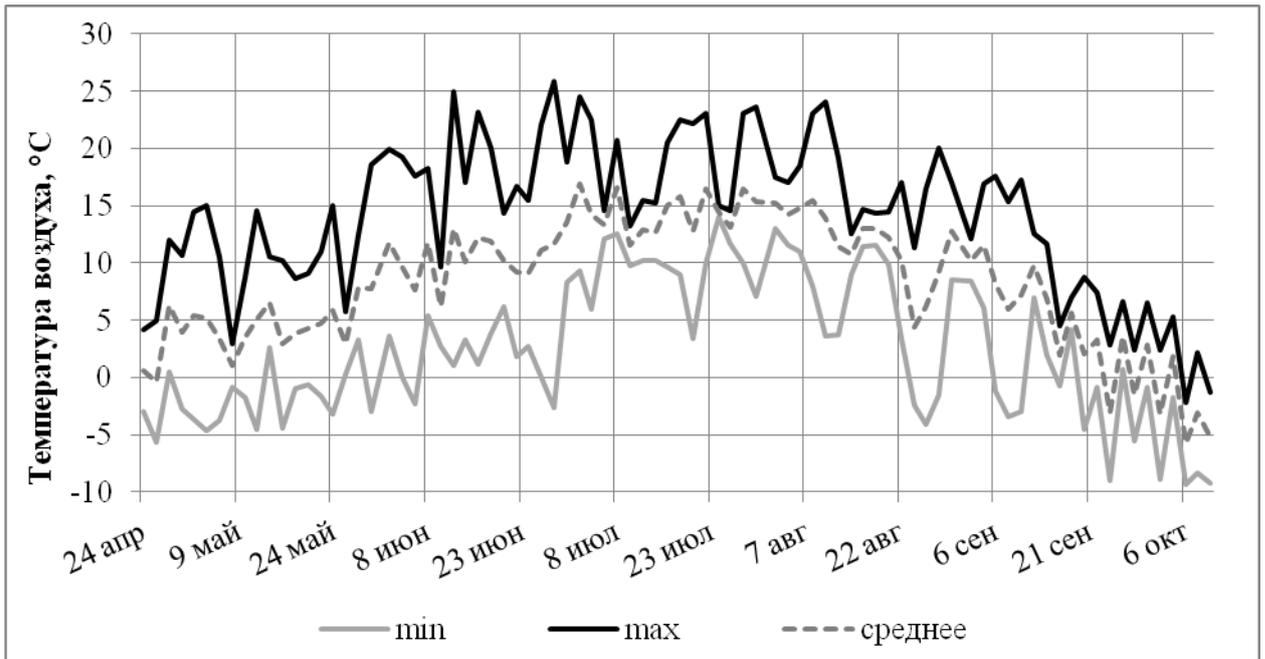


Рис. 7. Сезонная динамика температуры воздуха в 80 км от устья р. Ола в 2013 г.

обильные осадки (снег с дождем), их суммарные значения соответствовали данным 2011 г. Среднемесячная температура воздуха в апреле и мае была около нормы. Вскрытие реки произошло в конце апреля, что отмечалось на 10-15 дней раньше среднемноголетних дат. Подъем воды в устье пришелся на конец апреля – начало мая, выше по течению на 10 дней позже (рис. 8, 9). В июне осадков выпало вдвое больше, чем в 2011 г. Среднемесячная температура соответствовала значениям 2011 г. В июле и августе осадков выпало на 30 % больше, чем в 2011 г. Температура воздуха в июле была на 1,5°C ниже, чем в 2011 г., а в августе соответствовала показателям 2011 г. В сентябре температура соответствовала показателям 2011 г., а вот осадков выпало на 30 % меньше, чем в 2011 г. переход среднесуточных температур через 0°C в сторону понижения пришелся на I декаду октября.

В период проведения работ в 2011 и 2013 гг. р. Ола характеризовалась повышенной водностью, пики подъема воды приходились на май-июнь и август-сентябрь. В устьевой части реки наблюдались чуть большие колебания уровневого режима (разница между максимальным и минимальным значениями за сезон составила 161 см.), чем выше по

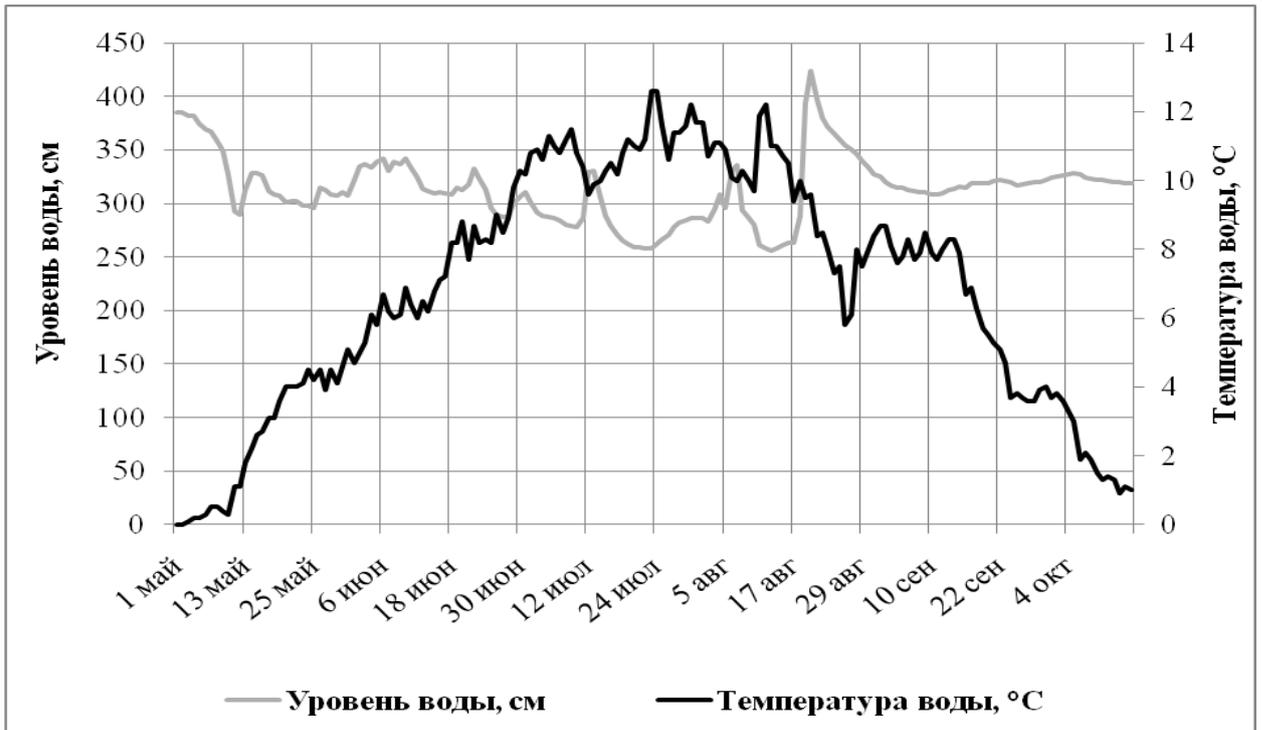


Рис. 8. Динамика уровня (см) и температуры воды ( $^{\circ}\text{C}$ ) на участке расположения ст. 6 (пос. Клепка) в нижнем течении р. Ола в 2013 г. (данные КУГМС)

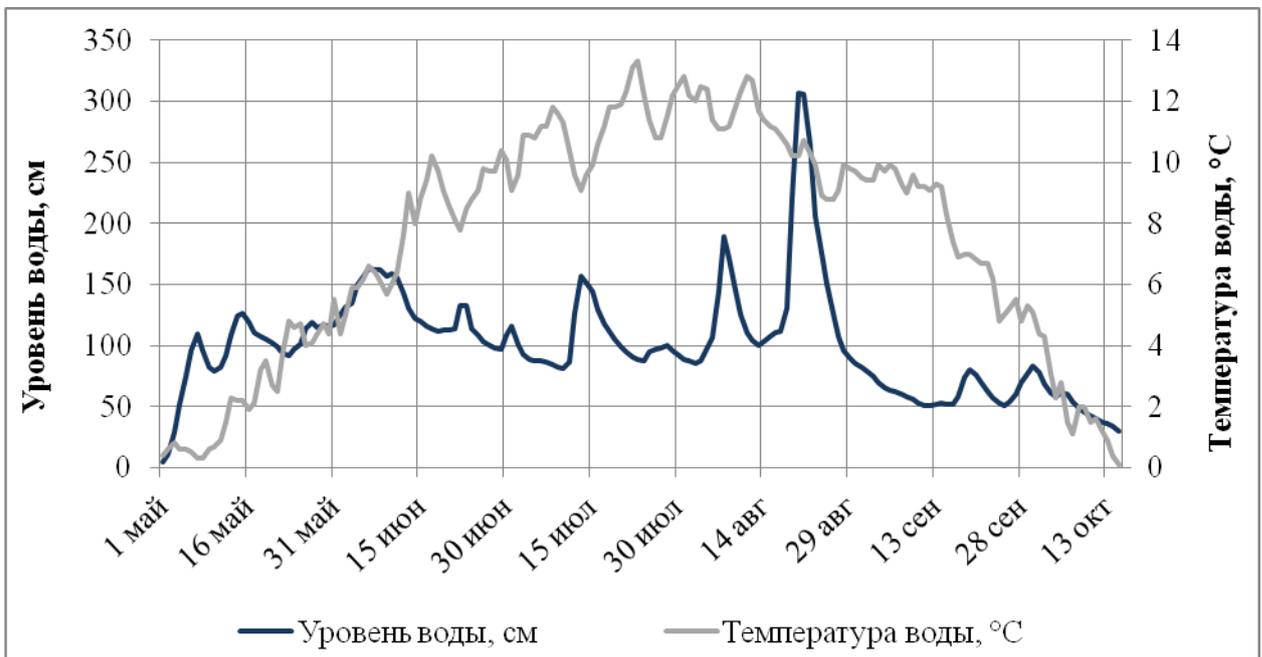


Рис. 9. Динамика уровня (см) и температуры воды ( $^{\circ}\text{C}$ ) на участке расположения ст. 8 в устьевой части р. Ола в 2013 г. (данные КУГМС)

течению (ст. 6) (разница между максимальным и минимальным значениями за сезон составила 150 см.). При этом, средние за сезон значения уровня воды отличались незначительно между годами и составили в устьевой части р. Ола

106 и 100 см в 2011 и 2013 гг. соответственно, и в 30 км от устья (ст. 6) 348 и 313 см в 2011 и 2013 гг соответственно. Прогревание воды в 2011 г. на обоих рассматриваемых участках было выше, чем в 2013 г.

## **ГЛАВА 4. ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ МАКРОЗООБЕНТОСА БАССЕЙНА РЕКИ ОЛА**

Известно, что основу макрозообентоса рек горных областей ДВ составляют амфибиотические насекомые (Леванидова, 1982). При этом главную роль в формировании сообществ макрозообентоса играют поденки, веснянки, ручейники и двукрылые семейства хирономиды. Доля перечисленных отрядов в сообществах макрозообентоса часто превышает 90% (Леванидова, 1982; Богатов, 1994; Гидроэкологический мониторинг..., 2007; Чебанова, 2009; Хаменкова, 2012 и др.).

Изучение фауны водных беспозвоночных относится к ключевым этапам гидробиологических исследований. Однако фауна, даже наиболее значимых организмов макрозообентоса, для многих регионов ДВ, в том числе и его Северо-Востока, изучена недостаточно.

Несмотря на то, что фаунистическое направление долгое время было ведущим в гидробиологических исследованиях континентальных вод СВР, сведения о фауне поденок, веснянок, ручейников и хирономид до сих пор представлены крайне неравномерно как систематически, так и территориально. С точки зрения систематики, к наиболее изученным группам амфибиотических насекомых принадлежат поденки, веснянки и ручейники, тогда как изученность фауны такой многочисленной группы, как хирономиды остается низкой. Территориально, на фоне общей небольшой исследовательской активности гидробиологов в регионе, лучше других изучена фауна амфибиотических насекомых Охотоморского побережья Магаданской области, в особенности Тауйской губы (Арефина и др. 2003; Биоразнообразии Тауйской губы..., 2005; Засыпкина, 2011).

### **4.1. Таксономический состав фауны донных беспозвоночных и ее распределение**

В результате проведенных нами работ, в р. Ола и ее основных прито-

ках было выявлено 253 вида и групп видов макрозообентоса, относящихся к 3 типам и 5 классам беспозвоночных (табл. 4). От верховьев реки к устью наблюдалось увеличение числа выявленных видов донных беспозвоночных. Наибольшее их число обнаружено в нижнем течении основного русла р. Ола, наименьшее – в районе впадения ее притоков рек Гайчан и Маякан (ст. 3 и 4).

Тип *Plathelminthes* (Плоские черви) представлен классом *Turbellaria* – ресничные черви, отрядом *Seriata*, семейством *Planariidae* (родовая и видовая принадлежность планарий не определена). Планарии встречались в самых разных биотопах басс. р. Ола, как верхнего, так и нижнего течения. В р. Маякан они были обильнее, чем на остальных обследованных участках.

Тип *Annelida* (Кольчатые черви) представлен классом *Clitellata* подклассом *Oligochaeta* – малощетинковые черви, точное определение олигохет не проводилось. Наиболее полные сведения о составе фауны и экологии олигохет СВА представлены в диссертации А.В. Морева (1983). Согласно этим данным фауна олигохет бассейнов рек Анадырь, Чаун, Колыма и водотоков Охотоморского побережья включает 27 видов относящихся к 17 родам. В наших пробах олигохеты встречались повсеместно, за исключением участка р. Ола ниже устья р. Маякан (ст. 3) и устьевой части р. Гайчан (ст. 13). На большинстве исследованных участков олигохеты были немногочисленны. Исключение составили сборы в реках Ланковая и Неорчан в июле 2013 г., где олигохеты преобладали по численности и (или) по биомассе.

Тип *Arthropoda* (Членистоногие). В бассейне р. Ола выявлено три класса: *Malacostraca*, *Arachnidae* и *Insecta*.

Представители подтипа **Crustacea** – ракообразные класса *Malacostraca* – высшие раки были обнаружены только на двух исследованных нами станциях: в верховье р. Ола (ст. 1) и в р. Неорчан (ст. 9). Они принадлежали двум отрядам: *Amphipoda* (разноногие раки) и *Bathynellacea* (Батинеллиевые). Отряд *Amphipoda* включал два семейства *Crangonyctidae* и

*Pseudocrangonyctidae* и два рода *Synurella* и *Pseudocrangonyx* соответственно. В верховьях р. Ола были обнаружены ракообразные *Synurella* sp. и *Bathinella* sp., а в р. Неорчан – *Synurella* sp., *Pseudocrangonyx* sp. и *Bathinella* sp. Ракообразные *Bathynellacea* как психрофильные стенобионты ранее были отмечены в холодноводных горных водотоках Камчатки на высоте более 800 м (Чебанова, 2009). При проведении наших работ, батинеллиевые раки найдены холодноводных ручьях на высоте 530 м над ур. моря. Значение выявленных таксонов ракообразных, в основном, невелико. Только рачки *Synurella* sp. входили в категорию субдоминантов по плотности, в верховьях р. Ола, и по биомассе – в р. Неорчан. На юге ДВР (южное Приморье), в реках Фроловка, Кедровая и др., амфиподы представлены родом *Gammarus*, и, как правило, играют заметную роль в макрозообентосе по численности и биомассе. Вместе с тем, в некоторых реках на севере Приморья (р. Единка) они отсутствуют (Леванидова и др., 1989).

Класс **Arachnida** представлен подклассом Acari: Hydrachnidia (водяные клещи). Детальная видовая идентификация не проводилась. Водяные клещи встречались повсеместно, но на разных станциях и в разные годы количество их в макрозообентосе было различно. В основном они были немногочисленны. Лишь в 2011 г. ниже устья р. Гайчан (ст. 4) и на плесе «Золотой» в 55 км от устья Олы (ст. 5) их численность была относительно высокой, тогда как в 2013 г. в пробах на ст. 4 они не были обнаружены.

Класс **Insecta** – насекомые – основная группа макрозообентоса в басс. р. Ола. Класс представлен 4 отрядами (поденки, веснянки, ручейники и двукрылые).

Отряд Ephemeroptera – поденки. Ранее фауна поденок басс. р. Ола была отражена в работе «Биоразнообразие Тауйской губы», где указывалось 17 видов, из 39 известных для Тауйской губы в целом (Засыпкина и др., 2005). По результатам наших исследований выявлено 31 вид и группы видов поденок, относящихся к 11 родам и 6 семействам (табл. 4). Наиболее разнообразно представлено сем. *Heptageniidae* – 14 видов, затем *Baetidae* – 6, сем.

Ameletidae – 4, сем. Ephemerellidae – 4, сем. Siphonuridae – 2 и сем. Leptophlebiidae – 1 вид. Семь видов, приведенных в работе «Биоразнообразие...» (Засыпкина, 2005), нами обнаружены не были. Ряд видов указываются нами для р. Ола впервые. К ним относятся: 5 видов из сем. Baetidae, *Leptophlebia chocolata* и род *Parameletus*, а также *Cinygmula putoranica*, *C. kurenzovi* и недавно описанные из водотоков Охотского района Хабаровского края *C. уйка* и *C. tetramera* (Тиунова, Горова, 2013). Один вид цинигмуль (*Cinygmula* sp. 1), обнаруженный в р. Неорчан, возможно, окажется новым для науки.

В басс. р. Ола ранее указывалось три вида сем. Ameletidae: *A. camtchaticus*, *A. labiatus* и *A. montanus*. В результате ревизии рода *Ameletus*, *A. pilatus* был сведен в синонимы к *A. camtchaticus* (Клюге, 2007). Тем не менее, в басс. р. Ола часто встречались личинки, соответствующие описанию, приведённому для *A. pilatus* (Синиченкова, 1981). Кроме этого в р. Ола были выявлены личинки, похожие на *A. camtchaticus*, но имеющие ряд отличий в окраске и размерах тела. В результате этого все личинки, близкие к *A. camtchaticus* идентифицированы нами, как *A. gr. camtchaticus*. По последним данным вид *A. labiatus* сведен в подвид к *A. inopinatus*, а вид *A. montanus* стал объединять группу видов *A. montanus montanus*, *A. montanus rossicus* и *A. montanus arlecchino* (Клюге, 2007). Учитывая современную систематику рода *Ameletus*, в басс. р. Ола обнаружено 4 вида этого рода: *A. gr. camtchaticus*, *A. (inopinatus) inopinatus*, *A. (montanus) arlecchino*, и *Ameletus* sp. Вид *A. m. arlecchino* впервые указывается для СВА.

Приуроченность отдельных видов макрозообентоса к разным речным зонам известна, и лежит в основе гидробиологической классификации рек (Мартынов, 1929; Лепнева, 1949 а, б; Корноухова, 1999; Тиунова, 2003 а). По продольному профилю р. Ола наблюдалась смена отдельных видов поденок на разных участках основного русла р. Ола и ее притоках. Для рек ДВ, на основании тяготения личинок поденок к водотокам разных типов, разработана их экологическая классификация (Тиунова, 2003 а). Так, для юга

ДВ выделяет 9 экологических групп поденок. В басс. р. Ола нами обнаружено только 5 из них. Для макрозообентоса р. Ола и ее притоков характерно отсутствие видов, населяющих зону потамали (мезопотамобионты, потамофилы, потамобионты и батопотамобионты). Виды этих экологических групп отсутствуют также и на устьевых участках рек Ланковая и Танон, которые по своим гидрологическим характеристикам более других близки к потамали.

В отношении других видов наблюдалась своего рода инверсия, которая ранее отмечалась для водотоков Приохотья (Тиунова, 2005). Например, виды *Cinygmula malasei*, *Epeorus (Iron) maculatus*, *Baetis bicaudatus* на юге ДВ рассматривались как обитатели водотоков горного и ключевого типов, а также верховьев горных рек (скорость течения до 3 м/с). Поденки *C. malasei* обнаружены нами в верхнем течении р. Ола (ст. 2), при максимальной скорости течения 0,87 м/с, и в р. Ланковая, где скорость течения не превышала 0,2 м/с. Поденки *E. (Iron) maculatus* отмечены только в нижнем течении р. Ола, соответствующем категории рек умеренно-холодноводного типа. *B. bicaudatus* распространен в басс. р. Ола повсеместно, однако прослеживалось тяготение этого вида к верхним участкам водотоков.

Психроритрофилы *Cinigmula putoranica* и *A. gr. camtchaticus*, встречались на разных участках басс. р. Ола, но по численности и частоте встречаемости преобладали в верховьях. Эвриритробионты, гемиритрофилы и гемипотамофилы, в основном, заселяли нижнее течение. Исключительно в нижнем течении р. Ола встречались поденки *Ameletus gr. montanus* (ст. 5, 7 и 8), при этом наиболее обильными они были в устьевой части реки (ст. 8). Вид *A. (montanus) arlecchino* обнаружен в р. Ланковая и устьевой части р. Маякан (ст. 14 и 12). Поденки *A. gr. camtchaticus* распространены в басс. р. Ола практически повсеместно, но в верховьях реки на ст. 2 их численность и биомасса достигала максимальных значений (520 экз./м<sup>2</sup> и 2,18 г/м<sup>2</sup> соответственно). В целом, экологические предпочтения выявленных видов

поденок в р. Ола схожи с их предпочтениями в реках Камчатки (Чебанова, 2009).

В биогеографическом отношении фауна поденок, согласно типам ареалов приведенных в работе Т.М. Тиуновой (2012), в басс. р. Ола представлена в основном, видами с восточнопалеарктическим распространением (13 видов), по три вида имели соответственно палеарктический и транспалеарктический тип и 1 вид циркумбореальный. В структуре плотности и биомассы исследованных сообществ р. Ола, поденки занимали важное место. В основном они относились к доминирующим и субдоминирующим видам. При этом их наибольшее количественное развитие отмечено на участке верхнего и среднего течения реки, включая притоки.

Отряд Plecoptera – веснянки по нашим данным включает 33 вида и групп видов, относящихся к 20 родам и 5 семействам (табл. 4). Ранее для басс. р. Ола указывалось 23 вида веснянок из 16 родов и 5 семейств (Засыпкина и др., 2005). Род *Taeniopteryx* и вид *T. nebulosa* впервые указываются для СВА. Экзувий зрелой личинки *T. nebulosa* был найден в нижнем течении р. Ола в конце апреля. Для южной части ДВ вылет имаго *T. nebulosa* приходится на конец марта – апрель, единичные самки встречаются до июня (Тесленко, Жильцова, 2009). Очевидно, что если сроки вылета этого вида в южных и северных районах ДВ совпадают, то в северной части он проходит в значительно более суровых условиях. Новыми указаниями для СВА являются также находки *Capnia ahngeri* и *Pictetiella zwicki*. Пять видов веснянок, зарегистрированных ранее в басс. р. Ола, нами обнаружено не было.

Согласно зоогеографическому районированию водотоков ДВ по фауне веснянок, р. Ола относится к Охотскому району Охотско-Камчатской провинции Восточно-Сибирской подобласти Палеарктики (Тесленко, 2007; Teslenko, 2009). В этой зоогеографической провинции лучше других изучены веснянки водотоков Камчатки (Леванидова, 1970 а, б; 1982; Тесленко, 2007;

Чебанова, 2009 и др.). Для большинства веснянок Камчатского п-ва было отмечено отсутствие строгой приуроченности к типу водоемов. При сравнении экологических характеристик камчатских популяций с экологическими спектрами тех же видов в Европе, на Алтае и Саянах была показана большая эврибионтность первых (Леванидова, 1982). Оценка количественного развития веснянок и их распределение по продольному профилю рек умеренно-холодноводного и холодноводного типов на юге ДВ была проведена для рек Фроловка, Кедровая и Единка (Леванидов, 1977; Леванидова и др., 1989). Согласно этим данным веснянки в структуре сообществ отнесены к категориям субдоминирующих и второстепенных видов.

По полученным нами среднегодовым показателям количественного развития на исследованных участках продольного профиля басс. р. Ола, значение веснянок в рассматриваемых сообществах макрозообентоса, в основном, определяется категорией субдоминантов. Как и для водотоков юга Приморья, принадлежность к той или иной категории менялась в зависимости от сезона. Однако для басс. р. Ола характерны и межгодовые отличия. Так в 2011 г. веснянки доминировали на устьевых участках рек Гайчан, Танон, а также на участках р. Ола в районе расположения ст. 2 и 3, а в 2013 г. в устьевой части р. Ланковая и на ст. 7 (нижнее течение р. Ола). В устьевой части р. Донышко веснянки преобладали в макрозообентосе в 2011 и в 2013 гг.

Число видов веснянок по продольному профилю было наибольшим в нижнем течении р. Ола, в 19 км от устья (ст. 7). На остальных участках видовое богатство веснянок отличалось незначительно, и только в среднем течении реки на ст. 3 и 4 было наименьшим, что, видимо, обусловлено слабой изученностью этой речной зоны относительно других.

В результате исследования обнаружены виды веснянок, показавшие строгое предпочтение одних речных зон другим. Так, только в верхнем течении р. Ола выявлены веснянки *Arcynopteryx polaris* (ст. 1, 2 и 10), *Pictetiella asiatica* (ст. 1) и *Zapada quadribranchiata* (ст. 2). В верховьях

веснянки сем. *Nemouridae* характеризовались бóльшим видовым богатством (3 вида), чем в нижнем течении (1 вид). Личинки *Nemoura arctica* проявляли свою биотопическую избирательность снижением количественного развития популяции вниз по течению реки.

В зоогеографическом плане фауна веснянок представлена, в основном восточнопалеарктическими видами (15), по два вида принадлежали транспалеарктической и амфибореальной фауне и по одному – амфиоцифической и палеарктической материково-островной.

Отряд *Trichoptera* – ручейники изучены фаунистически лучше других групп донных беспозвоночных в регионе (Засыпкина и др., 1996; Засыпкина, 2001, 2005, 2012 и др.). Согласно последним данным, для рек побережья северного Охотоморья указывается 78 видов из 39 родов и 15 семейств (Засыпкина, 2012). Материалы, по которым можно оценить количество видов ручейников, зарегистрированных в басс. р. Ола, представлены в монографии «Биоразнообразии Тауйской губы...» (2005). Фауна ручейников на момент начала наших исследований включала 23 вида из 16 родов и 10 семейств (табл. 4).

В результате наших исследований в басс. р. Ола было выявлено 28 видов ручейников из 18 родов и 9 семейств. Для басс. р. Ола нами впервые указываются 9 видов (*Glossosoma angaricum*, *Glossosoma schmidi*, *Arctopsyche amurensis*, *Triaenodes levanidovae*, *Ecclisomyia kamtshatica*, *Limnephilus nigriceps*, *Rhyacophila impar*) и 4 рода (*Stactobiella*, *Molanna*, *Triaenodes* и *Ecclisomyia*). Из указанных ранее, нами не было обнаружено 10 видов ручейников.

Фауна *Trichoptera* басс. р. Ола представлена типичными для ритрона видами, только в р. Ланковая отловлены имаго *Limnephilus nigriceps*, которые в реках Камчатки входят в состав потамона (Леванидова, 1982).

Число видов ручейников по продольному профилю р. Ола увеличивается в направлении от истока к устью. Наибольшее число видов обнаружено в нижнем течении р. Ола в 19 км от устья (ст. 7). Наименьшее

число видов отмечено в среднем течении реки на ст. 3 и 4. В притоках р. Ола наибольшее число видов ручейников отмечено в реках Ланковая и Танон (ст. 11 и 10 соответственно).

Показатели обилия ручейников в макрозообентосе в 2011 и 2013 гг. были разными, при этом, вниз по течению реки они возрастали. По среднегодовым данным ручейники чаще всего входили в категорию субдоминантов в основном русле нижнего течения р. Ола, и доминировали по биомассе в ее притоках. Исключение составляла р. Гайчан, где данная группа не обнаружена.

Некоторые виды ручейников, общие для рек Приморья (Вшивкова, 1988) и басс. р. Ола, характеризовались разной биотопической приуроченностью. Например, ручейники *Apatania zonella*, являлись эдификатором кренали и верхней эфиритрали в приморских реках Комаровка, Фроловка и Единка (Вшивкова, 1988; Леванидова и др., 1989). В басс. р. Ола *A. zonella* распространены повсеместно, так же как и в реках Камчатки (Чебанова, 2009). Согласно данным, полученным в бассейна р. Ола, виды ручейников, общие для фауны Камчатки и Охотоморского побережья, обитают в схожих биотопических условиях. Вид *Rhyacophila impar* встречался только в нижнем течении р. Ола, а *Rhyacophila gr. sibirica* – только в верховьях.

С точки зрения зоогеографии фауна ручейников бассейна р. Ола в большей степени представлена восточнопалеарктическими видами (их 9), шесть видов имеют голарктический тип распространения, и по одному виду с палеарктическим и палеархеарктическим материковым типом.

Отряд Diptera изучен слабо. По полученным нами данным, фауна этого отряда в бассейне р. Ола представлена 9 семействами: Tipulidae, Cyndrotomidae, Simuliidae, Empididae, Limoniidae, Psychodidae, Ceratopogonidae, Muscidae, Chironomidae (табл. 4).

Представители семейства **Tipulidae** до родов и видов не определялись. Для СВА известно 24 вида этого семейства, из которых, два

указывались для р. Ола (Засыпкина, Рябухин, 2005). Типулиды в бассейне р. Ола встречались повсеместно. По среднегодовым показателям они входили в категорию третьестепенных видов по численности. По биомассе они доминировали в нижнем течении (ст. 7) и в верховьях (ст. 1) в 2011 г., и в нижнем течении (ст. 6, 8), в верховьях (ст. 1, 2) и в устьевых частях некоторых притоков (ст. 9, 10, 11 и 15) в 2013 г.

Небольшое семейство **Cylindrotomidae** – длинноусые двукрылые для СВА указываются впервые. Личинка этого семейства была обнаружена в верхнем течении р. Ола (ст. 2) в июле 2011 г.

Семейство **Simuliidae** – мошки, детального определения представителей этого семейства не проводилось. Для СВА указывается 55 видов мошек, относящихся к 18 родам, из них для Магаданской области отмечено 9 (Засыпкина, Рябухин, 2005). В басс. р. Ола фауна мошек до сих пор остается неизученной, хотя они встречаются повсеместно, но значение их в сообществах макрозообентоса невелико. По численности и биомассе мошки относятся к второстепенным и третьестепенным таксонам.

Семейство **Empididae** – толкунчики. Выявлено 3 рода: *Phyllodroma*, *Chelifera*, *Wiedemmania*, которые для басс. р. Ола указываются впервые. Рода *Chelifera* и *Wiedemmania* отмечены в верхнем и нижнем течении, тогда как род *Phyllodroma* обнаружен лишь в устьевой части р. Ола.

По значению в структуре плотности и биомассы эмпидиды составляли категорию второстепенных и третьестепенных видов.

Семейство **Limoniidae** (комары – болотницы). Определение проводилось до рода. На СВА известно 57 видов из 24 родов амфибионтных форм лимониид (Засыпкина, Рябухин, 1996, 2005). Для басс. р. Ола ранее указывался один вид *Austrolimnophila (Archilimnophila) subunicoides*. По результатам наших работ в басс. р. Ола выявлено 6 родов этого семейства: *Dicranota*, *Eleophila*, *Elliptera*, *Orimarga*, *Scieroprocta*, *Tricyphona*. Последние пять родов указываются для фауны болотниц СВА впервые.

Наиболее широко, практически на всех исследованных участках бассейна р. Ола, распространены *Dicranota* sp. и *Orimarga* sp. В верховьях р. Ола (ст. 1) встречались только виды рода *Orimarga*. Лимонииды *Tricyphona* sp. выявлены исключительно в р. Неорчан, а родов *Eleophila* и *Elliptera* только в нижнем течении р. Ола.

Значение лимониид в изучаемых сообществах было чаще всего невысоким. По численности и биомассе они, в основном, составляли категорию второстепенных видов. Только в нижнем течении р. Ола (ст. 6) они доминировали по биомассе в 2013 г. и в р. Маякан (ст. 12) входили в число субдоминирующих таксонов. В 2011 г. лимонииды преобладали по биомассе в реках Гайчан и Маякан (ст. 11 и 12), а в среднем течении р. Ола (ст. 4) относились к субдоминантам.

Семейство **Psychodidae** – бабочницы. Более детальное определение не проводилось. Видовой состав этого семейства в России не изучен (Пржиборо, 1999; Вагнер [Wagner], 2001; Засыпкина, Рябухин, 2005) и на СВА указывается лишь 1 вид из р. Колыма и рек Тауйской губы. Впервые в басс. р. Ола обнаружены представители сем. Psychodidae. Их личинки были выявлены в количественных пробах, взятых в верхнем течении р. Ола (ст. 2).

Семейство **Ceratopogonidae** – мокрецы. Более детально определение не проводилось. Для СВА известно 14 видов мокрецов (Засыпкина, Рябухин, 2005). В бассейне р. Ола личинки мокрецов зарегистрированы в количественных и качественных пробах основного русла р. Ола, а также в основных притоках нижнего течения (реки Ланковая и Танон). По значению в сообществах макрозообентоса мокрецы входили в категорию второстепенных и третьестепенных видов.

Семейство **Muscidae** – настоящие мухи. Личинки этого семейства присутствовали в количественных пробах в нижнем течении р. Ола, вероятно, были вымыты из прибрежного ила и песка.

Семейство **Chironomidae** – комары–звонцы. В результате наших работ для р. Ола и ее притоков выявлено 141 вид и форм хирономид:

Podonominae (1 вид), Tanypodinae (2 вида), Diamesinae (16 видов), Prodiamesinae (1 вид), Orthoclaadiinae (101 вида) и Chironominae (20 видов). Из них достоверно определено 78 видов из 6 подсемейств и 59 родов. При этом 17 видов и 4 рода указываются впервые для СВА; 7 видов и 2 рода – впервые для северного побережья Охотского моря; 4 вида – выявлены как новые для науки: *Chaetocladius elenae* (Макарченко, Макарченко, 2013), *Hydrobaenus maiorovi* sp. n. (Хаменкова и др., 2014), *Hydrobaenus* sp. 1 и *Parorthocladus* sp. Вид *Parorthocladus* sp. найден в разных районах ДВ, его описание готовится специалистами хирономидологами лаборатории пресноводной гидробиологии БПИ ДВО РАН. Вид *Hydrobaenus* sp. 1 выделен по личинке и плохо дифференцируется в подсем. Orthoclaadiinae, поэтому для описания вида необходимо проведение дополнительных исследований всех стадий развития.

К интересным находкам можно отнести обнаружение двух новых для Северо-Востока России родов *Gymnometriocnemus* и *Ninelia*. Вид *Ninelia proboscidea* ранее был найден только на юге Приморского края, а известные для ДВ виды *Gymnometriocnemus subnudus* и *G. brumalis*, отмечались только в реках басс. Японского моря. *Orthocladus (E.) insolitus* впервые указывается для бореальной зоны, ранее он был известен только из типового местообитания в р. Сомнительной на о. Врангеля и в оз. Сеутакан (Чукотский п-ов) (Макарченко, Макарченко, 2006). Личинки этого вида обнаружены нами в верховьях р. Ола.

Наибольшее число видов хирономид (118) отмечено в основном русле р. Ола, из них 55 – в верховьях и 99 – в нижнем течении реки. На всех исследованных участках бассейна р. Ола представители наиболее многочисленного подсем. Orthoclaadiinae, встречались чаще других. В верховьях р. Ола отмечено больше диамезин (подсем. Diamesinae), а в нижнем течении – хирономин (подсем. Chironominae).

Ряд выявленных видов хирономид показал строгую приуроченность к определенным участкам бассейна р. Ола. Так, *Trichotanypus posticalis*,

*Conchapelopia* sp., *Eukiefferiella brevicar*, *Eukiefferiella* gr. *cianea*, *Limnophilus convexiusculus*, *Euorthocladius insolitus*, *Orthocladius* gr. *roussela* и *Paraphaenocladius exagitans* можно охарактеризовать как stenothermic psychrophiles. Эти виды в бассейне р. Ола обнаружены только в верховьях на наиболее холодных участках. Вид *Monodiamesa* gr. *bathyphila* найден только в устье р. Танон, *Abiskomyia levanidovi* – только в устье р. Маякан и в р. Ола ниже устья р. Маякан (ст. 12 и 3). Виды *Limnophyes okhotensis*, *Thienimanniella tiunovae*, *Demicriptochironomus* sp., *Sergentia* sp., *Saetheria reissi* собраны только в р. Ланковая.

По значению в сообществах макрозообентоса бассейна р. Ола хирономиды в основном входили в категорию доминантов, как по численности, так и по биомассе.

Фауна комаров-звонцов р. Ола и ее основных притоков представлена насекомыми голарктического (41) и палеарктического (37) типов распространения. Из палеарктических видов 12 имеют восточнопалеарктический материково-островной тип распространения и 13 – восточнопалеарктический материковый. Другие типы палеарктического распространения немногочисленны: 4 вида являются палеарктическими амфиевразийскими; по 2 вида – палеарктическими арктоальпийскими и палеарктическими умеренными бореальными; по 1 виду с палеарктическим трансевразийским дизъюнктивным, восточнопалеарктическим бореальным и транспалеарктическим арктомонетанным.

