

## МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ХАРАКТЕРИСТИК ЗООБЕНТОСА ВОДОТОКОВ ХРЕБТА ХЕХЦИР

© 2023 г. Н. М. Яворская<sup>a, b, \*</sup>

<sup>a</sup>Институт водных и экологических проблем ДВО РАН, Хабаровск, 680000 Россия

<sup>b</sup>Заповедное Приамурье, Хабаровск, 680000 Россия

\*e-mail: yavorskaya@ivep.as.khb.ru

Поступила в редакцию 14.12.2021 г.

После доработки 28.03.2022 г.

Принята к публикации 09.06.2022 г.

Впервые по результатам многолетних исследований представлена структурная организация сообществ зообентоса и динамика их плотности и биомассы в реках и ручьях хр. Хехцир, включая границы заповедника “Большехехцирского”, заказника “Хехцирского” (южная часть Дальнего Востока России). В составе донных животных отмечено 23 группы (весной и летом – по 22 группы, осенью – 19, зимой – 8 групп). Ведущие по частоте встречаемости (>90%) – хирономиды, поденки, олигохеты. На долю хирономид и амфипод приходилось соответственно 37.0 и 19.1% общей плотности бентоса, а моллюсков и амфипод – 32.1 и 29.7% общей биомассы. К доминантам по плотности и биомассе относились амфиподы, хирономиды по плотности, и моллюски по биомассе. Средняя плотность бентосных организмов составила  $637 \pm 21$  экз/м<sup>2</sup>, средняя биомасса  $1.8 \pm 0.2$  г/м<sup>2</sup>. Установлено, что донные сообщества перекатных участков в зоне ритрала наиболее продуктивные. Показано, что сезонная и многолетняя динамика сообществ зообентоса ярко выражена и прослеживается по групповому составу, структуре и количественным характеристикам.

*Ключевые слова:* хребет Хехцир, зообентос, структура сообществ, плотность, биомасса.

**DOI:** 10.31857/S0321059623010170, **EDN:** EDSBSO

### ВВЕДЕНИЕ

Реки относятся к числу наиболее сложных и динамичных экосистем. Они широко диверсифицированы и имеют существенное значение в сохранении биоразнообразия [54]. В них обитает более 80 тыс. видов донных беспозвоночных, среди которых преобладают насекомые [11]. Наиболее изученные в мире регионы по реофильным сообществам зообентоса – территории США, Западной Европы и Новой Зеландии. В России такие работы проводились в основном в Северном Приуралье, Восточном Причерноморье и на Дальнем Востоке (южная часть Приморского края, бассейн р. Амур, северная часть Дальнего Востока, п-ов Камчатка, о. Сахалин) [3, 17, 29, 30, 39]. Вместе с тем для водотоков бассейна Нижнего Амура сведения по составу, структуре, количественным показателям, сезонной динамике популяций донных беспозвоночных – важнейшим факторам поддержания их устойчивости – до сих пор имеют единичный и разрозненный характер. Исследования проведены в реках и ручьях хр. Хехцир, для которых характерна “островная” изоляция, они протекают поблизости Хабаров-

ского спецкомбината “Радон”, но сохраняют естественный режим.

Об уникальности биоты хр. Хехцир писал еще Н.М. Пржевальский [33]. На территории заповедника “Большехехцирский” и в его ближайших окрестностях насчитывается 4724 видов насекомых (в том числе 2433 вида чешуекрылых и более 510 видов пресноводных донных беспозвоночных) [55]. Среди донного населения водотоков самые распространенные и массовые – представители хирономиды (201 вид из 5 подсемейств) [24, 42, 49, 50]. Фауна веснянок представлена 31 видом (25 родов, 8 семейств), поденки – 35, ручейников – 42, мошек – 21, моллюсков – 36 видами (в том числе двусторчатых – 17, брюхоногих – 19 видами), из которых 8 видов занесены в Красную книгу Хабаровского края, и др. [15, 20, 21, 28, 32, 35, 55, 58]. К интересным находкам относится реликтовый вид нимфомийид *Nymphomyia rohdendorfi* Makarchenko, 1979 [25, 48], и редкий, эндемичный вид большекрылых *Protohermes martynovae* Vshivkova, 1995, занесенный в Красную книгу Хабаровского края [5]. Имеются фрагментарные сведения по зообентосу реклевой, Правой, Матренихи, в которых обнаружено 17 групп жи-

вотных; средняя плотность населения достигала 709 экз/м<sup>2</sup>, биомасса – 1.3 г/м<sup>2</sup> [44–46].

