

УДК (556.53) (574.55) (574.587)

*А. А. Ковальчук, В. И. Пляшечник*

**ДЕСТРУКЦИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА  
ЗООБЕНТОСОМ В ИСТОЧНИКЕ И РУЧЬЯХ  
БАСЕЙНА СРЕДНЕЙ РЕКИ ВОСТОЧНЫХ КАРПАТ**

Изучены процессы образования первичной продукции и деструкции органического вещества (ОВ) донными сообществами источника и ручьев долины средней р. Уж (бассейн р. Тисы) и роль отдельных групп в этом процессе.

*Ключевые слова:* первичная продукция, деструкция органического вещества, донные сообщества, зообентос, сезонные изменения.

На значение процессов создания и разложения органического вещества (ОВ) в водоемах указывал еще К. Ламперт [18, с. 850—852]. Продукция и деструкция ОВ являются двумя сторонами его трансформации в водных экосистемах [5, 7]. Вопрос исследования этих процессов возникает при изучении гидроэкосистем любого уровня и типа [32]. Не подлежит сомнению, что именно посредством трансформации ОВ формируется единство водоемов, однако, как констатирует Г. Г. Винберг [5, с. 9]: «...при описательных и эколого-гидробиологических работах подобные общие положения не могут быть развиты на конкретном материале и остаются в виде декларативных высказываний».

Известны количественные соотношения продукции и деструкции ОВ в водоемах различного типа, непосредственно влияющие на устойчивость водных экосистем [25]. Особый интерес представляет характер этих процессов от истоков вниз по течению водотоков, а также изменение при этом роли беспозвоночных в деструкции ОВ. Проблемой является таксономическое определение организмов, которые встречаются при таком исследовании — даже в отдельном ручье. Видовая идентификация всех групп превышает возможности не только отдельного исследователя, но и целого института [37, с. 280].

Первичная продукция и деструкция ОВ в Украине весьма обстоятельно изучались на Днестре и его водохранилищах [17, 23, 30, 31 и др.]. Имеются также данные по рекам региона Карпат (бассейны Днестра, Прута и Дуная) в пределах Украины [7, 28, 29]. Нами в таком плане также достаточно глубоко исследована р. Уж бассейна Тисы и, следовательно, Дуная [15]. В то же

© А. А. Ковальчук, В. И. Пляшечник, 2015

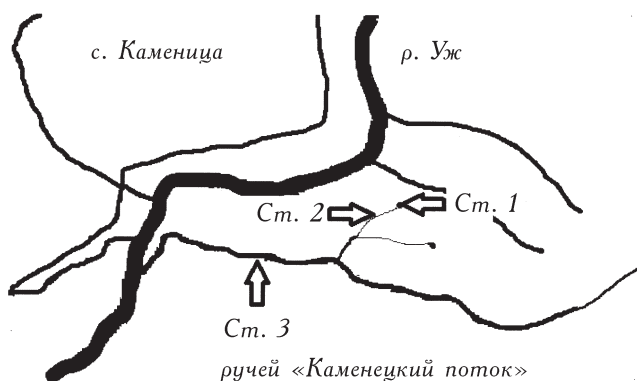
время работ о роли гидробионтов разных трофических уровней в трансформации ОВ немного [7, 14, 22, 24].

Целью работы было изучение процессов трансформации ОВ в источнике и ручьях различных порядков — притоков р. Уж и роли гидробионтов в этих процессах.

**Материал и методика исследований.** В отличие от р. Уж, где основным биотопом является галька, источники и ручьи чаще являются весьма мелкими водоемами и имеют в Карпатах преимущественно песчаное, реже илистое дно с наличием в отдельные периоды года опавших листьев.

Ручьи относятся к водотокам, а источники, по меньшей мере частично, к так называемым особым водным объектам категории подземных вод [12]. Исследованные нами водоемы находились в буковом лесу: источник (ст. 1)

на высоте 315 м над уровнем моря, ручей, берущий начало из источника (ст. 2) — на 273 м, и ручей Каменецкий поток (ст. 3) — на 230 м. На ст. 1 дно покрыто заиленным песком, часто с опавшими листьями, на ст. 2 — щебнем с песком, а на ст. 3 дно состоит преимущественно из гальки и валунов со значительным количеством участков песчанистого щебня, где и ставились про-



1. Карта-схема района исследований: ст. 1 — источник, ст. 2 — ручей, правый приток ручья Каменецкий поток, ст. 3 — ручей Каменецкий поток.