Таблица 4

## Распределение водных беспозвоночных в бассейне р. Ола

Таксон	р. Ола 151 км (ст. 1)	р. Ола ниже моста (ст. 2)	ниже р. Маякан (ст. 3)	ниже р. Гайчан (ст. 4)	р. Золотой (ст. 5)	р. Клепка (ст. 6)	р. Ола 19 км (ст. 7)	устье р. Ола (ст. 8)	р. Неорчан (ст. 9)	р. Тоопчан (ст. 10)	р. Донышко (ст. 11)	р. Маякан (ст. 12)	р. Гайчан (ст. 13)	р. Ланковая (ст. 14)	р. Танон (ст. 15)	р. Наледный (ст. 16)	р. Угликан (ст. 17)	Тип распространения
<b>Тип Plathelminthes</b>																		
<b>Класс Turbellaria</b>																		
Сем. <b>Planariidae</b>	+	+		+		+		+	+	+		+			+			
<b>Тип Annelida</b>																		
<b>Класс Clitellata</b>																		
Подкласс <b>Oligochaeta</b>	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+			
<b>Тип Arthropoda</b>																		
<b>Класс Malacostraca</b>																		
Сем. <b>Crangonyctidae</b>										+								
<i>Synurella</i> sp.	+								+									
Сем. <b>Pseudocrangonyctidae</b>									+									
<i>Pseudocrangonyx</i> sp.									+									
Сем. <b>Bathynellacea</b>									+									
<i>Bathynella</i> sp.	+								+									
<b>Класс Arachnida</b>																		
Подкласс <b>Acari</b> (Hydrachnidia)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			



Продолжение табл. 4

Таксон	р. Ола 151 км (ст. 1)	р. Ола ниже моста (ст. 2)	ниже р. Маякан (ст. 3)	ниже р. Гайчан (ст. 4)	р. Золотой (ст. 5)	р. Клепка (ст. 6)	р. Ола 19 км (ст. 7)	устье р. Ола (ст. 8)	р. Неорчан (ст. 9)	р. Тоолчан (ст. 10)	р. Доньшко (ст. 11)	р. Маякан (ст. 12)	р. Гайчан (ст. 13)	р. Ланковая (ст. 14)	р. Танон (ст. 15)	р. Наледный (ст. 16)	р. Угликан (ст. 17)	Тип распространения
<i>Epeorus (Iron) maculatus</i> (Tshernova, 1949)				+	+	+	+					+						ВПА
<i>Heptagenia sulphurea</i> (Müller, 1776)														+				ТПА
<i>Rhithrogena sibirica</i> Brodsky, 1930				+	+	+	+	+				+						ВПА
<i>Rhithrogena</i> sp.					+	+	+	+										
<b>Сем. Siphonuridae</b>																		
<i>Parameletus</i> sp.								+										
<i>Siphonurus</i> sp.					+	+	+								+			
<b>Сем. Ameletidae</b>																		
<i>Ameletus gr. camtchaticus</i>		+	+		+	+	+	+				+		+	+			
<i>A. inopinatis inopinatus</i> Eaton, 1887						+		+										ТПА
▲ <i>A. montanus arlecchino</i> Kluge, 2007					+		+					+		+				ВПА
<i>Ameletus</i> sp.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
<b>Сем. Baetidae</b>																		
<i>Baetis (Baetis) bicaudatus</i> Dodds, 1923	+	+			+	+			+	+	+			+				АМП
<i>B. (B.) fuscatus</i> L., 1761				+	+	+	+	+				+		+				ТПА



1872																		
Продолжение табл. 4																		
Таксон	р. Ола 151 км (ст. 1)	р. Ола ниже моста (ст. 2)	ниже р. Маякан (ст. 3)	ниже р. Гайчан (ст. 4)	р. Золотой (ст. 5)	р. Клепка (ст. 6)	р. Ола 19 км (ст. 7)	устье р. Ола (ст. 8)	р. Неорчан (ст. 9)	р. Тоопчан (ст. 10)	р. Доньшко (ст. 11)	р. Маякан (ст. 12)	р. Гайчан (ст. 13)	р. Ланковая (ст. 14)	р. Танон (ст. 15)	р. Наледный (ст. 16)	р. Угликан (ст. 17)	Тип распространения
<i>A. polaris</i> Klapálek., 1912	+	+								+								ВПА
<i>Arcynopteryx</i> sp.	+	+			+	+	+	+	+	+	+							
<i>Diura</i> sp.					+	+	+	+						+				
<i>Megarcys</i> sp.	+	+			+	+	+		+									
* <i>Pictetiella zwicki</i> Zhiltz., 1976	+	+			+	+	+		+	+	+							ЗБ
<i>P. asiatica</i> Zwick et Levanidova, 1971	+																	ВПА
<i>Isoperla obscura</i> (Zet., 1840)					+		+							+	+	+		ТПА
<i>I. eximia</i> Zapekina-Dulkeit, 1975						+										+		ВПА
<i>Isoperla</i> sp.					+	+	+	+						+				
<b>Сем. Chloroperlidae</b>																		
<i>Utaperla orientalis</i> Nels. et Hans., 1969														+				ПТО
<i>Paraperla lepnevae</i> Zhiltzova, 1978		+		+		+	+	+	+	+	+				+			ПТО

Таксон	р. Ола 151 км (ст. 1)	р. Ола ниже моста (ст. 2)	ниже р. Маякан (ст. 3)	ниже р. Гайчан (ст. 4)	р. Золотой (ст. 5)	р. Клепка (ст. 6)	р. Ола 19 км (ст. 7)	устье р. Ола (ст. 8)	р. Неорчан (ст. 9)	р. Тоолчан (ст. 10)	р. Доньшко (ст. 11)	р. Маякан (ст. 12)	р. Гайчан (ст. 13)	р. Ланковая (ст. 14)	р. Танон (ст. 15)	р. Наледный (ст. 16)	р. Угликан (ст. 17)	Тип распространения
<i>Alloperla mediata</i> (Navas, 1925)					+			+						+		+		ВПА
<i>A. rostellata</i> (Klap., 1923)		+					+			+	+	+				+		ВПА
<i>Alloperla</i> sp.	+					+	+			+	+	+			+			
<i>Suwallia kergneri</i> Zhiltz.et Zwick, 1971					+		+	+										ВПА
<i>S. teleckojensis</i> (Samal, 1939)							+								+	+	+	ВПА
<i>Plumiperla diversa</i> (Frison, 1935)		+		+	+	+	+	+			+	+	+					АМ П
<b>Сем. Taeniopterygidae</b>																		
▲ <i>Taeniopteryx nebulosa</i> L., 1758					+													ТПА
<i>Taenionema japonicum</i> (Okamoto, 1922)		+	+	+	+	+	+	+				+				+	+	ВПА
<b>Сем. Nemouridae</b>																		
<i>Nemoura arctica</i> Esben-Petersen, 1910	+	+				+	+	+	+	+	+					+		ЦП



Продолжение табл. 4

Таксон	р. Ола 151 км (ст. 1)	р. Ола ниже моста (ст. 2)	ниже р. Маякан (ст. 3)	ниже р. Гайчан (ст. 4)	р. Золотой (ст. 5)	р. Клепка (ст. 6)	р. Ола 19 км (ст. 7)	устье р. Ола (ст. 8)	р. Неорчан (ст. 9)	р. Тоолчан (ст. 10)	р. Доньшко (ст. 11)	р. Маякан (ст. 12)	р. Гайчан (ст. 13)	р. Ланковая (ст. 14)	р. Танон (ст. 15)	р. Наледный (ст. 16)	р. Угликан (ст. 17)	Тип распространения
<b>Отряд Trichoptera</b>																		
<b>Сем. Hydropsychidae</b>																		
<i>Arctopsyche amurensis</i> Martynov, 1934							+	+							+			ВПА
<i>Hydropsyche newae</i> Kolenati, 1858							+							+				ТПА
<b>Сем. Glossosomatidae</b>																		
<i>Agapetus inaequispinosus</i> Schmid, 1970							+	+						+	+			ВПА
<i>Agapetus</i> sp.	+						+	+						+	+			
<i>Glossosoma shmidi</i> Levanidova, 1979			+		+	+	+	+										ВПА
<i>Glossosoma intermedium</i> Klapálek, 1892						+								+				ГОЛ
<i>G. angaricum</i> Levanidova, 1967												+						ВПА
<i>Glossosoma</i> sp.	+	+			+	+	+											
<i>Padunia forcipata</i> Martynov, 1934	+		+				+	+						+	+			ВПА

Продолжение табл. 4

Таксон	р. Ола 151 км (ст. 1)	р. Ола ниже моста (ст. 2)	ниже р. Маякан (ст. 3)	ниже р. Гайчан (ст. 4)	р. Золотой (ст. 5)	р. Клепка (ст. 6)	р. Ола 19 км (ст. 7)	устье р. Ола (ст. 8)	р. Неорчан (ст. 9)	р. Тоолчан (ст. 10)	р. Доньшко (ст. 11)	р. Маякан (ст. 12)	р. Гайчан (ст. 13)	р. Ланковая (ст. 14)	р. Танон (ст. 15)	р. Наледный (ст. 16)	р. Угликан (ст. 17)	Тип распространения
<b>Сем. Hydroptilidae</b>																		
<i>Stactobiella</i> sp.								+						+				
<b>Сем. Molanniade</b>																		
<i>Molanna</i> sp.							+											
<b>Сем. Leptoceridae</b>																		
<i>Ceraclea</i> sp.							+							+				
<i>Triaenodes levanidovae</i> (Morse et Vshivkova, 1997)							+											ВП А
<b>Сем. Apataniidae</b>																		
<i>Apatania crymophila</i> McLachlan, 1880						+	+				+			+	+			ГОЛ
<i>A. stigmatella</i> Zetterstedt, 1840							+											ГОЛ
<i>A. zonella</i> Zetterstedt, 1840		+			+	+			+			+				+	+	ГОЛ
<i>Apatania</i> sp.		+	+	+	+	+	+	+	+		+	+		+	+	+		
<b>Сем. Goeridae</b>																		
<i>Archithremma</i> sp.														+				







Продолжение табл. 4

Таксон	р. Ола 151 км (ст. 1)	р. Ола ниже моста (ст. 2)	ниже р. Маякан (ст. 3)	ниже р. Гайчан (ст. 4)	р. Золотой (ст. 5)	р. Клепка (ст. 6)	р. Ола 19 км (ст. 7)	устье р. Ола (ст. 8)	р. Неорчан (ст. 9)	р. Тоолчан (ст. 10)	р. Доньшко (ст. 11)	р. Маякан (ст. 12)	р. Гайчан (ст. 13)	р. Ланковая (ст. 14)	р. Танон (ст. 15)	р. Наледный (ст. 16)	р. Угликан (ст. 17)	Тип распространения
<i>Diamesa sp.</i>	+	+				+	+		+		+	+						
<i>Lappodiamesa vidua</i> (Kieffer, 1922)	+	+	+		+	+	+			+	+				+			ТАМ
<i>Pagastia orientalis</i> (Tshernovskij, 1949)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+			ВП М-О
▲ <i>Potthastia gaedii</i> (Meigen, 1838)					+			+							+			ПТТ
<i>P. longimana</i> (Kieffer, 1922)															+			ГОЛ
<i>Pseudodiamesa branickii</i> (Nowicki, 1873)		+		+				+										ГОЛ
<i>P. latistyla</i> Makarchenko, 1989																	+	ВПМ
<i>Sympotthastia fulva</i> (Johannsen, 1921)	+	+	+	+	+	+	+	+						+	+			ГОЛ
Подсем. <b>Prodiamesinae</b>																		
<i>Monodiamesa gr. bathyphila</i>															+			
Подсем. <b>Orthoclaadiinae</b>																		
* <i>Abiskomyia levanidovi</i> Makarchenko et Makarchenko, 2015			+									+						ВПА

Продолжение табл. 4

Таксон	р. Ола 151 км (ст. 1)	р. Ола ниже моста (ст. 2)	ниже р. Маякан (ст. 3)	ниже р. Гайчан (ст. 4)	р. Золотой (ст. 5)	р. Клепка (ст. 6)	р. Ола 19 км (ст. 7)	устье р. Ола (ст. 8)	р. Неорчан (ст. 9)	р. Тоолчан (ст. 10)	р. Доньшко (ст. 11)	р. Маякан (ст. 12)	р. Гайчан (ст. 13)	р. Ланковая (ст. 14)	р. Танон (ст. 15)	р. Наледный (ст. 16)	р. Угликан (ст. 17)	Тип распространения
<i>Brillia flavifrons</i> (Johannsen, 1905)					+	+	+	+										ГОЛ
<i>Bryophaenocladus sp.</i>					+													
<i>Bryophaenocladus akiensis</i> (Sasa, Shimomura et Matuo, 1991)						+	+	+							+	+		ВП М-О
<i>B. pleuralis</i> (Malloch, 1915)										+						+		ГОЛ
<i>Camptocladus stercorarius</i> (Geer, 1776)							+											ГОЛ
▲ <i>Cardiocladus sp.</i>						+		+				+						
● <i>Chaetocladus elenae</i> Makarchenko et Makarchenko, 2013										+								ВПМ
<i>Chaetocladus gr. ligni?</i>										+								
<i>Corynoneura lobata</i> Edwards, 1924														+				ГОЛ
<i>Corynoneura sp.</i>	+			+	+	+	+	+				+		+	+			
* <i>Cricotopus tibialis</i> (Meigen, 1804)	+															+		ГОЛ



Продолжение табл. 4

Таксон	р. Ола 151 км (ст. 1)	р. Ола ниже моста (ст. 2)	ниже р. Маякан (ст. 3)	ниже р. Гайчан (ст. 4)	р. Золотой (ст. 5)	р. Клепка (ст. 6)	р. Ола 19 км (ст. 7)	устье р. Ола (ст. 8)	р. Неорчан (ст. 9)	р. Тоопчан (ст. 10)	р. Доньшко (ст. 11)	р. Маякан (ст. 12)	р. Гайчан (ст. 13)	р. Ланковая (ст. 14)	р. Танон (ст. 15)	р. Наледный (ст. 16)	р. Угликан (ст. 17)	Тип распространения
<i>Heterotrissocladus gr. marcidus</i>		+						+				+	+	+				
<i>Heterotrissocladus sp.</i>							+	+										
<i>Hydrobaenus fusistylus</i> (Goetghebuer, 1933)										+								ГОЛ
<i>Hydrobaenus gr. fusistylus</i>								+										
● <i>H. maiorovi</i> Makarchenko et Makarchenko, 2014							+											ВПМ
<i>Hydrobaenus aff. sikhotealinensis</i>	+																	
● <i>Hydrobaenus sp. 1</i>		+	+						+		+		+					
<i>Hydrobaenus sp.</i>				+	+	+		+	+	+	+				+			
<i>Hydrosmittia oxoniana</i> (Edwards, 1922)		+																ГОЛ
▲ <i>Krenosmittia borealpina</i> (Goetghebuer, 1944)					+			+										ГОЛ
<i>K. halvorseni</i> Cranston et Sæther, 1986															+			ГОЛ
<i>Krenosmittia sp.</i>	+			+			+	+	+		+	+		+	+			

Продолжение табл. 4

Таксон	р. Ола 151 км (ст. 1)	р. Ола ниже моста (ст. 2)	ниже р. Маякан (ст. 3)	ниже р. Гайчан (ст. 4)	р. Золотой (ст. 5)	р. Клепка (ст. 6)	р. Ола 19 км (ст. 7)	устье р. Ола (ст. 8)	р. Неорчан (ст. 9)	р. Тоопчан (ст. 10)	р. Доньшко (ст. 11)	р. Маякан (ст. 12)	р. Гайчан (ст. 13)	р. Ланковая (ст. 14)	р. Танон (ст. 15)	р. Наледный (ст. 16)	р. Угликан (ст. 17)	Тип распространения
<i>Limnophyes asquamatus</i> Andersen, 1937		+																ГОЛ
▲ <i>L. convexiusculus</i> Makarchenko et Makarchenko, 2013	+																	ВПМ
<i>L. ? edwardsi</i> Saether, 1990						+		+										ПАЕ
<i>L. eltoni</i> (Edwards, 1922)				+	+					+								ГОЛ
<i>L. okhotensis</i> Makarchenko et Makarchenko, 2003														+				ВПМ
<i>L. pumilio</i> (Holmgren, 1869)		+				+			+			+		+				ГОЛ
<i>Limnophyes sp.</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+							
* <i>Metriocnemus fuscipes</i> (Meigen, 1818)															+			ГОЛ
▲ <i>Ninelia proboscidea</i> (Makarchenko et Makarchenko, 2003)						+												ВПМ
<i>Orthocladius</i> ( <i>Eudactylocladius</i> ) <i>sp.</i>		+																
* <i>O. (E.) insolitus</i> Makarchenko et Makarchenko, 2006	+								+	+	+							ВАБ
<i>Orthocladius (Euorthocladius)</i> <i>rivulorum</i> Kieffer, 1909															+			ГОЛ

Продолжение табл. 4

Таксон	р. Ола 151 км (ст. 1)	р. Ола ниже моста (ст. 2)	ниже р. Маякан (ст. 3)	ниже р. Гайчан (ст. 4)	р. Золотой (ст. 5)	р. Клепка (ст. 6)	р. Ола 19 км (ст. 7)	устье р. Ола (ст. 8)	р. Неорчан (ст. 9)	р. Тоолчан (ст. 10)	р. Донышко (ст. 11)	р. Маякан (ст. 12)	р. Гайчан (ст. 13)	р. Ланковая (ст. 14)	р. Танон (ст. 15)	р. Наледный (ст. 16)	р. Угликан (ст. 17)	Тип распространения
<i>O. (E.) gr. rivulorum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
▲ <i>O. (E.) saxosus</i> (Tokunaga, 1939)	+	+	+		+	+	+	+		+		+	+		+			ГОЛ
<i>O. (E.) gr. thienemanni</i>					+		+											
<i>O. (E.) gr. rivicola</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+							
<i>Orthocladus (E.) sp.</i>					+		+	+										
<i>Orthocladus (Mesorthocladus) frigidus</i> (Zetterstedt, 1838)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+			ГОЛ
<i>O. (M.) gr. rousseleae</i>	+	+							+									
<i>Orthocladus (Mesorthocladus) sp.</i>								+										
<i>O. (s.str.) gr. nitidoscutellatus</i>							+											
<i>O. (s.str.) defensus</i> Makarchenko et Makarchenko, 2006												+						ВПМ
<i>O. (s.str.) setosus</i> Makarchenko et Makarchenko, 2006							+					+						ВПМ





Продолжение табл. 4

Таксон	р. Ола 151 км (ст. 1)	р. Ола ниже моста (ст. 2)	ниже р. Маякан (ст. 3)	ниже р. Гайчан (ст. 4)	р. Золотой (ст. 5)	р. Клепка (ст. 6)	р. Ола 19 км (ст. 7)	устье р. Ола (ст. 8)	р. Неорчан (ст. 9)	р. Тоолчан (ст. 10)	р. Доньшко (ст. 11)	р. Маякан (ст. 12)	р. Гайчан (ст. 13)	р. Ланковая (ст. 14)	р. Танон (ст. 15)	р. Наледный (ст. 16)	р. Угликан (ст. 17)	Тип распространения
<i>S. extrema</i> (Holmgren, 1869)	+				+	+	+	+										ГОЛ
* <i>S. rostrata</i> Wang, 1996							+										+	ВП М
<i>Stilocladius intermedius</i> Wang, 1998											+			+	+	+	+	ВП М-О
▲ <i>S. orientalis</i> Makarchenko et Makarchenko, 2003					+		+	+		+	+	+		+	+			ПАЕ
<i>Symbiocladius</i> sp.					+	+	+								+			ПТТ
* <i>Thienemanniella majuscula</i> (Edwards, 1924)																	+	ГОЛ
<i>Th. tiunovae</i> Makarchenko et Makarchenko, 2006														+				ВП М-О
<i>Thienemanniella</i> sp.	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+		+	+	+	
* <i>Tokunagaia gr. rectangularis</i>		+	+	+	+		+		+									
* <i>Tvetenia boreomontana</i> Makarchenko et Makarchenko, 2006							+	+										ВП М
▲ <i>Tvetenia pilata</i> Makarchenko et Makarchenko, 2012														+				ВП М-О
<i>T. gr. bavarica</i>	+	+	+			+	+	+	+		+	+						

Продолжение табл. 4

Таксон	р. Ола 151 км (ст. 1)	р. Ола ниже моста (ст. 2)	ниже р. Маякан (ст. 3)	ниже р. Гайчан (ст. 4)	р. Золотой (ст. 5)	р. Клепка (ст. 6)	р. Ола 19 км (ст. 7)	устье р. Ола (ст. 8)	р. Неорчан (ст. 9)	р. Тоопчан (ст. 10)	р. Дonyшко (ст. 11)	р. Маякан (ст. 12)	р. Гайчан (ст. 13)	р. Ланковая (ст. 14)	р. Танон (ст. 15)	р. Наледный (ст. 16)	р. Угликан (ст. 17)	Тип распространения
<i>T. gr. discoloripes</i>						+								+				
<i>Vivacricotopus piloculus</i> (Cranston et Oliver, 1988)		+																ГОЛ
<i>Vivacricotopus sp.</i>	+	+	+		+		+	+			+							
<i>Orthocladiinae indet.</i>															+			
Подсем. <b>Chironominae</b>																		
<i>Demicryptochironomus sp.</i>														+				
▲ <i>Polypedilum (s.str.) pedestre</i> Meigen, 1830												+		+				
<i>Polypedilum (s.str.) tuberculum</i> Mashwitz et Cook, 2000								+										ГОЛ
<i>P. aff. nubeculosum</i>					+	+		+						+	+			ГОЛ
<i>Polypedilum sp.</i>					+													
<i>Robackia demeijerei</i> Kruseman, 1933								+										ГОЛ
<i>Sergentia sp.</i>														+				
<i>Saetheria reissi</i> Jackson, 1977														+				ПТП
<i>Constempellina tokunagai</i> Zorina, 2013				+	+		+	+							+			ВП М-О

Окончание табл. 4

Таксон	р. Ола 151 км (ст. 1)	р. Ола ниже моста (ст. 2)	ниже р. Маякан (ст. 3)	ниже р. Гайчан (ст. 4)	р. Золотой (ст. 5)	р. Клепка (ст. 6)	р. Ола 19 км (ст. 7)	устье р. Ола (ст. 8)	р. Неорчан (ст. 9)	р. Тоолчан (ст. 10)	р. Доньшко (ст. 11)	р. Маякан (ст. 12)	р. Гайчан (ст. 13)	р. Ланковая (ст. 14)	р. Танон (ст. 15)	р. Наледный (ст. 16)	р. Угликан (ст. 17)	Тип распространения
<i>Cladotanytarsus sp.</i>										+				+	+			
<i>Micropsectra togacontralia</i> Sasa et Okazawa, 1991							+											ВП М-О
* <i>M. logani</i> Johannsen, 1928		+			+	+	+	+										ГОЛ
<i>M. gr. attenuata</i>							+	+										
<i>Micropsectra sp.</i>	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	
* <i>Neozavrelia sp.</i>					+													
<i>Rheotanytarsus sp.</i>					+	+	+	+							+	+		
<i>Stempelinella sp.</i>												+						
<i>Tanytarsus brundini</i> Lindeberg, 1963								+										ГОЛ
<i>Tanytarsus sp.</i>															+			
<i>Stictochironomus sp.</i>							+											
<b>Всего:</b>	<b>59</b>	<b>92</b>	<b>40</b>	<b>46</b>	<b>100</b>	<b>97</b>	<b>126</b>	<b>107</b>	<b>59</b>	<b>63</b>	<b>62</b>	<b>56</b>	<b>30</b>	<b>73</b>	<b>80</b>	<b>30</b>	<b>21</b>	

Примечание: ● – новый для науки вид; ▲ – вид, впервые отмеченный для Северо-Востока Азии, \* – вид, впервые отмеченный для северного побережья Охотского моря и Магаданской области. Типы распространения поденок, веснянок и ручейников (по: Жильцова, Леванидова, 1984): ВПА – восточнопалеарктический, ЗБ – западноберингийский, ТПА – транспалеарктический, ПАХ М-О – палеархеарктический материково-островной, АМП – амфипацифический, ЦП – циркумполярный, АМБ – амфиберингийский, ЦБ – циркумбореальный, ГОЛ – голарктический, ПАХ М – палеархеарктический материковый; ПТО – притихоокеанский. Типы распространения хирономид (по: К.Б. Городкову, 1984): ВПМ – восточнопалеарктический материковый, ВП М-О – восточнопалеарктический материково-островной, ВАБ – восточнопалеарктический бореальный, ПАЕ – палеарктический амфиевразийский, ПТП – палеарктический трансевразийский дизъюнктивный, ПТТ – палеарктический темперантный бореальный, ПАА – палеарктический арктоальпийский, ТАМ – транспалеарктический аркто-монтанный.

#### 4.2. Зоогеографический анализ

Анализ проведен по составу фауны амфибиотических насекомых, поскольку они составляли основу сообществ макрозообентоса. Для описания типов распространения поденок, веснянок и ручейников выбрана система Жильцовой, Леванидовой (1984), хирономид – система Городкова (1984).

Согласно полученным данным фауна амфибиотических насекомых р. Ола и ее притоков представлена голарктическим и палеарктическим комплексами, а ее ареалогическая неоднородность описывается 19 типами распространения. Основу фауны составляет палеарктический комплекс видов (60,3%), голарктический комплекс (39,7%) занимает подчиненное положение (табл. 5).

Таблица 5

Типы распространения амфибиотических насекомых в бассейне р. Ола

Тип распространения	Кол-во видов	%
Палеарктический комплекс		
Восточнопалеарктический	31	21,3
Восточнопалеарктический бореальный	1	0,7
Восточнопалеарктический материковый	13	9,2
Восточнопалеарктический материково-островной	12	8,5
Притихоокеанский	2	1,4
Палеархеарктический материковый	2	1,4
Палеархеарктический материково-островной	1	0,7
Палеарктический амфиевразийский	6	4,3
Палеарктический трансевразийский дизъюнктивный	1	0,7
Палеарктический темперантный бореальный	2	1,4
Палеарктический арктоальпийский	2	1,4
Транспалеарктический аркто-монтанный	1	0,7
Транспалеарктический	10	7,2
Западноберингийский	2	1,4
Голарктический комплекс		
Голарктический	48	34,1
Амфипацифический	3	2,1
Амфиберингийский	2	1,4
Циркумпольный	2	1,4
Циркумбореальный	1	0,7

В составе палеарктического комплекса выделяется группа видов с восточно-палеарктическим (41,1%) типом распространения к востоку от Енисея. Среди них: собственно восточнопалеарктический (21,3%); восточнопалеарктический материковый (9,2%); восточнопалеарктический материково-островной (8,5%); притихоокеанский (1,4%) и восточнопалеарктический бореальный (0,7%). Палеарктическая группа (7,8%), представлена видами с палеарктическим амфиевразийским (4,3%), палеарктическим темперантным бореальным (1,4%), палеарктическим арктоальпийским (1,4%), и палеарктическим трансевразийским дизъюнктивным (0,7%), указывающим на европейско-восточноазиатскую дизъюнкцию ареалов, распространением. Транспалеарктическая группа (7,9%) включает собственно транспалеарктические (7,2%), присутствующие в водотоках по всей Палеарктике, и транспалеарктические аркто-монтанные (0,7%) виды. Особый интерес в палеарктическом комплексе занимают немногочисленные виды южного генезиса с палеархеарктическим материковым (1,4%) и палеархеарктическим материково-островным (0,7%) типами распространения, подтверждающими общность фаун северных и южных районов Дальнего Востока в прошлом. Не менее значимым, своеобразным показателем оригинальности фауны басс. р. Ола, являются виды с западноберингийским типом распространения, составляющие лишь 1,4% от общего количества видов.

В голарктическом комплексе доминируют широко распространенные в Неарктике и Палеарктике голарктические виды (34,1%), а циркумполярные (1,4%) и циркумбореальные (0,7%) – единичны. Дизъюнктивные ареалы, разделенные в целом Тихим океаном и Беринговым проливом в частности, свойственны ряду видов голарктического комплекса. Классическим примером дизъюнктивных ареалов голарктической фауны являются амфипацифические (2,1%) и амфиберингийские (1,4%) виды – наследие древних межконтинентальных связей Северо-Востока Азии и Северной Америки и миграций в районе Берингийского моста.

Эндемичных и реликтовых таксонов амфибиотических насекомых, являющихся показателем древности и определенной примитивности фауны, в басс. р. Ола не обнаружено.

Таким образом, фауна макрозообентоса в р. Ола и ее основных притоков насчитывает 253 вида и групп видов беспозвоночных, принадлежащих к 3 типам и 5 классам, 33 семействам и 102 родам. Из них 4 вида являются новыми для науки, 28 таксонов впервые указаны для Северо-Востока Азии и 12 видов впервые отмечены для северного побережья Охотского моря. Основу фауны составляют амфибиотические насекомые, среди которых по видовому богатству преобладают хирономиды.

В зоогеографическом плане фауна донных беспозвоночных басс. р. Ола гетерогенна, ее ареалогическая неоднородность описывается 19 типами распространения, входящими в состав голарктического и палеарктического комплексов. Основу фауны составляет палеарктический комплекс (60,3%), в котором виды с восточно-палеарктическими (41,1%) типами распространения преобладают над палеарктическими (7,8%) и транспалеарктическими (7,9%), а палеархеарктические (2,1%) и западноберингийские (1,4%) виды немногочисленны. В голарктическом комплексе (39,7%) доминируют голарктические виды (34,1%). Виды со специфическими для Северо-Востока России амфипацифическим (2,1%), амфиберингийским (1,4%), типами распространения, а также циркумполярным (1,4%) и циркумбореальным (0,7%) единичны.

## ГЛАВА 5. СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ МАКРОЗООБЕНТОСА В БАССЕЙНЕ РЕКИ ОЛА

Любые сообщества организмов имеют внутреннюю структуру, которая может быть охарактеризована числом входящих в них видов, их численностью, степенью доминирования, различного рода взаимоотношениями (Алимов, 2000). Известно, что структура сообществ дальневосточных рек, несмотря на большое количество паводков, остается стабильной на протяжении многих лет (Тиунова, 2001; Tiunova et al., 1997, 1998). Видовые свойства особей стабильно сохраняются при разных условиях существования вида, в то время как экосистема сохраняет свойства только при определенной стабильности внешних по отношению к ней условий (Баканов, 2005). Это позволяет использовать изменения в видовой структуре сообществ макрозообентоса, как важный и значимый критерий при оценке качества поверхностных вод и различного рода антропогенных воздействий. Естественные колебания внешних условий также приводят к изменению структуры сообществ, в том числе, к смене комплексов доминирующих в них видов. Такие изменения лежат в основе выделения зон, соответствующих градиенту внешних факторов (Уиттекер, 1980; Одум, 1986; Vannote et al., 1980; Statzner, Hügler, 1986). На этой предпосылке основываются классификационные методы продольного зонирования рек (Illies, Botosaneanu, 1963), которое перспективно в практических целях, в частности при приближенной оценке продуктивности отдельных участков водотока (Леванидова и др., 1989).

В продольном профиле классических рек выделяют зоны ритрали и потамали (Illies, 1961; Illies, Botosaneanu, 1963). В каждой из основных зон имеются подзоны: эпи-, мета- и гипоритраль, и те же подзоны потамали. Выше ритрали часто имеется родник (лимнокрен, гелокрен) и (или) родниковый ручей; эта зона названа креналью, содержит подзоны: эукреналь

(чаша родника) и гипокреналь (вытекающий из родника ручей) (Леванидова и др., 1989).

Работ, посвященных продольному зонированию водотоков с использованием сообществ макрозообентоса, не много, тем не менее, в них сформулированы общие характеристики выделяемых речных зон, основанные на структуре сообществ донных беспозвоночных, а также на их функциональных особенностях.

Для характеристики видовой структуры сообществ традиционно используется общее число видов, комплекс доминирующих видов и индексы биологического разнообразия, в частности, индекс Шеннона, отражающий и степень выравненности распределения видов. Наряду с оценкой степени доминирования существует большое число других классификаций, позволяющих охарактеризовать видовую структуру сообществ. Например, выделяют организмы, встречающиеся только на данном биотопе, или находящиеся в нем всегда в большем числе, чем другие, и называют их руководящими формами, это хорошие индикаторы биотопа (Баканов, 2005; Фридерикс, 1932).

### **5.1. Классификация сообществ макрозообентоса по составу фауны**

В басс. р. Ола зарегистрировано 253 вида и групп видов донных беспозвоночных. Состав фауны (табл. 4) и характер распределения гидрологических показателей (табл. 3) свидетельствуют, что все исследованные участки басс. р. Ола представляют собой ритраль, а фауна макрозообентоса – ритрон. Известно, что, фауна рек не содержит абсолютно стенобионтных беспозвоночных. Наиболее стенобионтные организмы населяют креналь и ритраль и характеризуются большей или меньшей холодолюбивостью (Леванидова и др., 1989). Фауна макрозообентоса р. Ола представлена, в основном, широко распространенными видами. Однако благодаря тому, что виды с широким географическим распространением почти всегда образуют адаптированные к местным условиям популяции,

называемые экотипами (Одум, 1975), возможность их географической стратификации в соответствии с подходящими диапазонами внешних факторов сохраняется.

Этой предпосылкой мы руководствовались, при выделении сообществ макрозообентоса в басс. р. Ола на основании сходства видового состава всех исследованных участков. Классификация видового состава макрозообентоса выполнена с помощью кластерного анализа в программе PAST. В результате построена дендрограмма фаунистического сходства 17 исследованных участков басс. р. Ола по 253 видам и групп видов (рис. 10). В качестве меры сходства использован коэффициент Сёренсена (Sørensen, 1948), статистическая достоверность образования кластеров оценена с помощью бутстреп-анализа.

В полученной дендрограмме (рис. 10) четко обособлены пять кластеров. Первый кластер, объединяет фауну ультра холодноводных рек Наледный (ст. 16) и Угликан (ст. 17). Большой представленностью, относительно других групп макрозообентоса, здесь отличаются веснянки и хирономиды. Гидрологические особенности этих притоков нижнего течения р. Ола заключаются в обильных выходах грунтовых вод. В зимний период оба водотока свободны ото льда, поскольку температура воды в р. Наледный не опускается ниже  $1,8^{\circ}\text{C}$ , максимальные значения летом не превышают  $13,4^{\circ}\text{C}$ ; в р. Угликан колебания температуры воды  $1,3-7,2^{\circ}\text{C}$ . Общий уровень сходства с фауной ближайшего соседа, устья р. Ланковой около 40%.

Фауна тундровой р. Ланковая представлена отдельным кластером, и консолидируется с фауной других станций Ольского бассейна на уровне сходства 45%. Далее, на уровне фаунистического сходства более 50% в отдельный кластер объединяется фауна нижнего течения (Золотой, Клепка, 19-й км и устье) р. Ола и устья правого притока р. Танон. Четвертый кластер, с тем же уровнем сходства, образован на основании сходства устьевых участков притоков (Неорчан, Донышко, Топчан) верхнего течения р. Ола (151 км, ниже моста). Пятый кластер связывает фауну среднего течения р.

Ола (ниже р. Маякан и ниже р. Гайчан) и устья ее притоков (р. Маякан и р. Гайчан) на уровне сходства около 55%.

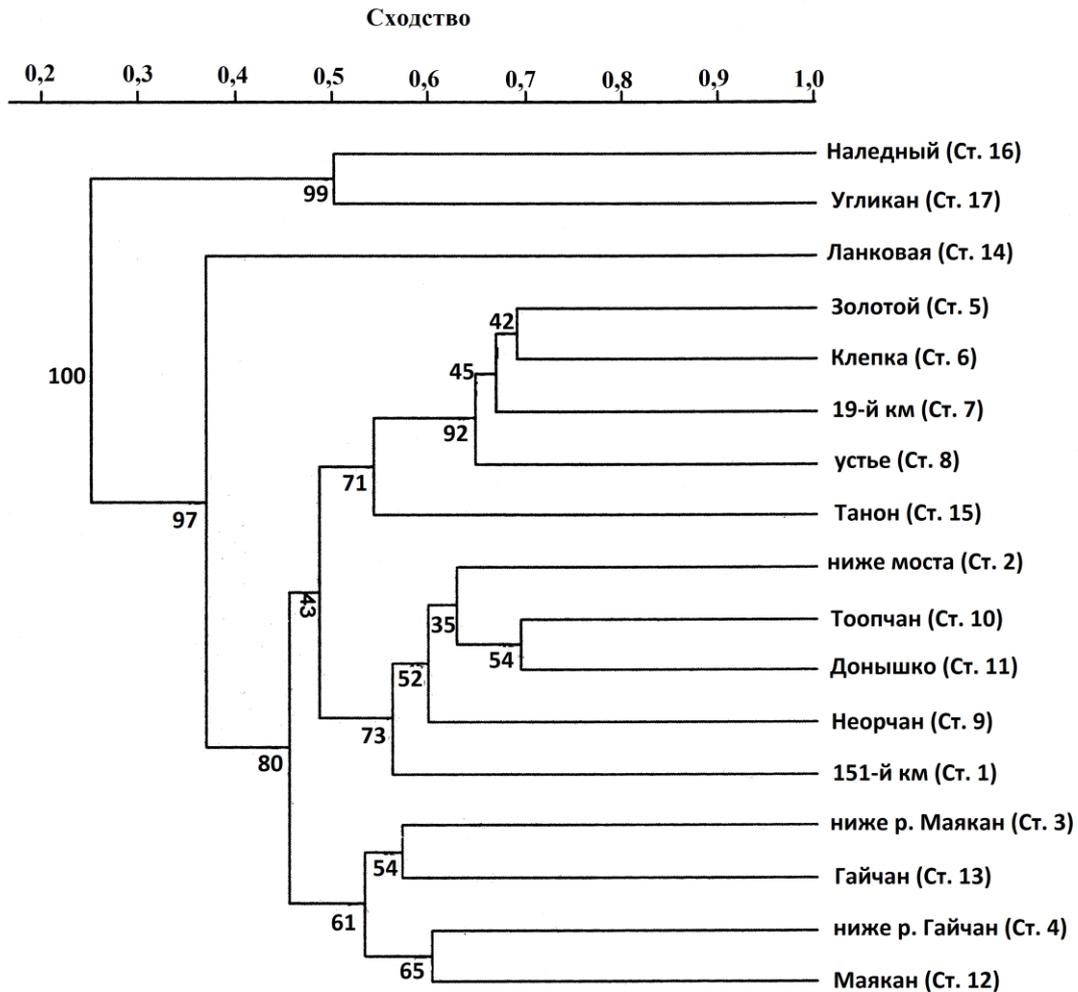


Рис. 10. Дендрограмма сходства 17 исследованных участков бассейна р. Ола по фаунистическому составу макрозообентоса (метод UPGMA, коэффициент Сёренсена). В основании каждого кластера указаны бутстреп-значения (%).

Выделенные кластеры свидетельствуют о продольном зонировании р. Ола. Отдельные популяции гидробионтов реагируют на изменения окружающей среды независимо, в результате чего, зачастую, сообщества постепенно переходят друг в друга, что затрудняет выделение их границ (часто даже условно). На переходный участок между зонами, как правило, указывает присутствие экотона. Экотон – переход между двумя разными сообществами, характеризуется увеличением разнообразия и плотности населения. Это явление называют также краевым эффектом (Одум, 1975;

Залетаев, 1997). В продольном профиле основного русла р. Ола богатство фауны макрозообентоса представлено неравномерно (табл. 4). Высоким, видовым разнообразием относительно соседних речных участков, характеризуется макрозообентос станции «ниже моста» (ст. 2), расположенный в верхнем течении р. Ола, и станции в 19 км от устья (ст. 7). Таким образом, есть основания предполагать, что данные участки – переходные между зонами р. Ола. Данное предположение подтверждается высокими показателями плотности и биомассы, а также структурой соответствующих сообществ макрозообентоса (см. подглавы 5.2. и 6.2).

Опираясь на сходство видового состава фауны и наличие экотонов, в продольном профиле основного русла р. Ола, с определенной долей уверенности, можно выделить следующие сообщества макрозообентоса: сообщество 1 в верховьях р. Ола в 151 км от устья; сообщество 2 в верхнем течении р. Ола, в 130 км от устья; сообщество 3 в среднем течении р. Ола, в районе впадения притоков Маякан и Гайчан (ст. 3 и 4), сообщество 4 в нижнем течении р. Ола, в районе участков Золотой, Клепка и 19 км соответственно (ст. 5–7), сообщество 5 в устьевой части р. Ола (ст. 8).

**Биотоп сообщества 1** в верховьях р. Ола в 151 км от устья (ст. 1), высота участка над ур. моря 612 м, уклон реки 23,4‰, температура воды в период исследований 0,1–8,9<sup>0</sup>С, скорость течения 0,7–1,5 м/с, дно устлано мелкой и средней галькой (табл. 3). Участок находится на границе влияния прибрежного морского и континентального климата центральной части Магаданской области (Шило, 1970).

**Биотоп сообщества 2** в верхнем течении р. Ола, расположено в 130 км от устья, ниже моста через р. Ола (на ст. 2), высота над ур. моря 530 м, уклон русла 6,2‰, температура воды изменяется от 0,2 до 10,4<sup>0</sup>С, скорость течения 0,3–0,9 м/с (табл. 3). Дно устлано мелкой и средней галькой, реже камнями.

**Биотоп сообщества 3** в среднем течении р. Ола, в районе впадения притоков Маякан и Гайчан (ст. 3 и 4). Высота над ур. моря от 210 до 245 м,

уклон русла 3,5‰, температура воды 0,1–13,5<sup>0</sup>С, скорость течения от 0,3 до 0,6 м/с, грунт представлен мелкой, средней и крупной галькой (табл. 3).

**Биотоп сообщества 4** находится в нижнем течении р. Ола, в районе участков Золотой, Клепка и 19 км соответственно (ст. 5–7). Высота над уровнем моря 33–145 м, уклон русла 2,5–3,0‰, температура воды изменяется от 0,1 до 15<sup>0</sup>С (табл. 3). Скорость течения 0,3–0,7 м/с, по литературным данным может достигать 2,3 м/с. Грунт представлен мелкой, средней и крупной галькой, часто встречаются участки гальки с примесью песка.

**Биотоп сообщества 5** локализовано в устьевой части р. Ола (ст. 8). Высота над ур. моря около 10 м, уклон русла 1,4‰, температура воды колеблется от 0,1 до 15<sup>0</sup>С (табл. 3). Скорость течения 0,2–0,73 м/с, по литературным данным может достигать 2,3 м/с. Грунт представлен мелкой, средней и крупной галькой, часто встречались участки гальки с примесью песка.

В групповом составе выделенных сообществ преобладали амфибиотические насекомые (табл. 6, 7), в основном поденки, веснянки и хирономиды. Хирономиды повсеместно составляли более 38% всей

Таблица 6

Групповой состав сообществ макрозообентоса основного русла р. Ола по плотности (N, %) и биомассе (B, %) в 2011 г.

Группа	Сообщество				
	верховьев	верхнего течения	среднего течения	нижнего течения	устьевого участка
	N/B	N/B	N/B	N/B	N/B
Поденки	26,1/24,4	35,2/44,7	22,6/42,7	17/41,6	10,7/28,5
Веснянки	20,6/44,5	18,2/43,6	6,6/7,1	4,3/7,3	1,4/4,2
Ручейники	-	-	0,8/7,9	1,6/6,0	8,8/10,4
Хирономиды	38,9/13,2	44,3/9,2	53,4/26,4	66,8/37,7	55,2/42,5
Др. двукрылые	4,4/3,3	1,2/1,9	4,2/12,2	1,9/4,0	1,1/2,4
Ракообразные	3,7/6,5	-	-	-	-
Прочие	6,7/8,0	1,0/0,5	6,5/4,1	8,4/3,4	22,6/12,0

плотности донного населения. По биомассе они доминировали в сообществах среднего, нижнего и устьевого участков в 2011 г., а также в сообществе

верхнего течения в 2013 г. Поденки практически повсеместно входили в категорию доминантов, как по плотности, так и по биомассе. Только в сообществе устьевого участка они принадлежали категории субдоминантов по плотности. В целом, доля, занимаемая поденками в сообществах, сохранялась в период исследований, лишь в 2013 г. в сообществе верхнего течения доля их биомассы снизилась почти в два раза. Веснянки доминировали в сообществе верховьев по плотности и биомассе. В 2011 г. они преобладали в сообществе верхнего течения, в сообществе устьевого участка их значение снизилось до второстепенных таксонов. В 2013 г.

Таблица 7

Групповой состав сообществ макрозообентоса основного русла р. Ола по плотности (N, %) и биомассе (B, %) в 2013 г.

