

УДК 574.5:57.017 (282)

С. А. Афанасьев, Е. Н. Летицкая, О. В. Мантурова

**ВЫСОТНАЯ ЗОНАЛЬНОСТЬ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ И
СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ СООБЩЕСТВ
ГИДРОБИОНТОВ В РЕКАХ ГОРНОЙ ЧАСТИ
БАСЕЙНА ТИСЫ**

На основании многолетних исследований установлены основные закономерности формирования видового состава и количественных показателей гидробионтов в разнотипных реках бассейна верхней Тисы.

Ключевые слова: водоросли, донные беспозвоночные, высота, горные реки.

Разнообразие природных условий в бассейне верхней Тисы предполагает и наличие значительного разнообразия рек, различающихся величиной водосборных бассейнов, направлением и скоростью течения, количественным и качественным составом наносов, характером формирования поверхности дна, морфологией долины и русла, температурными и кислородными характеристиками. Все эти условия, определяющие существование водных сообществ, подчинены высотной зональности.

На сегодняшний день не существует единого мнения относительно структурной организации речных биоценозов. Наиболее распространенными являются концепции речного континуума Ваннота [16] и динамики пятен — рефугиумов Таунсенда [14], базирующиеся на разных представлениях о структуре природных комплексов биоты рек и механизмах её поддержания. В этой связи целью настоящего исследования было установление закономерностей формирования видового состава и количественных показателей гидробионтов в разнотипных реках бассейна верхней Тисы.

Материал и методика исследований. Структурные показатели сообществ гидробионтов рек бассейна верхней Тисы исследовали в 2000—2011 гг. Типологический анализ биотопов осуществляли путем общего осмотра береговой зоны и дна реки. Выделение и описание существующих однородностей проводили по модифицированной схеме европейского мониторинга AQEM [13], в отличие от стандартной осуществляли не физическое усреднение, а отбирали и обрабатывали пробы из каждого микробиотопа отдельно. Пробы отбирали, фиксировали и обрабатывали по общепринятым в Украине методикам [4]. Кроме того, водных макробеспозвоночных

© С. А. Афанасьев, Е. Н. Летицкая, О. В. Мантурова, 2013

отбирали стандартным методом Евросоюза «kick and sweep» [12]. В анализ не были включены пробы, отобранные во время паводков и половодий и сразу после них, пробы из неспецифических и искусственных экспериментальных субстратов, пробы дрефта, а также отобранные непосредственно ниже слияния двух рек. Учёт, статистическая обработка материала и расчёт функциональных характеристик донных сообществ проведены с использованием специально разработанного авторского прикладного программного пакета AquaBioBase [1], который корреспондируется с европейской системой ASTERICS [12, 15] и советской WaCo [7].