дукционные опыты (рис. 1). Подобный биотоп может уже классифицироваться как переходной к перифитали [7, 15].

Методика постановки опытов по первичной продукции и деструкции органического вещества была несколько изменена сравнительно с использованной в предыдущей работе [15]. Прежде всего, это касалось экспериментальных цилиндров: некоторые из них были укороченными (высотой 7,5 см и сечением около 10 см<sup>2</sup>) по сравнению со стандартными цилиндрами для постановки опытов в бентосе, некоторые, использованные при наличии в составе биотопа щебня и, особенно, гальки размером более 1 см, были высотой 10 см и площадью сечения 19,6 см<sup>2</sup>. Поскольку продолжительность продукционных экспериментов влияет на получаемые результаты [31], старались применять экспозицию, кратную суткам, причем 2—3-суточную применяли исключительно в условиях низких температур, когда интенсивность метаболизма организмов в несколько раз ниже [6]. Всего проведено 18 продукционных опытов, отобрано и обработано 18 проб бентоса.

Пробы обрабатывали согласно общепринятых методик [3, 11, 26]. Для определения видовой принадлежности и классификации гидробионтов использовали специализированные определители [4,19-21, 27, 33, 36]\*.

В расчетах учитывали все обнаруженные в ходе исследования виды. На этой основе для каждой группы рассчитывали среднюю индивидуальную массу, величину потребления кислорода и долю в общей деструкции, которая позволяет выяснить их участие в процессах трансформации ОВ в составе бентоса. Потребление организмами кислорода — очень динамическая характеристика, на которую влияют многие экзо- и эндогенные факторы, прежде всего температура и содержание в воде кислорода (фактор, в условиях данного исследования несущественный) [6, 15, 16]. Рабочая модификация уравнения выглядит так:

$$R = a_0 \cdot a_t^{-1} \cdot N \cdot R_1 \cdot 10^{-3} \cdot W_m^k, \quad (1)$$

где  $R$  — деструкция ОВ, кал/м<sup>2</sup>·сут,  $a_0$  — поправка на среднесуточное содержание кислорода в воде,  $a_t$  — температурная поправка,  $N$  — численность организмов, тыс. экз/м<sup>2</sup>,  $W_m$  — средняя индивидуальная масса организма, мг.

Для групп, отсутствующих в списке, применяли формулу А. Хеммингсена [35]. Некоторая информация, использованная при расчетах, опубликована нами ранее [7]. При расчетах потребления кислорода отдельными группами беспозвоночных использовали как собственные, так и данные литературы [1, 2, 8—10, 13, 16, 24]. Ниже приводится уточненная таблица показателей (табл. 1), использованных в программе автоматического расчета морфофункциональных и экологических показателей как отдельных популяций, так и сообществ беспозвоночных более высокого уровня — «Зообентос» (автор А. А. Ковальчук).

Очевидно, что после суммирования значений деструкции ОВ отдельных групп беспозвоночных становится возможным расчет роли бактериально-водорослевого комплекса и неучтенных простейших (дифференциация в пределах комплекса практически невозможна) путем вычитания суммы из значения общей деструкции. Доля инфузорий в горных водоемах обычно не превышает 1—5% общей деструкции [7]. По нашим наблюдениям, гетеротрофных жгутиконосцев в таких водоемах можно вообще не принимать во внимание, поскольку их доля в трансформации ОВ обычно ничтожна — меньше 1%. Недоучет некоторых крупных беспозвоночных может влиять на точность расчетов, но в силу их относительной малочисленности вряд ли нарушает общие тенденции. Более того, при постановке продукционных опытов старались избегать попадания крупных организмов в экспериментальные емкости, поскольку в ограниченном закрытом пространстве они могли исказить результаты исследований.

---

\* При определении ракообразных помощь оказана со стороны Н. Ковальчук, личинки вторичноводных насекомых определены И. Насадюком.