Группа	Сообщество				
	верховьев	верхнего течения	среднего течения	нижнего течения	устьевого участка
	N/B	N/B	N/B	N/B	N/B
Поденки	21,7/26,5	39,6/28,4	24,3/49,6	23,5/43,6	13,6/24,6
Веснянки	27,5/23,7	8,0/15,1	9,5/11,1	7,1/12,6	3,8/9,7
Ручейники	0,3/0,3	0,3/3,8	3,3/4,1	2,9/8,1	6,5/9,8
Хирономиды	40,1/14,6	51,2/51,2	60,9/34,4	58,8/22,9	70,6/39,8
Др. двукрылые	2,3/5,1	0,7/0,8	2,1/0,9	3,2/10,4	1,8/3,5
Ракообразные	3,6/16,5	-	-	-	-
Прочие	4,5/13,3	0,2/0,7	-	4,4/2,4	3,6/12,6

веснянки по обоим показателям были субдоминантами в сообществах верхнего, среднего и нижнего течения. Также эту категорию по биомассе они занимали и в сообществе устьевого участка, а по плотности их значение здесь снизилось до уровня второстепенных организмов. Ручейники в 2011 г. присутствовали только в сообществах среднего, нижнего и устьевого участков. В сообществах среднего и нижнего течения они принадлежали к субдоминантам по биомассе, а в сообществе устьевого участка р. Ола, и по плотности и по биомассе. В 2013 г. ручейники выявлены в продольном профиле р. Ола повсеместно. Однако заметную роль они играли только в сообществе нижнего течения, являясь субдоминантами по биомассе, а в

сообществе устьевого участка, представили эту же категорию по обоим количественным показателям. Группа других двукрылых, в основном, принадлежала к второстепенным организмам, только в сообществе нижнего течения двукрылые входили в категорию субдоминантов по биомассе в 2011 и 2013 гг. Ракообразные обнаружены в основном русле реки только в сообществе верховьев. По показателям плотности они принадлежали к второстепенным таксонам, по биомассе – к субдоминантам в 2011 г., и доминантам в 2013 г. Прочие донные беспозвоночные (олигохеты, планарии, клещи) чаще составляли категорию второстепенных, однако в 2011 г. они субдоминировали по плотности в сообществах верховьев, среднего и нижнего течения, а в устьевой части р. Ола относились к доминантам. В 2013 г. такого значения по плотности прочие организмы не достигали, но по биомассе они принадлежали к субдоминантам в сообществах верховьев и устьевого участка (табл. 6, 7).

## 5.2. Структура сообществ макрозообентоса основного русла

**2011 г. В сообществе верховьев** (сообщество 1) в 2011 г. выявлено 34 вида и групп видов донных беспозвоночных. Основу фауны составляли хирономиды (20 видов), видовое богатство остальных групп макрозообентоса было низким: поденки представлены 5 видами, веснянки – 4, другие двукрылые 3 семействами. В состав сообщества входили также олигохеты, клещи и ракообразные.

По плотности доминировали поденки *Cinygmula* sp., а по биомассе – поденки *Ameletus* sp. и веснянки *Nemoura arctica* (табл. 8). Психрофильные хирономиды *Arctodiamesa appendiculata* относились к категории субдоминантов по плотности. К ним присоединились также холодолюбивые *Orthocladius insolitus* и доминирующие по биомассе веснянки. По биомассе к субдоминирующим таксонам, наряду с арктодиамезами, принадлежали олигохеты и ракообразные *Synurella* sp. К руководящим видам относились психрофильные хирономиды *A. appendiculata*, *E. insolitus*, ракообразные *Synurella*

sp. Кроме этого, на данном участке р. Ола выявлены ракообразные *Bathinella* sp. и веснянки *Pictetiella asiatica*, которые имели третьестепенное значение в структуре, но на других участках басс. р. Ола не были обнаружены (табл. 4), поэтому квалифицированы нами, как индикаторы данного биотопа.

Таблица 8

Структура сообщества верховьев р. Ола по плотности и биомассе в 2011 г.

Категория	Плотность, %	Биомасса, %
Доминанты	<i>Cinygmula</i> sp. (15,8)	<i>Nemoura arctica</i> (42,0) <i>Ameletus</i> sp. (16,4)
Субдоминанты	<i>Nemoura arctica</i> (14,7) <i>Arctodiamesa appendiculata</i> (8,8) <i>Euorthocladius insolitus</i> (6,6)	Олигохеты (7,9) <i>Synurella</i> sp. (6,5) <i>Arctodiamesa appendiculata</i> (6,3)
Второстепенные	<i>Oligochaeta</i> (4,0) <i>Baetis bicaudatus</i> (3,7) <i>Ameletus</i> sp. (3,7) <i>Diamesa davisii</i> (2,9) Capniidae gen. sp. (2,9) <i>Corynoneura</i> sp. (2,6) Baetidae (2,2) Nemouridae gen. sp. (2,2) <i>Synurella</i> sp. (2,2) Simuliidae (2,2) Acarina (2,2) <i>Orthocladius</i> sp. (1,8) <i>Rheosmittia spinicornis</i> (1,8) <i>Diamesa</i> sp. (1,5) <i>Sympotthastia fulva</i> (1,5) Empididae (1,5) <i>Bathinella</i> sp. (1,5) <i>Hydrobaenus</i> sp. 1 (1,1) <i>Diplocladius cultriger</i> (1,1) <i>Lappodiamesa vidua</i> (1,1)	<i>Baetis bicaudatus</i> (4,0) <i>Cinygmula</i> sp. (3,6) Capniidae gen. sp. (2,3) <i>Diamesa davisii</i> (2,3) <i>Euorthocladius insolitus</i> (2,3) Simuliidae (2,0) Empididae (1,4)

Комплекс второстепенных таксонов по плотности был представлен разнообразнее, чем по биомассе. Наибольшим обилием по плотности отличались хирономиды. На их долю приходилось 18,7% (11 видов). По

биомассе второстепенные организмы с небольшой разницей по значению были представлены поденками, веснянками и др. двукрылыми.

В сообществе верхнего течения р. Ола (сообщество 2, экотон), выявлено 73 таксона донных беспозвоночных (табл. 9). Наибольшим обилием, как и в сообществе верховьев, характеризовались хирономиды (39 видов). Разнообразие поденок и веснянок оказалось выше, чем в сообществе

Таблица 9

Структура сообщества верхнего течения р. Ола по плотности и биомассе в 2011 г.

Категория	Плотность (%)	Биомасса (%)
Доминанты	<i>Cinygmula</i> sp. (21,6)	<i>Taenionema japonicum</i> (22,5) <i>Cinygmula</i> sp. (21,5) <i>Ameletus</i> gr. <i>camtchaticus</i> (16,3)
Субдоминанты	<i>Micropsectra</i> sp. (10,7) <i>Diamesa</i> gr. <i>insignipes</i> (6,5) <i>Orthocladius</i> sp. (5,9)	<i>Pictetiella zwicki</i> (11,3)
Второстепенные	<i>Ameletus</i> gr. <i>camtchaticus</i> (4,4) <i>Alloperla</i> sp. (4,4); <i>Thienimanniella</i> sp. (4,0) <i>Baetis bicaudatus</i> (2,4) <i>Taenionema japonicum</i> (3,8) <i>Drunella triacantha</i> (3,4) <i>Paraperla lepnevae</i> (2,8) <i>Sympotthastia fulva</i> (2,4) <i>Lappodiamesa vidua</i> (2,2) <i>Euorthocladius</i> gr. <i>rivulorum</i> (2,0) <i>Pictetiella zwicki</i> (2,0) <i>Perlodidae</i> gen. sp. (2,0) <i>Plumiperla diversa</i> (1,4) <i>Parorthocladius</i> sp. (1,4) <i>Ephemerella aurivillii</i> (1,2)	<i>Diamesa</i> gr. <i>insignipes</i> (3,3) <i>Paraperla lepnevae</i> (2,9) <i>Drunella triacantha</i> (2,7) <i>Diura</i> sp. (2,4) <i>Alloperla</i> sp. (2,0) <i>Baetis bicaudatus</i> (1,9) <i>Ephemerella aurivillii</i> (1,6) <i>Arcynopteryx</i> sp. (1,7) <i>Diamesa gregsoni</i> (1,0)

верховьев (13 и 14 таксонов, соответственно). Другие двукрылые и прочие организмы представлены 6 таксонами. На этом участке реки так же, как и в сообществе верховьев, в комплексе доминирующих видов присутствовали

поденки родов *Ameletus* и *Cinygmula*, причем последние входили в категорию доминантов по плотности и биомассе. По биомассе доминировали также поденки *Ameletus* gr. *camtschaticus* и веснянки *Taenionema japonicum*. Категорию субдоминантов по плотности сформировали хирономиды *Micropsectra* sp., *Diamesa* gr. *insignipes* и *Orthocladius* sp.; по биомассе – хищные веснянки *Pictetiella zwicki*.

Как и в сообществе верховьев, категория второстепенных таксонов по плотности была разнообразнее, чем по биомассе, и богаче представлена поденками и веснянками, хотя, в целом, по обилию видов по-прежнему преобладали хирономиды. Доля второстепенных таксонов составляла 39,4% плотности и 19,4% биомассы макрозообентоса.

**В сообществе среднего течения** (сообщество 3) обнаружено 57 таксонов донных беспозвоночных. Хирономиды включали наибольшее число видов (25), разнообразие веснянок относительно сообщества верхнего течения снизилось до 9 таксонов, а число видов поденок сохранилось практически неизменным (12 таксонов). В структуре сообщества среднего течения выявлено по 3 таксона ручейников, др. двукрылых и прочих групп беспозвоночных. Структура сообщества среднего течения проанализирована в 2011 г. на основании летне-осенних сборов и характеризуется отсутствием доминантов по плотности (табл. 10). По биомассе монодоминантом выступали поденки *Cinygmula* sp., при этом они практически не изменили своего значения в сравнении с сообществом верхнего течения. Категория субдоминантов по плотности была образована также поденками *Cinigmula* sp., совместно с хирономидами *Micropsectra* sp., *Euorthocladius* gr. *rivicola*, *Parorthocladius* sp. и клещами, а по биомассе – поденками *Drunella triacantha*, ручейниками *Hydatophylax* sp. и двукрылыми сем. Limoniidae. Хирономиды *Micropsectra* sp. сохранили присутствие в составе доминирующего комплекса, как и в сообществе верхнего течения (табл. 9). На смену хирономидам *Diamesa* gr. *insignipes* пришли *Parorthocladius* sp. и *Euorthocladius* gr. *rivicola*. По биомассе в категории субдоминантов поденок

*Ameletus* gr. *camtchaticus* сменили личинки *Drunella triacantha*. Категорию второстепенных представляли поденки, веснянки, хирономиды и др. двукрылые с равной степенью их обилия по плотности и по биомассе. По плотности к второстепенным таксонам принадлежали также клещи, а по биомассе – планарии. На долю второстепенных пришлось 29,7 % плотности и 35,7 % биомассы макрозообентоса.

Таблица 10

Структура сообщества среднего течения р. Ола по плотности и биомассе в 2011 г.

Категория	Плотность (%)	Биомасса (%)
Доминанты	-	<i>Cinygmula</i> sp. (23,5)
Субдоминанты	<i>Cinygmula</i> sp. (13,8) <i>Micropsectra</i> sp. (13,7) <i>Euorthocladius</i> gr. <i>rivicola</i> (12,7) Acarina (5,9) <i>Parorthocladius</i> sp. (5,6)	<i>Drunella triacantha</i> (12,0) Limoniidae (9,3) <i>Hydatophylax</i> sp. (7,7)
Второстепенные	<i>Drunella triacantha</i> (3,2) <i>Euorthocladius</i> gr. <i>rivulorum</i> (3,1) <i>Sympotthastia fulva</i> (2,3) <i>Mesorthocladius</i> <i>frigidus</i> (2,0) Limoniidae (2,0) <i>Euorthocladius</i> gr. <i>saxicola</i> (1,8) <i>Tokunagaia</i> gr. <i>rectangularis</i> (1,8) <i>Euorthocladius</i> sp. A (1,6) <i>Diamesa</i> sp. (1,5) Empididae (1,5) <i>Pagastia orientalis</i> (1,4) <i>Plumiperla diversa</i> (1,4) Capniidae gen. sp. (1,3) <i>Thiennimanniella</i> sp. (1,3) <i>Diamesa tsutsui</i> (1,2) <i>Ameletus</i> gr. <i>camtchaticus</i> (1,0) Perlodidae gen. sp. (1,0)	<i>Micropsectra</i> sp. (4,3) <i>Alloperla</i> sp. (3,3) <i>Sympotthastia fulva</i> (2,9) <i>Pagastia orientalis</i> (2,5) Empididae (2,2) <i>Diamesa tsutsui</i> (2,1) Acarina (2,1) <i>Baetis fuscatus</i> (2,0) <i>Euorthocladius</i> gr. <i>rivulorum</i> (2,0) <i>Parorthocladius</i> sp. (1,9) <i>Mesorthocladius</i> <i>frigidus</i> (1,9) <i>Ameletus</i> gr. <i>montanus</i> (1,7) <i>Euorthocladius</i> gr. <i>rivicola</i> (1,6) Planariidae (1,4) <i>Ameletus</i> gr. <i>camtchaticus</i> (1,3) <i>Plumiperla diversa</i> (1,1) <i>Euorthocladius</i> sp. A (1,0)

В сообществе нижнего течения (сообщество 4, экотон) обнаружено 85 видов и групп видов организмов макрозообентоса, из которых более половины видов (49) приходилось на хирономид. В его состав входили также 16 видов поденок, 12 видов веснянок, 4 таксона др. двукрылых и 3 таксона прочих организмов макрозообентоса.

Ядро сообщества нижнего течения составили хирономиды *Orthocladius* sp. (табл. 11). Они выступали монодоминантами, как по плотности, так и по биомассе. В составе субдоминантов по плотности, как и в сообществе среднего течения, находились, по-прежнему, хирономиды *Micropsectra* sp.,

Таблица 11

Структура сообщества нижнего течения р. Ола по плотности и биомассе в 2011 г.

Категория	Плотность (%)	Биомасса (%)
Доминанты	<i>Orthocladius</i> sp. (23,7)	<i>Orthocladius</i> sp. (17,2)
Субдоминанты	<i>Micropsectra</i> sp. (11,7) <i>Cinygmula</i> sp. (9,6) Acarina (7,8) <i>Mesorthocladius frigidus</i> (5,7)	<i>Cinygmula</i> sp. (14,7) <i>Drunella triacantha</i> (6,6) <i>Ameletus</i> gr. <i>camtchaticus</i> (5,5)
Второстепенные	<i>Cricotopus</i> gr. <i>tremulus</i> (3,5) <i>Euorthocladius</i> gr. <i>rivicola</i> (2,6) <i>Thienemmaniella</i> sp. (2,3) <i>Sympotthastia fulva</i> (2,0) <i>Plumiperla diversa</i> (1,9) <i>Baetis fuscatus</i> (1,6) <i>Diplocladius cultriger</i> (1,4) Tanypodinae gen. sp. (1,2) Empididae (1,2) <i>Ameletus</i> gr. <i>camtchaticus</i> (1,1) <i>Diamesa</i> gr. <i>insignipes</i> (1,1) <i>Euorthocladius</i> gr. <i>rivulorum</i> (1,1) <i>Drunella triacantha</i> (1,0) <i>Pagastia orienthalis</i> (1,0)	<i>Rhithrogena</i> sp. (4,5) <i>Mesorthocladius frigidus</i> (4,0) <i>Micropsectra</i> sp. (4,1) <i>Baetis fuscatus</i> (3,8) <i>Apatania</i> sp. (3,2) Acarina (3,2) <i>Plumiperla diversa</i> (2,9) <i>Cricotopus</i> gr. <i>tremulus</i> (2,9) <i>Ameletus</i> gr. <i>montanus</i> (2,6) Empididae (2,4) <i>Hydatophylax</i> sp. (1,6) <i>Ecdyonurus</i> sp. (1,4) <i>Pagastia orienthalis</i> (1,3) Limoniidae (1,3) <i>Diura</i> sp. (1,1)

поденки *Cinygmula* sp. и клещи; по биомассе – поденки *Cinygmula* sp. и *D. triacantha*. Субдоминантов по плотности пополнили хирономиды *Mesorthocladus frigidus*, а по биомассе – поденки *Ameletus* gr. *camtchaticus*.

Комплекс второстепенных таксонов по биомассе представлен бóльшим количеством групп, чем по плотности, при этом, общее число второстепенных видов по этим двум показателям было практически равным, вследствие большого количества видов хирономид. В сообществе по плотности на второстепенных беспозвоночных пришлось 26,1%, а по биомассе – 43,0 %.

На устьевом участке реки (сообщество 5) было обнаружено 68 видов беспозвоночных. Среди них наибольшего разнообразия достигали хирономиды (31 вид), поденки (13 видов), веснянки (9 видов) и ручейники (7 видов). Другие двукрылые и группа прочих организмов включали 4 и 3 таксона соответственно. В сообществе отсутствовали доминанты по биомассе, по плотности доминировали олигохеты, они же по биомассе составляли категорию субдоминантов (табл. 12). Свое положение по плотности сохранили хирономиды *Micropsectra* sp. и *Mesorthocladus frigidus*, при этом их значение было таким же, как в сообществе нижнего течения. Личинки *M. frigidus* вошли также в категорию субдоминантов по биомассе. К субдоминантам по плотности принадлежали также хирономиды *Orthocladus* sp., *Euorthocladus* sp. и ручейники *Padunia forcipata*, а по биомассе – хирономиды *Orthocladus* sp., *Euorthocladus* sp., *Pagastia orientalis*, поденки *Ameletus* sp., *Cinygmula* sp. и ручейники *P. forcipata*. К второстепенным видам по плотности относились только поденки и хирономиды, с преобладанием последних, вместе они составляли 24%. По биомассе второстепенные таксоны представлены поденками, веснянками, ручейниками, хирономидами и др. двукрылыми, но преобладали поденки и хирономиды. Общая доля второстепенных беспозвоночных в биомассе макрозообентоса составила 28,9%.

Структура сообщества устьевого участка р. Ола по плотности  
и биомассе в 2011 г.

Категория	Плотность (%)	Биомасса (%)
Доминанты	Oligochaeta (21,7)	-
Субдоминанты	<i>Orthocladius</i> sp. (10,7) <i>Euorthocladius</i> sp. (9,5) <i>Padunia forcipata</i> (7,6) <i>Micropsectra</i> sp. (6,5) <i>Mesorthocladius frigidus</i> (5,8)	Oligochaeta (11,1) <i>Orthocladius</i> sp. (9,0) <i>Ameletus</i> sp. (7,8) <i>Euorthocladius</i> sp. (6,8) <i>Cinygmula</i> sp. (6,7) <i>Pagastia orientalis</i> (6,3) <i>Mesorthocladius frigidus</i> (5,4) <i>Padunia forcipata</i> (5,3)
Второстепенные	<i>Cinygmula</i> sp. (4,6) <i>Pagastia orientalis</i> (3,0) <i>Parametriocnemus borealpinus</i> (2,3) <i>Thienimanniella</i> sp. (2,3) <i>Diamesa</i> gr. <i>insignipes</i> (2,3) <i>Euorthocladius</i> gr. <i>rivulorum</i> (2,1) <i>Cricotopus</i> gr. <i>tremulus</i> (1,8) <i>Baetis</i> (A.) gr. <i>sibiricus</i> (1,7) <i>Diamesa tsutsui</i> (1,4) <i>Ameletus</i> gr. <i>montanus</i> (1,2) <i>Baetis fuscatus</i> (1,2)	<i>Baetis fuscatus</i> (3,1) <i>Micropsectra</i> sp. (2,8) <i>Ephemerella mucronata</i> (2,5) <i>Cricotopus</i> gr. <i>tremulus</i> (2,2) <i>Baetis</i> (A.) gr. <i>sibiricus</i> (2,1) <i>Euorthocladius</i> gr. <i>rivulorum</i> (2,0) <i>Baetis pseudothermicus</i> (1,9) <i>Brachycentrus</i> sp. (1,8) <i>Diamesa tsutsui</i> (1,8) <i>Capnia</i> sp. (1,5) <i>Anagapetus</i> sp. (1,5) <i>Ameletus</i> sp. (1,2) <i>Sihlonurus</i> sp. (1,2) Empididae (1,2) <i>Parametriocnemus borealpinus</i> (1,1) <i>Apatania</i> sp. (1,0)

**2013 г. Сообщество макрозообентоса верховьев реки в 2013 г.** было представлено разнообразнее, чем 2011 г., и включало 50 видов донных беспозвоночных. Как и ранее, наибольшее видовое разнообразие отмечено среди хирономид (28 таксонов), веснянки насчитывали 9 видов. Число видов поденок снизилось до 3, других двукрылых – до 2. В 2013 г. в сообществе отмечены 3 таксона ручейников. Состав фауны ракообразных и прочих организмов не изменился.

В комплексе доминирующих видов веснянки *Nemoura arctica*, хирономиды *Arctodiamesa appendiculata* и ракообразные *Synurella* sp., сохранили свое положение, при этом плотность хирономид и веснянок, и биомасса ракообразных возросла до категории доминантов (табл. 13). В состав доминантов по биомассе входили также и поденки *Baetis bicaudatus*. Категория субдоминантов по этому показателю, как и в 2011 г. включала олигохет и хирономид *A. appendiculata*. Виды, представлявшие категорию субдоминантов по плотности в 2011 г., перешли в разряд доминантов в 2013 г. Исключение составили хирономиды *Euorthocladius insolitus*, значение которых снизилось до второстепенных таксонов. Место субдоминантов заняли веснянки *Capnia* sp. и хирономиды *Diamesa davisii* (табл. 13). Комплекс второстепенных организмов в 2013 г. представлен бóльшим числом групп, но меньшим числом видов, чем в 2011 г. На долю второстепенных приходилось 18,1% плотности и 21,4% биомассы макрозообентоса (табл. 13).

Выделенные в этом сообществе в 2011 г. руководящие формы и виды–индикаторы, сохранили свое значение и в 2013 г. Несмотря на то, что обилие хирономид *E. insolitus* сократилось, их строгая приуроченность холодноводным водотокам позволяет рассматривать данный вид в качестве руководящего для сообщества верховьев. На основании данных за два года к руководящим видам, по-видимому, относятся и поденки *Baetis bicaudatus*, которые распространены по всему бассейну, но только в сообществе верховьев реки входят в состав доминантов (табл. 13).

Структура сообщества верховьев р. Ола по плотности  
и биомассе в 2013 г.

Категория	Плотность (%)	Биомасса (%)
Доминанты	<i>Arctodiamesa appendiculata</i> (22,1) <i>Baetis bicaudatus</i> (18,6) <i>Nemoura arctica</i> (17,4)	<i>Baetis bicaudatus</i> (24,9) <i>Synurella</i> sp. (16,5) <i>Nemoura arctica</i> (15,2)
Субдоминанты	<i>Capnia</i> sp. (8,1) <i>Diamesa davisii</i> (6,9)	Oligochaeta (8,9) <i>Arctodiamesa appendiculata</i> (8,4)
Второстепенные	<i>Synurella</i> sp. (3,6) Олигохеты (2,8) <i>Cinygmula</i> sp. (2,6) <i>Euorthocladius insolitus</i> (2,1) Simuliidae (1,8) Планарии (1,5) <i>Orthocladius</i> sp. (1,3) <i>Euorthocladius</i> gr. <i>rivicola</i> (1,3) <i>Diamesa</i> gr. <i>insignipes</i> (1,2)	Simuliidae (4,6) Планарии (4,4) <i>Capnia</i> sp. (4,0) <i>Diamesa davisii</i> (3,1) <i>Arcynopteryx</i> sp. (2,8) <i>Cinygmula</i> sp. (1,4) <i>Euorthocladius insolitus</i> (1,1)

В сообществе верхнего течения в 2013 г. богатство фауны было ниже, чем в 2011 г. Его основу также составляли хирономиды (35 видов). Важное место занимали веснянки (15 видов). Как и в сообществе верховьев, появились ручейники. Число видов ручейников и поденок было практически равным, 6 и 5 видов соответственно. Состав других двукрылых и прочих организмов соответствовал данным 2011 г.

В сообществе верхнего течения в 2013 г., как и в 2011 г., поденки *Cinygmula* sp. и *Ameletus* gr. *camtchaticus* присутствовали в составе доминирующего комплекса, хотя значение их биомассы снизилось до уровня субдоминантов (табл. 14). Хирономиды *Diamesa* gr. *insignipes* и *Micropsectra* sp. из доминирующего комплекса в 2011 г., в 2013 г. были представлены только родом *Diamesa*. Так, личинки *D. tsutsui* доминировали по биомассе; *D. tsutsui*, *Diamesa* gr. *insignipes*, *Diamesa* sp. принадлежали к субдоминантам по плотности. По обоим показателям к субдоминантам относились также

поденки *Ameletus* sp. Категорию второстепенных организмов составили поденки, веснянки и хирономиды, а по биомассе и ручейники. Из них 15,5 % плотности составляли хирономиды, а 13,8 % биомассы – веснянки (табл. 14). На основании данных, полученных в 2011 и 2013 гг., комплекс видов *Cinygmula* sp. – *Ameletus* gr. *camtchaticus* – *Diamesa* gr. *insignipes* можно считать руководящим в данном сообществе.

Таблица 14

Структура сообщества верхнего течения р. Ола по плотности и биомассе в 2013 г.

Категория	Плотность (%)	Биомасса(%)
Доминанты	<i>Cinygmula</i> sp. (29,1)	<i>Diamesa tsutsui</i> (30,2)
Субдоминанты	<i>Diamesa tsutsui</i> (9,8) <i>Diamesa</i> sp. (8,8) <i>Diamesa</i> gr. <i>insignipes</i> (6,5) <i>Ameletus</i> sp. (5,2)	<i>Cinygmula</i> sp. (11,5) <i>Ameletus</i> gr. <i>camtchaticus</i> (7,6) <i>Ameletus</i> sp. (6,9) <i>Diamesa</i> sp. (5,2)
Второстепенные	<i>Orthocladius</i> sp. (4,3) <i>Mesorthocladius frigidus</i> (3,0) <i>Ameletus</i> gr. <i>camtchaticus</i> (2,9) <i>Hydrobaenus</i> sp. (2,0) <i>Hydrobaenus</i> sp. 1 (1,7) <i>Baetis bicaudatus</i> (1,7) <i>Paraperla lepnevae</i> (1,7) <i>Diplocladius cultriger</i> (1,3) <i>Eudactilocladius</i> sp. (1,3) <i>Arcynopteryx</i> sp. (1,2) <i>Diamesa davisii</i> (1,2) <i>Nemoura arctica</i> (1,1) <i>Alloperla rostellata</i> (1,0) <i>Pseudodiamesa branickii</i> (1,0) <i>Tvetenia</i> gr. <i>bavarica</i> (1,0)	<i>Arcynopteryx polaris</i> (3,2) <i>Paraperla lepnevae</i> (3,1) <i>Pickettiella zwicki</i> (2,7) <i>Taenionema japonicum</i> (2,4) <i>Alloperla rostellata</i> (2,3) <i>Hydatophylax variabilis</i> (2,3) <i>Diamesa</i> gr. <i>insignipes</i> (1,7) <i>Mesorthocladius frigidus</i> (1,3) <i>Baetis bicaudatus</i> (1,3) <i>Orthocladius</i> sp. (1,2) <i>Drunella triacantha</i> (1,1)

В составе сообщества среднего течения в 2013 г. число выявленных донных беспозвоночных было ниже и составило 44 таксона. Основу видового богатства представляли хирономиды (25 таксонов). Число видов остальных групп было также ниже, чем в 2011 г.: поденок – 8 видов,

веснянок – 5, ручейников – 3, др. двукрылых – 2 вида, прочие организмы отсутствовали (табл. 15).

Таблица 15

Структура сообщества среднего течения р. Ола по плотности и биомассе в 2013 г.

Категория	Плотность (%)	Биомасса (%)
Доминанты	-	<i>Cinygmula</i> sp. (18,5)
Субдоминанты	<i>Mesorthocladius frigidus</i> (10,1) <i>Cinygmula</i> sp. (9,8) <i>Euorthocladius</i> sp. A (8,3) <i>Diplocladius cultriger</i> (8,3) <i>Ameletus</i> gr. <i>camtchaticus</i> (7,1) <i>Micropsectra</i> sp. (7,1)	<i>Ameletus</i> gr. <i>camtchaticus</i> (14,9) <i>Mesorthocladius frigidus</i> (8,2) <i>Ephemerella aurivillii</i> (7,8) <i>Plumiperla diversa</i> (5,2)
Второстепенные	<i>Chloroperlidae</i> gen. sp. (4,4) <i>Drunella triacantha</i> (4,1); <i>Limnophyes</i> sp. (3,6) <i>Rheosmittia spinicornis</i> (3,0) <i>Padunia forcipata</i> (2,4) <i>Parorthocladius</i> sp. (2,4) <i>Euorthocladius saxosus</i> (2,4) <i>Thienemmaniella</i> sp. (2,1) <i>Corynoneura</i> sp. (2,1) <i>Plumiperla diversa</i> (2,1) <i>Euorthocladius</i> gr. <i>rivulorum</i> (1,8) <i>Taenionema japonicum</i> (1,5) <i>Simuliidae</i> (1,5) <i>Ysocapnia guentheri</i> (1,2) <i>Rithrogena sibirica</i> (1,2) <i>Arctodiamesa appendiculata</i> (1,2) <i>Euorthocladius</i> gr. <i>rivicola</i> (1,2)	<i>Pagastia orientalis</i> (4,4) <i>Diplocladius cultriger</i> (4,1) <i>Micrasema</i> gr. <i>gelidum</i> (3,9) <i>Micropsectra</i> sp. (3,8) <i>Euorthocladius</i> sp. A (3,4) <i>Baetis fuscatus</i> (3,0) <i>Rithrogena sibirica</i> (2,7) <i>Taenionema japonicum</i> (2,6) <i>Limnophyes</i> sp. (2,6) <i>Drunella triacantha</i> (2,5) <i>Chloroperlidae</i> gen. sp. (2,1) <i>Parorthocladius</i> sp. (2,1) <i>Diamesa</i> gr. <i>insignipes</i> (1,9) <i>Ysocapnia guentheri</i> (1,2) <i>Euorthocladius</i> gr. <i>rivulorum</i> (1,2)

Данные по структуре сообщества макрозообентоса среднего течения в 2013 г. представлены весенне-летними сборами. Важное место в структуре, как и в сообществе верхнего течения, занимали поденки *Cinygmula* sp. и *Ameletus* gr. *camtchaticus*. По плотности доминанты не выражены, тогда как

по биомассе они представлены поденками *Cinygmula* sp. Как и в 2011 г., хирономиды подсем. Diamesinae утратили свое субдоминирующее значение. Категорию субдоминантов по плотности составили хирономиды подсем. Orthoclaadiinae: *M. frigidus*, *Euorthocladus* sp. 1, *D. cultriger* и подсем. Chironominae – *Micropsectra* sp., а также поденки *Cinygmula* sp. и *Ameletus* gr. *camtchaticus*. По биомассе эту категорию представляли хирономиды *M. frigidus*, поденки *Ameletus* gr. *camtchaticus* и *Ephemerella aurivillii* и веснянки *Plumiperla diversa*. Из категории доминантов и субдоминантов вышли поденки *D. triacantha* и ручейники *Hydatophylax* sp. Комплекс второстепенных таксонов включал поденок, веснянок и хирономид, по плотности также группу др. двукрылых. Доля второстепенных организмов по плотности составила 39,1%, а по биомассе – 41,3%. В обоих случаях преобладали хирономиды.

В результате разных сроков отбора материала и отсутствия сезонных сборов в 2013 г. в сообществе среднего течения сложно выделить руководящие виды. Однако по данным за двухлетний период остается неоспоримым значение поденок *Cinygmula* sp. Кроме того, только в этом сообществе и в сообществе устьевой части р. Маякан, присутствовали хирономиды *Abiskomyia* sp., которые относились к третьестепенным таксонам, но, по-видимому, могут выступать в качестве индикатора биотопа среднего течения р. Ола.

**В сообществе нижнего течения** в 2013 г. обнаружено 108 видов макрозообентоса. В целом значение выявленных групп макрозообентоса в разнообразии фауны этого участка реки соответствовало данным 2011 г. Наибольшим видовым богатством характеризовались хирономиды (57 видов), веснянки (17 видов), поденки (15 видов) и ручейники (11 видов). В составе фауны др. двукрылых и прочих организмов обнаружено 5 и 3 таксона (табл. 16).

В сообществе нижнего течения доминанты отсутствовали. Состав субдоминантов в сравнении с 2011 г. практически не изменился, и был

представлен поденками *Cinygmula* sp., *Ameletus* sp. и хирономидами *Orthocladius* sp., *Micropsectra* sp., *Mesorthocladius frigidus*. Биомассу определяли перечисленные выше поденки, хирономиды *Orthocladius* sp. и

Таблица 16

Структура сообщества нижнего течения р. Ола по плотности и биомассе в 2013 г.

	Плотность (%)	Биомасса (%)
Доминанты	-	-
Субдоминанты	<i>Micropsectra</i> sp. (13,8) <i>Orthocladius</i> sp. (11,5) <i>Cinygmula</i> sp. (10,9) <i>Mesorthocladius frigidus</i> (7,0) <i>Cricotopus gr. tremulus</i> (6,5)	<i>Cinygmula</i> sp. (13,8) <i>Ameletus</i> sp. (9,2) Limoniidae (8,5) <i>Orthocladius</i> sp. (5,6)
Второстепенные	Клещи (4,3) <i>Baetis fuscatus</i> (3,6) <i>Drunella triacantha</i> (2,1) <i>Rheotanytarsus</i> sp. (2,1) <i>Plumiperla diversa</i> (2,1) <i>Thiennimaniella</i> sp. (2,0) <i>Parorthocladius</i> sp. (1,9) <i>Taenionema japonicum</i> (1,8) Limoniidae (1,8) <i>Ameletus</i> sp. (1,7) <i>Parametriocnemus borealpinus</i> (1,3); <i>Rithrogena sibirica</i> (1,2) <i>Euorthocladius</i> sp. A (1,2) <i>Baetis</i> (A.) gr. <i>sibiricus</i> (1,0) <i>Ameletus</i> sp. (1,0) <i>Glossosoma</i> sp. (1,0) <i>Neozavrelia</i> sp. (1,0)	<i>Baetis fuscatus</i> (4,8) <i>Micropsectra</i> sp. (4,5) <i>Ameletus</i> sp. (3,9) <i>Rithrogena sibirica</i> (3,8) <i>Mesorthocladius frigidus</i> (3,6) <i>Plumiperla diversa</i> (2,9) <i>Cricotopus gr. tremulus</i> (2,4) <i>Taenionema japonicum</i> (2,3) <i>Brachicentrus</i> sp. (2,0) <i>Ephemerella aurivillii</i> (1,9) <i>Apatania zonella</i> (1,6) <i>Baetis</i> (A.) gr. <i>sibiricus</i> (1,4) <i>Ameletus gr. montanus</i> (1,4) <i>Apatania</i> sp. (1,3) Empididae (1,3) Oligochaeta (1,2) Клещи (1,2) <i>Hydatophylax</i> sp. (1,1)

двукрылые сем. Limoniidae. Структура по плотности включала всех перечисленных хирономид и поденок *Cinygmula* sp., а также присоединившихся к ним хирономид *Cricotopus gr. tremulus*. К второстепенным организмам относились поденки, веснянки, ручейники,

хириноиды, др. двукрылые, клещи, по биомассе – также и олигохеты. Видовое богатство второстепенных таксонов по плотности и биомассе было равным. По плотности они составляли 33,2%, а по биомассе – 42,5%.

К руководящим формам на участке нижнего течения можно отнести беспозвоночных, вошедших в состав доминирующего комплекса как в 2011, так и в 2013 гг.: *Cinygmula* sp., *Ameletus* sp., *Orthocladius* sp., *Micropsectra* sp., *Mesorthocladius frigidus*.

На устьевом участке реки в составе сообщества выявлено 77 видов и групп видов, среди которых преобладали хироноиды (43 таксона), поденки (12 таксонов), веснянки (10 таксонов). Ручейники представлены 5 видами, др. двукрылых и прочих по 3 таксона (табл. 17).

В сообществе устьевого участка, как и в сообществе нижнего течения, по плотности доминировали хироноиды *Orthocladius* sp. и *Micropsectra* sp., доминанты по биомассе отсутствовали. Эти же виды хироноид вместе с поденками *Cinygmula* sp. сохранили свое положение в сообществе, как в 2011 г. К категории субдоминантов принадлежали поденки *Baetis fuscatus* и хироноиды *Rheotanytarsus* sp., которые в 2011 г. соответствовали положению второстепенных и третьестепенных таксонов. По биомассе к субдоминантам относились хироноиды, доминирующие по плотности, а также хироноиды *D. tsutsui*, поденки *Cinygmula* sp., олигохеты, и, как и в 2011 г. ручейники, но другого вида – *Agapetus* sp. Второстепенные таксоны по плотности представлены поденками, веснянками, хироноидами, олигохетами и клещами, и составили 32,9%. По биомассе в категорию второстепенных входили поденки, ручейники, хироноиды и др. двукрылые (их общая доля – 26,3%).

К руководящим формам в сообществе устьевого участка р. Ола можно отнести хироноид *Orthocladius* sp., *Micropsectra* sp., поденок *Cinygmula* sp. и ручейников *Padunia forcipata* и *Agapetus* sp. из сем. Glossosomatidae, которые только на этом участке входили в категорию субдоминантов по плотности и биомассе.

Сообщества макрозообентоса в р. Ола в течение двухлетнего периода не отличались стабильностью видового состава, что не согласуется с результатами многолетних исследований малой лососевой р. Кедровая

Таблица 17

Структура сообщества на устьевом участке р. Ола по плотности и биомассе в 2013 г.

Категория	Плотность (%)	Биомасса (%)
Доминанты	<i>Orthocladius</i> sp. (21,2) <i>Micropsectra</i> sp. (17,3)	-
Субдоминанты	<i>Baetis fuscatus</i> (6,1) <i>Rheotanytarsus</i> sp. (5,8)	<i>Orthocladius</i> sp. (12,4) Oligochaeta (12,0) <i>Cinygmula</i> sp. (9,2) <i>Micropsectra</i> sp. (7,7) <i>Agapetus</i> sp. (6,8) <i>Diamesa tsutsui</i> (6,0)
Второстепенные	<i>Cinygmula</i> sp. (3,7) <i>Agapetus</i> sp. (3,1) <i>Padunia forcipata</i> (2,7) Tanypodinae gen. sp. (2,4) <i>Parametriocnemus borealpinus</i> (2,4) <i>Pagastia orientalis</i> (2,4) Oligochaeta (1,8) Acarina (1,7) <i>Thiennimaniella</i> sp. (1,7) <i>Euorthocladius</i> gr. <i>rivulorum</i> (1,6) <i>Baetis</i> (A.) gr. <i>sibiricus</i> (1,5) <i>Rheosmittia spinicornis</i> (1,4) <i>Parakiefferiella viktana</i> (1,3) <i>Hydrobaenus</i> sp. (1,3) <i>Plumiperla diversa</i> (1,0) <i>Isoperla</i> sp. (1,0) <i>Sympotthastia fulva</i> (1,0) <i>Diamesa tsutsui</i> (1,0)	<i>Drunella triacantha</i> (3,7) <i>Ameletus</i> gr. <i>montanus</i> (3,5) <i>Baetis fuscatus</i> (3,1) <i>Rheotanytarsus</i> sp. (2,6) <i>Apatania</i> sp. (2,3) <i>Ephemerella aurivillii</i> (2,2) Tanypodinae gen. sp. (1,8) <i>Pagastia orientalis</i> (1,8) Simuliidae (1,7) <i>Rithrogena sibirica</i> (1,3) Limoniidae (1,2) <i>Euorthocladius</i> gr. <i>rivulorum</i> (1,1)

(Приморский край) (Тиунова, 2001; Tiunova et al., 1997, 1998), крупной р. Сылва (Пермский край) (Паньков, 2004) и некоторых др. водотоков (юга ДВ, Камчатки и Северного Урала). В сообществах этих рек основные межгодовые изменения структуры происходили на уровне субдоминантов и второстепенных таксонов, в то время как состав доминантов сохранялся на протяжении многих лет (Tiunova et al., 1997). В сообществах р. Ола межгодовые изменения структуры были более существенными, видовой состав менялся во всех категориях, и составляющие сообщества виды переходили из одной категории в другую. Тем не менее, ряд таксонов сохранил присутствие и высокое значение в сообществах как в 2011, так и 2013 гг., что позволило отнести их к руководящим формам. Так, в сообществе верховьев специфику структуры определяли ракообразные *Synurella* sp., веснянки *Nemoura arctica*, поденки *Baetis bicaudatus* и хирономиды *Arctodiamesa appendiculata*, которые входили в категорию доминирующих и субдоминирующих таксонов. В сообществе верхнего течения трансформация была более радикальной, тем не менее, структуру поддерживали поденки *Cinygmula* sp., *Ameletus* gr. *camtchaticus* и хирономиды *Diamesa* gr. *insignipes*.