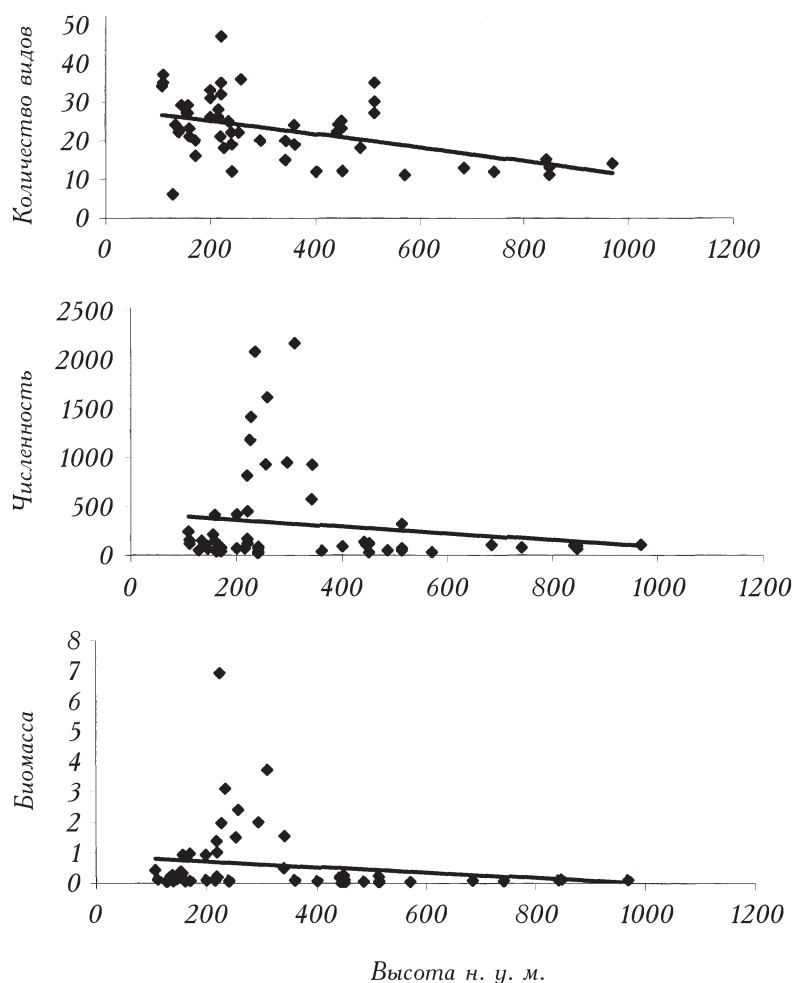
Результаты исследований и их обсуждение

Анализ структуры биоты горных рек показал, что качественный состав организмов, населяющих исследованные водотоки, в целом не представляет собой континуум, общее распределение гидробионтов связано с высотными характеристиками биотопов.

Настоящие высшие водные растения в бассейне верхней Тисы практически отсутствуют, причем не только в русле, где иногда наблюдается развитие водных мхов (например, р. *Fontinalis*), но и вдоль береговой линии, где лишь изредка встречаются отдельные экземпляры воздушно-водных растений, преимущественно осок. После выхода из горного массива в реках формируются более благоприятные условия для растений, однако непосредственно в руслах они практически не развиваются, прежде всего из-за резких колебаний уровня воды за счёт периодических паводков. Гидрофильная флора в узком понимании (погружённые и растения с плавающими листьями) в исследованном районе достаточно бедна — 17 видов [6, 8].

За период исследований в фитопланктоне рек зарегистрировано 217 видов (227 таксонов рангом ниже рода) водорослей из 5 отделов. Наиболее широко представлены Bacillariophyta — 132 вида, Chlorophyta — 47, Euglenophyta — 27, значительно беднее — отделы Cyanophyta и Dinophyta — соответственно 7 и 4 вида. Наибольшим количеством видов характеризовались роды *Navicula* — 9 видов (12 таксонов рангом ниже рода), *Nitzschia* — 8, *Cymbella* и *Gomphonema* — по 6 видов, *Diatoma* — 4 (9). Особенностью фитопланктона исследованных участков является наличие большого количества перифитонных водорослей родов *Ceratoneis*, *Cocconeis*, *Cymbella*, *Gomphonema* и др. Повсеместно встречались альпийские и холодноводные формы *Didymosphenia geminata* (Lyngb.) M. Schmidt и *Fragilaria arcus* (= *Ceratoneis arcus* (Ehr.) Kütz.). Первый из них внесен во Всемирный список инвазивных видов (The Global Invasive Species Database, <http://www.issg.org/database/species/>). На высокогорных участках отмечена вегетация макроскопической водоросли *Hydrurus foetidus* (Vill.) Kirchn. стенотермного холодолюбивого вида, показателя ксеносапробных условий. В верховьях рек в фитопланктоне были обнаружены только диатомовые водоросли, ниже по течению флористический состав обогащался единичными видами зеленых и синезеленых. Эвгленовые появлялись лишь на переходных участках.

Количественные показатели фитопланктона исследованных рек колебались в широких пределах: численность — от 23,0 до 313 тыс. кл/дм³, биомас-



1. Структурные показатели фитопланктона рек бассейна верхней Тисы в зависимости от высоты над уровнем моря.

са — от 0,045 до 0,530 мг/дм³. Минимальные значения численности, биомассы и видового богатства были зарегистрированы в верховьях рек, а максимальные — на переходных и равнинных участках (рис. 1).

Зоопланктон горных рек бассейна верхней Тисы беден, представлен незначительным количеством собственно планктонных видов и форм. В то же время ещё в конце 60-х прошлого столетия в нём насчитывалось 126 таксонов водных беспозвоночных [5], впоследствии было отмечено почти четырёхкратное сокращение видового богатства [9]. В результате наших исследований был обнаружен 31 таксон собственно планктонных видов и форм с крайне низкими показателями обилия — 20—500 экз/м³. В верховьях рек в пробах зоопланктона абсолютно преобладали беспозвоночные, ассоциированные с субстратом, и дрефтующие, типичные для дна реки —

Chydorus sphaericus (O.F. Müller), *Paracyclops fimbriatus* (Fischer), Harpacticoida gen. sp. Развитие собственно планктонных видов отмечалось на горных и переходных участках преимущественно в пойменных водоемах, заливах и практически отшнурованных в межень хорошо прогретых закосьях. Разнообразие и показатели обилия собственно планктонных организмов в исследованных реках достоверно возрастали лишь на равнинных участках [10].