## 1. Коэффициенты формулы 1 для различных групп беспозвоночных бентоса

Группы	$k$	$R_1$
Инфузории	0,700	0,0210
Гетеротрофные жгутиконосцы	0,700	0,0041
Амебы (включая раковинных)*	0,734	0,0013
Коловратки	0,721	0,0091
Нематоды	0,720	0,0087
Гастротрихи	0,751	0,0116
Микротурбеллярии	0,751	0,0054
Копеподы	0,777	0,0098
Кладоцеры	0,803	0,0041
Остракоды	0,751	0,0179
Тихоходки	0,751	0,0055
Олигохеты	0,751	0,0079
Клещи	0,751	0,0079
Комары-звонцы (двукрылые)	0,820	0,0224
Поденки	0,767	0,0092
Ручейники	0,795	0,0037
Стрекозы	0,904	0,0004
Прочие беспозвоночные	0,795	0,0179

Примечание.  $k$  — коэффициент регрессии в уравнении 1;  $R_1$  — линейный коэффициент; \* для корненожек по результатам обработки «живых» проб принимали соотношение «живых» к «мертвым» раковинкам как 0,25/0,75. При расчетах использовали данные [1, 2, 8—10, 13, 14, 16, 24, 35].

Поскольку имеющиеся распределения в выборках подобного типа имеют, как правило, логнормальный характер, то первичную статистическую обработку количественных данных осуществляли путем выравнивания исходных значений логарифмированием [34], что позволяет проводить сравнение полученных средних показателей:

$$\bar{y} = \frac{\ln(x_i)}{n} \text{ и } \bar{x} = e^y \quad (2)$$

или, при наличии значений менее единицы:

$$\bar{y} = \frac{\ln(x_i + 1)}{n} \text{ и } \bar{x} = e^y - 1. \quad (3)$$

Естественно, что при таком подходе как средние, так и среднеквадратические отклонения выборок сравнивали в логарифмированном виде. Поэтому далее по тексту расчетные средние доли отдельных групп беспозвоночных в деструкции ОВ в процентах приводятся вне скобок. В скобках представлены средние и среднеквадратичные отклонения логарифмированных значений.

### *Результаты исследований и их обсуждение*

В изученных водоемах обнаружены представители 11 таксономических групп (корненожки, рачки циклопиды и гарпактикоиды, бокоплавы, олигохеты, нематоды, а также личинки вторичноводных насекомых — комаров-звонцов, поденок, веснянок, ручейников и стрекоз часть из которых определена до вида (26 видов).

Наиболее обычными были корненожки, которых установлено 13 видов и подвидов. Двенадцать из них (*Centropyxis aculeata oblonga* Defl., *C. cassis cassis* Wallich, *C. ecornis* Ehrb., *C. orbicularis* Defl., *Diffugia cylindrus* Thomas, *D. globulosa* Duj., *D. oblonga oblonga* Ehrb., *D. oblonga longicolis* Gassovskij, *Pontigulasia bigibbosa* Pen. и *P. spiralis* Rhumbler) встречались во всех пробах. Достаточно обычными были и циклопы *Paracyclops fimbriatus fimbriatus* Fisher. Гарпактикоиды *Atthyella crassa* Sars и *Bryocamptus tarnogradskyi* Borutzky встречались лишь в теплый период года.

Из пяти видов комаров-звонцов на всех трех станциях отмечен *Clinotanypus nervosus* Mg., а во все сезоны — *Chironomus plumosus* L. и *Tendipes dorsalis* L. Также обнаружено по два вида личинок поденок (р. *Baetis*) и веснянок (*Capnia nigra* (Pictet) и *Perla maxima* Geoffroy).

В ручьях количественно преобладают личинки комаров-звонцов. Их средняя численность может достигать 22—30 тыс. экз/м<sup>2</sup>, а биомасса — 500—700 мг/м<sup>2</sup>. На следующих позициях стоят корненожки и нематоды, значения численности которых обычно близки (6—15 тыс. экз/м<sup>2</sup>), однако биомасса корненожек обычно выше.

*Общая деструкция и валовая первичная продукция ОВ.* В целом, сезонная динамика валовой первичной продукции (ВПП) в ручьях согласуется с общей деструкцией ОВ (табл. 2). Ни в одном случае не наблюдалась чистая первичная продукция, то есть общая деструкция всегда превышала ВПП. В сезонном плане отмечали лишь один максимум обоих процессов трансформации ОВ. Наиболее низкие значения общей деструкции и ВПП отмечены в зимний период. К лету значения обоих показателей возрастали, причем в источнике более резко, чем в ручьях.

Средние значения общей деструкции ОВ по всему массиву данных составляют 854 Дж/м<sup>2</sup>·сут, ВПП — 361 Дж/м<sup>2</sup>·сут (табл. 2). От ст. 1 к ст. 3 уровень деструкции ОВ снижается.