В сообществе среднего течения р. Ола, с учетом ограниченных сборов, только поденки *Cinygmula* sp. сохраняли свое присутствие как в летне-осенний период 2011 г., так и в весенне-летний период 2013 г. В сообществе нижнего течения р. Ола структурную организацию определяли поденки и хирономиды. В качестве руководящих видов выступали хирономиды *Micropsectra* sp., *Orthocladius* sp., *M. frigidus* и поденки *Cinygmula* sp., *Ameletus* sp. В сообществе устьевого участка реки к руководящим видам наряду с хирономидами *Orthocladius* sp., *Micropsectra* sp. и поденками *Cinygmula* sp. относились ручейники *Padunia forcipata*, *Agapetus* sp.

В некоторых сообществах были также выделены донные беспозвоночные, подчеркивающие специфику условий среды обитания. Это, как правило, стенобионты, населяющие ограниченное число биотопов. Они выявлены в

сообществе верховьев и среднего течения р. Ола. В сообществе верховьев реки ими являлись ракообразные *Bathinella* sp., веснянки *Pictetiella asiatica* и хирономиды *Euorthocladius insolitus*. Последние могут преобладать в сообществе, поэтому также были отнесены к руководящим видам на этом участке. В сообществе среднего течения к стенобионтным видам относились хирономиды *Abiskomyia levanidovi*, обнаруженные и в р. Маякан.

### 5.3. Структура сообществ в устьевых участках притоков

Тесная связь сообществ устьевых притоков и основного русла р. Ола обуславливает необходимость охарактеризовать их структуру. Поскольку второстепенные организмы в сообществах, в основном, отвечают за видовое разнообразие, в то время как основу биомассы и плотности составляют массовые или доминирующие виды, структура сообществ в притоках представлена на уровне комплекса доминирующих видов. Согласно дендрограмме фаунистического сходства (рис. 10), наибольшая общность фаун притоков и основного русла р. Ола наблюдалась в верхнем и среднем течении реки. Схожим составом отличались сообщества верховьев, верхнего течения основного русла р. Ола и устьевых участков ее притоков Неорчан, Тоопчан и Донышко в верхнем течении.

Структура сообщества на устьевом участке р. Неорчан (левый приток р. Ола в верхнем течении) различалась между годами по доминирующему комплексу видов весьма существенно (табл. 18). В 2011 г. ядро сообщества по плотности составили хирономиды *Diamesa* gr. *insignipes*, и по биомассе – олигохеты. В 2013 г. по плотности доминировали хирономиды *Hydrobaenus* sp. и двукрылые типулиды, по биомассе преобладали поденки *Cinygmula* sp. В 2011 г. категорию субдоминантов представляли хирономиды рода *Diamesa* и поденки *Ameletus* gr. *camtchaticus*. В 2013 г. в состав этой категории входили веснянки *Capnia* sp. и *Nemoura arctica*, хирономиды *Euorthocladius insolitus* и поденки *Cinygmula* sp., а по биомассе – веснянки *Capnia* sp., *Nemoura arctica*, *Paraperla lepnevae*, ручейники *Apatania*

*zonella* и ракообразные *Synurella* sp. Состав видов, которых можно отнести к руководящим в сообществе устьевого участка р. Неорчан, сходен с таковым сообщества верховьев основного русла р. Ола. В него входили поденки

Таблица 18

Доминирующий комплекс видов в структуре сообщества на устьевом участке р. Неорчан по плотности и биомассе в период исследований

Категория	Плотность (%)	Биомасса (%)
2011		
Доминанты	<i>Diamesa gr. insignipes</i> (38,7)	Oligochaeta (57,9)
Субдоминанты	<i>Diamesa gregsoni</i> (13,9) <i>Cinygmula</i> sp. (8,9) Capniidae gen. sp. (6,9) Oligochaeta (5,8)	<i>Diamesa gr. insignipes</i> (9,1) <i>Ameletus gr. camtchaticus</i> (7,9) <i>Diamesa gregsoni</i> (5,5) <i>Diamesa tsutsui</i> (5,0)
2013		
Доминанты	<i>Hydrobaenus</i> sp. (19,6)	Tipulidae (23,6) <i>Cinygmula</i> sp. (16,8)
Субдоминанты	<i>Capnia</i> sp. (11,9) <i>Euorthocladius insolitus</i> (10,2) <i>Cinygmula</i> sp. (8,0) <i>Nemoura arctica</i> (5,5)	<i>Synurella</i> sp. (10,4) <i>Paraperla lepnevae</i> (9,0) <i>Apatania zonella</i> (8,1) <i>Nemoura arctica</i> (7,2) <i>Capnia</i> sp. (5,0)

Таблица 19

Доминирующий комплекс видов в структуре сообщества на устьевом участке р. Топчан по плотности и биомассе в период исследований

Категория	Плотность (%)	Биомасса (%)
2011		
Доминанты	-	<i>Hydatophylax</i> sp. (77,4)
Субдоминанты	<i>Cinygmula</i> sp. (13,3) <i>Corynoneura</i> sp. (7,9) <i>Diamesa gregsoni</i> (6,1)	-
2013		
Доминанты	<i>Cinygmula</i> sp. (23,5) <i>Ameletus</i> sp. (19,5)	<i>Hydatophylax</i> sp. (31,0)
Субдоминанты	<i>Pictetiella zwicki</i> (5,1)	<i>Ameletus</i> sp. (9,2) <i>Cinygmula</i> sp. (6,0)

*Cinygmula* sp., веснянки *Capnia* sp., *Nemoura arctica*, хирономиды *Orthocladius insolitus* и ракообразные *Synurella* sp. Индикаторами биотопа выступали ракообразные *Pseudocrangonyx* sp. и *Bathinella* sp., относящиеся к третьестепенным таксонам.

Состав комплекса доминирующих видов в сообществе устья р. **Тоопчан** изменялся, но в меньшей степени, чем в р. Неорчан (табл. 18, 19).

По результатам двух лет в нем преобладали ручейники *Hydatophylax* sp. и поденки *Cinygmula* sp., которые и были причислены здесь к руководящим таксонам (табл. 19).

В сообществе устья р. **Донышко** как в 2011, так и в 2013 гг. доминировали поденки *Cinygmula* sp. (табл. 20). В 2013 г. из комплекса доминирующих видов исчезли хирономиды, в 2011 г. они составляли категорию субдоминантов по плотности и биомассе. В эту категорию в 2013 г. входили только поденки по плотности, а по биомассе – поденки, веснянки, ручейники и типулиды. К руководящим формам в сообществе принадлежали поденки *Cinygmula* sp., *Baetis bicaudatus* и веснянки *Arcynopteryx* sp.

Таблица 20

Доминирующий комплекс видов в структуре сообщества на устьевом участке р. **Донышко** по плотности и биомассе в период исследований

	Плотность (%)	Биомасса (%)
2011		
Доминанты	<i>Cinygmula</i> sp. (19,3)	<i>Cinygmula</i> sp. (45,2)
Субдоминанты	<i>Krenosmittia</i> sp. (9,3) <i>Diamesa</i> sp. (7,5)	<i>Arcynopteryx</i> sp. (7,9) <i>Baetis bicaudatus</i> (5,6) <i>Euorthocladius saxosus</i> (5,0)
2013		
Доминанты	<i>Cinygmula</i> sp. (39,3)	<i>Cinygmula</i> sp. (36,5)
Субдоминанты	<i>Baetis bicaudatus</i> (9,6) <i>Ameletus</i> sp. (7,7)	<i>Ameletus</i> sp. (13,5) <i>Arcynopteryx</i> sp. (8,4) <i>Hydatophylax</i> sp. (8,3) Tipulidae (5,9) <i>Baetis bicaudatus</i> (5,8) <i>Pictetiella zwicki</i> (5,0)

При сравнении структуры сообществ основного русла и притоков в верховьях р. Ола среди видов и групп видов можно выделить руководящие формы, определяющие специфичность и своеобразие фауны на этом участке реки в целом. Так в басс. верхнего течения р. Ола к ним можно отнести поденок *Baetis bicaudatus*, *Cinygmula* sp. и *Ameletus* gr. *camtchaticus*, веснянок *Arcynopteryx* sp., хирономид *Arctodiamesa appendiculata* и *Diamesa* gr. *insignipes*. Эти беспозвоночные играют заметную роль в сообществах верхнего течения р. Ола, не смотря на существенные межгодовые перестройки в структуре. Специфичность структуры сообществ малых водотоков в верховьях определяют ракообразные *Synurella* sp., *Batinella* sp., *Pseudocrangonix* sp. и хирономиды *Euorthocladius insolitus*.

Таблица 21

Доминирующий комплекс видов в структуре сообщества на устьевом участке р. Маякан по плотности и биомассе в 2011 и 2013 гг.

Категория	Плотность (%)	Биомасса (%)
2011		
Доминанты	<i>Orthocladius</i> sp. (35,2)	<i>Orthocladius</i> sp. (26,3) <i>Cinigmula</i> sp. (18,1)
Субдоминанты	<i>Cinygmula</i> sp. (12,0) <i>Thienemmaniella</i> sp. (7,9) <i>Apatania</i> sp. (6,1) Acari (6,1)	<i>Ameletus inopinatus</i> <i>inopinatus</i> (14,9) Планарии (7,9) <i>Drunella triacantha</i> (6,5) <i>Alloperla</i> sp. (5,9)
2013		
Доминанты	<i>Rheosmittia spinicornis</i> (17,4)	-
Субдоминанты	<i>Baetis fuscatus</i> (12,0) <i>Alloperla</i> sp. (7,8) <i>Micropsectra</i> sp. (6,7)	<i>Ameletus</i> gr. <i>camtchaticus</i> (11,6) Limoniidae (9,7) <i>Pagastia orientalis</i> (9,0) <i>Baetis fuscatus</i> (8,6) <i>Empididae</i> (8,1) <i>Rithrogena sibirica</i> (7,5) <i>Alloperla</i> sp. (7,1) Planaria(6,6) <i>Taenionema japonicum</i> (5,5) <i>Ameletus (Inopinatus)</i> <i>inopinatus</i> (5,2) <i>Diamesa tsutsui</i> (5,2)

С высокой степенью сходства видового состава объединяется фауна среднего течения основного русла р. Ола и ее притоков Маякан и Гайчан (рис. 10). Также как и для сообщества основного русла, провести сравнение сообществ макрозообентоса указанных притоков между годами вряд ли возможно, поскольку данные получены в разные сезоны 2011 и 2013 гг. В весенне-летний период 2011 г. в р. Маякан доминировали хирономиды *Orthocladius* sp., по биомассе также поденки *Cinygmula* sp. (табл. 21). К субдоминантам по плотности принадлежали поденки *Cinygmula* sp., хирономиды *Thienemmaniella* sp. и ручейники *Apatania* sp., а по биомассе – поденки *Ameletus inopinatus inopinatus* и *Drunella triacantha*, веснянки *Alloperla* sp. и планарии. В летне-осенний период 2013 г. доминаты по биомассе отсутствовали. Ядро сообщества по плотности составляли хирономиды *Rheosmittia spinicornis*. В состав субдоминантов по плотности входили поденки *Baetis fuscatus*, веснянки *Alloperla* sp. и хирономиды *Micropsectra* sp. По биомассе ядро сообщества было представлено значительно разнообразнее и включало поденок, веснянок, хирономид, др. двукрылых и планарий. Свое лидирующее положение, как и в 2011 г., сохранили только поденки *Ameletus inopinatus inopinatus* и веснянки *Alloperla* sp.

**В устье р. Гайчан** в весенне-летний период 2011 г. основу сообщества по плотности составляли хирономиды *Thienemmaniella* sp., а по биомассе – поденки *Cinygmula* sp. и двукрылые лимонииды (табл. 22).

Личинки *Cinygmula* sp. доминировали в этот период по биомассе в сообществе среднего течения основного русла, а лимонииды представляли в нем категорию субдоминантов. Категория субдоминантов сообщества в устье р. Гайчан включала по плотности поденок *Cinygmula* sp. и хирономид *Parorthocladius* sp., которые входили в состав той же категории в сообществе среднего течения основного русла в этот период. По биомассе в категорию субдоминантов входили поденки *Ameletus gr. camtchaticus*, *Ameletus inopinatus inopinatus* и хирономиды *Thienemmaniella* sp.

В сообществе устья р. Гайчан в весенне-осенний период 2013 г. по численности доминировали мошки, а по биомассе – поденки *Cinygmula* sp., *Ameletus* gr. *camtchaticus*. К субдоминантам по плотности относились хирономиды, поденки и веснянки, а по биомассе – мошки и веснянки. Между сообществами среднего течения основного русла р. Ола и устья р. Гайчан в 2013 г. наблюдалась высокая степень сходства доминирующих видов.

Таблица 22

Доминирующий комплекс видов в структуре сообщества на устьевом участке р. Гайчан по плотности и биомассе в 2011 и 2013 гг.

Категория	Плотность (%)	Биомасса (%)
2011		
Доминанты	<i>Thienemmaniella</i> sp. (31,5)	<i>Cinygmula</i> sp. (19,4) Limoniidae (16,9)
Субдоминанты	<i>Cinygmula</i> sp. (9,2) <i>Parorthocladius</i> sp. (8,8)	<i>Ameletus</i> gr. <i>camtchaticus</i> (7,2) <i>Ameletus</i> ( <i>Inopinatus</i> ) <i>inopinatus</i> (8,9) <i>Thienemmaniella</i> sp. (6,2)
2013		
Доминанты	<i>Simuliidae</i> (16,0)	<i>Cinygmula</i> sp. (44,5) <i>Ameletus</i> gr. <i>camtchaticus</i> (16,7)
Субдоминанты	<i>Mesorthocladius frigidus</i> (12,0) <i>Cinygmula</i> sp. (10,0) <i>Plumiperla diversa</i> (8,0) <i>Ameletus</i> gr. <i>camtchaticus</i> (8,0) <i>Orthocladius</i> sp. (6,0) <i>Micropsectra</i> sp. (6,0) <i>Corynoneura</i> sp. (6,0) <i>Eukiefferiella</i> sp. (6,0)	<i>Simuliidae</i> (11,4) <i>Plumiperla diversa</i> (7,0)

Общими были поденки *Cinygmula* sp., *Ameletus* gr. *camtchaticus*, веснянки *Plumiperla diversa* и хирономиды *Mesorthocladius frigidus*, *Orthocladius* sp. и *Micropsectra* sp. На основании имеющихся данных о структуре сообщества среднего течения р. Ола, и сообществ основных притоков этого участка можно предположить, что к руководящим формам относились поденки *Cinygmula* sp., *Ameletus* gr. *camtchaticus*, *A. inopinatus inopinatus*.

В нижнем течении в р. Ола впадают реки Ланковая и Танон. Сообщество макрозообентоса в устье р. Танон характеризуется сходством видового состава с сообществами нижнего течения р. Ола. Поскольку р. Танон впадает в р. Ола в 6 км от устья, наибольшее сходство фауны можно ожидать с сообществом устьевого участка основного русла р. Ола.

В 2011 г. структура **сообщества в устье р. Танон** (табл. 23) определена по весенне-осенним сборам. Доминанты по биомассе отсутствовали, по плотности эту категорию представляли хирономиды *Micropsectra* sp., которые по биомассе были субдоминантами. К субдоминантам относились также веснянки *Alloperla* sp., *Diura* sp. и ручейники *Apatania crymophyla*. Кроме них в состав этой категории по плотности вошли хирономиды *Rheotanytarsus* sp., *Cladotanytarsus* sp., *Sympotthastia fulva* и олигохеты. В 2013 г. структура сообщества в устье р. Танон представлена по сборам в июле. Важное место в комплексе доминирующих видов вновь занимали хирономиды *Micropsectra* sp., которые относились к доминантам по плотности вместе с хирономидами *Potthastia gaedii*, *Constempellinae tocunagai*, и к субдоминантам по биомассе вместе с

Таблица 23

Доминирующий комплекс видов в структуре сообщества на устьевом участке р. Танон по плотности и биомассе в 2011 и 2013 гг.

Категория	Плотность	Биомасса
2011		
Доминанты	<i>Micropsectra</i> sp. (17,2)	-
Субдоминанты	<i>Rheotanytarsus</i> sp. (12,0) <i>Cladotanytarsus</i> sp. (6,6) <i>Sympotthastia fulva</i> (5,2) Oligochaeta (5,2)	<i>Alloperla</i> sp. (5,7) <i>Diura</i> sp. (13,1) <i>Apatania crymophyla</i> (12,1) <i>Micropsectra</i> sp. (8,0)
2013		
Доминанты	<i>Micropsectra</i> sp. (36,8) <i>Potthastia gaedii</i> (19,8) <i>Constempellinae tocunagai</i> (16,7)	Tipulidae (44,2) <i>Ephemerella mucronata</i> (17,9)
Субдоминанты	-	<i>Micropsectra</i> sp. (7,3) Oligochaeta (6,0)

олигохетами. Доминировали по биомассе двукрылые типулиды и поденки *Ephemerella mucronata*. Субдоминанты по плотности отсутствовали. Таким образом, общим доминирующим таксоном в сообществах макрозообентоса устьевых участков основного русла р. Ола и р. Танон, являлись хирономиды *Micropsectra* sp. Однако, не смотря на общее тяготение фауны р. Танон к фауне сообществ нижнего течения р. Ола, выраженное при построении дендрограммы видового сходства (рис. 10), различия в гидрологии и гидрографии водотоков обуславливают принципиальное расхождение между ними по составу доминирующих видов и руководящих форм. Как указывалось ранее, р. Танон дренирует участки равнинного рельефа, средняя скорость течения не превышает 0,3 м/с, русло глубокое, врезано в песчано-суглинистые осадки. Поступающие в реку поверхностные и грунтовые воды насыщены органикой и гидроокислами железа, в результате чего вода тундровой р. Танон имеет темно-бурый цвет.

**Сообщество устьевого участка тундровой р. Ланковая** характеризуется наибольшим своеобразием фауны. Этот водоток отличается выраженным лимническим характером, протекает по тундролесьям и заболоченным кочкарникам Ольской низменности. Групповой состав сообщества р. Ланковая в 2011 г. представлен хирономидами и поденками и отражает структуру в весенне-осенний период (табл. 24). В летне-осенний период 2013 г. структура сообщества была выражена комплексом хирономиды-поденки-веснянки-ручейники-олигохеты.

В 2011 г. в сообществах устья р. Ланковая и нижнего течения основного русла р. Ола, важное место в комплексе доминирующих таксонов занимали хирономиды *Orthocladius* sp., *Micropsectra* sp. Причем, хирономиды *Orthocladius* sp. доминировали по плотности и представляли субдоминантов по биомассе. Доминанты по биомассе отсутствовали. Хирономиды *Micropsectra* sp. и сем. Tanypodinae входили в категорию субдоминантов по плотности. Субдоминанты по биомассе представлены поденками *Cinygmula* sp., которые также составляли основу структуры сообщества нижнего

течения р. Ола, поденками *Ephemerella aurivillii*, и, как и по плотности, хирономидами сем. Tanypodinae.

Таблица 24

Доминирующий комплекс видов в структуре сообщества на устьевом участке р. Ланковая по плотности и биомассе в 2011 и 2013 гг.

Категория	Плотность (%)	Биомасса (%)
2011		
Доминанты	<i>Orthocladus</i> sp. (26,5)	-
Субдоминанты	<i>Micropsectra</i> sp. (10,7) Tanypodinae (5,3)	<i>Orthocladus</i> sp. (13,5) <i>Ephemerella aurivillii</i> (8,2) <i>Cinygmula</i> sp. (5,9) Tanypodinae (5,7)
2013		
Доминанты	<i>Rheotanytarsus</i> sp. (17,7) Oligochaeta (15,4)	Oligochaeta (37,6)
Субдоминанты	Hydropsichydae gen. sp. (8,0) <i>Padunia forcipata</i> (6,3)	<i>Ephemerella mucronata</i> (12,3) <i>Isoperla</i> sp. (9,3) <i>Cinygmula</i> sp. (7,7) <i>Isoperla obscura</i> (6,4)

В июле 2013 г. основу сообщества составляли олигохеты, а по плотности также хирономиды *Rheotanytarsus* sp. Категория субдоминантов по плотности включала ручейников *Padunia forcipata* и сем. Hydropsichydae. По биомассе в эту категорию вошли поденки *Cinygmula* sp., *Ephemerella mucronata* и веснянки рода *Isoperla*.

Условия обитания в притоках обуславливают наличие в составе их фауны большего числа специфичных и узкоспециализированных видов. Ранее такие представители макрозообентоса указаны для р. Маякан (*Abiskomyia* sp.), их удалось выявить в реках Ланковая и Танон. Эти водотоки имеют схожий лимнический характер, чем принципиально отличаются от других водотоков, исследованных нами в басс. р. Ола. В сообществе устья р. Ланковая к специфическим видам можно отнести ручейников *Ceraclea* sp. и *Stactobiella* sp., являющихся лимнофильными эврибионтами, а в устье р. Танон – хирономид *Monodiamesa* gr. *bathyphila*. Типичной средой обитания

*M. gr. bathyphila* считается профундаль олиготрофных озер, в реках они встречаются довольно редко (Определитель насекомых..., 2006).

#### 5.4. Пространственное распределение сообществ макрозообентоса

Не смотря на динамичность структурной организации сообществ, в их пространственном распределении прослеживался выраженный континуальный характер, как в «поперечном» (связь с притоками), так и в продольном направлении (смена одного сообщества другим по продольному профилю основного русла р. Ола).

Особенностью сообществ макрозообентоса басс. р. Ола является повсеместное высокое значение в их структуре поденок родов *Cinygmula* и *Ameletus*. Согласно нашим сборам, в р. Ола и ее притоках, по имаго выявлено 3 вида рода *Cinygmula*. Один из них, *C. malaisei*, указан для сообщества верхнего течения, является обитателем холодноводных водотоков. Другой вид – *C. putoranica* отмечен в сообществе нижнего течения и также предпочитает холодноводные реки. Третий – *C. kurenzovi* – эвриритробионт, вместе с остальными обитает в р. Ланковая. Разные экологические предпочтения поденок рода *Cinygmula* будут уточнены в дальнейшем при их видовой идентификации по личинкам. В настоящее время определение личинок *Cinygmula*, как и личинок рода *Ameletus* затруднено. Однако есть основания предполагать, что значение поденок *Ameletus inopinatus inopinatus* возрастает в сообществах среднего, нижнего и устьевого участков р. Ола. Очевидно, при идентификации личинок указанных родов до вида, значение этих таксонов в структурной организации сообществ по продольному профилю р. Ола будет иметь более выраженный характер.

Учитывая сходство состава доминирующих комплексов и руководящих форм, можно предположить, что основное значение в обособлении выделенных сообществ имеют второстепенные и третьестепенные виды. Различия в структуре выделенных сообществ прослеживаются, большей частью, на уровне сопутствующих поденкам *Ameletus* и *Cinigmula* видов, а

также, в некоторых случаях, редких видов, вместе они отнесены к руководящим формам. По структурной организации среди сообществ основного русла р. Ола больше других выделялось сообщество верховьев. Руководящими формами в нем являлись ракообразные *Synurella* sp., *Bathinella* sp., веснянки *Nemoura arctica*, *Pictetiella asiatica*, поденки *Baetis bicaudatus* и психрофильные хирономиды *Arctodiamesa appendiculata*, *Euorthocladius insolitus*. В сообществах верхнего, среднего и нижнего течения в составе доминирующего комплекса присутствовали поденки *Cinygmula* sp., а в сообществах верхнего и нижнего течения также поденки рода *Ameletus*. Изменения в комплексе руководящих видов по продольному профилю р. Ола проходили от *Cinygmula* sp. – *Ameletus* gr. *camtchaticus* – *Diamesa* gr. *insignipes* в сообществе верхнего течения, к комплексу *Cinygmula* sp. в сообществе среднего течения, и далее, к комплексам *Cinygmula* sp. – *Ameletus* sp. – *Micropsectra* sp. – *Orthocladius* sp. – *M. frigidus* и *Cinygmula* sp. – *Micropsectra* sp. – *Orthocladius* sp. – Glossosomatidae в нижнем течении и на устьевом участке соответственно. Состав руководящих форм каждого из выделенных сообществ характерен и для соответствующих сообществ устьевых частей притоков верхнего, среднего и нижнего течения р. Ола.

Принято считать, что смена сообществ соответствует смене природных зон, и это выступает одним из критериев классификации и наименования сообществ в соответствии с условиями обитания (Одум, 1975). Так, в ритрологии при продольном зонировании водотоков выделяют сообщества эпи-, мета- и гипоритрали. Другим вариантом классификации сообществ является их характеристика по доминирующим таксонам. Однако, известно, что виды в значительной степени замещают друг друга во времени и пространстве, поэтому функционально сходные сообщества могут иметь разный видовой состав (Одум, 1975).

На основании сходства фаунистического состава, присутствия экотонов, количественных показателей развития макрозообентоса, а также градиента гидрологических и гидрографических характеристик по

продольному профилю (табл. 3) можно заключить, что сообщество верховьев р. Ола соответствует зоне эфиритрали; сообщества верхнего, среднего и нижнего течения соответствуют зоне метаритрали, а сообщество устьевого участка расположено в зоне гипоритрали. При этом, сообщество верхнего течения соответствует переходному участку между эпи- и метаритралью, а сообщество нижнего течения включает в себя переходный участок между мета- и гипоритралью. Переходные зоны лучше всего соотносятся с изменением уклона, одного из наиболее стабильных гидроморфологических показателей водотоков. При проведении продольного зонирования водотоков в Приморском крае (юг ДВР) было установлено, что уклон в значительной степени определяет протяженность речных зон, и обуславливает плавность перехода между ними. Переход эфиритрали в метаритраль в Приморских реках отмечен на высоте около 500 м над ур. моря (Леванидова и др., 1989). В р. Ола участок перехода эфиритрали в метаритраль расположен на высоте 530 м над ур. моря, при этом, уклон реки снижается с 23,4 до 6,2‰. Переходная зона между метаритралью и гипоритралью в р. Ола характеризуется снижением уклона менее 3‰.

Сообщества эпи-, мета- и гипоритрали р. Ола имеют разную структурную организацию. Так, сообщество эфиритрали в большей степени, чем другие, представлено психрофильной фауной, в его составе отмечены ракообразные и веснянки *N. arctica* – типичные обитатели эфиритрали малых лососевых рек Приморья. Сообщества метаритрали р. Ола характеризуются преобладанием комплекса поденок *Cinygmula–Ameletus*. Сообщество гипоритрали отличается доминированием хирономид и ручейников сем. Glossosomatidae.

### 5.5. Видовое разнообразие сообществ

Внутренне разнообразие биологических систем традиционно описывают с использованием инвентаризационных показателей. К ним относятся общее число видов, составляющих систему, и различные индексы

разнообразия, среди которых наиболее популярным является индекс Шеннона-Уивера (Shannon, Weaver, 1949; Шеннон, 1963).

Индекс Шеннона-Уивера зависит от двух факторов: числа видов и их выравненности в сообществе. Это одновременно является как его достоинством, так и недостатком. Достоинство в данном случае заключается в его «комплексности», а недостаток – в том, что невозможно оценить по предъявленному значению, какой из этих двух факторов превалирует. На практике, когда представлены данные по видовой структуре сообщества, отследить связь величины индекса и факторов, на него влияющих, не составляет большого труда.

Особое значение индекса разнообразия Шеннона-Уивера раскрывается при использовании его как меры информационной энтропии, т.е. меры равновесности компонентов любой системы, и наряду с этим, меры упорядоченности самой системы (меры сложности системы). Чем выше энтропия, тем более равнопредставлены отдельные компоненты системы, и тем ниже ее упорядоченность. Некоторыми авторами такая аналогия между энтропийной функцией и информационным индексом разнообразия считается поверхностной, поскольку в биологическом смысле однородность может трактоваться и как «порядок», и как «беспорядок» (Свирежев, Логофет, 1978). Кроме этого, энтропийная мера в теории информации имеет смысл лишь для ассамблей слабо взаимодействующих частиц, тогда как для биологических систем, элементы которых, как правило, сильно взаимодействуют между собой, такая мера становится неудовлетворительной. Однако допускается ее применение для биологических систем на ранних стадиях эволюции сообществ. Динамические условия среды в горных и предгорных водотоках, расположенных в области муссонного климата и зоны распространения вечной мерзлоты (Богатов, 1994; Самохвалов, Засыпкина, 2012) способствуют тому, что сообщества макрозообентоса этих рек непрерывно перестраиваются и перманентно пребывают на начальном сукцессионном этапе. Несмотря на

дискуссионность вопроса о применении индекса разнообразия как меры информационной энтропии в биологии, общее значения термодинамических процессов и информационных потоков для функционирования биологических систем неоспоримы, что придает особый статус рассматриваемому показателю в целом. В особенности в гидробиологии в контексте работ, направленных на понимание общих механизмов устойчивости и стабильности сообществ (Розенберг, 2010).

Таблица 25

Видовое разнообразие (индекс Шеннона-Уивера  $H$ , бит/экз.) сообществ в бассейне р. Ола в период исследований

	Сообщества основного русла р. Ола					Сообщества устьевых участков притоков р. Ола						
	Верховья	Верхнего течения	Среднего течения	Нижнего течения	Устьевого участка	Неорчан	Тоопчан	Доньшко	Маякан	Гайчан	Танон	Ланковая
2011 г.												
H	3,1	3,1	3,2	1,4	3,3	2,3	3,3	3,2	2,5	2,7	3,1	3,2
2013 г.												
H	2,5	2,9	3,2	3,4	3,1	3,0	2,9	2,6	3,1	2,7	2,9	1,4

Индекс Шеннона-Уивера, рассчитанный для сообществ басс. р. Ола по данным плотности за два года, представлен в таблице 25. Согласно полученным данным, распределение величин индекса Шеннона-Уивера по продольному профилю р. Ола различалось в период исследований. В 2011 г. его значения для всех выделенных сообществ были очень схожи, с небольшим ростом вниз по течению реки. Исключение составило сообщество нижнего течения, где индекс был равен 1,4 бит/экз., при этом, структура характеризовалась 19 таксонами беспозвоночных с выраженным доминированием хирономид *Orthocladius* sp. (23,7%), а на долю доминантов и субдоминантов в целом пришлось 58% плотности. В 2013 г. рост индекса Шеннона-Уивера от верховьев к устью был более выраженным. Максимальный показатель 3,4 бит/экз. отмечен для сообщества нижнего

течения, где в 2011 г. наблюдалась его минимальная величина. В 2013 г. структура сообщества нижнего течения была сформирована 22 таксономическими группами, категория доминантов отсутствовала, на долю субдоминантов пришлось 37% биомассы, т.е. сообщество характеризовалось высокой степенью выравненности, что характерно для участков экотонов, в целом (Залетаев, 1997). При сопоставлении полученных значений индекса разнообразия и структуры сообществ по продольному профилю р. Ола видно, что сообщества, в которых индекс не превышает 2,5-2,9 бит/экз., как правило, характеризуются не только выраженной иерархией структуры, но и низким числом таксонов, ее составивших. Таким примером могут служить сообщества верховьев и верхнего течения в 2013 г. Например, в сообществе верховьев было выявлено лишь 14 таксонов беспозвоночных, а на долю доминантов пришлось свыше 58% плотности. В сообществе верхнего течения число таксонов возросло до 20, на долю доминантов пришлось около 30% плотности. Вниз по течению число видов в структуре сообществ возрастает, а значение лидирующей группы снижается в среднем до 20% (сообщество среднего течения), т.е. равнопредставленность видов увеличивается, достигая наибольших значений в сообществе нижнего течения в 2013 г., и в сообществе устьевого участка в течение всего периода исследований. Так в сообществе устьевого участка реки индекс разнообразия, как в 2011, так и в 2013 гг. превышал 3 бит/экз.

Величины индекса видового разнообразия в сообществах р. Ола соответствуют естественному состоянию ненарушенной экосистемы. Значения индекса  $H$ , полученные для сообществ устьевых участков притоков р. Ола варьировали в тех же пределах, что и в сообществах основного русла и менялись между годами. В сообществах притоков верхнего течения (реки Неочан, Тоопчан, Донышко) значения  $H$  были сопоставимы с показателями, полученными для сообществ верховьев и верхнего течения основного русла р. Ола. В сообществах притоков среднего течения (реки Маякан и Гайчан) индекс разнообразия Шеннона-Уивера был ниже, чем в сообществе

основного русла этого участка реки. В сообществах притоков нижнего течения (реки Ланковая и Танон) значения индекса были сопоставимы с его показателями, полученными для сообществ нижнего течения и устьевого участка, и в 2011 г. были выше, чем в 2013 г.

Характер продольного распределения показателей разнообразия сообществ макрозообентоса р. Ола, в целом, соответствует тенденциям, описанным для некоторых водотоков Приморья. Например, для сообществ бентоса р. Комаровка (Приморский край) наибольшее число таксонов и максимальные значения индекса разнообразия Шеннона-Уивера были отмечены на участках нижней части метаритрали и верхней части гипоритрали (Богатов и др., 2010).

#### **5.6. Сезонная динамика видового разнообразия сообществ основного русла**

Сезонные колебания значений индекса Шеннона в сообществах распределялись по-разному и не всегда связаны с числом таксонов, присутствующих в их структуре. Например, в сообществе верховьев в 2011 г. значения индекса изменялись в пределах от 2,2 до 2,6 бит/экз. (табл. 26). При этом его минимальная величина 2,2 бит/экз. соответствовала структуре сообщества, включавшего 12 таксонов беспозвоночных. Между тем в июне, когда структуру сообщества составляли лишь 9 таксонов донных организмов, индекс был равен 2,5 бит/экз. В сообществах верхнего и нижнего течения, расположенных в метаритрали, наибольшие величины индекса Шеннона отмечены в летний период, соответствующий максимальной представленности таксонов. Значения индекса в течение сезона варьировали: в сообществе верхнего течения от 2,1 до 2,7 бит/экз. в 2011 г. и от 1,6 до 2,9 бит/экз. в 2013 г.; в сообществе нижнего течения от 2,6 до 3,2 бит/экз. в 2011 г. и от 1,8 до 3,5 бит/экз. в 2013 г. В сообществе устьевого участка сезонные колебания индекса составили 1,7-2,4 бит/экз. в 2011 г. и 2,1-2,9 бит/экз. в 2013

г. и в продолжение всего периода исследований имели выровненный характер.

Таблица 26

Сезонная динамика индекса Шеннона-Уивера ( $H$ , бит/экз.) и числа таксонов в сообществах макрозообентоса основного русла р. Ола в 2011 и 2013 гг.

Месяц	Сообщество				
	верховьев	верхнего течения	среднего течения	нижнего течения	устьевого участка
2011 г.					
апрель	-	-	-	-	-
май	-	2,7 (25)	-	-	1,7 (16)
июнь	2,5 (9)	2,3 (19)	-	2,9 (41)	2,4 (23)
июль	2,6 (21)	2,1 (10)	-	3,2 (37)	2,4 (24)
август	2,6 (17)	2,7 (18)	3,2 (44)	3,1 (64)	2,3 (40)
сентябрь	2,2 (12)	2,7 (19)	2,5 (19)	2,6 (29)	2,1 (15)
октябрь	-	-	-	-	-
ноябрь	-	-	-	-	-
2013 г.					
апрель	-	-	-	-	2,5 (24)
май	1,2 (7)	2,8 (34)	3,1 (31)	3,3 (52)	2,4 (13)
июнь	2,1 (17)	2,3 (25)	-	3,4 (45)	2,5 (21)
июль	2,7 (29)	2,9 (30)	2,7 (20)	3,3 (66)	2,9 (47)
август	1,9 (19)	2,6 (22)	-	3,5 (54)	2,1 (24)
сентябрь	2,4 (16)	1,6 (27)	-	3,3 (48)	2,6 (18)
октябрь	-	1,8 (22)	-	2,5 (27)	2,3 (15)
ноябрь	-	1,8 (20)	-	1,8 (15)	2,1 (11)

Примечание: в скобках указано абсолютное число видов перед скобками величина индекса Шеннона-Уивера ( $H$ )

Выявленные минимальные значения индекса соответствуют показателям, рассчитанным для наименее загрязненных участков р. Хасын (Хаменкова, 2013). Для р. Ола сезонные колебания индекса Шеннона-Уивера отражают естественное, не затронутое антропогенным воздействием состояние сообществ макрозообентоса в бассейне реки.

Для надежной оценки экологического состояния водотоков, учитывая высокую степень динамичности речных сообществ, рекомендовано использовать только ранневесенние и осенние сборы (Яныгина, 2013: Sporka et al., 2006). Однако, как видно из сезонной динамики индекса Шеннона и

количества таксонов, выявленных в структуре сообществ, эти колебания могут быть значительными, и в зависимости от даты отбора материала способны охарактеризовать сообщества с позиции оценки качества поверхностных вод по-разному. Согласно нашим данным, сезонная динамика видового богатства варьирует в басс. р. Ола в широких пределах. При этом в нижнем течении эти колебания выше. Так, для сообщества верхнего течения р. Ола число видов в 2011 г. варьировало в 2,4 раза, в 2013 г. – в 2,9 раза, а для нижнего течения в 2011 г. – в 3,6 раза, в 2013 г. – в 5,3 раза.

В целом, величины индекса лежат в пределах его значений, известных для водотоков ДВ, полученных, в основном, для малых рек юга Приморского края. Так, для сообществ макрозообентоса р. Комаровка (Приморье) максимальные значения индекса достигали 4,1 бит/экз., и соответствовали центральной части автотрофного участка (Богатов и др., 2010). Схожие с рассчитанными для сообществ р. Ола, величины индекса, были выявлены для сообществ мета- и гипоритрали р. Фроловка (Приморье) (Леванидова и др., 1989). Высокие значения индекса были получены также для метаритрали р. Рудная (Приморский край) – 2,6-3,9 бит (Алимов, Тесленко, 1988).

Известно, что видовое богатство возрастает в направлении от высоких широт к низким, что характерно и для фауны макрозообентоса, в том числе и амфибиотических насекомых (Макарченко и др., 2005; Тиунова, 2007; Макарченко, Макарченко, 2011). Следовательно, индексы разнообразия в северных водотоках должны быть ниже, чем в южных. Число видов, выявленных в бассейне конкретного водотока, зависит от его площади, степени разнообразия биотопов и динамичности внешних условий. В старых сообществах, существующих в стабильной физической среде, разнообразие снижается (Одум, 1986). Кратковременные нарушения среды обитания могут повышать возможность сосуществования видов и их разнообразие (Townsend, 1989; Богатов, 2013). Так, в реках территорий с муссонным климатом, паводковые явления, вызванные обильными дождями, не только не вредят, но и способствуют росту разнообразия макрозообентоса (Bogatov,

Sayenko, 1994). Это согласуется с известной концепцией «динамики пятен» (КДП) (Townsend, 1989), в соответствии с которой организацию речных сообществ определяют временные и, чаще всего, случайные элементы контроля ниш. Постулируется, что постоянные изменения среды обеспечивают большее разнообразие, например, когда экологически сходные виды функционируют в разные сезоны (контроль ниш посредством временных различий в потреблении ресурса) (Богатов, 2013). Это напрямую перекликается с положением о том, что росту разнообразия способствует неоднородность местообитания и имеющиеся в наличии виды (появление в некоторой части местообитания одних видов тотчас же повышает ее разнообразие для других) (Бигон и др., 1989). В северных реках степень динамичности среды, обусловленная половодьями и паводками, также высока. Причиной этому служит не столько обильность осадков, сколько мерзлотные образования, препятствующие проникновению водных масс в грунт. В течение вегетационного сезона в реках может проходить до 4 интенсивных подъемов воды, перемывающих русла рек с разной интенсивностью. Это один из важнейших факторов, способствующих высокому разнообразию фауны в басс. р. Ола. Другим фактором, обусловившим высокое разнообразие, по-видимому, является историческое (эволюционное) развитие региона. Тауйская губа, к которой принадлежит басс. р. Ола, отличается высоким разнообразием пресноводной фауны (Черешнев, 1988). В первую очередь это объясняется палеоклиматическими условиями водотоков Тауйской депрессии, которая на протяжении ледникового периода была свободна от полупокровного оледенения и выступала в качестве рефугиума пресноводной фауны. Исторический фактор формирования пресноводной фауны в регионе и высокая степень динамичности условий среды определяют величину биологического богатства и разнообразия в бассейне р. Ола. В результате, несмотря на географическую принадлежность исследуемого водотока к территории с суровыми климатическими условиями, структура его сообществ имеет

показатели разнообразия, выравненности и сложности, не уступающие водотокам южных регионов Дальнего Востока.

Длительное изучение малых лососевых водотоков, в качестве удобных моделей, привело к тому, что в настоящее время фактические данные о характере распределения организмов макрозообентоса в более крупных речных системах практически отсутствуют. Это в определенной степени затрудняет проведение сравнительного анализа, поскольку искать сходства или различия, как известно, можно между сравнимыми вещами. Принципиальное значение при этом имеет не только размер водотока, но и его тип, и принадлежность к определенной географической зоне. Данные о числе видов, разнообразии, пространственном распределении и структурной организации сообществ в среднеразмерной р. Ола представлены для ДВ впервые. При проведении сравнительно анализа важно также учитывать особенности малых лососевых водотоков юга ДВ. Известно, что в целом, фауна амфибиотических насекомых южных регионов ДВ богаче, чем северных. Также известна связь числа видов с размером водотока: чем крупнее водоток, тем богаче, как правило, представлена фауна организмов его населяющих (Бигон и др., 1989). Очевидно, что видовое богатство малых лососевых водотоков юга Приморья ниже, чем среднеразмерных и крупных рек этой же территории.