Структура планктонных сообществ в русле всех без исключения рек усложнялась с падением высоты. Виды, ассоциированные с субстратом, сменялись собственно планктонными формами, при этом практически линейно возрастали их видовое богатство, численность и биомасса (см. рис. 1). Сходная тенденция возрастания количества видов и закономерных изменений видового состава рыб при изменении высоты, описанная многими исследователями, была отмечена нами и для исследованных рек, за исключением того, что выраженный «уровень хариуса» [11] сохранился лишь в некоторых в пределах западного гидрологического подрайона (в р. Теремля и реках национального парка «Синевир»). Из-за отсутствия хариуса во всех остальных реках эту нишу занял «уровень форели», в некоторых случаях его нижняя граница опустилась до высоты 250 м, перекрывая приблизительно на 50—80 м верхнюю границу «уровня марены».

В составе донной фауны в реках и других водных объектах украинского участка бассейна Тисы было зарегистрировано более 600 таксонов беспозвоночных видового ранга из 24 таксономических групп. Наиболее богатыми были личинки комаров-звонцов — 212 видов, нимфы подёнок — 74, личинки ручейников — 81 и нимфы веснянок — 46 видов.

На основе анализа подобия видового состава и количественного распределения донной фауны на разных пунктах наблюдений на исследованных реках установлено, что качественный состав организмов, населяющих дно этих водотоков, различался в зависимости от локализации рек. Хотя формирование видового состава происходит по одному сценарию и из единого биофонда, однако реки, протекающие в западном направлении (западный гидрологический подрайон), по количественной представленности организмов несколько отличаются от рек, протекающих в южном направлении (восточный гидрологический подрайон). Так, в суббассейнах рек Латорицы и Ужа, которые текут преимущественно в западном направлении, отмечено лишь десять видов подёнок, из которых такие, как *Ecdyonurus affinis* (Eaton, 1887), *E. venosus* (Fabricius, 1775), *Cloeon simile* Gr., *Ephemerella mesoleuca* Brauer, 1857 и *Caenis horaria* (Linnaeus, 1758), практически не встречаются в Тисе и ее южно-направленных притоках, для которых характерно высокое богатство этой группы — около 60 видов. Богатство и других групп насекомых (комаров-звонцов, веснянок и ручейников) в бассейнах Латорицы и Ужа значительно ниже, чем в бассейнах рр. Рика, Тересва, Теремля, Боржава, Белая и Черная Тиса. Видовой состав беспозвоночных (без учёта комаров-звонцов) всех этих рек сходен на уровне значений коэффициента Серенсена 0,50—0,65, но отличался от такового рек суббассейнов Латорицы и Ужа, которые, в свою очередь, сходны между собой на уровне 0,50—0,70. Сходство видового состава рек разных гидрологических подрайонов не превышало 0,30.

Ранее мы высказывали предположение [1] о том, что указанные различия донного населения обусловлены разным суточным режимом прогрева водотоков, протекающих в долинах, неодинаково ориентированных относительно сторон света. Однако анализ подобия видового состава беспозвоночных, населяющих румынские (левосторонние, протекающие преимущественно на север реки Вишеу, Иза, Сепинца) и украинские (правосторонние, протекающие преимущественно на юг) притоки Тисы, показал, что донная фауна этих рек сходна, но при этом отличается от фауны рек суббасейнов Латорицы и Ужа. Учитывая тот факт, что для западного гидрологического подрайона характерны в среднем меньшие высоты истоков рек, можно предположить, что отсутствие «высокогорного» типа приводит к некоторому обеднению видового состава в сравнении с реками, истоки которых расположены высоко в горах. Кроме того, это может быть обусловлено и другими причинами исторического характера, в частности принадлежностью этих рек к бассейну Верхнетиссяйского озера, существовавшего вплоть до среднего плейстоцена [3].