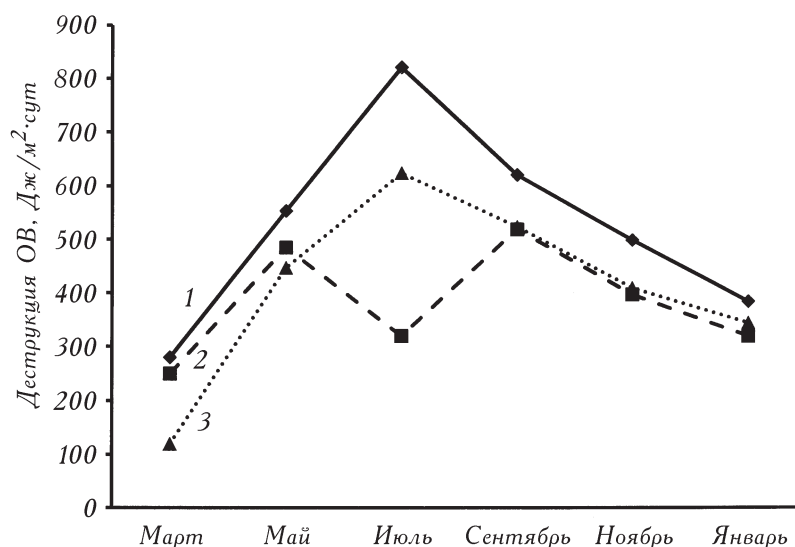
В связи с тем, что распределение данных в пределах выборок отличалось от нормальных, было проведено логарифмирование и анализ логарифмиро-

## 2. Показатели трансформации органического вещества в исследованных водоемах

Даты	Деструкция, Дж/м <sup>2</sup> ·сут	Валовая первичная продукция, Дж/м <sup>2</sup> ·сут	t °C	pH
Станция 1, источник				
03.03.2009	865	365	4,6	6,67
05.05.2009	978	521	6,4	6,62
05.07.2009	1256	628	14,0	6,50
05.09.2009	978	421	9,2	6,59
04.11.2009	879	352	5,3	6,60
03.01.2010	721	321	3,4	6,70
$\bar{x}^*$	934 (6,84±0,18)	420 (6,04±0,26)		
Станция 2, правый приток ручья Камянецкий поток				
03.03.2009	719	289	4,6	6,75
05.05.2009	985	489	6,7	6,69
05.07.2009	1102	589	12,0	6,58
05.09.2009	952	386	9,8	6,65
04.11.2009	725	287	5,9	6,76
03.01.2010	623	230	3,2	6,85
$\bar{x}$	837 (6,73 ± 0,22)	358 (6,75 ± 0,20)		
Станция 3, ручей Камянецкий поток				
03.03.2009	689	227	3,5	6,83
05.05.2009	896	450	6,6	6,76
05.07.2009	1015	489	11,5	6,69
05.09.2009	948	325	9,4	6,78
04.11.2009	735	275	5,0	6,85
03.01.2010	635	230	3,0	7,00
$\bar{x}$	804 (6,69 ± 0,19)	317 (5,76±0,33)		
$\bar{x}$ по всему массиву данных (n = 18)	854 (6,75 ± 0,20)	361 (5,89±0,32)		

\* $\bar{x}$  = среднее логарифмированное значение.

ванных значений. Для выборок по общей деструкции ОВ после логарифмирования наблюдается позитивный эффект от выравнивания, они приблизились к нормальному распределению. Для выборок по продукции нормализации выборок после логарифмирования не наблюдалось, поэтому, кроме двухвыборочного *t*-критерия использовали и непараметрические тесты, в



2. Деструкция ОВ личинками комаров-звонцов в исследованных водоемах.

частности, критерий Колмогорова — Смирнова. Ни в одном случае достоверных различий между выборками, как по продукции, так и по деструкции ОВ не получено.

Можно предположить, что температура среды (см. табл. 2) является важнейшим фактором, влияющим на оба изученных показателя трансформации ОВ, что подтверждается и данными дисперсионного анализа. Однако эта зависимость не является строго линейной. Весной, в частности в мае, несмотря на сравнительно низкую температуру, первичная продукция и деструкция ОВ были достаточно высокими.