Пространственная организация сообществ макрозообентоса и ее характер тесно связаны со сменой градиента биотических и абиотических факторов среды. Резкое изменение внешних условий обуславливает и характер смены одного сообщества другим. Примером категоричной замены может служить распределение сообществ макрозообентоса по продольному профилю р. Сылва (Пермский край) (Паньков, 2004). Для р. Сылва границы между гидробиологическими районами выражались в виде рубежей четких таксономических замещений и совпадали с резким нарушением непрерывности речного континуума, связанной с наличием четкой гидрологической границы, обусловленной влиянием прудов. Чаше смена

сообществ по продольному профилю рек носит выраженный континуальный характер. Очередным подтверждением этого положения, в определенном смысле, стали результаты наших исследований, проведенные в басс. р. Ола.

Таким образом, на основании сходства фауны 17 участков, макрозообентос басс. р. Ола был сгруппирован в 5 фаунистических комплексов верхнего, среднего, нижнего течения р. Ола, тундровой р. Ланковая и ультрахолодноводных рек Наледный и Угликан. Обособленные фаунистические комплексы и наличие участков экотонов, а также смена гидроморфологических показателей по продольному профилю основного русла р. Ола позволили классифицировать 5 типов сообществ макрозообентоса. Эти сообщества соответствуют трем подзонам эпи-, мета- и гипоритрали. Каждое сообщество характеризуется комплексом доминирующих и руководящих видов, определяющих облик его структуры. Смена сообществ по «поперечному» (связь с притоками) и продольному профилю (от истоков к устью) имеет выраженный континуальный характер и сопровождается увеличением разнообразия и степени выравненности сообществ.

## ГЛАВА 6. КОЛИЧЕСТВЕННОЕ РАЗВИТИЕ СООБЩЕСТВ МАКРОЗООБЕНТОСА В БАССЕЙНЕ РЕКИ ОЛА

К показателям, отражающим количественное развитие сообществ, относятся плотность, биомасса и продукция. Из них последний показатель дает наиболее полное представление о количественной стороне протекающих в экосистемах процессов (Алимов, 2000). В связи с методологическими и методическими трудностями, связанными со спецификой изучения динамичных речных экосистем, продукционные исследования (применительно к рекам) остаются в настоящее время высокой планкой, на которую стоит равняться. Данные о количественном развитии сообществ макрозообентоса представлены, в основном, на уровне их плотности и биомассы. Именно такой уровень оценки количественных показателей сообществ беспозвоночных в речных системах позволяет провести сравнительный анализ водотоков разных типов и регионов. При этом особое внимание уделяется биомассе сообществ, поскольку она представляет собой одну из важнейших экологических характеристик популяций, сообществ и экологических систем. С массой организмов связаны скорости протекания их жизненных функций, таких, например, как питание, рост, метаболизм, продуцирование и т.п. (Алимов и др., 2013).

Динамика биомассы сообществ определяется структурой, жизненными циклами массовых видов, спецификой их реагирования на изменения внешних условий, биотическими связями и, в значительной степени, точностью получения исходных данных в полевых условиях (Алимов и др., 2013). Изучение биомассы сообществ разных водоемов показало ее изменчивость, как во временном (сезонном и многолетнем), так и в пространственном аспектах (Леванидов, 1977; Алимов, 1991; Богатов, 1995; Алимов и др., 2013 и др.).

### **6.1. Сезонная и межгодовая динамика плотности и биомассы сообществ макрозообентоса**

Величина количественных показателей макрозообентоса меняется под воздействием самых разных процессов. Численность возрастает при появлении особей новых поколений, а биомасса – при увеличении индивидуальной массы и численности популяций; убывают они в процессе естественной смертности и в результате перехода амфибиотических насекомых в крылатую стадию имаго.

Вылет амфибиотических насекомых приводит к резкому сокращению плотности и биомассы, причем, у многих видов он протекает весьма дружно (Леванидов, 1969). В реках, где амфибиотические насекомые составляют свыше 90% в структуре сообществ макрозообентоса, переход в крылатую фазу в значительной степени сказывается на характере сезонной динамики количественных показателей макрозообентоса в целом.

Публикации, отражающие сезонную динамику количественного развития макрозообентоса, встречаются не часто (Леванидов, 1969; Леванидов, 1977; Леванидов, Леванидова, 1978; Шубина, 1986; Самохвалов, 1995, 1996; Паньков, 2004; Яворская, 2011; Atoda, Imada, 1972). Изменения плотности и биомассы в течение вегетационного сезона могут описываться как одновершинными, так и двухвершинными кривыми. При этом их рост наблюдается, как правило, либо в период «биологического лета», либо в период «биологической зимы» (одновершинные кривые), или в оба периода (двухвершинные кривые). Рост количественных показателей сообществ макрозообентоса в зимний период является нормой для горных и предгорных рек с ненарушенным гидрологическим режимом (Паньков, 2004), и отмечен для некоторых водотоков ДВ (Леванидов, 1969; Леванидов, 1977; Богатов, 1995). Схожая динамика количественных показателей была выявлена нами при исследовании р. Хасын (Магаданская обл.), когда после катастрофического паводка в начале осени численность и биомасса макрозообентоса на фоновом участке в верховьях реки составила 350 экз./м<sup>2</sup>

и  $0,7 \text{ г/м}^2$ , в то время как, зимние показатели с октября по декабрь возросли до  $6,5 \text{ тыс. экз./м}^2$  и  $13,1 \text{ г/м}^2$  соответственно (Хаменкова, 2014 а, б). В ряде других работ, наоборот, отражен весенне-летний, летний или летне-осенний подъем численности и биомассы макрозообентоса (Леванидов, 1977; Шубина, 1986; Кочарина и др., 1988; Самохвалов, 1996; и др.).

Данные по сезонной динамике плотности и биомассы макрозообентоса озер, в литературе представлены богаче. На основании этих материалов выявлены общие закономерности вариабельности биомассы. Так, анализ внутригодовых изменений биомассы макрозообентоса озер позволил выявить несколько типов ее сезонной динамики. При этом оказалось, что различные типы сезонной динамики могут наблюдаться в одном и том же озере, но в разные годы. Это дало основание полагать, что выделенные типы сезонной динамики представляют собой следующие друг за другом этапы многолетних изменений биомассы, которые обычно имеют вид цикла, т.е. колебания около средних значений (Алимов и др., 2013).

Сезонные или многолетние изменения структурных и функциональных характеристик сообществ в определенной степени отражают поведение сообществ в конкретных условиях (Алимов, 2000). В общем виде такие изменения могут быть выражены через вариабельность динамики биомассы (ВДБ), одним из вариантов выражения которой является отношение минимальной биомассы к максимальной (Алимов и др., 2013). Вариабельность биомассы зависит от многих факторов, в том числе и от структурных характеристик, в частности, разнообразия, которое отражает сложность структуры сообществ. ВДБ также связана с соотношением стено- и эврибионтных видов. В сообществах с ее низким значением (высокая ВДБ) преобладают эврибионтные виды. На ВДБ оказывают влияние особенности морфологии водоемов и их географическое положение (Алимов, 2000).

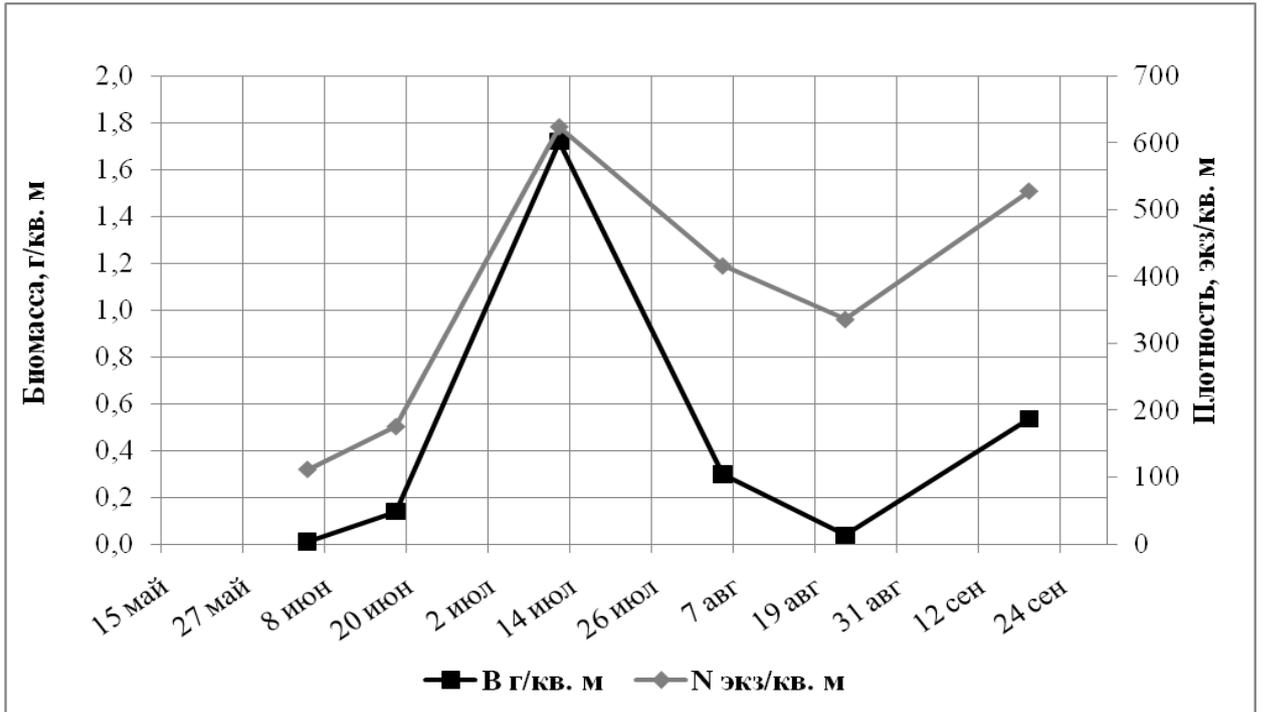
В р. Ола получены данные, отражающие сезонную динамику плотности и биомассы сообществ макрозообентоса разных участков. Данные по сезонной динамике количественных показателей развития сообществ

макрозообентоса в пределах бассейна реки Северо-Востока России представлены впервые.

Сезонная динамика плотности и биомассы макрозообентоса рассматривается на примере выделенных сообществ основного русла р. Ола.

**В сообществе верховьев р. Ола** как в 2011, так и в 2013 гг., в целом, сезонная динамика плотности и биомассы макрозообентоса сопоставима и имеет сходный характер (рис. 11). Максимальные значения количественных показателей отмечены летом: в 2011 г. – в середине июля; в 2013 г. – в начале июля и начале августа. Рост биомассы с конца июня до середины июля в 2011 г. обеспечивали веснянки *Nemoura arctica*, а в июле также и тигулиды. Пик развития плотности был связан с появлением новой генерации веснянок рода *Nemoura* и хирономид *Arctodiamesa appendiculata*. В 2013 г., в начале июля основу плотности макрозообентоса составляли те же таксоны, что и в 2011 г., а также хирономиды *Diamesa davisi*; биомасса была представлена большей частью тигулидами. В начале августа рост плотности и биомассы наряду с веснянками и тигулидами, обеспечивался развитием поденок *Baetis bicaudatus*. Для сообщества верховьев кроме летнего выявлен также осенний рост количественных показателей макрозообентоса. В 2011 г. осенний рост значений в конце сентября был близок к максимальным летним показателям этого года. Рост плотности на 33,3% происходил за счет поденок *Cinygmula* sp., а увеличению биомассы способствовали поденки *Ameletus* sp., веснянки *Nemoura arctica* и тигулиды. В 2013 г. осенний рост плотности и биомассы был много ниже летнего пика, но выше аналогичных показателей 2011 г.: основу плотности сообщества составляли поденки *Baetis bicaudatus* (15,6%) и хирономиды *Arctodiamesa appendiculata* (26,1%), а биомассы – те же *B. bicaudatus* (36,1%) и олигохеты (17,6%). Сезонные колебания плотности и биомассы макрозообентоса в сообществе в 2011 г. составили 112 – 624 экз./м<sup>2</sup> и 0,009 – 1,72 г/м<sup>2</sup>, а в 2013 г. – 272 – 1824 экз./м<sup>2</sup> и 0,19 – 6,42 г/м<sup>2</sup> соответственно.

А



Б

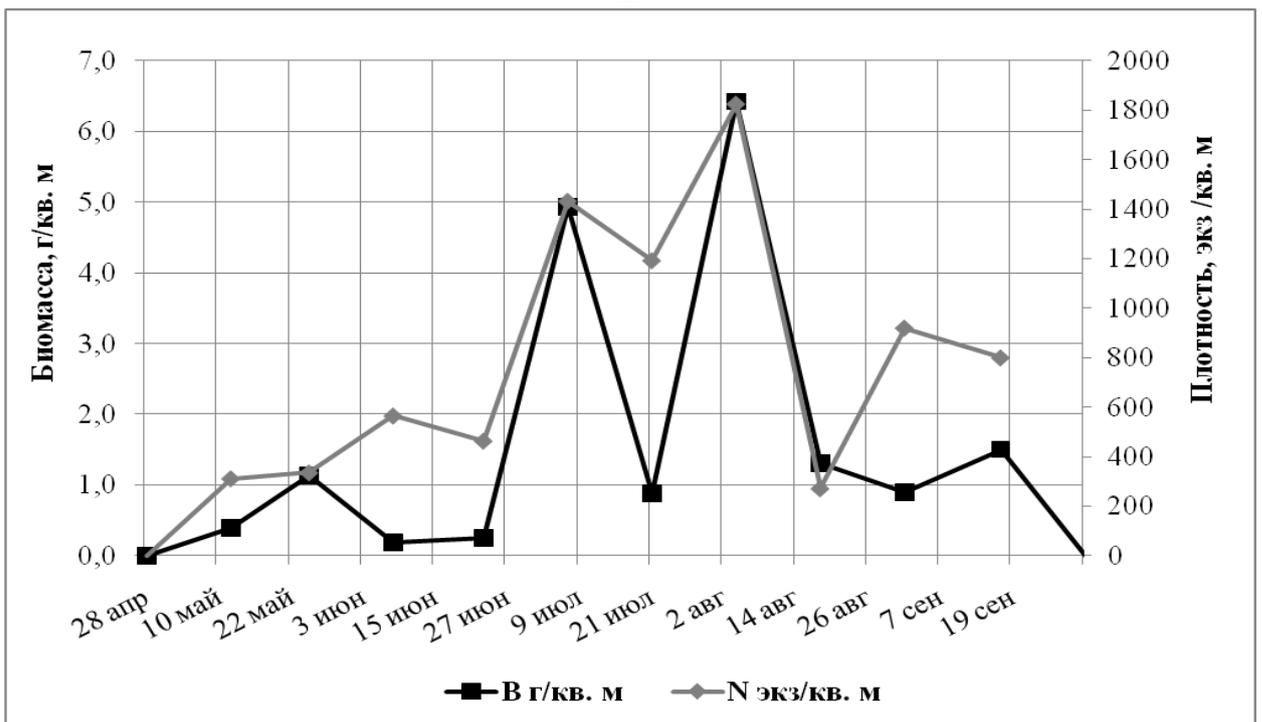
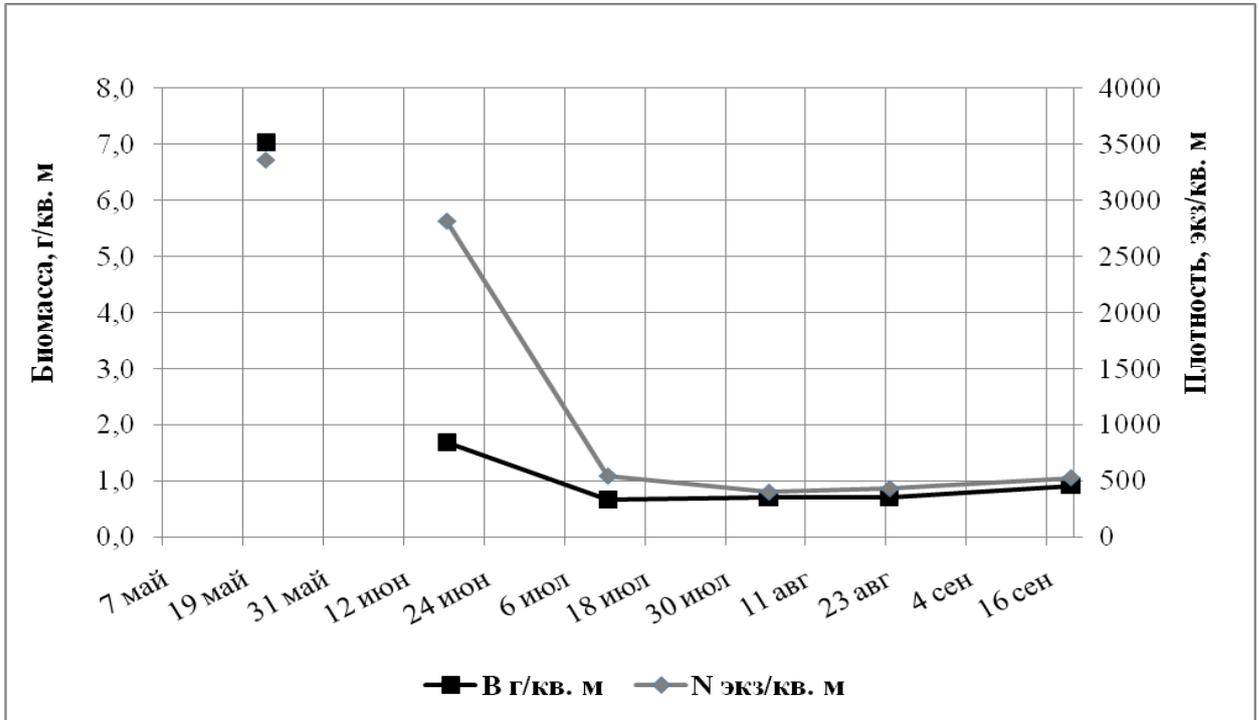


Рис. 11. Сезонная динамика плотности (N, экз./м<sup>2</sup>) и биомассы (B, г/м<sup>2</sup>) макрозообентоса в сообществе верховьев р. Ола в 2011 (А) и 2013 (Б) гг.

Для сообщества верхнего течения в 2011 г. динамика плотности и биомассы характеризовалась высокими показателями в конце мая и последующим их снижением до середины июля (рис. 12, А). Летне-

осенний период 2011 г. отличался стабильно низким развитием гидробионтов и незначительным их ростом к концу сентября. В мае плотность макрозообентоса на 26% была обеспечена поденками *Cinygmula* sp., а

А



Б

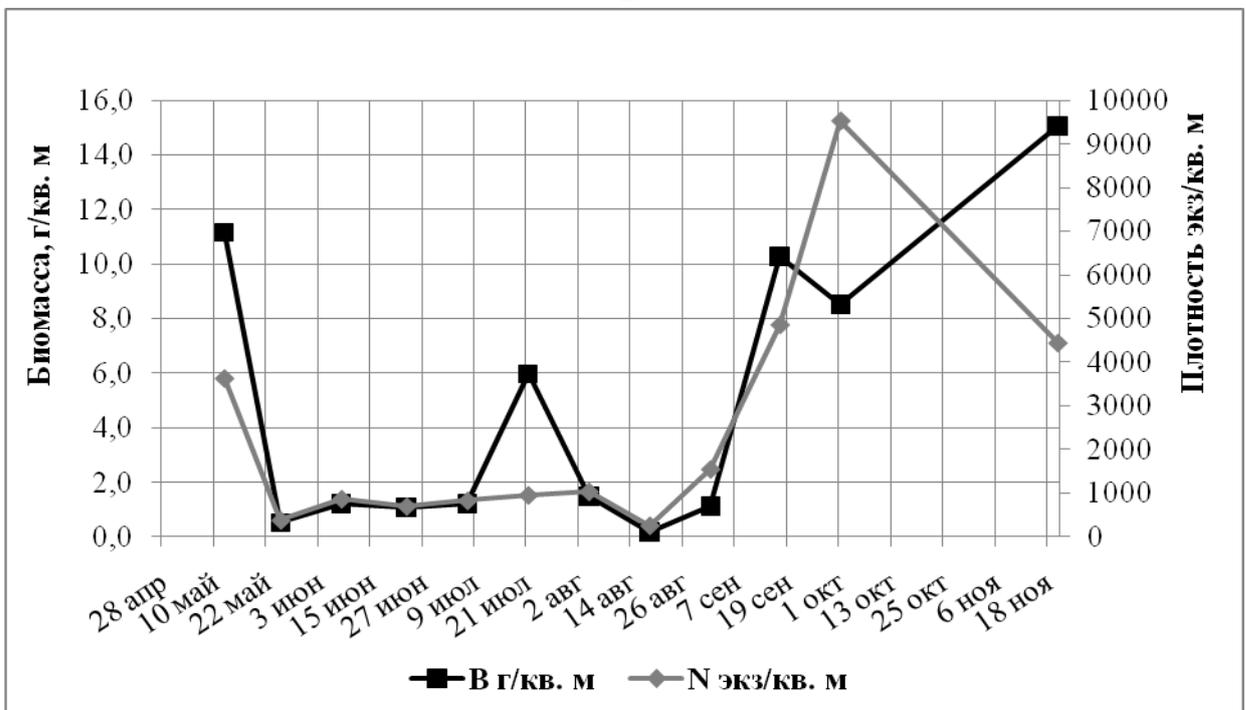


Рис. 12. Сезонная динамика плотности (N, экз./м<sup>2</sup>) и биомассы (B, г/м<sup>2</sup>) макрозообентоса в сообществе верхнего течения р. Ола в 2011 (А) и 2013 (Б) гг.

биомасса – веснянками *Taenionema japonicum* и *Pictetiella zwicki*. В июне по плотности преобладали те же поденки (21%) и хирономиды *Micropsectra* sp. (27,8%), а по биомассе – поденки *Ameletus* sp.

В 2013 г. пик численности и биомассы сместился на начало мая, и связан с высокой плотностью поденок *Cinygmula* sp. (25,7%) и *Ameletus* gr. *camtchaticus* (14,3%) (рис. 12 Б). Биомасса на 44 % была обусловлена развитием типулид и на 19,5% поденками *Ameletus* gr. *camtchaticus*. Значения плотности макрозообентоса в мае 2013 г. сопоставимы с показателями 2011 г., в то время как показатели биомассы в 2013 г. были почти вдвое выше. В течение лета 2013 г. плотность и биомасса сохранялись на относительно низком уровне, но в конце июля отмечалось увеличение биомассы, связанное с появлением крупных личинок двукрылых типулид (рис. 12 Б). Основной подъем плотности в 2013 г пришелся на начало октября, за ним в ноябре последовал и рост биомассы, также превосходящий весенние показатели. Плотность сообщества в конце осени формировали поденки *Cinygmula* sp. (67,7%) и хирономиды *Diamesa* sp. Личинки *Diamesa tsutsui* на 77% обеспечили рост биомассы в ноябре. Сезонные колебания плотности и биомассы в сообществе верхнего течения составили 400–3360 экз./м<sup>2</sup> и 0,6–7,0 г/м<sup>2</sup> в 2011 г.; 264–9520 экз./м<sup>2</sup> и 0,18–15,1 г/м<sup>2</sup> в 2013 г.

Для **сообщества среднего течения** данные по плотности и биомассе получены в летне-осенний период 2011 г., в 2013 г. сборы макрозообентоса проводились только в конце мая и середине июля, что не позволяет провести сравнение сезонной динамики показателей количественного развития на этом участке между годами. Однако, полученные в 2011 г. сведения указывают на подъем плотности и биомассы в середине июля и конце августа (рис. 13). Пик биомассы отмечен в июле, а пик плотности – в августе. Пик биомассы в июле на 47% обеспечили поденки *Cinygmula* sp. и на 28,7% поденки *Drunella triacantha*. Основную долю плотности сообщества в конце августа составили хирономиды *Micropsectra* sp. (17,7%). Полученные значения оказались выше показателей, отмеченных

в этот период в сообществах верховьев и верхнего течения р. Ола. Вариабельность плотности и биомассы сообщества среднего течения в 2011 г. находилась в пределах 592–4832 экз./м<sup>2</sup> и 0,05–3,0 г/м<sup>2</sup>.

В конце мая 2013 г. плотность макрозообентоса составляла 1128 экз./м<sup>2</sup>, а в июле 264 экз./м<sup>2</sup>, биомасса в эти месяцы не превышала 0,8 г/м<sup>2</sup> и 0,1 г/м<sup>2</sup>, соответственно. Значения количественного развития сообщества среднего течения, зарегистрированные в мае, ниже, чем в сообществе верхнего течения, но выше, чем в сообществе верховьев, тогда как в июле показатели количественного развития были ниже, чем в обоих сообществах, расположенных выше по течению.

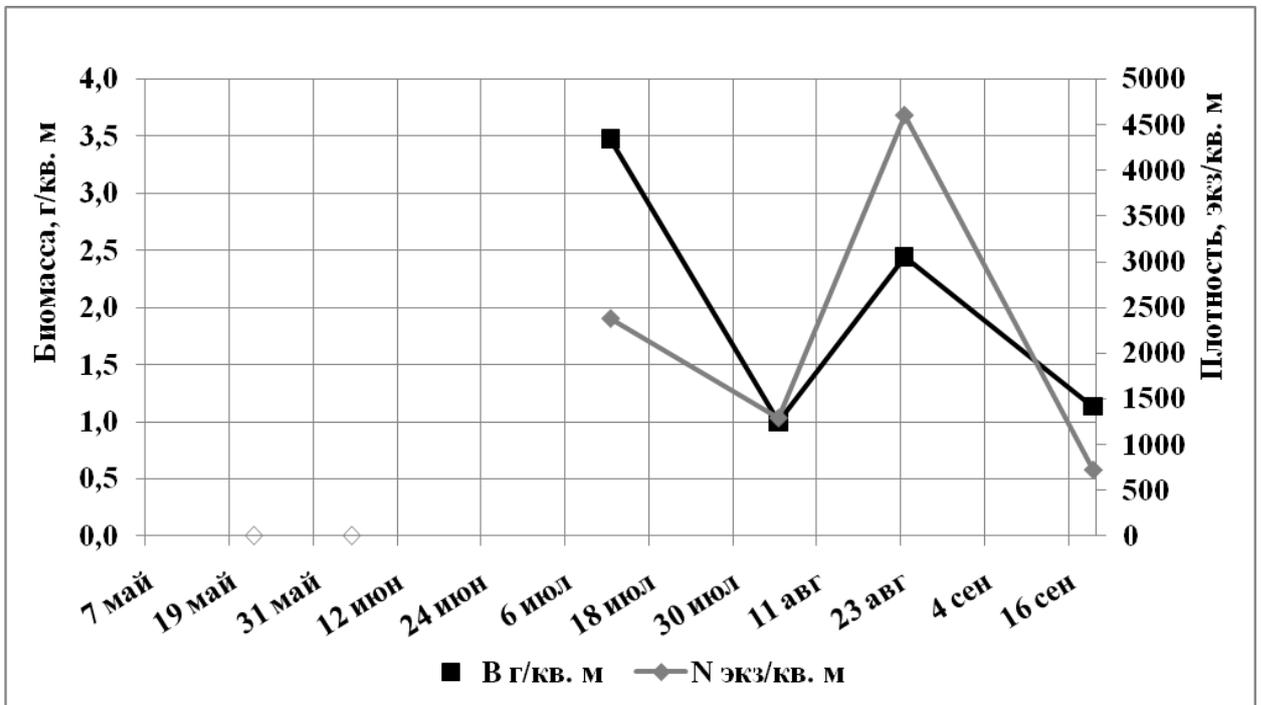


Рис. 13. Динамика плотности (N, экз./м<sup>2</sup>) и биомассы (B, г/м<sup>2</sup>) макрозообентоса в сообществе среднего течения р. Ола в летне-осенний период 2011 г.

В сообществе нижнего течения реки в 2011 г. динамика развития плотности и биомассы в целом совпадала, выявлен один летний пик количественных показателей в августе (рис. 14 А). Плотность макрозообентоса в этот период сформировали хирономиды *Orthocladius* sp. (23,3%), *Mesorthocladius frigidus* (10,1%) и *Euorthocladius* gr. *rivicola* (11,9%). Основную долю биомассы составляли хирономиды *Orthocladius* sp. (15,1%) и

поденки *Drunella triacantha* (11,8%). Общая плотность и биомасса были выше, чем в сообществах верховьев и верхнего течения в тот же период.

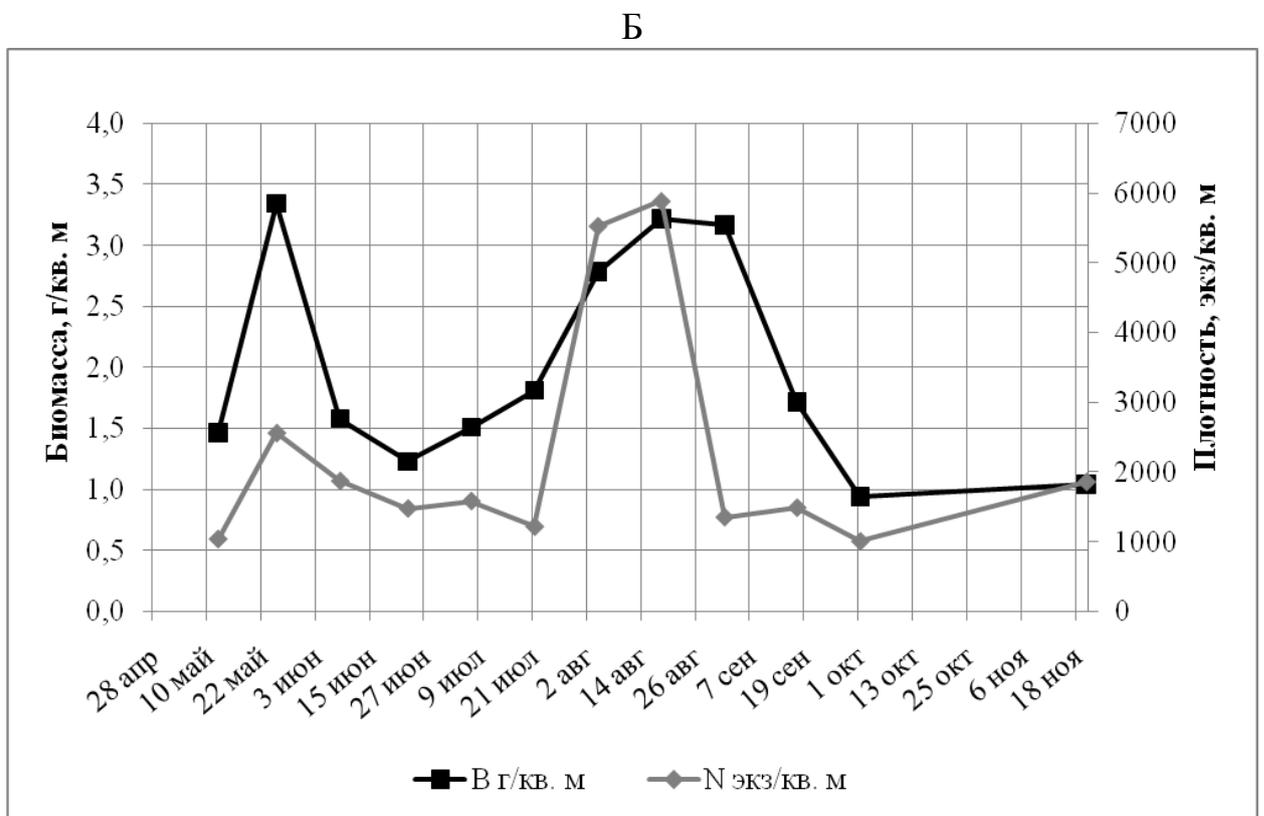
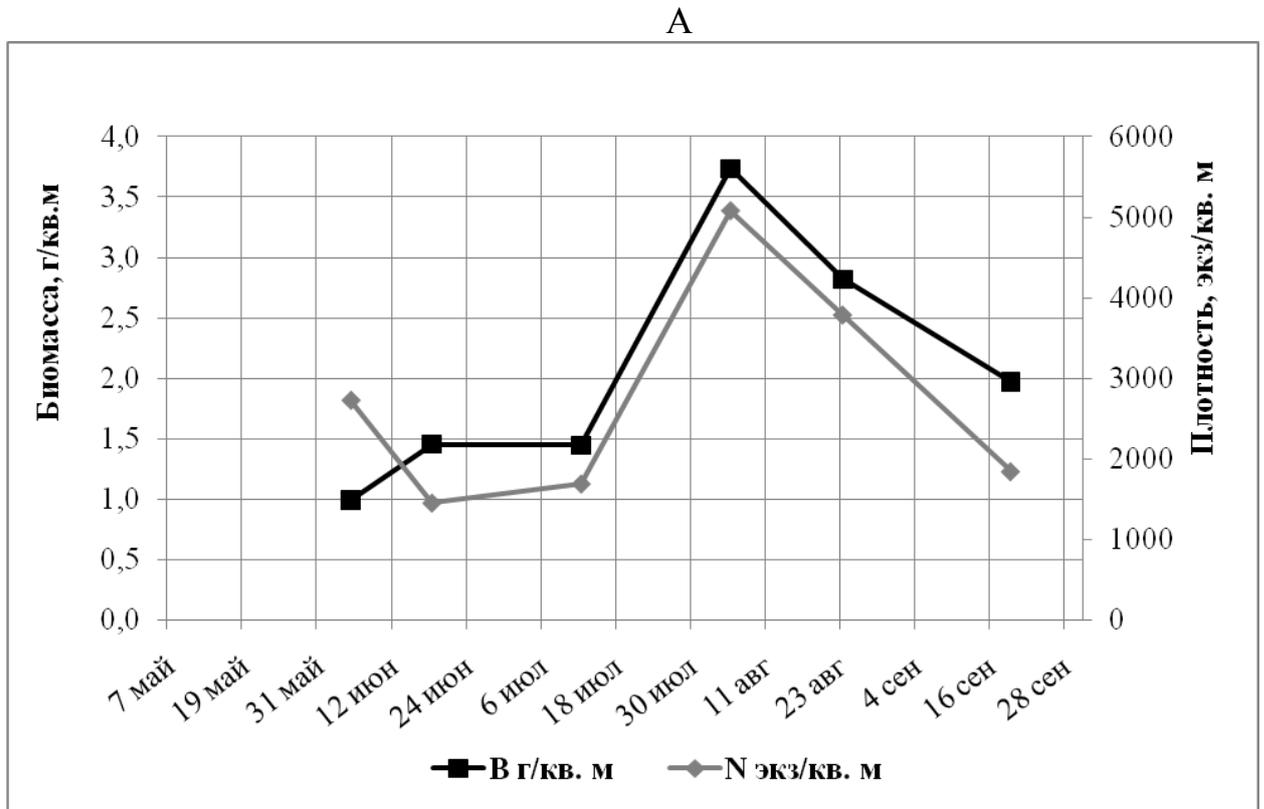


Рис. 14 Сезонная динамика плотности (N, экз./м<sup>2</sup>) и биомассы (B, г/м<sup>2</sup>) макрозообентоса в сообществе нижнего течения р. Ола в 2011 (А) и 2013 (Б) гг.

Биомасса была сопоставима с величинами, полученными для сообщества среднего течения в июле. Сезонные колебания плотности и биомассы в 2011 г. составили 1450–5083 экз./м<sup>2</sup> и 1,0–3,7 г/м<sup>2</sup>.

В 2013 г. сборы в нижнем течении реки охватывали более продолжительный период вегетационного сезона. Было выявлено два пика в весенне-летний период и в конце осени (рис. 14 Б), при этом, общая динамика плотности и биомассы совпадала. Первый пик количественных характеристик отмечен в конце мая, когда 16% плотности макрозообентоса приходилось на поденок *Cinygmula* sp., а 40% биомассы на веснянок *Arcynopteryx* sp. Второй пик в августе проходил без явного преобладания каких-либо таксонов, что согласуется со структурой данного сообщества, рассчитанной по среднегодовым данным (табл. 10). Наибольшую долю плотности в августе составили хирономиды *Mesorthocladius frigidus* (14,0%) и *Orthocladius* sp. (12,2%), которые отмечены в сообществе в 2011 г. в этот период. На величину биомассы наибольшее влияние оказали двукрылые типулиды (17%), лимонииды (7,4%) и поденки *Drunella triacantha* (9,4%), *Cinygmula* sp. (8,2%). Увеличение плотности в конце осени обеспечили поденки *Rithrogena* sp. (34,2%), веснянки *Taenionema japonicum* (24,6%) и представители сем. Chloroperlidae (20,4%). Биомассу в это время на 74% представляли типулиды, а также поденки и веснянки, преобладающие по плотности. Максимальные значения плотности и биомассы сообщества нижнего течения в 2013 г. уступали лишь величинам, полученным для сообщества верхнего течения осенью. Сезонная изменения плотности и биомассы в 2013 г. варьировали в пределах 1005–5888 экз./м<sup>2</sup> и 0,9–3,3 г/м<sup>2</sup> соответственно.

В сообществе устьевого участка реки в 2011 г. высокие значения плотности и биомассы зарегистрированы в период с конца июня до конца августа (рис. 15 А). Максимальное развитие биомассы и плотности макрозообентоса отмечено в августе. Пик биомассы обуславливали личинки хирономид *Euorthocladius* sp. (22,9%) и *Pagastia orientalis* (18,2%), пик

плотности – олигохеты (67,5%) и хирономиды *Orthocladius* sp. (16,4%). Максимальные значения количественного развития сообщества сопоставимы с показателями, полученными в августе для сообщества нижнего течения.

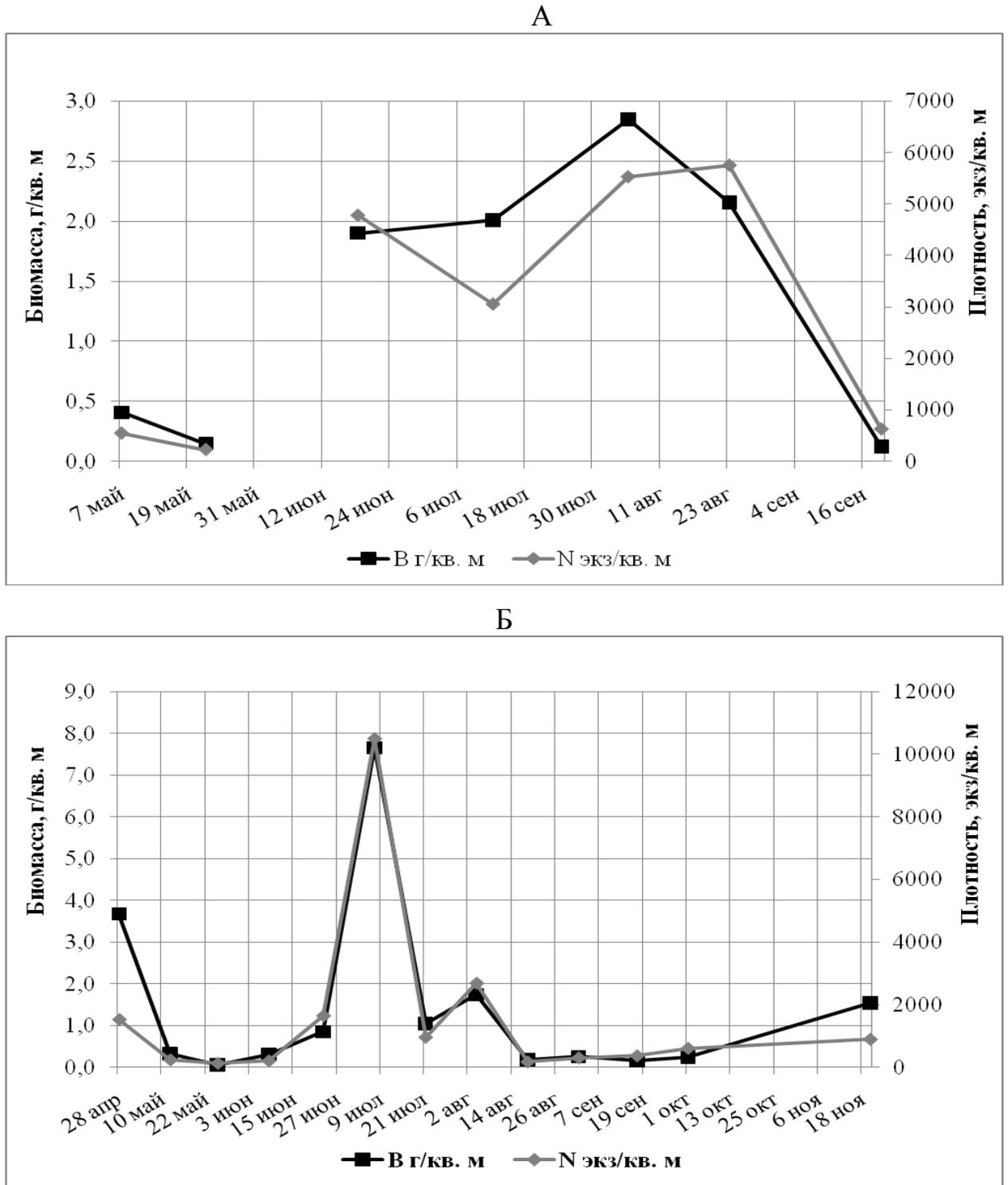


Рис. 15. Сезонная динамика плотности (N, экз./м<sup>2</sup>) и биомассы (B, г/м<sup>2</sup>) макрозообентоса в сообществе устьевого участка р. Ола в 2011 (А) и 2013 (Б) гг.