В целом на верхних участках рек западного гидрологического подрайона распределение массовых видов беспозвоночных в меженный период при отсутствии загрязнения выглядело следующим образом: нимфы веснянок — 9 видов, нимфы подёнок — 15, личинки ручейников — 12, нимфы стрекоз — 5 видов. На наиболее типичных природных участках рек отмечены *Ancyclus fluviatilis* Müller, *Gammarus balcanicus* Schaferna, 1922, *Perla abdominalis* Burmeister, 1839, *Leuctra nigra* (Olivier, 1811), *Isoperla* sp., *Chloroperla apicalis* (Newman, 1836), *Acrynopterix* sp., *Ecdyonurus venosus*, *Ecdyonurus affinis*, *Rhyacophila* sp., *Sericostoma* sp. и *Onychogomphus forcipatus* (Linnaeus, 1758) (здесь и ниже приведены виды со встречаемостью выше 70%).

На нижних, переходных к равнине участках соотношение основных групп было несколько иным: нимфы веснянок — 6 видов, нимфы подёнок — 10, личинки ручейников — 10, нимфы стрекоз — 5, двустворчатые моллюски — 3 вида. При этом на относительно ненарушенных участках встречались *Hirudo medicinalis* 1758, *Lymnaea truncatula* (Müller, 1774), *Crassiana crassa* (Philipsson, 1788), *Cloeon simile*, *Ecdyonurus venosus*, *Chloroperla apicalis*, *Isoperla grammatica* (Poda, 1761), *Hydropsyche ornatula* Mclachlan, 1878, *Cordulegaster bidentata* Selys, 1843 и *Calopteryx virgo* (Linnaeus, 1758).

Соотношение массовых групп донной фауны высокогорных участков восточного гидрологического подрайона выглядело следующим образом: нимфы веснянок — 12, нимфы подёнок — 15, личинки ручейников — 1 и нимфы стрекоз — 3 вида. Среди видов, характерных для природных участков, можно отметить *Crenobia alpine* (Dana, 1766), *Erpobdella monostriata* (Lindenfeld & Pietruszynski, 1890), *Perla abdominalis*, *Taeniopteryx auberti* Kis & Sowa, 1964, *Baetis alpinus-lutheri* grs., *Rhyacophila oblitterata* Mclachlan, 1863, *Rhithrogena* sp., *Hydropsyche bulbifera* Mclachlan, 1878 и *Mystacides azureus* (Linnaeus, 1761).

На средних высотах встречались нимфы веснянок — 10 видов, нимфы подёнок — 15, личинки ручейников — 12 и нимфы стрекоз — 5 видов. В условиях отсутствия загрязнения и антропогенной трансформации русла и

поймы отмечены *Ancylus fluviatilis*, *Trocheta bykowskii* Gedroyc, 1913, *Perla abdominalis*, *Acrynopterix* sp., *Amphinemura* sp., *Taeniopteryx schoenemundi* (Mertens, 1923), *Caenis beskidensis* Sowa, 1972, *Ephemera lineata* Eaton, 1870, *Sericostoma* sp., *Rhyacophila obliterated* и *Hydropsyche bulbifera*.