Следует отметить, что обычно при интенсивном фотосинтезе рН выше, чем при низком, в то же время в изученных нами водоемах наоборот, что, по-видимому, связано с высокой интенсивностью деструкции в ночное время и мелководностью. К вечеру ситуация с рН, вероятно, изменяется в щелочную сторону. Утренние же измерения показывают стартовые условия для продукционно-деструкционных процессов и, поэтому, обратная корреляция с уровнем деструкции ОВ практически достигает единицы.

*Роль отдельных групп бентоса в деструкции ОВ.* В исследованных сообществах зообентоса достоверно наиболее важная роль в деструкционных процессах принадлежит личинкам вторичноводных насекомых, в частности комаров-звонцов — в среднем  $407 (6,01 \pm 0,43) \text{ Дж/м}^2\cdot\text{сут}$  (48% общей) и ручейников —  $125 (4,83 \pm 0,63) \text{ Дж/м}^2\cdot\text{сут}$  (15%) (см. табл. 2). Доля личинок комаров-звонцов статистически достоверно выше доли личинок ручейников, которые в свою очередь всегда превышают другие группы зообентоса. Вылет комаров-звонцов не имеет сезонного характера, в отличие от ручейни-

### 3. Средние показатели участия групп бентоса в деструкции ОВ в исследованных водоемах

Группы	Деструкция, Дж/м <sup>2</sup> -сут		
	источник (n = 6)	ручьи (n = 12)	все станции (n = 18)
Chironomidea	<u>498(6,21 ± 0,37)</u> 53%	<u>365(5,90 ± 0,43)</u> 47,2 ± 13,1%	<u>407(6,01 ± 0,43)</u> 48%
Trichoptera	<u>129(4,86 ± 0,73)</u> 14%	<u>124(4,82 ± 0,64)</u> 13,8 ± 12,9%	<u>125(4,83 ± 0,63)</u> 15%
Ephemeroptera	<u>16(2,80 ± 2,00)</u> 2%	<u>14(2,65 ± 1,74)</u> 2%	<u>15(2,70 ± 1,77)</u> 2%
Plecoptera	<u>7(1,91 ± 1,42)</u> 1%	<u>7(1,88 ± 1,30)</u> 1%	<u>7(1,89 ± 1,30)</u> 1%
Odonata	<u>6(1,83 ± 0,73)</u> 1%	<u>5(1,51 ± 0,79)</u> 1%	<u>5(1,62 ± 0,76)</u> 1%
Oligochaeta	<u>3(1,06 ± 0,55)</u> 0,3%	<u>2(0,81 ± 0,57)</u> 0,25%	<u>2(0,89 ± 0,56)</u> 0,25%
Nematoda	<u>40(3,69 ± 0,67)</u> 4%	<u>34(3,53 ± 0,67)</u> 4%	<u>36(3,58 ± 0,66)</u> 4%
Testacea	<u>35(3,56 ± 0,21)</u> 4%	<u>22(3,11 ± 0,47)</u> 3%	<u>25(3,23 ± 0,44)</u> 3%
Harpacticoida	<u>10(2,30 ± 1,53)</u> 1%	<u>8(2,16 ± 1,23)</u> 1%	<u>9(2,20 ± 1,29)</u> 1%
Cyclopoidea	<u>3(1,20 ± 0,69)</u> 0,4%	<u>5(1,50 ± 1,47)</u> 0,5%	<u>3(1,20 ± 0,84)</u> 0,4%

П р и м е ч а н и е. Над чертой — абсолютное и логарифмированное (в скобках) значение; под чертой — относительное значение, полученное как среднее арифметическое, поскольку распределение было статистически нормальным.

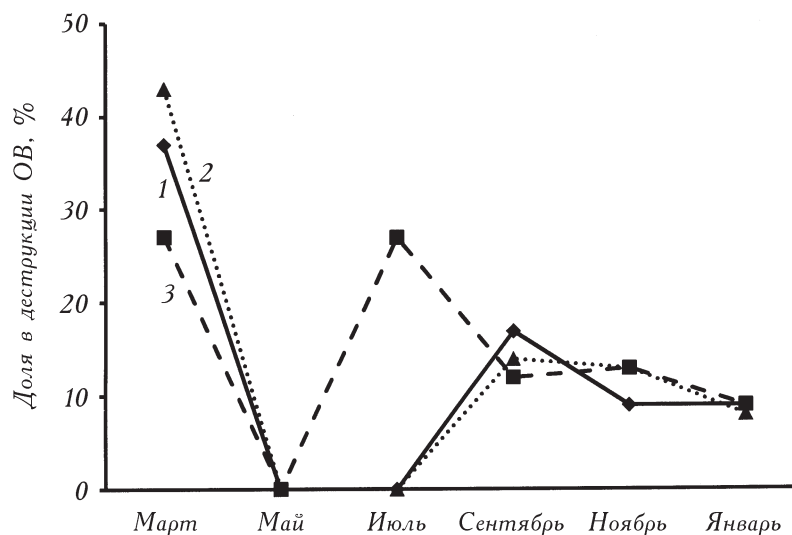
ков, поэтому они встречаются во все сезоны и деструкция ими ОВ не испытывает значительных колебаний (рис. 2, 3).