Сезонные изменения плотности и биомассы составили 224–5760 экз./м<sup>2</sup> и 0,1–2,8 г/м<sup>2</sup> соответственно.

Динамика сезонных изменений развития в 2013 г. совпадала, при этом наблюдался летний (максимальный) и зимний рост плотности и биомассы макрозообентоса (рис. 15 Б). В летний период основной пик пришелся на июль. Наличие высоких зимних значений количественных показателей прослеживалось после освобождения реки ото льда в конце апреля, и в период ледостава в ноябре. Летний пик плотности в июле был связан с развитием хирономид *Micropsectra* sp. (22,7%) и *Orthocladius* sp. (13,6%), а биомассы – типулид (25,9%), ручейников *Agapetus* sp. (12,8%) и хирономид *Micropsectra* sp. (12,7%). Весной, в конце апреля, основу плотности составляли хирономиды *Mesorthocladius frigidus* (22,5%), *Orthocladius* sp. (13,6%) и поденки *Cinygmula* sp. (11,5%), а биомассы в большей степени – веснянки *Taenionema japonicum* (27,9%) и хирономиды *Mesorthocladius frigidus* (15,4%). В конце осени в биомассе преобладали олигохеты (85,9%), а по плотности – хирономиды *Pseudodiamesa branicki* (23,2%) и, как и летом, *Orthocladius* sp. (19,6%), *Micropsectra* sp. (17,8%). Сезонные колебания плотности и биомассы на этом участке составили 128 – 10496 экз./м<sup>2</sup> и 0,9 – 3,3 г/м<sup>2</sup>. Максимальные значения плотности сопоставимы с показателями, полученными в 2013 г. для сообщества верхнего течения, а биомассы – с сообществом нижнего течения.

В целом, в вегетационный сезон 2011 г. максимальные значения биомассы находились в пределах 1,7–7,0 г/м<sup>2</sup> и соответствовали сообществам верховьев и верхнего течения. В 2013 г. изменения биомассы были кратно выше – 3,3–15,1 г/м<sup>2</sup> и отмечены в сообществах верхнего и нижнего течения. Амплитуда колебаний биомассы в течение года в каждом сообществе находилась в широких пределах и отличалась между годами (табл. 27).

Максимальные значения вариабельности биомассы в сообществах р. Ола многократно превосходят величины известные для других водотоков. Так, биомасса зооценозов крупной р. Сылва (Пермский край) варьировала в

диапазоне 4,1–33,3, при этом была выше в многоводный год (Паньков, 2004).

По данным Яныгиной (2013) в басс. р. Обь, биомасса макрозообентоса в

Таблица 27

Вариабельность биомассы (число раз) в сообществах макрозообентоса  
основного русла р. Ола в вегетационный сезон 2011 и 2013 гг.

Сообщество	2011 г.	2013 г.
Верховьев	182	34
Верхнего течения	10,5	83,7
Среднего течения	68	-
Нижнего течения	17,1	14,3
Устьевого участка	22,9	140

Примечание: «-» – разовые сборы.

течение сезона изменялась от 4-х до 55 раз. В р. Щугор (Северный Урал) разница сезонных показателей биомассы составляла 3 раза (Шубина, 1986; 2006). В р. Кедровая (юг Приморья) по данным 1972-1973 гг. биомасса менялась в 15,4 раза (Леванидов, 1977), а по данным 1979-1980 гг. – 10,2 раза (Кочарина и др., 1988). В руч. Контактный (басс. Верхней Колымы) сезонные значения биомассы изменялись в 9,2 раза (Самохвалов, 1996). В р. Кирпичная (Камчатка) в 1968-1969 гг. минимальная и максимальная за год биомасса различались в 3 раза (Леванидов и др., 1978а).

Динамика плотности и биомассы во многом зависит от развития беспозвоночных, входящих в состав сообществ. Вместе с тем, развитие и жизненные циклы определяются термическим режимом и гидрологическими особенностями водотоков. Известно, что экстремально низкие летние уровни воды в течение длительного времени (1-1,5 месяца) обуславливают гибель некоторых амфибионтов, а паводки или незначительные подъемы воды приводят к перераспределению донных организмов по всей образовавшейся площади, что снижает количественные показатели на отдельно взятых точках отбора (Vogatov, 1995). Известно также, что дрейф водных беспозвоночных в период паводков или катастрофических подъемов уровня воды усиливается, во многом за счет вымывания организмов макрозообентоса из грунта, что

приводит к нарушению состава и структуры сообществ макрозообентоса (Богатов, 1978, 1984, 2013). Попытки оценить связь уровня воды с динамикой количественных показателей сталкиваются с рядом трудностей. Одним из способов оценки связи между амплитудой колебания биомассы и уровнем воды, по нашему мнению, может быть использование многолетних данных. Кроме того, вероятным вариантом такой оценки, также может быть способ, учитывающий изменения площади дна. На речном участке определенной площади устанавливается сетка станций и наряду с сезонным отбором количественных проб макрозообентоса и дрефты, фиксируются изменения в площади дна, доступной для заселения. Таким образом, можно определить, как распределяются донные беспозвоночные в условиях смены площади речного дна, подходящей для заселения макрозообентосом. Однако в бассейне р. Ола такие исследования не проводились.

Наряду с воздействием абиотических факторов, в сообществах активно происходят естественные процессы роста и развития популяций, что, зачастую, не позволяет увидеть истинное влияние водного режима на динамику количественных показателей (при отсутствии катастрофических паводков и наводнений). Это особенно актуально для сообществ с летним ростом плотности и биомассы, когда максимальные показатели развития сообществ зачастую совпадают с подъемами уровня воды. В данном случае из абиотических факторов наибольшее влияние на динамику плотности и биомассы макрозообентоса, по-видимому, оказывает температура воды, а не изменения гидрологического режима. Поскольку известно, что развитие большого количества представителей макрозообентоса зависит от температуры воды.

Сообщество верхнего течения отличалось весенним и осенним пиками количественных показателей. Основную роль в структуре этого сообщества играли хирономиды *Diamesa tsutsuii*, веснянки *Taenionema japonicum* и поденки *Cinigmula* sp. На юге Приморья хирономиды *D. tsutsuii* имеют бивольтинный жизненный цикл с летней и зимней генерациями (Богатов,

1995). Особи зимней генерации вылетают с декабря по март, с пиком в феврале. На Сахалине имаго *D. tsutsuii* встречаются в марте, на Южных Курилах – в марте-апреле (Макарченко, 1985). В сообществе верхнего течения р. Ола личинки последней стадии развития и куколки *D. tsutsuii* в массе отмечены в октябре-ноябре; летом, готовых к вылету куколок или зрелых личинок не обнаружено. Это позволяет предполагать, что популяция *D. tsutsuii* в р. Ола имеет унивольтинный жизненный цикл с одной генерацией, вылет которой происходит в зимний либо ранневесенний период. Завершение развития этого вида и готовность к вылету в ноябре-декабре были отмечены нами и в верховьях р. Хасын (Магаданская обл.). Интенсивное развитие *D. tsutsuii* в осенне-зимнее время в значительной степени обуславливает зимний прирост биомассы в сообществе верхнего течения р. Ола.

Поденки рода *Cinygmula*, как правило, характеризуются унивольтинным жизненным циклом с зимней задержкой роста на личиночной стадии развития (Тиунова, 1993). Эти насекомые оказывают значительное влияние на обилие макрозообентоса в осенне-весенний период, поскольку основной их рост проходит именно в это время. В сообществе верхнего течения р. Ола доля их плотности изменялась от 26 до 69,5%, по биомассе они принадлежали к субдоминантам.

Веснянки *Taenioneta japonicum* обладают моновольтинным перенирующим циклом развития с длительным периодом роста с осени до весны без зимней задержки (Тесленко, 2014), что также влияет на показатели количественного развития сообщества верхнего течения р. Ола в это время. Таким образом, описанные особенности жизненных циклов доминирующих в структуре сообщества верхнего течения видов во многом определяют сезонную динамику количественного развития макрозообентоса, с двумя пиками в весенний и осенний период.

В сообществе верховьев основного русла р. Ола динамика количественных показателей определялась летним развитием

макрозообентоса. В структуре важное место занимали хирономиды *Arctodiamesa appendiculata* и веснянки *Nemoura arctica*. Как известно, вылет *A. appendiculata* приходится на июль (Макарченко, 1985), что соответствовало общей динамике количественных показателей рассматриваемого сообщества. Жизненный цикл *N. arctica* до сих пор не описан. Однако наличие в наших сборах личинок этого вида разных возрастов одновременно позволяет предполагать, что для него характерен семивольтинный тип жизненного цикла. Массовый вылет имаго *N. arctica* наблюдался в июне и июле, что и обусловило увеличение количественных показателей сообщества верховьев р. Ола летом. С повышением температуры воды в летний период связано развитие и ракообразных *Synurella* sp., достигающих максимальной биомассы к осени. Таким образом, на летний максимум обилия в сообществе верховьев во многом влияют жизненные циклы доминирующих в нем донных животных, связанных в своем развитии с ростом температуры.

В сообществах нижнего и устьевого участков р. Ола видовое богатство было выше, чем на других участках реки. В сообществах присутствовали виды, тяготеющие к относительно высоким температурам воды, например, поденки *Baetis* (A.) *sibiricus*, *Baetis fuscatus*, *Ephemerella ignita*, *E. aurivillii*, *D. triacantha*, *Syphlonurus* sp. Для онтогенеза перечисленных видов характерен летний рост личинок. Для некоторых видов поденок установлена зависимость их развития от температуры среды. Например, личинки *Baetis fuscatus* начинают расти при температуре воды выше 8<sup>0</sup>С (Тиунова, 1993).

Значительную долю плотности и биомассе сообществ нижнего течения и устьевого участка р. Ола составляли хирономиды, которые, в отличие от сообществ верховьев, были представлены видами из подсемейств Orthoclaadiinae и Chironominae. Для большинства из них характерны жизненные циклы с летним вылетом (Макарченко, 1985), что и обеспечивало устойчивый летний подъем плотности и биомассы макрозообентоса этих сообществ.

Таким образом, сообщества основного русла р. Ола классифицируются по превалирующему значению в них летнего (сообщества верховьев, нижнего течения и устьевое участка) или зимнего (сообщество верхнего течения) пика развития плотности и биомассы. Ключевым фактором, определяющим приуроченность пиков развития сообществ к тому или иному сезону года, является особенность жизненных циклов массовых видов беспозвоночных, входящих в состав сообществ. Однако, даже в сообществах, где максимальное количественное развитие связано с летним сезоном, наблюдаются несколько меньшие по значению осенние и весенние пики плотности и биомассы, свидетельствующие о зимнем пике в целом. В данном контексте на первое место вновь выходит динамика водного режима, а точнее, зависящая от него доступная для заселения площадь поверхности дна. Поздней осенью, в период ледостава, когда наступает период зимней межени, и происходит сокращение площади дна, за счет промерзания прибрежных мелководных участков, концентрация организмов на  $1 \text{ м}^2$  возрастает.

В сообществе верхнего течения естественная динамика развития летом имела довольно ровный характер, однако зимой численность и биомасса возрастали не только из-за особенностей жизненных циклов доминирующих здесь беспозвоночных, но и из-за сокращения доступной для заселения поверхности дна. Так здесь формировался зимний годовой максимум развития плотности и биомассы, превосходящий даже летние показатели более богатых видами сообществ нижнего течения р. Ола.

В сообществах нижнего течения, преобладающее число видов развивается летом, однако зимняя межень и ледовый режим также приводят к сокращению площади дна и как и в сообществе верхнего течения, происходит подъем показателей плотности и биомассы на  $1 \text{ м}^2$ , хотя и меньших по значению, чем в верховьях.

## **6.2. Пространственное распределение плотности и биомассы макрозообентоса**

В речной экологии одной из наиболее популярных концепций, в рамках которой отражены особенности и причины пространственного распределения биомассы бентоса, является концепция речного континуума (КРК). Согласно ей, сообщества достигают максимального развития в зоне перехода верхнего гетеротрофного участка реки в автотрофный участок среднего течения (Vannote et al., 1980). Было показано, что речные зоны, предложенные Иллиесом и Ботошаняну (1961, 1963), могут выступать альтернативой, предложенным в КРК порядкам рек (Леванидова и др., 1989). Таким образом, участки максимальной численности и биомассы бентоса соответствуют зонам эпи- и метаритрали (Богатов, 1995). Вслед за КРК стали появляться концепции и теории, первоначально противопоставляемые ей. Например, концепция динамики пятен (КДП), в которой скачки плотности и биомассы на разных участках объяснялись неравномерностью распределения макрозообентоса (Townsend, 1989). В настоящее время все существующие подходы рассматриваются, как дополняющие друг друга. Отправной точкой и ключевым моментом современной речной экологии, является положение о том, что по продольному профилю водотоков с изменением гидрологических, гидрографических и прочих абиотических факторов, происходит смена состава и структуры сообществ, а, следовательно, и их количественных характеристик.

Исследователями рек ДВ (особенно его южной части) показано, что распределение беспозвоночных животных в наиболее общих чертах сопоставимо с концепцией речного континуума (Пресноводная фауна..., 1977; Вшивкова, 1988; Леванидов, 1978; Леванидова и др., 1989; Вшивкова, Рязанова, 1998; Vshivkova, 1991). Минимальное видовое разнообразие, как правило, отмечается в верховьях, в зоне кренали. По мере продвижения вниз по течению разнообразие в сообществах увеличивается, заметно возрастает суммарная численность и биомасса макрозообентоса, достигая

максимальных значений, как правило, в зонах эпи- и метаритрали. В гипоритрали плотность макрозообентоса заметно снижается (Богатов, 1995). Известно также, что в нетипичных реках могут отсутствовать некоторые зоны или подзоны ритрали (Леванидова и др., 1989). Например, верхнее течение р. Плотникова (басс. р. Быстрая, Южная Камчатка), характеризуется как метаритраль. Горная река может состоять из кренали или кренали и части ритрали, а гипоритраль может отсутствовать или быть слабо выраженной. Такие отличия будут определять разницу в распределении количественных показателей в реках разного типа. В р. Начилова (Западная Камчатка), сообщество верхнего течения характеризуется более высокими показателями плотности и биомассы макрозообентоса (Чебанова, 2009), чем нижнего течения, что не типично и также может отражать смещение речных зон. В результате исследований в басс. р. Амур были выявлены менее значимые изменения количественных характеристик, связанные с экологическими особенностями отдельных речных участков. Было показано, что в нижнем течении наибольшие показатели плотности популяций встречаются на участках с заиленным дном, а наименьшие – на плотных грунтах. В предгорных и горных водотоках с гравийным и валунным субстратом плотность и биомасса может быть в 5 раз выше, чем на равнинных участках (Bogatov, 1995).

В р. Ола максимальные среднемесячные значения плотности и биомассы отмечены в сообществах, характеризующихся наибольшим видовым разнообразием, и включающих в себя участки экотонов. При этом наибольшая плотность населения отмечена в сообществе нижнего течения р. Ола, а наибольшая биомасса – в сообществе верхнего течения (табл. 28). Причина такой разницы в структуре сообществ состоит в том, что в нижнем течении преобладают хирономиды, а в верхнем – крупные виды беспозвоночных, такие как хищные веснянки и поденки *Ameletus* gr. *camtchaticus*, ручейники *Hydatophylax* sp., а также хирономиды *Diamesa*

*tsutsui*. Указанные сообщества соответствуют переходным участками между зонами эпи- и метаритрали и мета- и гипоритрали.

Таблица 28

Средняя плотность (N, экз./м<sup>2</sup>) и биомасса (B, г/м<sup>2</sup>) макрозообентоса в сообществах бассейна р. Ола за весь период исследований

Сообщество	N, экз./м <sup>2</sup> ±SD	B, г/м <sup>2</sup> ±SD
Верховьев	643,5±138,2	1,5±0,5
Верхнего течения	2456,2±726,9	4,9±1,3
Среднего течения	1708,9±733,0	1,6±0,5
Нижнего течения	3584,0±643,4	3,7±0,6
Устьевого участка	2307,0±676,5	1,7±0,5
р. Неорчан	889,2±225,0	1,1±0,3
р. Тоопчан	669,1±114,7	2,6±1,0
р. Донышко	1236,0±361,4	1,1±0,3
р. Маякан	2482,0±1272,3	3,1±1,9
р. Гайчан	1026,0±623,5	0,5±0,2
р. Ланковая	2632,5±2525,8	2,2±2,1
р. Танон	4324,0±1701,2	3,5±1,9

В притоках количественные показатели развития макрозообентоса варьировали по-разному. В основном эти изменения были сопоставимы с выявленными на прилегающих участках основного русла р. Ола. Так, среднемесячная плотность в сообществах устьевых участков рек Неорчан, Тоопчан и Донышко и среднемесячная биомасса в сообществе устья р. Тоопчан, занимали промежуточное положение между соответствующими показателями в сообществах верховьев и верхнего течения р. Ола. Однако в притоках Неорчан и Донышко биомасса была ниже, чем в обоих сообществах верхнего течения основного русла Олы. В сообществах притоков среднего течения р. Ола (реках Маякан и Гайчан) среднемесячная плотность и биомасса, также различалась. В сообществе устья р. Маякан плотность и биомасса были выше, чем в основном русле, и их показатели были сопоставимы со значениями, полученными для сообщества верхнего течения р. Ола. В сообществе устья р. Гайчан – ниже. Причем, среднемесячная биомасса сообщества устья р. Гайчан была наименьшей среди всех

исследованных участков. Среднемесячные значения плотности и биомассы сообщества устья р. Ланковая были схожими с показателями, полученными для устьевой части р. Ола, и незначительно их превосходили. В сообществе устья р. Танон значения плотности были максимальными среди всех исследованных участков басс. р. Ола, а вот значения биомассы схожими с величинами, полученными для сообществ устья р. Маякан и нижнего течения основного русла р. Ола.

Характер распределения количественных показателей макрозообентоса в сообществах басс. р. Ола в определенной степени зависит от структуры сообществ. Так в устье р. Тоопчан, величина биомассы была обусловлена присутствием крупных ручейников *Hydatophylax* sp. Влияние особенностей видовой структуры на величину плотности и биомассы было отмечено выше, при характеристике сообществ верхнего и нижнего течения основного русла р. Ола. Изменчивость структурных показателей в течение вегетационного сезона и между годами определяет и динамику распределения значений плотности и биомассы в пределах водотока. Наиболее точная оценка величины биомассы возможна только в результате анализа многолетних наблюдений, в противном случае представления о характере распределения плотности и биомассы в пределах водотока могут быть неполными (Алимов и др., 2013).

Учитывая изменчивость количественных показателей макрозообентоса, сложность и трудоемкость получения многолетних значений, провести сравнение величин количественного развития макрозообентоса между водотоками разных типов и регионов представляется возможным лишь по среднегодовым показателям. Основное внимание при этом уделяется величине биомассы. В литературе среднегодовые показатели развития макрозообентоса представлены, в основном, именно по этому критерию, поскольку для сравнения популяций организмов, различающихся по размерам, правильнее использовать величину биомассы, приходящуюся на

единицу площади (Уиттекер, 1980). Среднегодовые значения плотности и биомассы сообществ макрозообентоса в басс. р. Ола представлены в табл. 29.

Таблица 29

Среднегодовая плотность (N, экз./м<sup>2</sup>) и биомасса (B, г/м<sup>2</sup>) макрозообентоса в сообществах бассейне р. Ола в 2011 и 2013 гг.

Сообщество	2011		2013	
	N, экз./м <sup>2</sup>	B, г/м <sup>2</sup>	N, экз./м <sup>2</sup>	B, г/м <sup>2</sup>
Верховьев р. Ола	365	0,4	811	1,8
Верхнего течения р. Ола	1346	1,9	1509	3,4
Среднего течения р. Ола	2210	1,5	696	0,4
Нижнего течения р. Ола	2878	2,1	2215	2,0
Устьевого участка р. Ола	2932	1,4	1709	1,5
Устья р. Неорчан	733	1,0	631	0,9
Устья р. Тоопчан	443	1,5	537	2,0
Устья р. Донышко	1327	0,9	718	0,9
Устья р. Маякан	3845	5,0	1496**	1,8**
Устья р. Гайчан	1344	0,5	400**	0,3**
Устья р. Танон	10216	7,6	700**	0,6**
Устья р. Ланковая	2885	1,6	8640*	9,1*

Примечание: «\*» – пробы отобраны один раз за сезон; «\*\*» – пробы отобраны дважды за сезон.

В общих чертах характер распределения среднегодовых значений плотности и биомассы соответствуют распределению среднемесячных величин, полученных на основании данных за два года (табл. 28).

В водотоках юга Приморского края среднегодовая биомасса распределена следующим образом: предгорные реки умеренно-холодноводного типа – от 8,1 до 34,3 г/м<sup>2</sup>, предгорные реки холодноводного типа – от 3,3 до 30,6 г/м<sup>2</sup>, равнинные тепловодные реки – до 53, 3 г/м<sup>2</sup>, предгорные участки крупных рек – от 8,1 до 39,1 г/м<sup>2</sup> (Тиунова, 2003), при этом каких-либо закономерностей в географической изменчивости биомассы макрозообентоса рек не обнаружено. Основное значение в формировании биомассы макрозообентоса играют амфибиотические насекомые: ручейники, поденки и веснянки (Леванидов, 1969; Леванидова, 1982; Тиунова, 2007 и др.).

Среднегодовая биомасса макрозообентоса р. Кирпичной (Камчатка) составляла  $13,4 \text{ г/м}^2$  (Леванидов, 1978 а). Такая же биомасса была отмечена в водотоках на Северо-Западе Камчатки (хотя и по разовым сборам) и в предгорье Амура (Леванидов, 1969; Леванидов, 1978 б). Среднегодовая биомасса макрозообентоса по продольному профилю р. Начилова (басс. р. Большая, Западная Камчатка) менялась от  $10,0$  до  $21,4 \text{ г/м}^2$ , доминирующей группой являлись хирономиды. Среднегодовая биомасса в р. Щугор (Северный Урал) варьировала на плесах от  $1,3$  до  $4,1 \text{ г/м}^2$ , на перекатах – от  $6,6$  до  $9,9 \text{ г/м}^2$ ; основу биомассы составляли личинки хирономид, ручейников, поденок и мошек (Шубина, 1986).

В басс. р. Тауй (Магаданская обл., Охотоморское побережье) средняя за год биомасса макрозообентоса на разных участках реки составляла  $0,62\text{--}3,94 \text{ г/м}^2$ ; доминирующими группами являлись веснянки и поденки (Кочарина, Хаменкова, 2003). В басс. р. Хасын (Магаданская обл.) средняя биомасса макрозообентоса в верховьях реки не превышала  $1,1\text{--}3,8 \text{ г/м}^2$ ; хирономиды и поденки составляли основу сообществ (Хаменкова 2014 а, б). В ручьях басс. Верхней Колымы среднегодовая биомасса макрозообентоса варьировала от  $0,9$  до  $2,3 \text{ г/м}^2$ , доминировали хирономиды (Самохвалов, 1995). Согласно данным, полученным для малых водотоков восточной части Чукотского п-ва, биомасса макрозообентоса по разовым сборам изменялась от  $1,2$  до  $6,4 \text{ г/м}^2$ . Доминирующими группами при этом были хирономиды и поденки (Леванидов, 1976). В водотоках разного типа центральной Чукотки диапазон изменений биомассы составил  $0,03\text{--}5,2 \text{ г/м}^2$  (Засыпкина, 2011). Для рек верхнего течения р. Анадырь биомасса макрозообентоса изменялась в пределах  $0,06\text{--}6,0 \text{ г/м}^2$ ; основными группами макрозообентоса являлись хирономиды и поденки (Засыпкина, Самохвалов, 2011).

Таким образом, полученные нами данные свидетельствуют о том, что среднегодовая биомасса сообществ в басс. р. Ола сопоставима с таковой в водотоках северного Охотоморья, в особенности в реках Тауй и Хасын и значительно ниже, чем в реках южного Приморья и Камчатского п-ва.

Несмотря на то, что значения биомассы макрозообентоса р. Ола укладываются в известный для рек холодноводного типа диапазон, средние за год значения известны только для ограниченного числа водотоков, и они повсеместно на порядок выше. Среднегодовая биомасса в басс. р. Ола более всего сопоставима с нижней границей таковой, указываемой для рек холодноводного типа. Это означает, что их средние показатели могут быть существенно выше. Для водотоков Чукотского полуострова среднегодовые значения биомассы макрозообентоса неизвестны. Имеющиеся неполные сведения сопоставимы с показателями, указываемыми для рек Охотоморского побережья и ручьев басс. Верхней Колымы, однако, максимальные величины биомассы, выявленные в бассейне р. Ола, на Чукотке отмечены не были.

В работах В.Я. Леванидова (1979, 1981) были обоснованы фундаментальные отличия в характере экосистем лососевых рек трех субрегионов ДВ: южных районов, Камчатки и Крайнего Северо-Востока. Для южной части ДВ среднегодовая биомасса ритрона составляет  $30 \pm 10$  г/м<sup>2</sup>, для рек полуострова Камчатка –  $25 \pm 10$  г/м<sup>2</sup>, для рек Северо-Востока –  $5 \pm 2,5$  г/м<sup>2</sup>. В первом случае, в условиях резко изменчивой среды обитания, высокая биомасса речного макрозообентоса объясняется высоким видовым разнообразием. Во втором – маловидовые сообщества достигают высокого количественного развития, находясь в условиях стабильной среды обитания (естественная зарегулированность, обусловленная значительной долей грунтового питания) (Леванидова и др., 1989). Очевидно, что низкие значения биомассы в водотоках СВ ДВ обусловлены, как бедностью видового состава фауны, так и изменчивостью среды обитания. Однако данные о видовом разнообразии водотоков разных регионов ДВ с 80-х гг. XX века значительно пополнились. По накопленным к настоящему времени сведениям, разнообразие фауны амфибиотических насекомых в реках Тауской губы (северное побережье Охотского моря) превосходит таковое в водотоках Камчатки. При этом среднегодовые значения биомассы

укладываются в представления, сформулированные В.Я. Леванидовым (1979, 1981). Полученные нами данные также вполне согласуются с результатами исследований водотоков Корякского нагорья, р. Пенжины и Северо-Западной Камчатки (Леванидов и др., 1978 б). Возможно, это связано с особой ролью хирономид в структуре сообществ северных водотоков, где их высокое видовое разнообразие и богатство становится очевидным. При этом небольшая индивидуальная масса этих амфибионтов определяет низкие общие значения биомассы макрозообентоса северных рек, в отличие от южных регионов ДВ, где в сообществах ритрали доминируют крупные представители макрозообентоса (ручейники, поденки, веснянки и ракообразные). В реках Камчатки высокое значение в структуре сообществ хирономид наблюдается только в сообществах малых горных холодноводных водотоков, лимнокренов и лососевых ключей. В то время как в сообществах водотоков других типов преобладают поденки и веснянки (Чебанова, 2009).

## ГЛАВА 7. ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ МАКРОЗООБЕНТОСА В БАССЕЙНЕ РЕКИ ОЛА

В качестве одной из характеристик экосистем могут быть использованы показатели трофической структуры сообществ (Алимов, 2000). Развитие энергетического подхода 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, реально взаимодействующими элементами экосистемы служат не видовые популяции, а их функционально объединенные группировки (Винберг, 1983). Доминирование вида в разных сообществах свидетельствует лишь о степени его эврибионтности, но мало информативно в отношении установления особенностей сообщества. Смена доминирующих видов также не может служить поводом для изменения статуса рассматриваемой группировки без решения вопроса о том, какие конкретно изменения в структуре животного населения и сообщества в целом вытекают из этой смены (Баканов, 2005).

Простым выражением функциональной организации сообществ является построение их трофической структуры. Организмы макрозообентоса включают два трофических уровня: хищные и нехищные. В свою очередь Р. Меррит и К. Камминс (Merritt, Cummins, 1984), а затем и Дж. Морс с соавторами (Morse et al., 1994) выделяют среди нехищных беспозвоночных три категории по способу потребления пищи – измельчители, соскребатели и собиратели (коллекторы). Последние, в свою очередь, состоят из 2 подгрупп: фильтрующие коллекторы, улавливающие в сети взвешенный органический материал, и подбирающие коллекторы, собирающие с поверхности субстрата осадок из тонкого органического материала. По мнению В.Я. Леванидова (1981), группу измельчителей также следует разделить на подгруппы: макроизмельчителей, разрушающих целые опавшие листья и другие, еще не распавшиеся остатки, и

микроизмельчителей, разрушающих грубые остатки и превращающих их в средний и тонкий детрит. Преобладание пищевых частиц определенного размера и происхождения на первых трофических уровнях обеспечивают трофическую иерархию в структуре сообществ макрозообентоса, меняющих друг друга по градиенту условий среды по продольному профилю рек. Так, в соответствии с КРК, в верховьях рек, закрытых пологом деревьев, из-за недостаточного поступления света высока роль аллохтонного органического материала. Отношение первичной продукции к деструкции органических веществ здесь значительно меньше 1, что указывает на гетеротрофный тип метаболизма экосистемы (Богатов, 1995). Беспозвоночные представлены, главным образом, механическими измельчителями листового опада и собирателями детрита. Ниже по течению река становится шире, изменяется ее температурный режим, речная экосистема не затенена деревьями и меньше зависит от поступления аллохтонной органики. В сообществе консументов доминируют соскребатели перифитона, бентосные фильтраторы и собиратели. Биотическое разнообразие беспозвоночных на таких участках максимально. Считается, что экосистема здесь автотрофна. На равнинных участках рек течение замедляется, вода, как правило, становится мутной, что ослабляет процессы фотосинтеза. В толще воды появляются планктонные организмы, однако на большинстве трофических уровней видовое разнообразие снижается, и экосистема вновь становится гетеротрофной (Богатов, 2013).

Для большинства рек ДВ особенности продольного распределения сообществ макрозообентоса соответствуют классическим представлениям КРК (Богатов, 1995 и др.). Тем не менее, особенности продольной смены трофических группировок и пространственная организация сообществ с разной трофической структурой представлены лишь для небольшого числа водотоков (Кочарина, Тиунова, 1997; Тиунова, 2006). Показано, что в метаритрале малых рек умеренно холодноводного типа по биомассе доминируют фильтрующие коллекторы, в водотоках холодноводного типа –

коллекторы и соскребатели, а умеренно-тепловодного типа – хищники-соскребатели и соскребатели (Тиунова, 2006). Сообщества макрозообентоса р. Фроловка (басс. р. Партизанская, Приморский край, юг Дальнего Востока) включали пять трофических группировок: хищники, соскребатели, коллекторы-фильтраторы, коллекторы-подбиратели и измельчители. В зоне эфиритрали доминировали измельчители 59,9%, доля хищников была невысокой до 24,2%, значение скребущих и коллекторов-подбирателей было невелико, при полном отсутствии фильтраторов. В подзоне метаритрали доля хищников не изменилась, сократилась доля измельчителей, в два раза возросла доля соскребытелей, появились фильтрующие коллекторы. В подзоне гипоритрали доля соскребателей и фильтрующих коллекторов возросла до 30% и более, уменьшилась доля хищников. Установлено, что в р. Кедровая (Приморский край) зона перехода эфиритрали в метаритраль также сопровождалась сменой функционального лидера – измельчителей на хищников.

В водотоках северных районов ДВ трофическая структура сообществ известна лишь для некоторых участков басс. р. Тауй (Магаданская обл.) (Кочарина, Хаменкова, 2003). В сообществах верхнего течения р. Тауй и в сообществах нижнего течения рек Кава и Челомджа (их слияние образует р. Тауй) было выявлено пять трофических категорий донных беспозвоночных: хищники, измельчители, соскребатели, фильтрующие коллекторы и подбирающие коллекторы. Основной трофической группировкой являлась категория подбирающих коллекторов, они доминировали на всех участках. Доля коллекторов-фильтраторов менялась, но также была высока (до 55%). Доля хищников в разных сообществах составляла 9-47,1%. Наименьшим в трофической структуре было значение соскребателей и измельчителей, которые составляли 0,1–3,3% и 0,06–6,4%, соответственно.

Трофическая структура сообществ макрозообентоса в басс. р. Ола определена на основании классификации, включающей пять трофических категорий донных беспозвоночных по способу добывания пищи: хищники,

измельчители, соскребатели, фильтрующие коллекторы и подбирающие коллекторы (Леванидов, 1981; Леванидова и др., 1989; Кочарина, Тиунова, 1997; Merritt, Cummins, 1984; Morse et al., 1994; Kocharina, 1997).

### **7.1. Состав трофических группировок в сообществах макрозообентоса**

Трофические категории макрозообентоса были представлены на исследованных участках по-разному: иногда отдельные категории могли отсутствовать. Видовое богатство выделенных трофических групп в сообществах басс. р. Ола представлено в табл. 30. Наибольшим числом видов характеризовалась категория коллекторов-подбирателей, ее основу составили многочисленные виды хирономид. На втором месте по таксономической представленности находились хищники. Затем шли измельчители и соскребатели в которых отмечено примерно равное видовое богатство. Меньше всего видов выявлено в трофической группе коллекторов-фильтраторов.

По значению, занимаемому каждой трофической категорией в структуре рассматриваемых сообществ, в независимости от ее видового богатства, преобладало ограниченное число видов. Так, хищники в основном представлены веснянками сем. Perlodidae и Chloroperlidae, поденками *Drunella triacantha*, реже – некоторыми двукрылыми, планариями и клещами. Из измельчителей повсеместно преобладали веснянки сем. Carniidae, реже – двукрылые типулиды и лимонииды. В нижнем течении важное место среди измельчителей, наряду с уже перечисленными группами, занимали хирономиды *Cricotopus gr. tremulus*. В верховьях реки в этой группе доминировали веснянки сем. Nemouridae, ракообразные *Synurella* sp. и ручейники *Hydatophylax* sp. Соскребатели в сообществах басс. р. Ола, в основном, включали веснянок *Taenionema japonicum* и ручейников сем. Glossosomatidae (в сообществах нижнего течения р. Ола). Группу фильтрующих коллекторов составили мошки, хирономиды *Rheotanytarsus*

sp., ручейники *Brachycentrus* sp. и *Arctopsyche amurensis*. В категории коллекторов-подбирателей преобладали поденки сем. Neptageniidae, Baetidae,

Таблица 30

Видовое богатство трофических группировок в сообществах макрозообентоса в бассейне р. Ола в период исследований

Трофическая группа	Сообщество											
	Основное русло р. Ола					Притоки р. Ола						
	Верховье	Верхнее течение	Среднее течение	Нижнее течение	Устье	Р. Неорчан	Р. Тоолчан	Р. Доньшко	Р. Маякан	Р. Гайчан	Р. Ланковая	Р. Танон
Хищники	14	14	8	24	15	7	12	11	8	3	9	12
Измельчители	6	7	8	18	10	4	2	4	5	1	8	6
Соскребатели	8	12	3	19	10	8	8	6	4	1	4	6
Подбиратели	37	50	42	97	69	38	40	40	38	23	50	50
Фильтраторы	1	2	1	5	4	1	1	1	1	2	2	5
Всего:	66	90	62	163	108	59	63	62	56	30	73	79

Ameletidae и хирономиды, преобладающие в фауне макрозообентоса р. Ола.

Поскольку для некоторых участков басс. р. Ола сезонные сборы отсутствовали, построение и возможное сравнение трофической структуры выделенных сообществ проведено по данным, совпадающим по датам отбора проб. В 2011 г. это сборы за август-сентябрь, в 2013 г. – сборы за май и июль (рис. 16, 18).

## 7.2. Трофическая структура сообществ макрозообентоса основного русла

**2011 г.** В 2011 г. трофическая структура сообщества **верховьев** включала 4 трофические категории из 5 обнаруженных в басс. р. Ола. На этом участке отсутствовали соскребатели. Значение измельчителей и коллекторов-подбирателей было высоким и практически равным, они составили 41,1% и 45,4% соответственно (рис. 16). К измельчителям относились

ракообразные *Synurella* sp. и веснянки сем. Capniidae. Среди коллекторов-подбирателей преобладали олигохеты и поденки *Ameletus* sp. Реже других групп встречались фильтрующие коллекторы (9,7%) и хищники (3,8%).

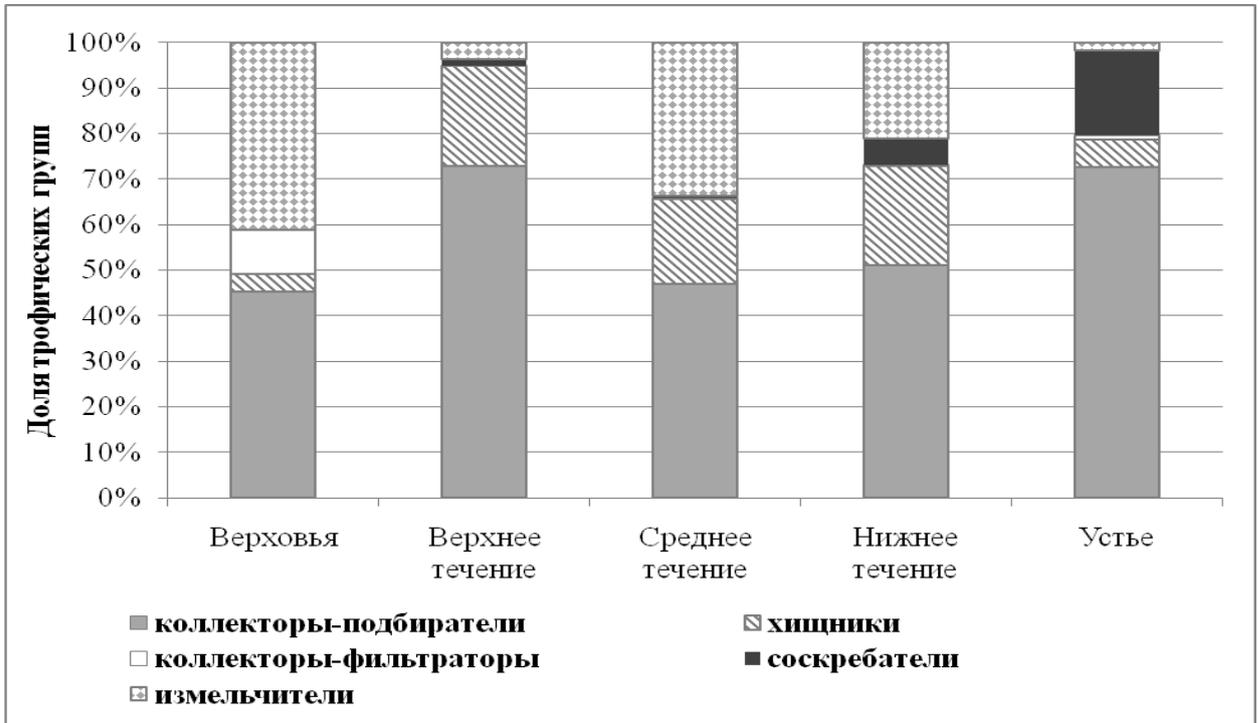


Рис. 16. Трофическая структура сообществ макрозообентоса основного русла р. Ола в августе-сентябре 2011 г.

В структуре **сообщества верхнего течения** так же, как в верховьях реки, было выявлено 4 трофические категории (рис. 16). Однако место фильтрующих коллекторов здесь заняли соскребатели, отсутствующие выше по течению. На этом участке возросло значение подбирающих коллекторов и хищников, до 72,8% и 22,2% соответственно. Категория коллекторов-подбирателей была представлена разнообразно, преобладали в ней поденки *Cinygmula* sp., доминирующие в структуре. Основу хищников составили веснянки *Diura* sp. и *Arcynopteryx* sp., при этом значение измельчителей снизилось до 3,6%, в сравнении с 41,1% в верховьях.

В **сообществе среднего течения** состав трофических групп, как и в сообществе верхнего течения, включал коллекторов-подбирателей, хищников, измельчителей и соскребателей. Значение хищников практически не изменилось, они составили 18,7% биомассы (рис. 16). Из них преобладали

поденки *Drunella triacantha* и веснянки *Arcynopteryx* sp., *Isoperla* sp. А вот участие в структуре подбирающих коллекторов снизилось до 47%, за счет возросшего значения измельчителей (до 33,7%). Из коллекторов-подбирателей, как и в сообществе верховьев, важная роль принадлежала поденкам *Cinygmula* sp., категорию измельчителей формировали двукрылые Limoniidae.