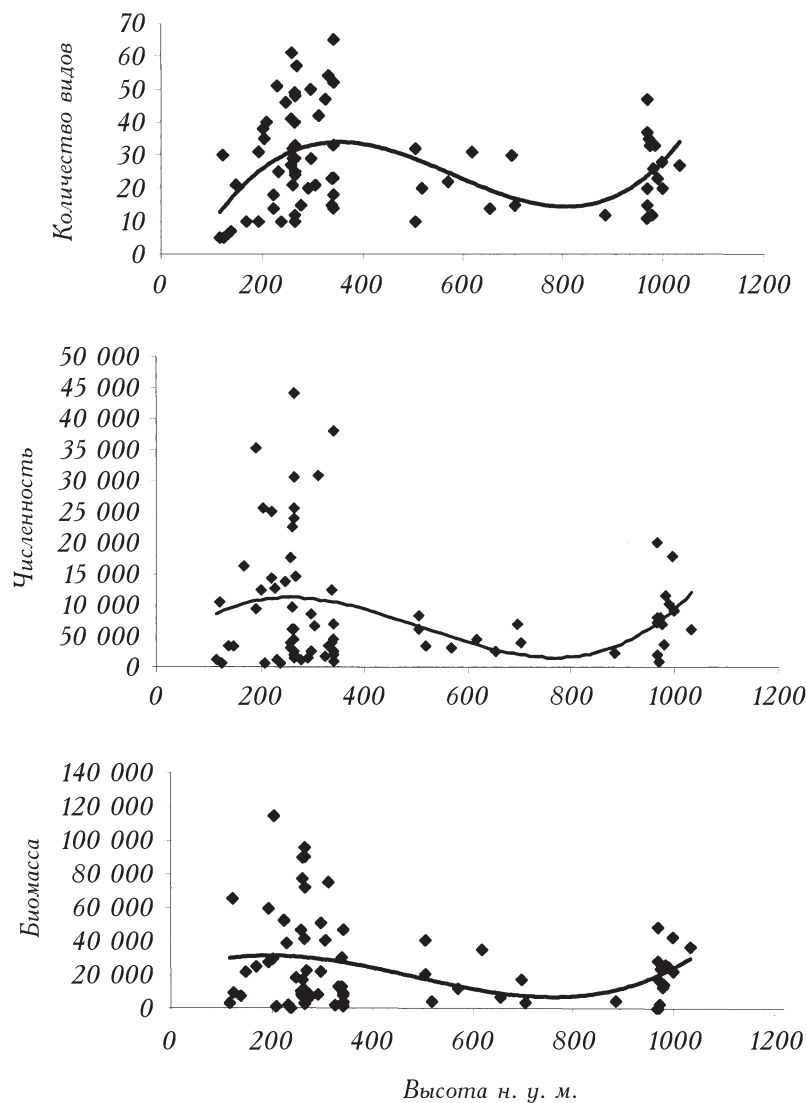
Переходный участок характеризовался следующим соотношением основных групп: нимфы веснянок — 7 видов, нимфы подёнок — 10, личинки ручейников — 10, нимфы стрекоз — 5 и двустворчатые моллюски — 3 вида. На наиболее типичных чистых участках рек встречались *Crassiana crassa*, *Gammarus pulex* (Linnaeus, 1758), *Caenis beskidensis*, *Caenis luctuosa-macrura complex*, *Ephemera lineata*, *Nemoura* sp. и *Isoperla grammatica*.

Последующий анализ показал, что, независимо от различий в качественном составе, характер распределения групп донных беспозвоночных и динамика их количественных показателей оказались сходными в разных гидрологических подрайонах. Очевидно, что изменения в структуре донных сообществ от истока реки до выхода на равнину происходят на фоне гидроморфологических особенностей. Как правило, в реках можно выделить зону стабильных грунтов в верховьях, зону интенсивной эрозии, зону транспорта и зону отложения влекомых и взвешенных наносов на нижерасположенных участках. При этом чем ниже в долину, тем больше размер рек, выше температура воды и меньше средний размер частиц донного субстрата.

Общее распределение количества видов, численности и биомассы донных сообществ в зависимости от высоты над уровнем моря оказалось весьма сходным (рис. 2). Начиная с высокогорной зоны, расположенной на высоте около 1000 м н. у. м., эти показатели стремительно снижались, минимум их трендов приходился на высоту 800 м, которая определена как граница «высокогорья» и «средних высот». После этого количество видов и численность постепенно возрастали и достигали второго максимума на высоте около 300 м. Ниже происходило достаточно резкое (количество видов) или постепенное (численность) снижение. Биомасса донных беспозвоночных достигала максимума на высоте 200 м н. у. м. (что является границей «средних высот» и «низменности») и оставалась стабильной вплоть до выхода рек на Закарпатскую низменность.

Для высокогорных участков (выше 800 м н. у. м.) характерно численное преимущество нимф подёнок, веснянок и равноногих раков. Среднее для всех высокогорных участков исследованных рек распределение численности основных групп беспозвоночных было следующим: нимфы подёнок — 26% общей численности, равноногие раки — 26%, нимфы веснянок — 18%, личинки ручейников — 15%, комары-звонцы — 8%, брюхоногие моллюски — 5%, прочие — 2%.