Согласно концепции речного континуума [38] исследованные источник и ручьи относятся к истокам, водотокам 1—3 порядка. Они имеют незначительную ширину и расположены в буковом лесу. Это препятствует проникновению солнечного света и, соответственно, уменьшает интенсивность фотосинтеза. Большее количество органического вещества попадает в систему в виде аллохтонного растительного материала — опавшей листвы и веток. В таких водотоках обычное отношение P/R < 1. В них важна роль организмов — измельчителей растительного материала, а именно личинок вторичноводных насекомых, которые в сумме разлагают около 60% ОВ.



4. Средние геометрические значения деструкции ОВ зообентосом (Дж/м<sup>2</sup>·сут)

Группы	Весна	Лето	Осень	Зима
Chironomidea	314(5,75 ± 0,57)	544(6,30 ± 0,48)	487(6,19 ± 0,16)	347(5,85 ± 9,29)
Trichoptera	267(5,59 ± 0,25)	13(2,57 ± 2,72)	109(4,69 ± 0,27)	59(4,07 ± 9,35)
Ephemeroptera	27(3,33 ± 1,81)	98(4,59 ± 0,54)	7,17(1,97 ± 1,51)	—
Plecoptera	—	—	9(2,22 ± 1,33)	49(3,90 ± 0,12)
Odonata	10(2,29 ± 1,05)	—	6(1,81 ± 0,91)	—
Oligochaeta	4(1,43 ± 0,52)	3(1,12 ± 0,22)	3(1,24 ± 0,55)	—
Nematoda	37(3,62 ± 0,41)	11(2,36 ± 0,10)	62(4,13 ± 0,20)	38(3,65 ± 0,10)
Testacea	21(3,08 ± 0,62)	24(3,18 ± 0,32)	33(3,51 ± 0,22)	20(3,01 ± 0,17)
Harpacticoida	2(1,93 ± 1,52)	13(2,54 ± 1,33)	11(2,43 ± 1,12)	—



3. Доля личинок ручейников в общей деструкции ОВ в разные сезоны.

Доли нематод и корненожек приблизительно равны и выше, чем низших ракообразных, сообщества которых формируются преимущественно гарпактикоидами. Деструкция ОВ нематодами составляет 36 Дж/м<sup>2</sup>·сут (сред-

нем 4% общей), корненожек — 25 Дж/м<sup>2</sup>·сут (3%), гарпактикоид, поденок, веснянок, стрекоз — 1—2%, а каждой из прочих групп — не превышает 0,25% (табл. 3).

Незначительная роль личинок поденок и веснянок в деструкции обусловлена тем, что они встречаются не во все сезоны. Численность личинок стрекоз была небольшой, в пробах обнаруживались лишь первые стадии развития. Крупные экземпляры встречаются очень редко и существенно на энергетический баланс не влияют.

Значение деструкции ОВ бактериально-водорослевым компонентом (разница между общей и суммарной деструкцией отдельных групп зообентоса) составляет около 20% общей. Это ниже, чем установлено для большинства других водоемов [7].

На протяжении года показатели деструкции ОВ личинками комаров-звонцов изменяются незначительно, хотя летом и осенью они несколько возрастают (табл. 4). Деструкция личинками ручейников максимальна весной (см. рис. 2). В мае их имаго покидают водоемы и в июне личинки обнаружены лишь на ст. 2. Динамика их доли в общей деструкции соответствует динамике абсолютных значений (рис. 3). Наибольшая функциональная роль нематод и корненожек приходится на осень, а значение других групп на протяжении года изменяется незначительно.