**В сообществе нижнего течения** выявлены все 5 трофических категорий, из них наименьшее значение приходилось на коллекторов-фильтраторов, 0,2% (рис. 16). Доля хищников сохранилась на уровне показателей, полученных для сообществ верхнего и среднего течения (21,8%). Среди хищников преобладали поденки *Drunella triacantha*, веснянки *Plumiperla diversa*, двукрылые сем. Empididae и клещи. Практически неизменным, в сравнении с сообществом среднего течения, осталось значение подбирающих коллекторов (51%), из них доминировали поденки сем. Heptageniidae (*Cinygmula* sp. и *Rithrogena* sp.) и хирономиды подсем. Orthoclaadiinae. Участие измельчителей снизилось до 21,1% за счет увеличения доли соскребателей (5,7%). Состав измельчителей включал хирономид *Cricotopus* gr. *tremulus*, *Polypedilum* sp., ручейников *Hydatophylax* sp.

Трофическая структура **сообщества устьевого участка р. Ола** характеризовалась значительными переменами (рис. 16). Доля подбирающих коллекторов достигла 72%, как и в сообществе нижнего течения, за счет обилия хирономид сем. Orthoclaadiinae. Участие измельчителей снизилось до минимальных значений (1,7%) среди всех сообществ продольного профиля основного русла р. Ола. На хищников пришлось 6,1%, что лишь немного превысило их участие в структуре сообщества верховьев. Отличительной чертой трофической структуры сообщества устьевого участка является наибольшая среди всех сообществ, доля соскребателей, из которых преобладали ручейники сем.

Glossosomatidae. Значение фильтрующих коллекторов было невысоким (1,1%).

**2013 г.** В весенне-летний период 2013 г. в сообществе **верховьев** основу трофической структуры составляла категория измельчителей (76%), с явным преобладанием типулид. Доля коллекторов-подбирателей и хищников схожа и не превышала 12%. Из подбирателей преобладали олигохеты и хирономиды *A. appendiculata*, из хищников – планарии. Доля коллекторов-фильтраторов составила 0,3%, а соскребателей – 2,3% (рис. 17).

Структура сообществ **верхнего, среднего и нижнего течения** р. Ола оказалась схожей. Для этих сообществ, как и в 2011 г. отмечена высокая степень участия подбирающих коллекторов и хищников, небольшая доля биомассы приходилась на измельчителей и коллекторов-фильтраторов. Значение соскребателей возрастало от сообщества верхнего течения к сообществу нижнего течения. Основу коллекторов-подбирателей в сообществе верхнего течения составили поденки *Ameletus* gr. *camtchaticus*, в сообществе среднего течения – поденки *Ameletus* gr. *camtchaticus* и хирономиды *Mesorthocladius frigidus*, в сообществе нижнего течения – поденки *Ameletus* sp., *Cinygmula* sp. и хирономиды *Micropsectra* sp. Из хищников повсеместно преобладали веснянки: в верхнем течении – *Pictetiella zwicki*; в среднем течении – *Plumiperla diversa*; в нижнем течении – *Arcynopteryx* sp.

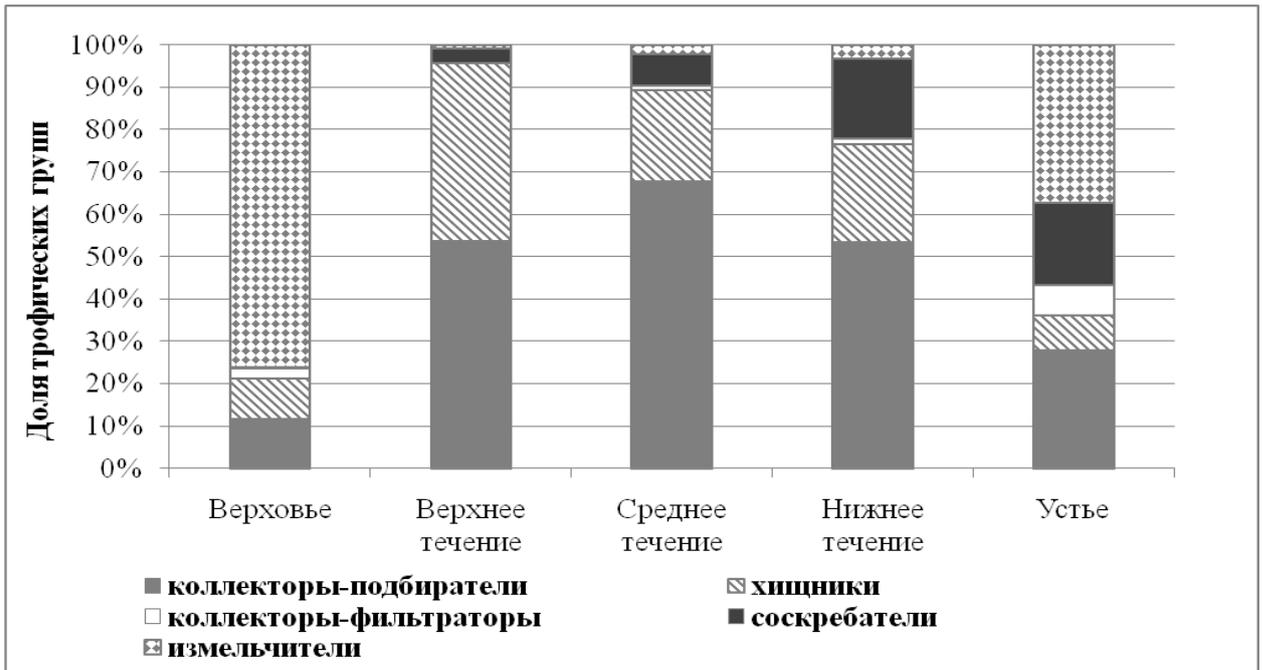


Рис. 17. Трофическая структура сообществ макрозообентоса основного русла р. Ола в мае, июле 2013 г.

**В сообществе устьевой части р. Ола**, в сравнении с вышерасположенными сообществами возросло значение измельчителей до 37,7%, а вот значение коллекторов-подбирателей и хищников снизилось до 27,8% и до 8,2% соответственно. Основу коллекторов-подбирателей составили хирономиды *Micropsectra* sp. и *Orthocladius* sp., а также поденки *Cinygmula* sp. и *Baetis fuscatus*. Измельчители были представлены в основном типулидами. На категорию соскребаателей, как и в сообществе нижнего течения пришлось 19%, в ней преобладали ручейники *Agapetus* sp.

Отличительной чертой трофической структуры сообществ макрозообентоса р. Ола и ее притоков, является низкое значение коллекторов-фильтраторов и преобладание коллекторов-подбирателей, что обусловлено обилием личинок хирономид. Ранее было отмечено, что причиной смены функционального лидера в сообществах метаритрали холодноводных и умеренно-холодноводных рек Приморья являлось изменение доли хирономид в их структуре (Леванидова и др., 1989; Тиунова, 2006). Участие в трофической структуре измельчителей, соскребаателей и

хищников менялось в сообществах в зависимости от их расположения по продольному профилю реки.

На основании соотношения доминирующих трофических группировок в составе сообществ основного русла р. Ола по продольному профилю реки можно выделить три участка, соответствующих определенным ранее подзонам эпи-, мета- и гипоритрали. В трофической структуре сообщества эпитритрали в верховье р. Ола преобладали коллекторы-подбиратели и измельчители. Сообщества метаритрали верхнего, среднего и нижнего течения р. Ола характеризовались схожим соотношением трофических группировок и доминированием коллекторов-подбирателей и хищников. В сообществе гипоритрали, на устьевом участке р. Ола, преобладали коллекторы-подбиратели и соскребатели. Такая смена трофической организации сообществ р. Ола, в целом, соответствует динамике трофической структуры сообществ ритрали рек холодноводного и умеренно-холодноводного типа Приморского края.

### **7.3. Трофическая структура сообществ макрозообентоса в притоках**

**2011 г. В сообществе устьевого участка р. Неорчан** трофическая структура более всего была схожа с таковой в устье р. Ола и характеризовалась абсолютным доминированием коллекторов-подбирателей, только они были представлены, в основном, олигохетами и хирономидами *Diamesa* sp. Коллекторы-подбиратели составляли 89% биомассы макрозообентоса (рис. 18). Участие остальных групп было невысоким. В отличие от сообщества устья р. Ола, в сообществе р. Неорчан снизилось значение соскребателей, что роднит его с сообществами других притоков верховьев.

В трофической структуре **сообщества р. Тоопчан** значение измельчителей, оказалось наибольшим, среди всех сообществ басс. р. Ола. На их долю пришлось 87% биомассы и представлены они доминирующими ручейниками *Hydatophylax* sp. Участие хищников сопоставимо с

показателями, полученными для сообщества р. Неорчан (3,5%). Доля коллекторов-подбирателей составила 8,9%, среди них преобладали поденки *Baetis bicaudatus* и хирономиды *Diamesa* sp.

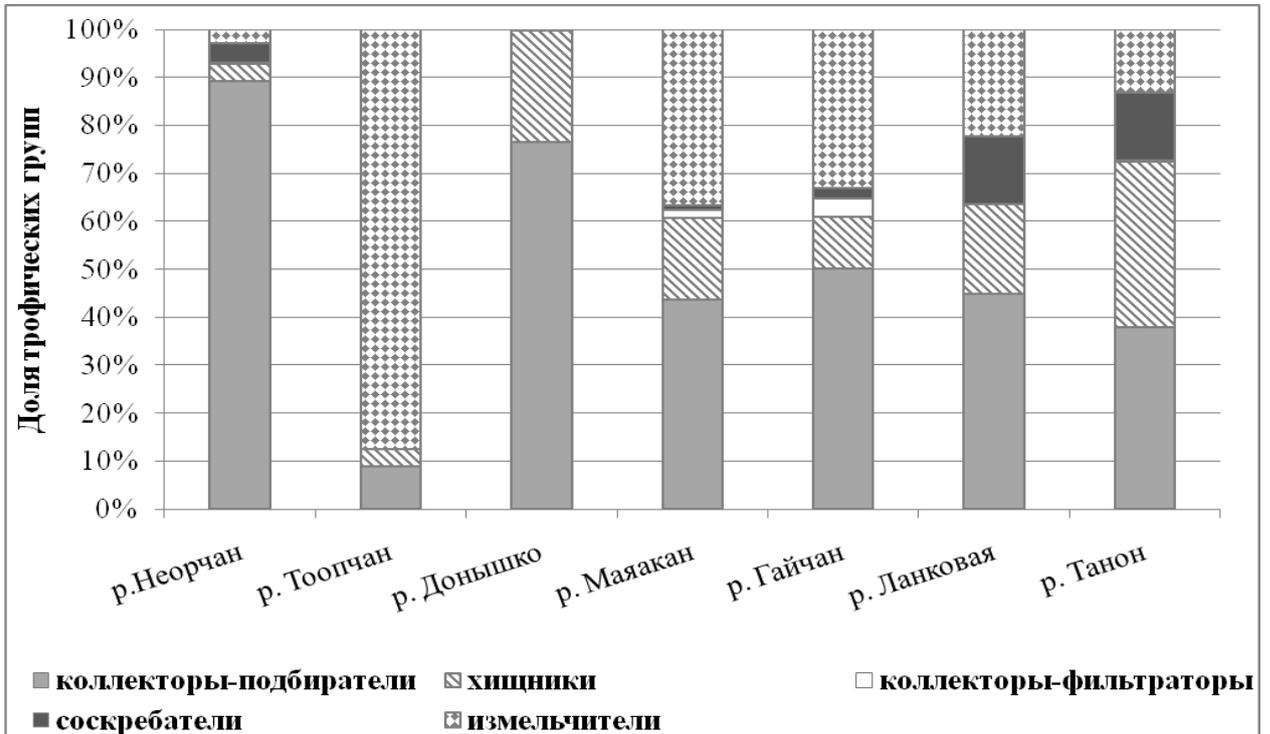


Рис. 18. Трофическая структура сообществ макрозообентоса в притоках р. Ола в августе-сентябре 2011 г.

Трофическая структура сообщества р. Донышко представлена 4 трофическими категориями. Значение соскребателей и измельчителей оказалось настолько низким (1,6%), что можно сказать об абсолютном доминировании коллекторов-подбирателей и хищников. Из первых преобладали поденки *Cinygmula* sp. и *Baetis bicaudatus*, а из хищников – веснянки *Arcynopteryx* sp.

Структура сообществ рек Маякан и Гайчан характеризовалась сходством между собой и сообществом основного русла среднего течения р. Ола (рис. 16-18). Преобладающее положение занимали подбирающие коллекторы и измельчители. Основу первых составили поденки *Ameletus inopinatus inopinatus* и хирономиды *Orthocladius* sp. в р. Маякан и те же виды поденок и хирономиды *Thienemmaniella* sp. в р. Гайчан. Измельчители в обоих водотоках представлены двукрылыми сем. Limoniidae.

Отличием трофической структуры сообществ макрозообентоса рек Маякан и Гайчан от основного русла стало относительно более высокое значение соскребателей (соответственно 1,1% в р. Маякан и 2,2% в р. Гайчан).

Структура **сообщества р. Ланковая** схожа со структурой сообщества нижнего течения основного русла р. Ола (рис. 16-18). Не смотря на то, что в обоих сообществах выявлены все 5 трофических категорий, доля соскребателей не превышала 0,5%. Основу сообщества р. Ланковая составляли коллекторы-подбиратели (44,7%), наибольшая доля в этой категории приходилось на хирономид *Orthocladius* sp. и *Micropsectra* sp. Хищники и измельчители составили соответственно 18,9% и 22,2%. Среди хищников преобладали клещи, цератопогониды и веснянки *Diura* sp., а среди измельчителей – ручейники *Hydatophylax* sp. и хирономиды *Polypedium pedestre*.

Трофическая структура **сообщества р. Танон** (рис. 18) схожа с таковой р. Ланковая и соответственно со структурой сообщества нижнего течения р. Ола. Только значение измельчителей и коллекторов-подбирателей снизилось в р. Танон соответственно до 13,1% и 37,9%, за счет увеличения категории хищников до 34,4%, что является максимальным показателем для хищников среди всех рассмотренных сообществ. Измельчители представлены лишь двукрылыми лимонидами, среди коллекторов-подбирателей преобладали хирономиды *Mesorthocladius frigidus* и поденки *Rithrogena* sp. Среди хищников доминировали веснянки *Diura* sp.

**2013 г.** Трофическая структура **сообщества р. Неорчан** характеризовалась доминированием подбирающих коллекторов (52,4%), высоким значением измельчителей (22,6%) и соскребателей (18,8%) (рис. 19). Доля хищников невелика (4,5%), но еще меньше доля коллекторов-фильтраторов (1,5%). Основу подбирателей составили поденки *Cinygmula* sp., измельчителей – ракообразные *Synurella* sp., среди соскребателей доминировали хирономиды *Hydrobaenus* sp.

В структуре **сообщества р. Тоопчан** выявлено 4 трофические категории, из них на долю фильтраторов приходилось только 0,1%. Основу трофической структуры составили измельчители (34,5%) и коллекторы-подбиратели (54,9%). Доля хищников не превышала 10,4% биомассы. Категория измельчителей, в основном, представлена типулидами, категория подбирателей – поденками *Ameletus* sp., *Cinygmula* sp. и хирономидами *Diamesa tsutsui*. Среди хищников преобладали веснянки *Pictetiella zwicki*.

В структуре **сообщества р. Донышко** (рис. 19) выявлено преобладание коллекторов-подбирателей (77,5%) и хищников (21,5%), а вот участие измельчителей и соскребателей было незначительным (0,3% и 0,7% соответственно). В составе подбирателей доминировали поденки *Cinygmula* sp., в составе хищников – веснянки *Paraperla lepnevae* и поденки *Drunella triacantha*.

**Сообщество р. Маякан** по доле хищников (24,2%) и соскребателей (7,7%), а также по ведущей роли коллекторов-подбирателей (50,2%) схоже с трофической структурой сообщества среднего течения р. Ола (рис. 19). Более низкая, чем в основном русле, доля подбирателей обусловлена возросшим значением в макрозообентосе р. Маякан измельчителей (до 17,6%). В составе коллекторов-подбирателей преобладали поденки *Baetis fuscatus* и хирономиды *Pagastia* sp., в составе хищников – планарии и двукрылые сем. Empididae, в составе измельчителей – лимонииды.

Структуру **сообщества р. Гайчан** формировали организмы, принадлежащие трем трофическим категориям: коллекторы-подбиратели, хищники и коллекторы-фильтраторы. Из них значение фильтраторов и хищников сопоставимо, 11,4% и 8,6% соответственно. Основная роль принадлежала подбирающим коллекторам – 79,9%, среди которых преобладали поденки *Ameletus* gr. *camtchaticus* и *Cinygmula* sp.

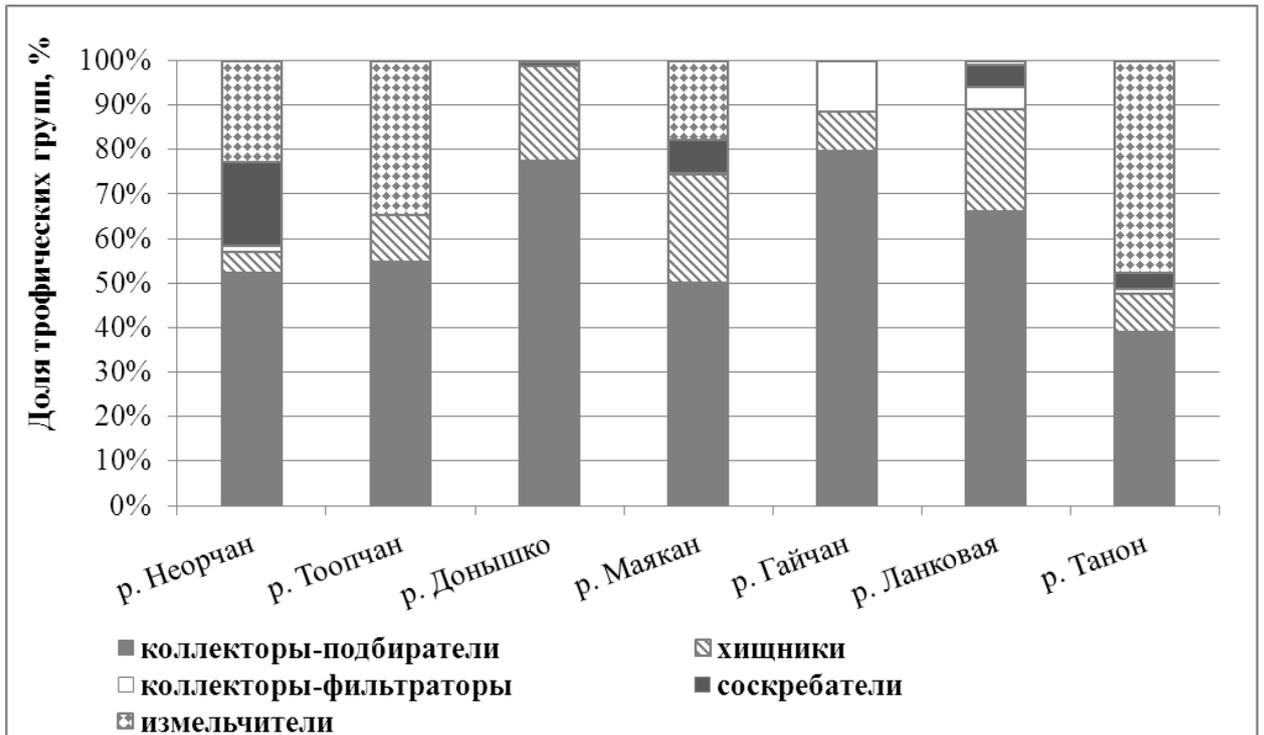


Рис. 19. Трофическая структура сообществ макрозообентоса в притоках р. Ола в мае, июле 2013 г.

В трофической структуре сообщества **р. Ланковая**, также как и в большинстве других, преобладали коллекторы-подбиратели (66,4%) (рис. 19). Значение хищников (22,9%) схоже с их участием в трофической структуре сообществ среднего и нижнего течения р. Ола, а также сообществ притоков Донышко и Маякан. Доли соскребателей и фильтраторов оставались одинаково невысокими – 4,9%, а измельчителей – наименьшей, 0,9%. Среди коллекторов-подбирателей преобладали олигохеты и поденки *Ephemerella mucronata*, среди хищников – веснянки *Isoperla* sp.

В сообществе **р. Танон** основными трофическими категориями были измельчители (47,6%) и коллекторы-подбиратели (39,1%) (рис. 19). Хищники составили 8,6% биомассы, соскребатели – 3,5%, коллекторы-фильтраторы – 1,1%. Измельчители представлены, в основном типулидами, коллекторы-подбиратели – хирономидами *Micropsectra* sp. и *Pagastia orientalis*, хищники – хирономидами таниподинами и веснянками *Alloperla* sp.

Трофическая структура сообществ макрозообентоса притоков во многом соответствовала иерархии трофической структуры сообществ основного русла р. Ола в месте их впадения. Так сообщество р. Тоопчан функционально подобно сообществу эфиритрали в верховье р. Ола по высокой доле измельчителей.

Трофическая структура сообщества р. Донышко сходна с таковой сообщества верхнего течения р. Ола (переходная зона между эпи- и метаритралью) по преобладанию коллекторов-подбирателей и хищников.

Трофическая структура сообщества р. Неорчан, характеризовалась наибольшим своеобразием, в сравнении с сообществами других притоков верхнего течения р. Ола. В период исследований она близка структуре сообщества устьевого участка основного русла р. Ола (гипоритраль).

Сообщества притоков среднего течения р. Ола, рек Маякан и Гайчан, в 2011 г. по своей функциональной организации близки сообществу среднего течения основного русла Олы (метаритраль). В 2013 г. сообщество р. Маякан, сохраняло общие черты трофической структуры с сообществом основного русла, отличаясь от нее более высокой долей измельчителей. А вот трофическая структура сообщества р. Гайчан выделялась среди всех исследованных участков басс. р. Ола доминированием коллекторов-подбирателей и полным отсутствием измельчителей и соскребателей, при этом доля коллекторов-фильтраторов была максимальной среди всех сообществ.

Трофическая организация сообщества р. Ланковая соответствовала сообществам метаритрали р. Ола и, в то же время, имела некоторые черты гипоритрали устьевого участка основного русла. Так в 2011 г., в р. Ланковая, как и в метаритрали основного русла р. Ола, отмечено преобладание коллекторов-подбирателей, хищников и измельчителей, при этом доля соскребателей была сопоставима с их долей в сообществе устьевого участка р. Ола. В 2013 г. относительные величины коллекторов-подбирателей и хищников схожи с теми, что отмечены в сообществах метаритрали основного

русла р. Ола, а значение коллекторов-фильтраторов соответствовало их участию в структуре сообщества гипоритрали на устьевом участке р. Ола.

Сообщество р. Танон в 2011 г. характеризовалось функциональным сходством с сообществом р. Ланковая, отличаясь от него более высокой долей хищников. В 2013 г. трофическая структура сообщества р. Танон, по соотношению лидирующих групп подбирателей, хищников и измельчителей более всего была схожей со структурой сообщества устьевого участка основного русла р. Ола.

#### **7.4. Стабильность трофической структуры**

По имеющимся литературным данным соотношение лидирующих трофических группировок в метаритрали сохраняется вне зависимости от сезона (Тиунова, 2006). В период наших исследований в структуре сообществ басс. р. Ола лидирующие трофические группировки также сохраняли свое значение. Изменения затрагивали только те трофические категории, которые не являются ключевыми на конкретном участке. Например, в сообществах мета- и гипоритрали менялась доля измельчителей. В соответствии с классическими представлениями их доля в структуре может повсеместно увеличиваться осенью, в период листопада. Однако полученные нами данные не подтверждают это положение. В сообществах основного русла р. Ола значение измельчителей возрастало в метаритрали до 33% осенью 2011 г. и в эпи- и гипоритрали до 76% и 37% биомассы соответственно в весенне-летний период 2013 г. Динамика степени участия в структуре сообществ этой трофической категории, в основном, была связана с развитием личинок двукрылых лимонид и типулид. Согласно существующей классификации они являются измельчителями грубого органического материала в виде мелких древесных остатков и пр. (исключая мягкие части листьев) (Allan, 1995). Органическое вещество такого характера не зависит от времени года, его содержание в водотоке в большей степени регулируется динамикой водного режима. Похожая картина складывалась и в притоках. Например,

высокая доля измельчителей зарегистрирована в реках Тоопчан (более 80%), Маякан (36,6%), Гайчан (32,9%) в августе-сентябре и в реках Неорчан (22%), Тоопчан (34%), Маякан (17,6%) и Танон (47,6%) в мае, июле 2011 г.

На основании сезонных сборов, для сообществ верховьев, верхнего и нижнего течения основного русла р. Ола построена среднегодовая трофическая структура за период исследований (рис. 20, 21).

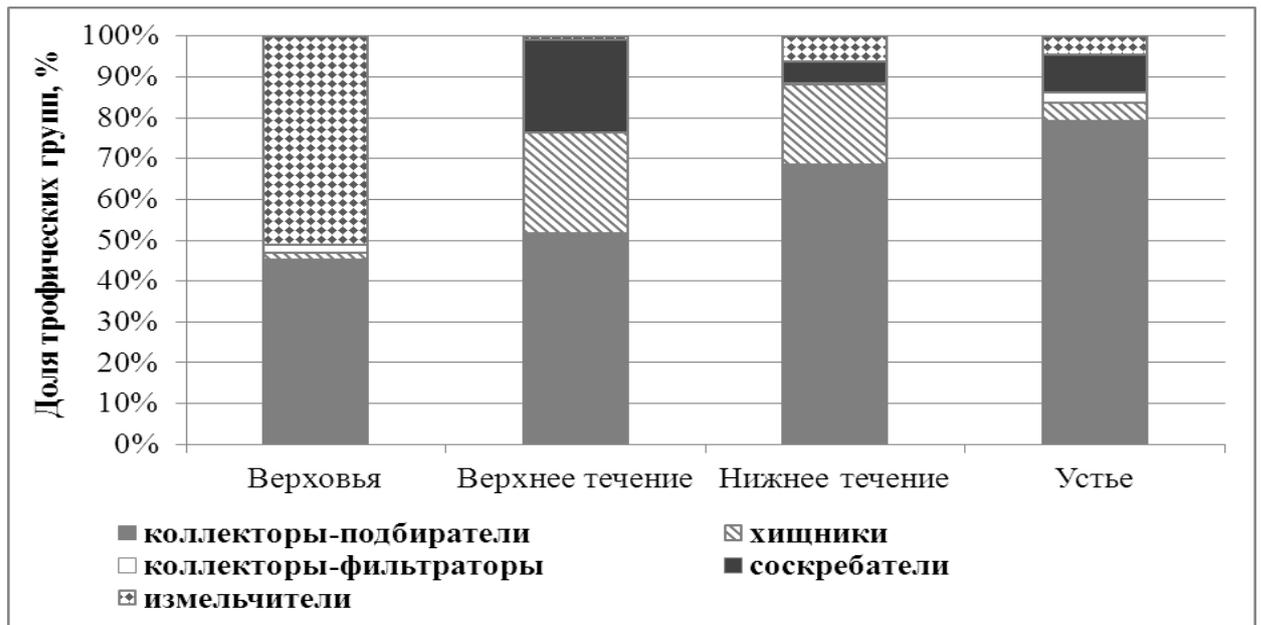


Рис. 20. Трофическая структура сообществ основного русла р. Ола в 2011 г.

Полученные данные свидетельствуют, что, трофическая структура сообществ макрозообентоса, не смотря на динамичность их видового состава, биомассы и плотности, остается относительно стабильной. Общий облик иерархии лидирующих трофических группировок, отражающий их значение в структуре сообществ, сохраняется без значимых изменений в период исследований. Так, по сезонным данным, в сообществе верховьев (эпиритраль), как в 2011 г., так и в 2013 г., преобладали измельчители и коллекторы-подбиратели; в сообществе верхнего и нижнего течений (метаритраль) – хищники и коллекторы-подбиратели; основу сообщества устьевого участка (гипоритраль) составляли коллекторы-подбиратели, и относительно постоянным было значение соскребателей.

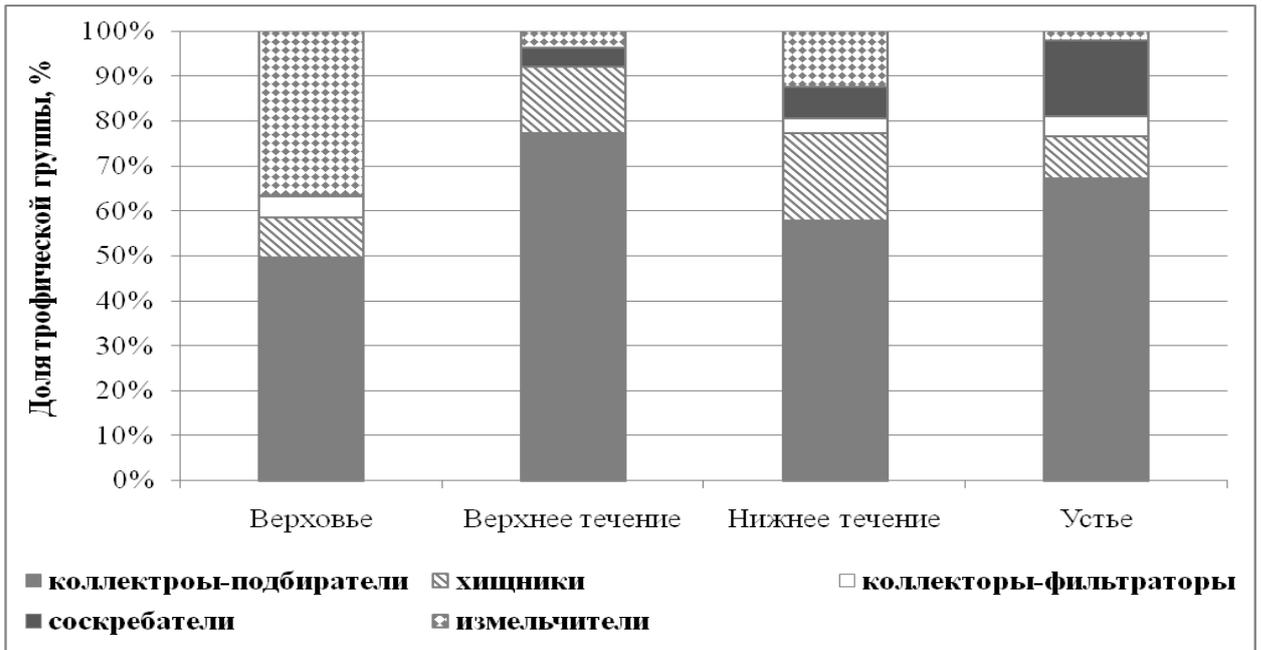


Рис. 21. Трофическая структура сообществ основного русла р. Ола в 2013 г.

На состав трофических группировок макрозообентоса влияет присутствие органического вещества определенного размера и происхождения (автохтонного и аллохтонного). Согласно существующей классификации выделяют СПОМ (coarse particular organic matter) – грубый органический материал, преимущественно аллохтонного происхождения с размером частиц более 1 мм; и FPOM (fine particular organic matter) – мелкий органический материал автохтонного и аллохтонного происхождения, растительного и животного характера, размер частиц 50 мкм – 1мм и UPOМ (ultra-fine particular organic matter) – ультра тонкий органический материал, также комплексного происхождения и состава с размером частиц 0,5-50 мкм (Vannote et al., 1980; Allan, 1995). Доминирование и содоминирование в верховьях рек измельчителей подчеркивает значение для макрозообентоса на этих участках СПОМ аллохтонного происхождения. Водосборы рек в верховьях закрыты пологом деревьев, что затрудняет доступ света и развитие автохтонного органического вещества. В верховьях рек, протекающих по безлесным ландшафтам, происходит смещение функциональных зон, СПОМ не достигает речного русла, и участок реки, где измельчители составляют основу трофической организации сообщества, отсутствуют (Minshall et al.,

1985). О возможном смещении речных зон или отсутствия некоторых из них в неклассических водотоках отмечалось и ранее (Леванидова и др., 1989). В верховьях р. Ола, участков затененных пологом деревьев нет, тем не менее, зона эпитритали выделяется в соответствии с классическими представлениями. Такая ситуация позволила предположить, что функциональная организация макрозообентоса в реках зависит не только от доступа света, но и от температуры воды и порядка водотока. Какой из факторов является лимитирующим в конкретных условиях, во многом определяется типом водотока и его территориальной (географической) приуроченностью. Например, в северных реках, где доступ света неограничен, а реки, в основном, классифицируются, как ультрахолодноводные, вероятно, значение температурного фактора в них возрастает.

Поступление в речные системы аллохтонной органики наземного происхождения лимитировано пограничным прибрежным участком, т.е. ее общий объем, поступающий в речную систему, имеет относительно постоянные значения для разных речных зон. Если это так, то тогда что провоцирует смену СПОМ, преобладающего в верхней части ритрала, на ФРОМ в метаритрала?

Органическое вещество аллохтонного происхождения в лососевых водотоках можно разделить на два типа: привносимое с поверхности земли и стадами проходных лососевых рыб в период их нерестовых миграций. Если органическое вещество, поступающее с листовым опадом, как указывалось выше, имеет относительно стабильный объем, то количество лососей, остающихся после нереста в разных речных зонах, отличается. Миграционная активность лососей приурочена к участкам расположения нерестилищ, имеющим видовую специфику. В верховьях рек, в зоне кренали и эпитритали их значение минимально, и может проявляться только в годы аномально высокой численности лососевых. Таким образом, рассматривая поступление аллохтонного вещества наземного происхождения, как

величину постоянную, и крайне низкое значение в верховьях рек проходных лососей, необходимо определить, что может меняться в продольном профиле рек так, что значение СРОМ снижается и возрастает значение ФРОМ. Вниз по течению происходит увеличение порядка реки, расхода воды и площади речного русла. Таким образом, в верхнем течении ширина русла небольшая, речное дно часто представлено каменистыми участками, река не имеет больших глубин, это способствует задержке большей части поступающего грубого органического вещества на небольших площадях речного русла в верховьях. По направлению к устью реки, объем поступающей аллохтонной органики наземного происхождения сохраняется, а расход воды и доступные площади в зоне рипали увеличиваются. Это способствует тому, что часть грубого органического вещества выносится течением мэйнстрима, распределяется на больших площадях мелководья, и ее влияние на формирование структуры сообществ макрозообентоса снижается. Т.е. величина СРОМ связана с ростом порядка реки и увеличением расхода воды обратной зависимостью. При этом ключевым лимитирующим фактором для развития автохтонного ФРОМ в верховьях рек, русло которых не затенено пологом деревьев и прибрежной растительностью, может выступать температура воды, а не доступ света, согласно классической трактовке. В среднем и нижнем течении, на величину ФРОМ также сказывается влияние каркасов отнерестившихся лососевых. Такой подход позволяет объяснить характер трофической структуры сообществ басс. р. Ола.

По продольному профилю р. Ола сообщества по трофической структуре объединяются в три группы, соответствующие выделенным подзонам эпи-, мета- и гипоритрали. Для водотоков юга ДВ классическая смена иерархии трофических группировок в продольном профиле рек предусматривает преобладание измельчителей и хищников в эпитрали, рост доли хищников, соскребателей и коллекторов-фильтраторов, а также сокращение числа измельчителей в метаритрали и доминирование соскребателей и коллекторов-фильтраторов и снижение доли хищников в

гипоритрали. Указывается, что в наиболее продуктивной зоне метаритрали рек умеренно-холодноводного типа по биомассе преобладают коллекторы-фильтраторы, рек холодноводного типа – коллекторы-подбиратели и соскребатели, рек умеренно-тепловодного типа – хищники-соскребатели и соскребатели (Тиунова, 2006). Ключевыми критериями переходных участков между речными подзонами являются: смена функционального лидера – измельчителей на хищников между подзонами эпи- и метаритрали и рост значения хищников-соскребателей и соскребателей при переходе от мета- к гипоритрали. По продольному профилю р. Ола замена функциональных групп на переходных участках соответствует классическим представлениям. Отличительной чертой сообществ р. Ола является повсеместное высокое значение коллекторов-подбирателей, и практически полное отсутствие коллекторов-фильтраторов.

Схожим образом распределяются сообщества макрозообентоса притоков: по трофической структуре сообщество в р. Тоопчан соответствует сообществу эпитрали, в р. Донышко – сообществу переходной зоны эпи- в метаритраль; в р. Неорчан – гипоритрали. Трофическая структура сообществ притоков среднего течения соответствует таковой основного русла р. Ола и классифицируется, как метаритраль. Сообщества рек Ланковая и Танон по трофической структуре занимают промежуточное положение между мета- и гипоритралью.

Сравнение трофической структуры разных сообществ в пределах речного бассейна наглядно подтверждает положение о том, что схожие по видовому составу сообщества могут иметь принципиальные отличия в своей функциональной организации, и, наоборот, достоверно отличающиеся составом фауны, – обладать одинаковой функциональной структурой. Видовое богатство в трофических группах увеличивается вниз по течению и не связано со значением, занимаемым конкретной трофической группой, в сообществе.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования, проведенные в бассейне типичного среднеразмерного водотоке Северо-Востока Азии – р. Ола, позволили выявить не только основные закономерности сообществ макрозообентоса, но и сформировать общие представления о своеобразии их структурно-функциональной и пространственно-временной организации в речном континууме. Полученные результаты могут рассматриваться как модельные для рек подобного типа в данном регионе и использоваться в качестве «регионального фона» при проведении гидробиологического мониторинга, а также для расчета рыбопродуктивности водных объектов.

Подвижность среды в речных экосистемах, в основном обусловленная динамикой уровневых режимов, считается одним из ключевых критериев, обеспечивающих неоднородность мест обитания и, как следствие, состав и структурно-функциональные особенности сообществ. В северных водотоках горного и предгорного типа связь между динамикой уровня воды и разнообразием мест обитания особенно велика. Нестабильность уровневого режима в течение периода открытой воды способствует тому, что ширина русла на определенном участке может изменяться от 5 до 200 м. Это вызывает непрерывную перестройку преобладающих здесь подвижных галечных грунтов, и обеспечивает высокую неоднородность речных биотопов. Такая гидрологическая особенность речного стока р. Ола оказалась одним из наиболее важных факторов, сформировавших структурные характеристики макрозообентоса, в том числе, высокие показатели видового богатства и разнообразия его сообществ. Так, число видов амфибиотических насекомых, обнаруженных в бассейне р. Ола в настоящее время, выше, чем указывается для Камчатского полуострова в целом. Кроме этого для сообществ макрозообентоса бассейна р. Ола отмечены высокие значения индекса разнообразия Шеннона-Уивера, сопоставимые с показателями, известными для рек Юга Дальнего Востока. В то же время, количественное развитие бентоса р. Ола значительно уступает таковому в реках Камчатского полуострова и юга Дальневосточного региона.

Другой специфической характеристикой сообществ, связанной с гидродинамикой и перераспределением водных масс по речному профилю, оказалась нестабильность их видовой структуры, которая прослеживалась даже при рассмотрении среднегодовых данных. Такая особенность не позволила выявить устойчивые комплексы доминирующих видов, поскольку видовой состав менялся на всех структурных уровнях. Изменения затрагивали не только категории второстепенных и субдоминирующих видов, но и доминантов. В этой связи возникла необходимость, при описании своеобразия структуры выделенных сообществ, использовать руководящие виды – стабильно встречающиеся в конкретном биотопе и присутствующие в нем, в основном, в большем числе, чем другие, а также виды-индикаторы биотопов.

Сезонная нестабильность состава была отмечена и при рассмотрении трофической структуры сообществ. Она проявлялась в нетипичном преобладании отдельных трофических группировок, например, высокой доле измельчителей в гипоритрале основного русла в весенне-летний период 2013 г., или в средней части метаритрала в летне-осенний период 2011 г. В тоже время относительные сезонные значения ключевых трофических группировок в сообществах каждой выделенной речной подзоны были сравнительно выравнены. Иерархия трофических группировок сохраняла устойчивый характер по среднегодовым данным в пределах каждой выделенной подзоны.

Важнейшей характеристикой континуума р. Ола выступает повсеместное преобладание ритрала и, соответственно, ее обитателей – ритрона. К ритралу были отнесены и устьевые участки притоков р. Олы, имеющие выраженный тундровый характер, которые по гидрологическим характеристикам могли быть классифицированы как потамаль. Однако видовой состав макрозообентоса и структурно-функциональная организация сообществ, однозначно характеризуют эти водотоки как ритраль.