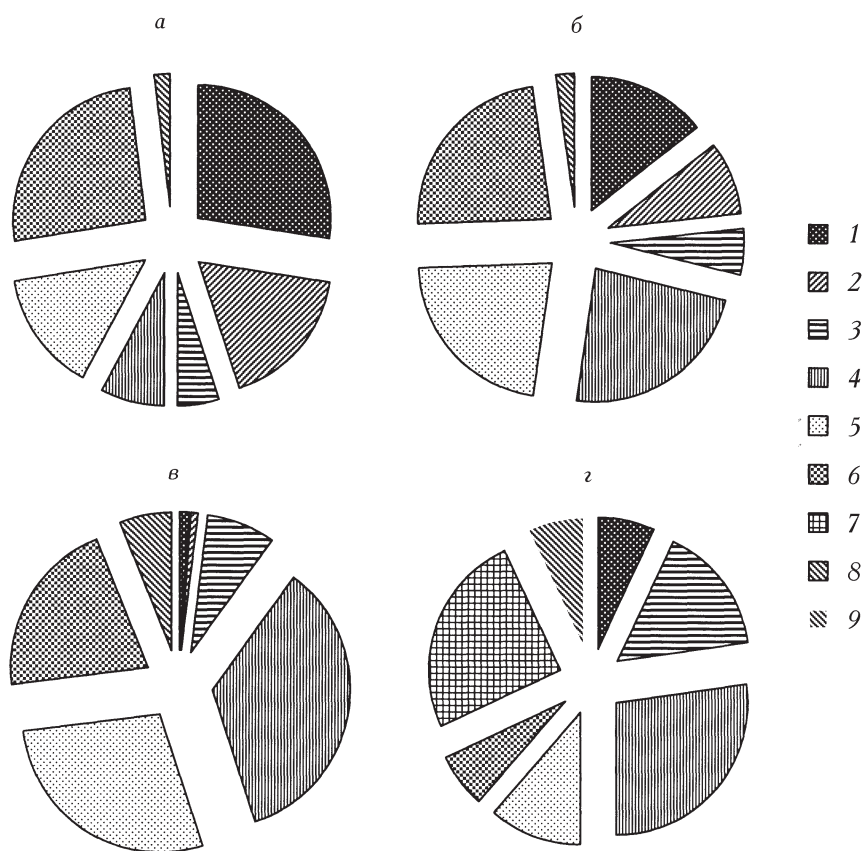
На горных участках (300—800 м н. у. м.) численность веснянок и равноногих раков снижалась, в то же время возрастало количество личинок подёнок, ручейников и, особенно, комаров-звонцов (втрое). По усреднённым данным, донные беспозвоночные распределялись по группам следующим образом: нимфы подёнок — 31% общей численности, личинки



2. Количество видов, численность и биомасса донных беспозвоночных в зависимости от высоты над уровнем моря в реках бассейна Тисы.

ручейников — 20%, личинки комаров-звонцов — 21%, равноногие раки — 13%, нимфы веснянок — 8%, брюхоногие моллюски — 5%, прочие — 2%.

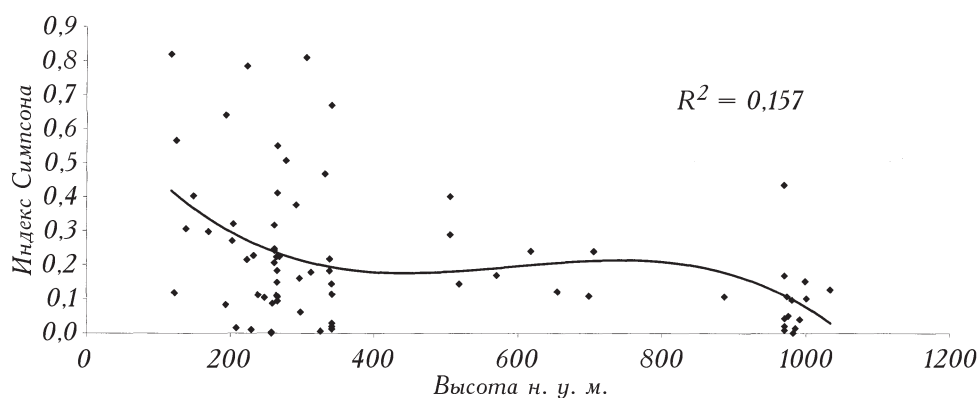
На переходных участках (150—300 м н. у. м.) доминировали личинки комаров-звонцов и ручейников. В среднем соотношение групп здесь было таким: личинки комаров-звонцов — 35%, личинки ручейников — 28%, нимфы подёнок — 21%, брюхоногие моллюски — 8%, в заметном количестве появились малощетинковые черви — 8%, численность веснянок и амфипод снизилась до 1%.