### Заключение

В исследованных водоемах общая деструкция ОВ значительно преобладает над ВПП, что свидетельствует в пользу значительных поступлений аллохтонного ОВ, преимущественно в виде опавших листьев. Достоверных различий в уровне общей трансформации ОВ между ними не обнаружено. Динамика продукционно-деструкционных процессов как в источнике, так и в ручьях характеризуется максимальными значениями летом и минимальными зимой.

Статистически достоверно наибольшую часть общей деструкции ОВ осуществляют личинки вторичноводных насекомых — комаров-звонцов (Chironomidae) и ручейников (Trichoptera) — в сумме около 60% общей, доля других групп зообентоса находится в пределах 0,25—4,00%. На бактериально-водорослевый комплекс и некоторые группы простейших приходится около 20% общей деструкции ОВ.

\*\*

*Досліджено процеси утворення первинної продукції і деструкції органічної речовини угрупованнями донних організмів джерела і струмків долини р. Уж (басейн Тиси). Встановлено роль зообентосу в сезонній трансформації органічної речовини.*

\*\*

*Primary production and destruction of organic matter by benthic communities in spring and brooks of the Uzh River valley (the Tisa River basin) have been studied. Role of separate groups of zoobenthos in seasonal transformation of organic matter was stated.*

\*\*

1. *Балушкина Е.В.* Зависимость скорости потребления кислорода от массы тела и температуры у личинок хирономид // Гидробиол. журн. — 1984. — Т. 20, № 5. — С. 66—71.
2. *Балушкина Е.В.* Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1987. — Т. 142, № 2. — С. 1—179.
3. *Богоров В.Г.* К методике обработки планктона (Новая камера для обработки зоопланктона) // Рус. гидробиол. журн. — 1927. — Т. 6, вып. 8—10. — С. 193—198.
4. *Боруцкий Е.В.* Ракообразные. Harpacticoida пресных вод. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. — Т. 3, вып. 4. — 425 с.
5. *Винберг Г.Г.* Первичная продукция водоемов. — Минск: Изд-во АН БССР, 1960. — 329 с.
6. *Винберг Г.Г.* Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии // Журн. общ. биологии. — 1983. — Т. 154, № 1. — С. 31—42.
7. *Гидроэкология украинского участка Дуная и сопредельных водоемов.* — Киев: Наук. думка, 1993. — 328 с.
8. *Голубков С.М.* Соотношение скоростей роста и энергетического обмена у пресноводных беспозвоночных: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Минск, 1982. — 22 с.
9. *Голубков С.М.* Зависимость скорости потребления кислорода водными личинками насекомых от массы тела // Гидробиол. журн. — 1986. — Т. 22, № 4. — С. 78—87.
10. *Голубков С.М.* Соотношение продукции и энергетического обмена у личинок амфибионтных насекомых // 5-й съезд ВГБО, 15—19 сент. 1986 г., г. Тольятти. Тез. докл. — Куйбышев: Изд-во АН СССР, 1986. — Т. 1. — С. 138—140.
11. *Жагин В. И.* Методика изучения донной фауны водоемов и экологии донных беспозвоночных // Жизнь пресных вод СССР. — М.: Изд-во АН СССР, 1956. — Т. 4, ч. 1. — С. 278—382.
12. *Загальна гідрологія.* — К.: Фітосоціоцентр, 2000. — 264 с.
13. *Ковальчук А.А.* Экофизиология некоторых групп простейших и мелких беспозвоночных животных // Гидробиол. журн. — 2002. — Т. 38, № 5. — С. 55—66.
14. *Ковальчук А.А.* Роль простейших и микробеспозвоночных бентоса мелководий Кременчугского водохранилища в продукционно-деструкционных процессах // Там же. — 2003. — Т. 39, № 2. — С. 28—46.
15. *Ковальчук А.А.* Первичная продукция и деструкция органического вещества донными сообществами реки Уж (бассейн Тисы) // Там же. — 2011. — Т. 47, № 6. — С. 3—10.
16. *Ковальчук А.А., Воликов Ю.Н.* Дыхание личинок хирономид при низких температурах и различных концентрациях кислорода в воде // Там же. — 1990. — Т. 26, № 1. — С. 57—61.