## ВЫВОДЫ

1. В р. Ола и ее основных притоках выявлено 253 вида и групп видов донных беспозвоночных, принадлежащих к 3 типам, 5 классам, 33 семействам и 102 родам. Из них 4 вида являются новыми для науки, 28 таксонов впервые указаны для Северо-Востока Азии и 12 видов впервые отмечены для северного побережья Охотского моря. По видовому богатству доминируют хирономиды.
2. Ареалогическая неоднородность фауны амфибиотических насекомых бассейна р. Ола описывается 19 типами распространения. Основу составляет палеарктический комплекс (60,3%), голарктический занимает подчиненное положение (39,7%). В палеарктическом комплексе виды с восточно-палеарктическими (41,1%) типами преобладают над транспалеарктическими (7,9%) и палеарктическими (7,8%). В голарктическом комплексе доминируют голарктические виды (34,1%), виды со специфическими амфипацифическим, амфиберингийским, западноберингийским, палеархеарктическим и другими типами распространения единичны, в сумме их доля составляет 9,1%.
3. Видовое разнообразие сообществ макрозообентоса в бассейне р. Ола изменяется в пределах от 1,4 до 3,4 бит/экз. Максимальные величины индекса Шеннона-Уивера сопоставимы с аналогичными показателями, известными для водотоков юга Приморского края.
4. Особенность продольного зонирования р. Ола состоит в том, что река на всем своем протяжении представляет собой ритраль, зона потамали отсутствует. Верховья основного русла реки соответствуют подзоне эфиритрали, верхнее, среднее и нижнее течение – метаритрали, устьевой участок – гипоритрали.
5. По продольному профилю реки установлено 5 сообществ макрозообентоса, характеризующихся превалированием отдельных видов: в эфиритрали (верховья) – *Synurella* sp., *Nemoura arctica*, *Baetis bicaudatus*, *Arctodiamesa appendiculata*, *Euorthocladius insolitus*; в метаритрали (верхнее течение) – *Cinygmula* sp., *Ameletus* gr. *camtchaticus*, *Diamesa* gr. *insignipes*;

(среднее течение) – *Cinygmula* sp.; (нижнее течение) – *Cinygmula* sp., *Ameletus* sp., *Micropsectra* sp., *Orthocladius* sp., *Mesorthocladius frigidus*; в гипоритрали (устье) – *Cinygmula* sp., *Micropsectra* sp., *Orthocladius* sp. и Glossosomatidae. Ведущая роль в их обособлении принадлежит второстепенным и третьестепенным таксонам. Смена сообществ в континуальном пространстве соответствует градиенту гидроморфологических показателей.

6. Среднемесячные значения плотности и биомассы сообществ в бассейне р. Ола изменяются в пределах 644 – 4324 экз./м<sup>2</sup> и 0,5 – 4,9 г/м<sup>2</sup> соответственно. В основном русле р. Ола максимальные показатели количественного развития зарегистрированы в сообществах на переходных участках эфиритрали в метаритраль (2456 экз./м<sup>2</sup> и 4,9 г/м<sup>2</sup>) и метаритрали в гипоритраль (3584 экз./м<sup>2</sup> и 3,7 г/м<sup>2</sup>). В притоках максимальные показатели отмечены для сообщества тундровой р. Танон (4324 экз./м<sup>2</sup> и 3,5 г/м<sup>2</sup> соответственно).

7. Сезонная динамика биомассы и плотности сообществ характеризуется летним или (и) зимним пиками количественных показателей макрозообентоса, что обусловлено особенностями жизненных циклов доминирующих беспозвоночных и гидрологическим режимом.

8. Иерархия группировок в трофической структуре сообществ основного русла р. Ола в целом соответствует положениям концепции речного континуума. Вместе с тем, группа коллекторов представлена преимущественно коллекторами-подбирателями, в отличие от водотоков Юга Дальнего Востока, где в сообществах доминируют коллекторы-фильтраторы. В р. Ола наряду с коллекторами-подбирателями в зоне эфиритрали преобладают измельчители, в зоне метаритрали – хищники, в зоне гипоритрали – соскреба-тели.

### Список литературы

1. Алекин О.А. К вопросу о химической классификации природных вод // Вопросы геохимии. Л.: Гидрометеоздат. 1946. С. 14–35.
2. Алекин О.А. Гидрохимическая классификация рек СССР // Тр. Государственного гидрологического института. Вып. 4 (58). Л.: Гидрометеоздат. 1948. С. 209–224.
3. Алимов А.Ф., Тесленко В.А. Структурно-функциональные характеристики речного зообентоса в зоне антропогенных воздействий // Гидробиол. журн. 1988. Т. 24. № 2. С. 27–31.
4. Алимов А.Ф. Сезонные и многолетние изменения биомассы зообентоса континентальных водоемов // Гидробиол. журн. 1991. Т. 27. № 2. С. 3–9.
5. Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука. 2000. 147 с.
6. Алимов А.Ф., Богатов В.В., Голубков С.М. Продукционная гидробиология // М.: Наука. 2013. 320 с.
7. Алисов Б.П. Динамико-климатологический анализ в применении к задачам частной климатологии // Журнал геофизики. 1936. №1. Т. VI.
8. Арефина Т.И., Иванов П.Ю., Кочарина С.Л., Лафер Г.Ш., Макаренченко М.А., Тесленко В.А., Тиунова Т.М., Хаменкова Е.В. Фауна водных насекомых бассейна реки Тауй (Магаданская область) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Владивосток: Дальнаука. 2003. Вып. 2. С. 45–60.
9. 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.
10. Балущкина Е.В. Изменения структуры сообществ донных животных при антропогенном воздействии на водные экосистемы (на

примере малых рек Ленинградской области) // Евразийский энтомологический журнал. 2004. № 4. С. 276–282.

11. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К., Экология. Особи, популяции и сообщества. Т. 1. М.: Мир. 1989. 667 с.

12. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К., Экология. Особи, популяции и сообщества. Т. 2. М.: Мир. 1989. 477 с.

13. Биологическое разнообразие Тауйской губы Охотского моря // Владивосток: Дальнаука. 2005. 714 с.

14. Богатов В.В. Влияние паводка на снос бентоса в р. Бомнак (бассейн реки Зея) // Экология. 1978. № 5. С. 36–41.

15. Богатов В.В. Дрифт речного бентоса // Биология пресных вод Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука. 1984. С. 107–120.

16. Богатов В.В. Экология речных сообществ Российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука. 1994. 218 с.

17. Богатов В.В., Никулина Т.В., Вшивкова Т.С. Соотношение биоразнообразия фито- и зообентоса в континууме модельной горной реки Комаровки (Приморский край, Россия) // Экология. 2010. Т. 41. № 2. С. 134–140.

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

19. Вагнер Р. [Wagner R.] Сем. Psychodidae – Бабочницы // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Том 6. Двукрылые и блохи. Владивосток: Дальнаука. Ч. 2. 2001. С. 80–90.

20. Вайнштейн Б.А. Предварительный список водяных клещей (Hydrachnellae, Acariformes) Чукотского полуострова // Пресноводная фауна Чукотского полуострова. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1976. С. 64–65.

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

22. Вшивкова Т.С. Продольное распределение бентоса в ритрале р. Комаровка (Южное Приморье) // Фауна, систематика и биология пресноводных беспозвоночных. Владивосток. 1988. С. 76–85.
23. Вшивкова Т.С., Рязанова Н.Б. Пространственное распределение и структура сообществ ручейников (Trichoptera) в бассейне р. Белая (Южный Сахалин) // Чтения памяти А.И. Куренцова. Владивосток. 1998. Вып. 8. С. 5–20.
24. Гидроэкологический мониторинг зоны влияния Бурейского гидроузла. Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН. 2007. 273 с.
25. Горовая Е.А., Тиунова Т.М. *Cinygmula uuka* sp. n., новый вид поденок (Insecta, Ephemeroptera) из Приохотья российского Дальнего востока // Евразийский энтомологический журнал. 2013. Т. 12. № 2. С. 120–124.
26. Государственный водный кадастр. Ежегодные данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. Бассейн р. Колымы и рек Магаданской области (ежегодник). Магадан. 1981–1985.
27. Головин А.В. География Магаданской области. Магадан: Магаданское кн. изд-во. 1983. 79 с.
28. Городков К.Б. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон европейской части СССР. Л.: Наука. 1984. С. 3–20.
29. Жильцова Л.А. Новые данные по фауне веснянок (Plecoptera) Северо-Востока СССР // Систематика и экология рыб континентальных водоемов Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1979а. С. 62–69.
30. Жильцова Л.А. Зоогеографические особенности фауны веснянок (Plecoptera) Советского дальнего Востока // Симпозиум I. Биологическая продуктивность внутренних вод в Тихоокеанском регионе. Тез. Докл. XIV Тихоокеанского научного конгресса СССР. М.: Комитет J. Науки о пресной воде. 1979б. С. 32–33.
31. Жильцова Л.А., Леванидова И.М. Аннотированный каталог веснянок (Plecoptera) советского Дальнего Востока // Биология пресных вод Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1984. С. 18–45.

32. Залетаев В.С. Структурная организация экотонов в контексте управления // Экотоны в биосфере. М.: РАСХН, 1997. С. 11–30.

33. Засыпкина И.А. Некоторые аспекты организации сообществ водных организмов (Trichoptera, Ephemeroptera, Plecoptera) в пойменных водоемах р. Колымы в зоне будущего водохранилища Колымской ГЭС // Энтомологические исследования на Северо-Востоке СССР. Владивосток: ДВО АН СССР. 1991. Ч. 1. С. 69–87.

34. Засыпкина И.А., Рябухин А.С., Макаrenchенко Е.А., Макаrenchенко М.А. Обзор амфибиотических насекомых Северо-Востока Азии. Препринт. Магадан. СВНЦ ДВО РАН. 1996. 116 с.

35. Засыпкина И.А. Амфибиотические насекомые Северо-Востока Азии. // Дисс. ... канд. биол. наук. СПб. 1999. 312 с.

36. Засыпкина И.А. Таксономическое разнообразие ручейников (Insecta, Trichoptera) Северного побережья Охотского моря // Фауна, проблемы экологии, этологии и физиологии амфибиотических и водных насекомых России. Материалы VI Всероссийского трихoptерологического симпозиума, I Всероссийского симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым. Воронеж. 2001. С. 15–19.

37. Засыпкина И.А., Рябухин А.С. Наземные и пресноводные насекомые побережья Тауйской губы // Биоразнообразие Тауйской губы Охотского моря. Владивосток: Дальнаука. 2005. С. 290–478.

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

39. Засыпкина И.А., Самохвалов В.Л. Сообщества донных беспозвоночных водотоков бассейна р. Анадырь // Известия Самарского НЦ РАН. Самара. 2011. Т. 13. №1 (5). С. 1092–1096.

40. Засыпкина И.А., Тихменев П.Е. Природная среда и разнообразие бентоса водотоков побережья залива Шелихова Охотского моря // Известия Самарского НЦ РАН. Самара. 2011. Т. 13. №1 (5). С. 1097–1101.

41. Замощ М.Н. Климат побережья // Ландшафты, климат и природные ресурсы Тауйской губы Охотского моря. Владивосток: Дальнаука. 2005. С. 117–1137.
42. Иогансон В.Е., Кузнецов А.С., Деев Г.Н., Бойцов Ю.А., Терещенко К.И., Жукова В.Н., Чернышова М.Р. Реки // Север Дальнего Востока. СВКНИИ СО АН СССР М.: Наука. 1970. С. 186–203.
43. Качество поверхностных вод РФ (ежегодник) / под ред. А.М. Никанорова. Ростов на Дону: изд-во ФГБУ «ГХИ». 2011. 512 с.
44. Клюкин Н.К. Климат // Север Дальнего Востока. СВКНИИ СО АН СССР. М: Наука. 1970. С. 101–132.
45. Комлев А.К., Черных Е.Н. Реки Пермской области. Пермь. 1984. 213 с.
46. Корноухова И.И. Ручейники (Trichoptera) Большого Кавказа: состав, распространение, происхождение. // Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. СПб. 66 с.
47. Кочарина С.Л., Макаrenchенко Е.А., Макаrenchенко М.А., Николаева Е.А., Тиунова Т.М., Тесленко В.А. Донные беспозвоночные в экосистеме лососевой реки юга дальнего Востока СССР // Фауна, систематика и биология пресноводных беспозвоночных. Владивосток. 1988. С. 86–108.
48. 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.
49. 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.
50. Ландшафты, климат и природные ресурсы Тауйской губы Охотского моря. Владивосток: Дальнаука. 2006. 525 с.
51. Ланцов В.И., Чернов Ю.И. Типулоидные двукрылые в тундровой зоне. М.: Наука. 1987. 176 с.

52. Леванидов В.Я. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура // Изв. ТИНРО. 1969. Т. 67. С. 3–243.
53. Леванидов В.Я. Биомасса и структура донных биоценозов малых водотоков Чукотского п-ова // Пресноводная фауна Чукотского п-ова. Тр. Биол.-почв. ин-та ДВНЦ АН СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1976. Т. 36. С. 104–122.
54. Леванидов В.Я. Биомасса бентоса некоторых водотоков Чукотского п-ова // Гидробиологический журнал. 1977. Т. 13. Вып. 1. С. 56–62.
55. Леванидов В.Я., Леванидова И.М., Николаева Е.Т. Годовая динамика бентоса р. Кирпичная (Юго-Восточная Камчатка) // Систематика и биология пресноводных организмов Северо-Востока Азии. Владивосток. 1978а. С. 27–36.
56. Леванидов В.Я., Леванидова И.М., Николаева Е.А. Бентические сообщества рек Корякского нагорья, Пенжины и Северо-Западной Камчатки // Систематика и биология пресноводных организмов Северо-Востока Азии. Владивосток. 1978б. С. 3–26.
57. Леванидов В.Я., Вшивкова Т.С. Донные сообщества двух водотоков в окрестностях Чаплинских минеральных источников (бухта Провидения) // Систематика и биология пресноводных организмов Северо-Востока Азии. Владивосток. 1978. С. 37–45.
58. Леванидов В.Я. Экосистемы лососевых рек Дальнего Востока // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток. 1981. С. 3–21.
59. Леванидов В.Я. Продукция двух близких видов рода *Baetis* (Ephemeroptera, Baetidae) в различных физико-географических районах и некоторые замечания по методике определения продукции // Биология пресноводных животных Дальнего Востока. Владивосток. 1982. С. 87–92.
60. Леванидов В.Я. Рост и динамика популяции *Nemoura arctica* Esben-Petersen (Plecoptera, Nemouridae) в р. Сомнительная на о. Врангеля //

Биология пресноводных животных Дальнего Востока. Владивосток. 1982. С. 103–107.

61. Левандова И.М. Экология и зоогеография веснянок, поденок и ручейников рек Камчатки // Изв. ТИНРО. 1970а. Т. 73. С. 100–114.

62. Леванидова И.М. Веснянки Камчатского полуострова (эколого-зоогеографический очерк) // Изв. ТИНРО. 1970б. Т. 78. С. 203–224.

63. Леванидова И.М., Жильцова Л.А. Веснянки (Plecoptera) Чукотского п-ва // Пресноводная фауна Чукотского п-ва. Тр. БПИ ДВНЦ АН СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1976. Т.36. С. 15–37.

64. Леванидова И.М. Амфибиотические насекомые горных областей Дальнего востока СССР. Л.: Наука. 1982. 214 с.

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

66. Лепнева С.Г. Донная фауна Телецкого озера // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1949 а. Т. 7. Вып. 4. С. 7–118.

67. Лепнева С.Г. Личинки ручейников района Телецкого озера // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1949 б. Т. 7. Вып. 4. С. 159–192.

68. Лукин Е.И. Пиявки пресных и солоноватых водоемов. Ленинград: Наука. 1976. 484с.

69. Макаренченко Е.А. Хирономиды советского Дальнего Востока. Подсемейства Podonominae, Diamesinae и Prodiamesinae – Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1985. 208 с.

70. Макаренченко Е.А., Макаренченко М.А. Новый и малоизвестный виды *Stilocladius* Rossario, 1979 (Diptera, Chironomidae, Orthoclaadiinae) с российского Дальнего востока // Евразийский энтомологический журнал. 2003. Т. 2. № 2. С. 135–140.

71. Макаренченко Е.А., Макаренченко М.А., Зорина О.В., Сергеева И.В. первые итоги изучения фауны и таксономии хирономид (Diptera,

Chironomidae) российского дальнего Востока // Чтения памяти проф. Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток. 2005. Вып. 3. С. 394–420.

72. Макаrenchенко Е.А., Макаrenchенко М.А. Новые виды хирономид рода *Orthocladius* van der Wulp, 1874 (Diptera, Chironomidae) с российского Дальнего Востока // Евразийский энтомологический журнал. 2006. Т. 5. № 1. С. 57–67.

73. Макаrenchенко Е.А., Макаrenchенко М.А. Новые находки хирономид (Diptera, Chironomidae) на дальнем востоке и сопредельных территориях. VII. *Bryophaenocladius* Thienemann // Евразийский энтомологический журнал. 2009. Т. 8. № 1. С. 51–63.

74. Макаrenchенко Е.А., Макаrenchенко М.А. Новые данные по фауне и таксономии хирономид рода *Corynoneura* Winnertz (Diptera, Chironomidae, Orthoclaadiinae) российского Дальнего Востока и сопредельных территорий // Евразийский энтомологический журнал. 2010. Т. 9. № 3. С. 353–370.

75. Макаrenchенко Е.А., Макаrenchенко М.А. Обзор хирономид рода *Parakiefferiella* Thienemann (Diptera, Chironomidae, Orthoclaadiinae) российского Дальнего Востока // Евразийский энтомологический журнал. 2010а. Т. 9. № 3. С. 397–410.

76. Макаrenchенко Е.А., Макаrenchенко М.А. Новые находки хирономид (Diptera, Chironomidae, Orthoclaadiinae) на Дальнем Востоке и сопредельных территориях. IX. Род *Eukiefferiella* Thienemann // Евразийский энтомологический журнал. 2010б. Т. 9. № 1. С. 65–82.

77. Макаrenchенко Е.А., Макаrenchенко М.А. Обзор хирономид рода *Tvetenia* Kieffer (Diptera, Chironomidae, Orthoclaadiinae) российского Дальнего востока и сопредельных территорий // Евразийский энтомологический журнал. 2012. Т. 11. № 1. С. 137–152.

78. Макаrenchенко Е.А., Макаrenchенко М.А. Фауна хирономид (Diptera, Chironomidae) государственного природного заповедника «Остров Врангеля» // Дальневосточная конференция по заповедному делу 10-я. Благовещенск. 2013а. С. 205–206.

79. Макаренченко Е.А., Макаренченко М.А. Фауна комаров-звонцов (Diptera, Chironomidae) острова Врангеля (Чукотка, российский Дальний Восток) // Жизнь пресных вод. Владивосток. 2013б. Вып. 1. С. 144–157.
80. Макаренченко Е.А., Макаренченко М.А. Новые находки хирономид (Diptera, Chironomidae) на Дальнем Востоке и сопредельных территориях. XI. Подсемейство Orthoclaadiinae // Евразийский энтомологический журнал. 2013в. Т. 12. №. 4. С. 389–399.
81. Макаренченко Е.А., Макаренченко М.А. Два новых вида комаров-звонцов (Diptera, Chironomidae) с острова Врангеля // ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2014. Т. 93 № 1. С. 185–188.
82. Мартынов А.В. Экологические предпосылки для зоогеографии пресноводных бентических животных // Русский зоологический журнал. 1929. Т. 9. вып. 3. С. 1–38.
83. Мартынов А.В. Заметка о фауне ручейников (Trichoptera) Анадырского и Чукотского края и ее образовании // Arctica. 1936. № 4. С. 179-194.
84. Морев А.П., Новиков А.С. Экологические группировки олигохет некоторых водоемов бассейна р. Анадырь // Гидробиологические исследования внутренних водоемов Северо-Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1975. С. 173–181.
85. Морев А.П. Фауна и экология олигохет (сем. Naididae, Lumbriculidae, Tubificidae) некоторых водоемов северо-востока СССР // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М. 1983а. 18 с.
86. Морев А.П. Материалы по фауне олигохет (Oligochaeta) некоторых водоемов Северо-Востока СССР // Биол. внутр. вод. 1983б. № 60. С. 37–40.
87. Морев А.П. Экологические группировки олигохет бассейна р. Анадыря // Гидробиол. журн. 1983в. Т. XIX. № 5. С. 59–63.
88. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
89. Одум Ю. Экология: Т.1. М.: Мир. 1986. 328 с.

90. Одум Ю. Экология: Т.2. М.: Мир. 1986. 376 с.
91. Определитель насекомых Дальнего Востока России // Владивосток: Дальнаука. 1997. Т. 5. Ручейники и чешуекрылые. Ч. 1. С. 10–206.
92. Определитель насекомых Дальнего Востока России // Владивосток: Дальнаука. 2006. Т. 6. Двукрылые и блохи. Ч. 4. 936 с.
93. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий // Санкт-Петербург. Ephemeroptera. 1997. Т. 3. С. 175–221.
94. Определитель веснянок (Insecta, Plecoptera) России и сопредельных стран. Имаго и личинки // В.А. Тесленко, Л.А. Жильцова; Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения Российской академии наук. Владивосток: Дальнаука. 2009. 382 с.
95. Павлов Б.А., Замощ М.Н. Ландшафтная структура побережья // Ландшафты, климат и природные ресурсы Тауйской губы Охотского моря. Владивосток: Дальнаука. 2006. С. 100–116.
96. Паньков Н.Н. Структурные и функциональные характеристики зообентоценозов р. Сылвы (бассейн Камы). Пермь: Изд-во Перм. ун-та. 2004. 162 с.
97. Пржиборо А.А. Бабочницы (Psychodidae), земноводные комары (Dixidae), хаобориды (Chaoboridae) // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. 1999. Т. 4: Высшие насекомые. Двукрылые. СПб.: ЗИН РАН. С. 90–136.
98. Прикладной климатологический справочник Северо-Востока СССР / под ред. Н.К. Клюкина. Магадан: Кн. изд-во. 1960. 400 с.
99. Пресноводная фауна заповедника «Кедровая падь». Владивосток. 1977. 175 с.
100. Прозорова Л.А. Состав и биогеографическая характеристика малакофауны брюхоногих моллюсков Чаунской низменности // Донные

организмы пресных вод ДВ. Труды БПИ ДВО РАН. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1986. С. 39–47.

101. Прозорова Л.А. Моллюски семейства Pisiidae Чаунской низменности // Зоол. журн. 1988. Т. 67. Вып. 10. С. 1576–1580.

102. Прозорова Л.А., Старобогатов Я.И. Подрод *Sibirovalvata* рода *Cincinna* (Pectinibranchia, Valvatidae) в России и на сопредельных территориях // Бюл. Дальневост. малакол. о-ва. 1998. Вып. 2. С. 12–28.

103. Ресурсы поверхностных вод. Гидрологическая изученность. Северо-Восток. Л.: Гидрометеиздат. 1967. 603 с.

104. Розенберг Г.С. Информационный индекс и разнообразие: Больцман, Котельников, Шеннон, Уивер... // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2010. Т. 19. № 2. С. 4–25.

105. Самохвалов В.Л. К изучению бентоса на плотных грунтах водотоков // Экология и систематика пресноводных организмов Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1983. С. 57–60.

106. Самохвалов В.Л. Влияние гидрологического режима на зообентос горных и предгорных водотоков. // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 1992. 23 с.

107. Самохвалов В.Л., Морев А.П. Зообентос р. Амгуэмы // Экологические исследования в бассейне р. Амгуэмы. Владивосток: Дальнаука. 1993а. С. 82–99.

108. Самохвалов В.Л. Осенний экстремальный дрейф в ручье Контактный // Комплексные экологические исследования на стационаре «Контакт». Владивосток: Дальнаука, 1993б. С. 204–207.

109. Самохвалов В.Л. Распределение зообентоса по профилю руч. Контактный // Комплексные экологические исследования на стационаре «Контакт». Владивосток: Дальнаука. 1993в. С. 182–203.

110. Самохвалов В.Л. Руслообразовательные процессы и концепция речного континуума населения водотока // Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 1995. 64 с.

111. Самохвалов В.Л., Засыпкина И.А. Об устойчивости сообществ зообентоса некоторых водотоков Дальнего Востока // Естественные и технические науки. 2012. № 5. С. 151–154.
112. Свирежев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука. 1978. 350 с.
113. Серый С. Клод Элвуд Шеннон // Компьютерные вести. 1998. № 21. – [http://kv.minsk.by/index1998211801.htm; http://book.kbsu.ru/theory/chapter3/Shannon.html].
114. Север Дальнего Востока. М.: Наука. 1970. 488 с.
115. Синиченкова Н.Д. Новые виды поденок рода *Ameletus* Eaton (Ephemeroptera, Siphonuridae) из Сихотэ-Алиня // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1981. С. 73 – 78.
116. Старобогатов Я.И., Стрелецкая Э.А. Состав и зоогеографическая характеристика пресноводной малакофауны Восточной Сибири и севера Дальнего Востока // Моллюски и их роль в формировании фаун. Под ред. Я.И. Старобогатова. М.: Наука. 1967. С. 22–368.
117. Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л.: Наука. 1970. 372 с.
118. Старобогатов Я.И., Будникова Л.Л. О фауне пресноводных брюхоногих моллюсков Крайнего Северо-востока СССР // Пресноводная фауна Чукотского п-ова. Труды биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР. 1976. Т. 36 (139). Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 72–88.
119. Тесленко В.А. Обзор фауны веснянок (Plecoptera) Дальнего Востока России // Евразийский энтомологический журнал. 2007. Т. 6. № 2. С. 157–180.
120. Тесленко В.А. Обзор фауны веснянок (Plecoptera) и районирование водотоков Дальнего Востока России // Евразийский энтомологический журнал. 2007. Т. 6. № 2. С. 157–180.

121. Тесленко В.А. Жизненный цикл и продукция трех массовых видов веснянок (Plecoptera, Insecta) в реке Кедровая (южное Приморье) // Зоологический журнал. 2014. Т. 93. № 6. С. 720–730.
122. Тиунова Т.М. Поденки (Ephemeroptera) Дальнего Востока СССР. Аннотированный каталог ручейников и поденок Дальнего востока СССР. // Донные организмы пресных вод Дальнего Востока. Владивосток. 1986. С. 14–34.
123. Тиунова Т.М. Поденки (Ephemeroptera) сем. Heptageniidae и Caenidae Дальнего Востока СССР. Ч. III. Аннотированный каталог ручейников (Trichoptera), поденок (Ephemeroptera) и вислоккрылок (Megaloptera) Дальнего Востока и сопредельных территорий. Приложение. // Систематика и экология речных организмов. Владивосток. 1989. С. 52–68.
124. Тиунова Т.М. Поденки реки Кедровая и их эколого-физиологические характеристики. Владивосток. 1993. 194 с.
125. Тиунова Т.М. Современное состояние и перспективы изучения экосистем лососевых рек юга российского Дальнего Востока // Чтения памяти проф. В.Я. Леванидова. Владивосток. Вып. 1. 2001. С. 25–30.
126. 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.
127. Тиунова Т.М. Продольное распределение личинок поденок (Ephemeroptera) в пределах структурной единицы плес-перекат реки кедровая (Южное Приморье) // Чтения памяти проф. В.Я. Леванидова. Владивосток. 2003 а. Вып. 2. С. 35–44.
128. Тиунова Т.М. Экологическая классификация личинок поденок (Ephemeroptera) юга российского Дальнего Востока // Чтения памяти проф. В.Я. Леванидова. Владивосток. 2005. Вып. 3. С. 113–117.

129. Тиунова Т.М. Трофическая структура сообществ беспозвоночных в экосистемах лососевых рек юга Дальнего Востока // ЭКОЛОГИЯ. 2006. № 6. С. 457–463.
130. Тиунова Т.М. Современное состояние изученности поденок (Ephemeroptera) Дальнего Востока России и сопредельных территорий // Евразийский энтомологический журнал. 2007. Т. 6. Вып. 2. С. 181–194.
131. Тузовский П.В. Нимфа водяного клеща *Ljania macilenta* Koenike, 1908 (Achoeropsidae, Acariformes) // Биол. внутренних вод. 1978. инф. бюл. № 39. С. 53–56.
132. Тузовский П.В. Новый вид водяного клеща рода *Sperchon* (Acariformes, Sperchonidae) // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1981. № 15. С. 116–119.
133. Тузовский П.В. Описание двух новых видов водяных клещей из надсем. *Leber-toidea* (Acarina, Trombidiformes) из Магаданской области // Энтномол. обзор. 1982. Т. 61. Вып. 3. С. 644–656.
134. Тузовский П.В. Новые виды водяных клещей рода *Wandesia* (Hydryphantidae, Acari-formes) из Магаданской области // Биол. науки. 1986. № 3. С. 36–44.
135. Тузовский П.В. Описание нового вида водяного клеща рода *Wandesia* (Hydryphantidae, Acariformes) из Магаданской области // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1988. № 6. С. 53–59.
136. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. Москва: Прогресс. 1980. 326 с.
137. Фауна и экология стрекоз // Бельшев Б.Ф., Харитонов А.Ю., Борисов С.Н. и др. Новосибирск: Наука. 1989. 207 с.
138. Физико-географическое районирование СССР / под. ред. проф. Н.А. Гвоздецкого. М: Московский университет. 1968. 576 с.
139. Фридерикс К. Экологические основы прикладной зоологии и энтомологии. М.; Л.: Сельколхозгиз. 1932. 672 с.

140. Хаменкова Е.В., Жарникова В.Д. Питание молоди кеты в Ольском лимане Тауйской губы в весенне-осенний период // Сборник научных трудов Магаданского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 2009. Вып. 3. С. 102–115.

141. Хаменкова Е.В., Рябуха Е.А. Биологические показатели и питание молоди кижуча оз. Глухое // Сборник научных трудов Магаданского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 2009. Вып. 3. С. 298–302.

142. Хаменкова Е.В. Трофические взаимоотношения рыб оз. Киси бассейна р. Ола (Магаданская область) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Владивосток: Дальнаука. 2011. С. 563–569.

143. Хаменкова Е.В., Волобуев М.В. Сибирский хариус как основной факультативный хищник молоди тихоокеанских лососей в бассейне р. Тауй // Материалы Дальневосточной региональной конференции, посвященной памяти А.П. Васьковского в честь его 100-летия. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 2011. С. 117–118.

144. Хаменкова Е.В. Первый опыт применения гидробиологических индексов оценки качества вод в реках Магаданской области // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Материалы XIII международной конференции. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 2012. С. 301–305.

145. Хаменкова Е.В. Последствия аварии Карамкенского хвостохранилища для макрозообентоса р. Хасын // Чтения памяти академика К.В. Симакова. Материалы докладов Всероссийской научной конференции (Магадан, 26-28 ноября 2013 г.). 2013. С. 218–218.

146. Хаменкова Е.В. Бентофауна р. Хасын в период аварийного состояния плотины Карамкенского хвостохранилища // Вестник СВНЦ. 2014. № 1. С. 34–41.

147. Хаменкова Е.В., Макарченко Е.А., Макарченко М.А. Предварительные данные по фауне хирономид (*Diptera, Chironomidae*) бассейна р. Ола в Магаданской области // Евразийский энтомологический журнал. 2014. Т. 13. Вып. 2. С. 190–198.
148. Хромов С.П. Метеорология и климатология для географических факультетов. Л.: Гидрометеиздат. 1983. 456 с.
149. Чебанова В.В. Бентос лососевых рек Камчатки. М.: Изд-во ВНИРО. 2009. 172 с.
150. Черешнев И.А. Биогеография фауны пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука. 1988. 131 с.
151. Черешнев И.А., Макарченко Е.А. Владимир Яковлевич Леванидов – основоположник изучения экосистем лососевых рек Дальнего Востока России // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: тез. докладов XIV Междунар. науч. конференции. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 2013. С. 21–31.
152. Черпанов А.И., Гомоюнова Н.П., Боброва С.И., Мирзаева А.Г., Полякова П.Е. Овода и кровососущие двукрылые насекомые в оленеводческих хозяйствах Чукотки // Биологические ресурсы суши севера Дальнего востока. Владивосток: Изд. ДВНЦ АН СССР. 1971. Т. 2. С. 271–276.
153. Шило Н.А. Рельеф и геологическое строение // Север Дальнего Востока. СВКНИИ СО АН СССР. М: Наука. 1970. С. 21–83.
154. Штакльберг А.А. Фауна двукрылых восточного сектора арктической Сибири и ее происхождение // Изв. АН СССР. Отд. биол. наук. 1944. № 5. С. 260–271.
155. Шубина В.Н. Гидробиология лососевой реки Северного Урала. Л.: Наука. 1986. 157 с.
156. Яворская Н.М. Распределение хирономид (*Diptera, Chironomidae*) по водным объектам бассейна нижнего Амура // Чтения памяти профессора В.Я. Леванидова. Владивосток. 2011. Вып. 5. С. 612–623.

157. Якобсон Г.Г. Жуки России и Западной Европы. СПб. 1905-1915. 1024 с.
158. Яныгина Л.В. Зообентос бассейна верхней и средней Оби: воздействие природных и антропогенных факторов // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток. 2014. 41 с.
159. Allan J.D. Stream Ecology: structure and function of running waters. Chapman and Hall. London. 388 p.
160. Atoda M., Imada K., Studies on the aquatic insects fauna and environmental conditions on the Chacotan River, the Kenichi River an Ootshibe River, Hokkaido // Ibid. 1972. P. 97–149.
161. Bogatov V.V., Sayenko E.M. Functioning of river communities under the extreme environmental conditions of Russian Far Eastern // Bridges of the science between North America and the Russian Far East: 45<sup>th</sup> Arctic Science Conference. Vladivostok. 1994. V. 1. P. 316–317.
162. Hagen H. Odonates de la Russie. // Etud Entom. Red. Motschulsky, V. Helsingfors. 1856. P. 52–59.
163. Illies J. Versuch einer allgemeinen biozonotischen Gliederung der Fliessgewasser // Int. Rev. ges. Hydrobiol.. 1961. Bd. 46. N 2. S. 205–213.
164. Illies J, Botosaneanu L. Problems et Methods de la Classification et de la Zonation Ecologique des eaux courantes, considerees surtout du point de vue Faunistique // Int. Verein. Theor. Angew. Limnol. 1963. Stuttgart. N 12. S. 1–57.
165. Khamenkova Y.V., Golovanov I.S., Izergin I.L., Marchenko S.L. the response of the Khasyn river to the influx of finely dispersed suspended matter from the tail reservoir of the Karamken mining complex (Magadan region) // Hydrobiological journal. 2014. V. 50. Issue 4. P. 28-36.
166. Kluge N.J. Review of Ameletidae (Ephemeroptera) of Russia and adjacent lands. // Russian Entomological Journal. 2007. 16(3). P. 245–258.
167. Kocharina S.L. The larval retreats and food of three species of net – spinning caddis flies in a River of the foothill type (Russian Far East, South Primorye) // Russian J. of Aquatic Ecology. 1997. V. 6 (1-2). P. 43–51.

168. Kruglov N.D., Starobogatov Ya.I. Guide to recent molluscs of northern Eurasia. 3. Annotated and illustrated catalogue of species of the family Lymnaeidae (Gastropoda Pulmonata Lymnaeiformes) of Palaearctic and adjacent river drainage areas. Part 1 // *Ruthenica*. T. 3, N 1. 1993. C. 65–92; Part 2 // *Ruthenica*. T. 3. N 2. 1993. C. 161–180.

169. Levanidova I.M., Zhiltzova L.F. An annotated list of the Stoneflies (Plecoptera) of the Soviet Far East // *Internat. Revue ges. Hydrobiol.* 1979. V. 64. № 64. P. 551–576.

170. Makarchenko E.A., Makarchenko M.A. Three new species of chironomids (Diptera: Chironimidae, Orthoclaadiinae) from the Russian far East // *Russian Entomological Journal*. 2006. V. 15. № 1. P. 73–77.

171. Makarchenko E.A., Makarchenko M.A. Chironomidae of the genus *Bryophaenocladus* Thienemann, 1934 (Diptera, Chironomidae, Orthoclaadiinae) from the Russian Far East // *Far Eastern Entomologist*. 2006. № 158. P. 1–24.

172. Makarchenko E.A., Makarchenko M.A. A review of *Tokunagaia* Sæther (Diptera: Chironomidae) from the Russian Far East, with the description of four new species // *Contributions to the Systematics and Ecology of Aquatic Diptera: A Tribute to Ole A. Sæther*. Columbus. 2007. P. 181–192.

173. Makarchenko E.A., Makarchenko M.A. Fauna and distribution of the Orthoclaadiinae of the Russian Far East // *Proceeding of the International Symposium on Chironomidae (July 6-9, 2009 Nankai University, China)*. Contemporary chironomid studies. Tianjin. 2011. P. 107–125.

174. Makarchenko E.A., Makarchenko M.A. *Chaetocladus* (*Chaetocladus*) *elena*e sp. n. (Diptera, Chironomidae, Orthoclaadiinae), a new chironomid species from the Magadan region, Russian Far East // *Евразийский энтомологический журнал*. 2014. T. 12. № 6. C. 594–596.

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

176. Morse J.C., Jang L., Tian L. Aquatic insects of China useful for monitoring water quality. Published by Hohai University Press. Nanjing. 1994. 570 p.
177. Minshell 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 // *Can. J. Fish. And Aquat. Sci.* 1985. V. 42. N 5. P. 1045–1055.
178. Prozorova L.A., Foster N.R. Freshwater Malacofauna of Alaska and Northeastern Asia // *Western Society of malacologists Annual Report.* 1996. V. 28. P. 9–10.
179. Prozorova L.A. Annotated list of Beringian freshwater mollusk // *Бюллетень Дальневосточного малакологического общества.* 1998. Т. 2. С. 12–28.
180. Selys Longchamps Ed., Mac Lachlan R. *Materiaux pour une faune Neuropterologique de L`Asia septentrionale* // *Ann. Soc. Entom. Belgique.* Bruxelles. 1872. Bd. 15. P. 25–45.
181. Sahlberg J. *Bitrag till Tschuktsch – Halfoens Insektfauna. Coleoptera och hemiptera. Insamlade under Vega-Expeditionen vid Halfo(oe)ns Norra och Oestra Kust. 1878-1879. Stockholm, 1885: 1-42.* In *Ur: "Vega – Exped. Vetensk. jakttagelser"* Bd 4. 1–42.
182. Shannon C.E. *The mathematical theory of communication* // *Bell Syst. Techn. J.* 1948. V. 27. P. 379-423, 623-656. – Shannon C.E., Weaver W. *The Mathematical Theory of Communication.* Urbana: Univ. Illinois Press, 1949. 117 p.
183. Sørensen T. *A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content* // *Kongelige Danske Videnskabernes Selskab. Biol. Krifter.* Bd V. № 4. 1948. P. 1-34.
184. Sporka F., Vlek H.E., Bulankova E., Krno I. *Influence of seasonal variation on bioassessment of streams using macroinvertebrates* // *Hydrobiologia.* 2006. V. 566. P. 543–555.

185. Statzner B., Higler B. Stream hydraulics as a major determinant of benthic invertebrate zonation patterns // *Freshwater Biol.* 1986. V. 16. N 1. p. 127–139.
186. Teslenko V.A. Stoneflies (Plecoptera) of the Russian Far East: diversity and zoogeography // *Aquatic Insects.* 2009. V.31. Issue Suppl. 1. P. 683–695.
187. Tiunova T.M., Teslenko V.A., Kocharina S.L., Medvedeva L.A. Long term research in the Far East of Russia // *Proceedings of the 2<sup>nd</sup> East-Asia Pacific Region: Biodiversity and Conservation of Terrestrial and Freshwater Ecosystems.* Tsukuba. 1998. P. 39–46.
188. Tiunova T.M., Teslenko V.A., Kocharina S.L., Medvedeva L.A. Long term research of the small salmon rivers of the Far East of Russia // *Ephemeroptera and Plecoptera. Biology-Ecology-Systematics. Proceedings of the 12<sup>th</sup> International Symposium on Plecoptera.* Friburg. 1997. P. 39–46.
189. Tiunova T.M. Biodiversity and distribution of mayflies (Ephemeroptera) in the Russian Far East // *Aquatic insects.* 2009. V. 31. Suppl. 1. P. 671–691.
190. Tiunova T.M. Mayfly biodiversity (insecta, Ephemeroptera) of the Russian Far East // *Евразийский энтомологический журнал.* 2012. Т. 11. Прил. 2. С. 27-34.
191. Tiunova T.M., Gorovaya E.A. New species of *Cinygmula* McDunnought, 1933 and larval description of *Cinygmula irina* Tshernova & Belov, 1982 from the Russian Far East (Ephemeroptera: Heptageniidae) // *ZOOTAXA.* 2013. V. 3691. N 1. P. 135–144.
192. Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell I.R., Cushing C.E. The river continuum concept // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1980. V. 37, N 1. P. 130–137.
193. Townsend C.R. The patch dynamics concept of stream community ecology // *J.N. Am. Benthol. Soc.* 1989. V. 8, N 1. P. 36–50.

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

195. Zasypkina I.A. Current knowledge about Caddisflies (Trichoptera) in the North of the Far East of Russia // XIV International Symposium on Trichoptera. Vladivostok. Russia. July 2-7. 2012. Program & Abstracts. 2012. P. 74.

196. Zorina O.V. A systematic review of the genus *Constempellina* Brundin (Diptera: Chironomidae) from the Russian Far East, with description of a new species. // ZOOTAXA. 2013. V. 3694. N 3. P. 201–212.