3. Соотношение численности основных групп донных беспозвоночных на участках рек бассейна Тисы: а — высокогорные участки; б — горные участки; в — переходные участки; г — равнинные участки; 1 — Amphipoda; 2 — Plecoptera; 3 — Gastropoda; 4 — Chironomidae; 5 — Trichoptera; 6 — Ephemeroptera; 7 — Oligochaeta; 8 — Trichoptera; 9 — другие.

В дальнейшем, при выходе реки на равнину, преобладали малощетинковые черви. Численность основных групп донных беспозвоночных распределена следующим образом: малощетинковые черви — 22%, брюхоногие моллюски — 14%, двустворчатые моллюски — 12%, личинки ручейников — 10%, нимфы подёнок — 6%, равноногие раки — 6%, прочие — 6%. Веснянки на этих участках практически исчезали.

Изменения в структуре донных сообществ по продольному профилю рек происходили на фоне изменений гранулометрического состава и подвижности донных грунтов. Так, веснянки и подёнки практически не встречались на участках, где наблюдалось отложение донных наносов, в то же время здесь возрастало видовое богатство личинок комаров-звонцов, малощетинковых червей и двустворчатых моллюсков. Именно русловыми процессами и обусловлен «провал» количественных показателей на высоте 600—800 м н. у. м., где донные грунты размываются наиболее интенсивно (см. рис. 2).



4. Динамика значений индекса Симпсона донных сообществ в реках бассейна Тисы в зависимости от высоты над уровнем моря.

Анализ распределения численности донных беспозвоночных по градиенту размера частиц донных отложений показал, что эти величины были обратно пропорциональны. Значения коэффициента корреляции Спирмена R между ними достигали 0,929 ($p = 0,003$). О том, что стабильность и качество донных грунтов играли главную роль в формировании структуры сообществ, свидетельствует также динамика значений коэффициента видового разнообразия и доминирования Симпсона (рис. 4).

В зоне стабильных грунтов на высотах около 1000 м н. у. м. формировались сообщества с большим количеством видов, представленных достаточно равномерно. В зонах интенсивной эрозии наносов формирование стабильных сообществ практически невозможно — здесь количество видов снижается, их комбинации случайны, возрастает доля отдельных видов, приспособленных к условиям постоянного размыва (в частности, подвижных подёнок). В зоне транзита наносов, где процессы эрозии чередуются с частичной аккумуляцией, биотопическое разнообразие возрастает, вследствие чего количество видов увеличивается, а доминирование — снижается за счет «выравнивания» возможностей для разных форм. При изменении характера донных отложений в направлении аккумуляционного типа наблюдается более широкий диапазон колебаний значений индекса на фоне возрастания общего тренда доминирования.

Верхние участки рек характеризуются высоким видовым богатством и максимальным разнообразием гетеротрофных организмов, при этом они практически полностью зависят от наличия прибрежной растительности, поскольку основная часть органических веществ поступает в воду за счёт опадания листвы и хвои. Кроме того, автотрофная продукция подавляется в результате затенения лесными массивами. Интенсивность фотосинтеза незначительна или равна нулю. Соответственно, на этих участках доминируют измельчители и собиратели. На горном участке на фоне низкой первичной продукции количественные и качественные показатели донных сообществ снижаются, к указанным трофическим группам добавляются хищники, ви-

довое богатство рыб возрастает (при условии отсутствия браконьерского пресса).

На переходном участке на дне русла накапливается намного большее количество органических остатков, привнесённых с верховьев и измельчённых в ходе гидротранспорта в составе наносов. Также здесь несколько увеличивается доля первичной продукции, в том числе и за счет планктонных водорослей. На этом участке отмечены максимальная численность и видовое богатство собирателей и пастбищников. С увеличением размера реки уменьшается количество привнесённых с территории водосбора органических веществ и возрастает величина первичной продукции. На нижние участки крупных рек из верховьев транспортируется большое количество измельчённых органических остатков, образовавшихся, в частности, в результате разложения листового опада. Роль планктонного сообщества в функционировании речной системы становится более весомой. На этих участках отмечены максимальная численность и видовое богатство собирателей, в донных сообществах появляются фильтраторы.

Заключение

Таким образом, структура планктонных сообществ в руслах рек бассейна верхней Тисы усложняется с падением высоты. Виды, ассоциированные с субстратом, сменяются собственно планктонными формами, при этом их видовое богатство, численность и биомасса возрастают практически линейно.