17. Ковальчук А.А., Скорик Л.В., Шагрин В.П. Интенсивность аэробной и анаэробной деструкции органического вещества в донных отложениях мелководий Кременчугского водохранилища // Там же. — 1991. — Т. 27, № 1. — С. 57—64.
18. Ламперт К. Жизнь пр сныхъ водъ. Животныя и растенія пр сныхъ водъ, ихъ жизнь, распространение и значеніе для челов ка. — С.-Петербургъ: Изданіе А. Ф. Девріена, 1900. — Т. 1, 2. — 1015 с.
19. Мазей Ю.А., Цыганов А.Н. Пресноводные раковинные амебы. — М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. — 300 с.
20. Мануйлова Е. Ф. Ветвистоусые рачки фауны СССР. — М.; Л.: Наука, 1964. — 327 с.
21. Монченко В.І. Щелепнороті циклопи (Cyclopidae) // Фауна України. — К.: Наук. думка, 1974. — Т. 27, вип. 3. — 452 с.
22. Приймаченко А.Д., Михайленко Л.Е., Гусынская С.Л., Небрат А.А. Продуктивность планктонных сообществ на разных трофических уровнях в Кременчугском водохранилище // Гидробиол. журн. — 1978. — Т. 14, № 4. — С. 3—12.
23. Приймаченко А.Д. Фитопланктон и первичная продукция Днепра и днепровских водохранилищ. — Киев: Наук. думка, 1981. — 278 с.
24. Тодераш И.К. Функциональное значение хирономид в экосистемах водоемов Молдавии. — Кишинев: Штиинца, 1984. — 181 с.
25. Федоров В.Д., Соколова С.А. Опыт оценки устойчивости водной экосистемы // Гидробиол. журн. — 1973. — Т. 9, № 2. — С. 11—15.
26. Цееб Я.Я. К методике количественного учета микрофауны пелогена в связи с ее применением на соленых озерах Крыма // Зоол. журн. — 1937. — Т. 16, № 3. — С. 499—510.
27. Чертопруд М.В. Родниковые сообщества макробентоса Московской области // Журн. общей биологии. — 2006. — Т. 67, № 5. — С. 376—384.
28. Шнаревич И.Д., Иванчик Г.С., Телюк П.М. и др. Влияние антропогенных факторов на трансформацию структуры экосистем верховьев бассейна Прута и Днестра // 5-й съезд ВГБО, 15—19 сент. 1986 г., г. Тольятти. Тез. докл. — Куйбышев: Изд-во АН СССР, 1986. — Т. 2. — С. 310—311.
29. Шнаревич И.Д., Иванчик Г.С., Чередарик М.И. Влияние антропогенных факторов на первичную продукцию гидроэкосистемы бассейна верхнего Днестра // Проблемы общ. молек. биологии. — 1985. — № 4. — С. 116—118.
30. Щербак В.І. Структурно-функціональна характеристика дніпровського фітопланктону: Автореф. дис.... докт. біол. наук. — К., 2000. — 32 с.
31. Щербак В.І. Влияние продолжительности экспозиции на показатели первичной продукции фитопланктона евтрофных водоемов при использовании скляночного метода в кислородной модификации // Гидробиол. журн. — 2000. — Т. 36, № 1. — С. 97—102.
32. Biomass and remote sensing of biomass / Ed. I. Atazadeh. — Rijeka: InTech, 2011. — 262 p.
33. Bartoš E. Koreňonožce radu Testacea. — Bratislava: Slovenska Acad. Vied, 1954. — 189 p.

34. *Elliott J. M.* Some methods for the statistical analysis of samples of invertebrates // *Freshwater Biol. Ass.* — 1977. — Vol. 25. — 160 p.
35. *Hemmingsen A.M.* Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces, and its evolution // *Nordisk Insulinlaboratorium, Gentofte, Strødam biological laboratory, Hillerød, Denmark (Copenhagen).* — 1960. — Vol. 9 (2). — P. 1—110.
36. *Illies J.* Versuch einer allgemeinen biozönotischen Gliederung der Fließgewässer // *Intern. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr.* — 1961. — B. 46, H. 2. — S. 205—213.
37. *Malicky H., Chantaramongkol P.* The altitudinal distribution of Trichoptera species in Mac Klang catchment on Doi Inthanon, northern Thailand: stream zonation and cool- and warm-adapted groups // *Hydrobiol. trop.* — 1993. — Vol. 26, N 4. — P. 279—291.
38. *Vannote, R.L., Minshall G. W., Cummins K. W. et al.* The river continuum concept // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* — 1980. — Vol. 37, N 1. — P. 130—137.

Ужгородский национальный университет

Поступила 05.06.15