Во всех исследованных реках общее распределение донных беспозвоночных связано с высотными характеристиками. Начиная с высокогорной зоны (около 1000 м н. у. м.) количество видов, численность и биомасса резко снижаются, минимум их трендов приходится на высоту 800 м н. у. м. (граница «высокогорья» и «средних высот»). Количество видов и численность достигают второго максимума на высоте около 300 м н. у. м., после чего снова снижаются, биомасса – на высоте 200 м н. у. м. (граница «средних высот» и «низменности») и остается стабильной вплоть до выхода рек на Закарпатскую низменность.

Численность донных беспозвоночных и размер частиц донных отложений обратно пропорциональны. Стабильность и качество донных грунтов играют главную роль в формировании структуры сообществ, что подтверждается динамикой значений коэффициента видового разнообразия и доминирования Симпсона.

**

Досліджено зміни видового складу, структури угруповань та кількісних показників гідробіонтів залежно від висоти над рівнем моря в гірських річках басейну верхньої Тиси.

**

Paper deals with changes of the species composition, communities' structure and abundance of the aquatic organisms depending on altitude above the sea level in the mountainous rivers of the Upper Tisa basin.

**

1. А.с. 31662 МОН України. Комп'ютерна програма AquaBioBase / С.О. Афанасьєв, О.Є. Усов, О.О. Пілевич; заявка 18.11.2009; реєстр. 18.10.2010; бюл. № 21.
2. *Афанасьєв С.О.* Структура біотичних угруповань та оцінка екологічного статусу річок басейну Тиси. — К.: Інтертехнодрук, 2006. — 101 с.
3. *Афанасьєв С.О.* Структура біоти річкових систем як показник їх екологічного стану: Автореф. дис.... докт. біол.наук. — Київ, 2011. — 38 с.
4. *Методи* гідроекологічних досліджень поверхневих вод / За ред. В.Д. Романенка. — К.: ЛОГОС, 2006. — 408 с.
5. *Полищук В.В., Негоступ А.Т., Ставинская А.М.* Ценозы макрофауны Карпат // Лимнология горных водоемов. — Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1984. — С. 244—246.
6. *Природа* Українських Карпат / За ред. К.І. Геренчука. — Львів, 1968. — 165 с.
7. *Протасов А.А., Сеницына О.О., Коломиец А.В.* Использование программного пакета для обработки гидробиологических проб и создания баз данных по зоологии и альгологии // Информационно-поисковые системы в зоологии и ботанике // Тр. ЗИН РАН. — 1999. — Т. 278. — С. 132.
8. *Рослинність* Закарпатської області УРСР. — К.: Вид-во АН УРСР, 1954. — 276 с.
9. *Шнаревич И.Д., Черегарик М.И., Телюк П.М.* Оценка первичной продукции и кормовой базы рыб Верхнего Днестра // Рыб. хоз-во. — 1986. — Вып. 40. — С. 61—65.
10. *Guleikova, L., Manturova O.* Plankton communities of the transboundary Ukrainian-Romanian section of the Tisa River // Abstr. of 38th IAD Conf. «Large River Basins: Danube meets Elbe», Dresden, 22—25 June, 2010. — Dresden, 2010. — P. 89.
11. *Ilies J., Botosaneanu L.* Problemes et methods de la classification et de la zonation ecologique de eaux courantes, considerees surtout du point de vue faunistique // Verh. Intern. Verein. Limnol. — 1963. — N 12. — P. 325—342.
12. *Merchant R., Hehir G.* A method for quantifying hand-net samples of stream invertebrates // Mar. Freshwater Res. — 1999. — Vol. 50. — P. 179—182.
13. *Schmidt-Kloiber A., Graf W., A. Lorenz et al.* The AQEM/STAR taxalist — a pan-European macro-invertebrate ecological database and taxa inventory / Hydrobiologia. — 2006. — Vol. 566, N 1. — P. 325—342.
14. *Townsend C.R.* The patch dynamics concept of stream community ecology // J. N. Amer. Benthol. Soc. — 1989. — Vol. 8, N 1. — P. 36—50.
15. *Titizer T.* Benthos // Methoden der biologischen Wasseruntersuchung. — Stuttgart; Lubeck: Jena G. Fisher Verlag, 1999. — P. 133—153.
16. *Vannote R L., Minshall G.W., Cummins K.W. et al.* The river continuum concept // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. — 1980. — Vol. 37. — P. 130—137.