Цель настоящей работы – провести анализ сезонной, межгодовой, многолетней динамики состава, структуры сообществ и количественных показателей донных беспозвоночных животных водотоков хр. Хехцир и выявить общие закономерности формирования сообществ фоновых водотоков.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Хребет Хехцир (площадь 101.3 тыс. га) – западный останцовый отрог горной системы Сихотэ-Алинь на центральной части Среднеамурской низменности Амуро-Приморской страны. Расположен он в северной подзоне хвойно-широколиственных смешанных лесов и со всех сторон окружен равнинами. Глубокая седловина делит хребет на две половины: более высокую западную – хр. Большой Хехцир (949.3 м над у. м.) (в границах заповедника “Большехехцирский”, площадь 45.3 тыс. га) и низкую восточную – хр. Малый Хехцир (413 м над у. м.) (в пределах заказника “Хехцирский”, площадь 52 тыс. га). Хребет вытянут в широтном направлении. Крайняя западная точка имеет координаты 48°17'40" с.ш. и 134°43'30" в.д., а восточная – 48°23'30" с.ш. и 135°28'20" в.д. Максимальная протяженность с З на В составляет 62 км, с С на Ю – 20 км. С СЗ горный массив ограничен протокой Амурской; с З – р. Уссури в непосредственной близости от государственной границы России с КНР; с Ю – реками Чиркой, Малая Сита; с В – р. Ситой. На С граница проходит вдоль р. Малая Сита у подножья хребтов Большой Хехцир и Малый Хехцир и далее в западном направлении плавно переходит к протоке Амурская [27].

Реки и ручьи, стекающие с хребта в разных направлениях, берут начало на высоте 450–650 м над у. м. и принадлежат бассейну р. Амур. Продольные профили рек северного склона более пологи на всем протяжении, южного – круче в своей северной части. Уклон рек южного склона значительнее, чем северного. Поперечные профили долин рек имеют V-образную форму, а в нижнем течении – трапецевидную на северных склонах и совершенно не выражены на южных склонах. В верховьях долины водотоков представляют собой ущелья с крутыми склонами, на дне которых среди огромных глыб или выходов скальных пород течет ручей с небольшими водопадами высотой до 1.5 м и порогами. Ниже по течению долины становятся шире, на их дне имеются узкие поймы, а также низкие и не выдержанные по высоте террасы, сложенные галечно-валунным материалом. Нижние течения ручьев, стекающих с хребта в направлении на Ю, приходятся на равнины и не имеют четко выраженных долин. Длина водото-

ков варьирует от 4 до 37 км. Скорости течения рек в горной части 1.5–3, в равнинной – 0.8–1.2, на плесах – 0.3–0.5 м/с. Преобладает дождевое питание. Средняя высота паводков в горной части рек и ручьев равна 0.5–0.8 м и редко достигает 1 м. Минимальные уровни наблюдаются в июне, максимальные – в июле–августе. Подъем уровня воды в их горной части при средней интенсивности дождя начинается приблизительно через 12–18 ч, держится недолго и зависит от продолжительности и интенсивности дождей. Вскрываются все реки в конце апреля. На большинстве из них ледоход не наблюдается, лед тает на месте. Общие черты водотоков – слабая минерализация при преобладании гидрокарбонатных ионов и относительно небольшая мутность, особенно низкая в предгорных и горных участках рек. Полу-горная р. Уссури шириной 0.8–1.2 км имеет среднюю скорость течения 0.7 м/с [27, 32, 37]. Для равнинных рек Чирки, Малая Сита, Ситы характерно плавное спокойное течение, сильно меандрирующее русло, светло-желтая вода, на дне песчано-галечно-илистый грунт с примесью глины, обширная речная долина.

Гидробиологические исследования хр. Хехцир, включая территории заповедника “Большехехцирский” и заказника “Хехцирский”, проводили в марте–декабре 2011–2020 гг. на правобережных притоках протоки Амурской (реки Половинка, Быкова, Левая, Правая, Красная Речка, Матрениха, Уссури, ручьи Шереметьевский, Соснинский, Правый Соснинский, Правая Быкова, безымянный), правых и левых притоках р. Ситы – оз. Петропавловское (реки Сита, Моховая, Бешеная, Елька, Каменушка, безымянный) и правых притоках рек Чирки и Уссури (реки Белая Речка, Цыпа, Одыр, Пилка, Чирка, Инженерка, ключи Мишкин ключ, Зинкин ключ, ручьи Малиновский, Золотой, Синюгинский, Головина, Куркуниха, Дворовый, Грязный Кривун и четыре безымянных) (рис. 1).

Количественные пробы зообентоса отбирали складным бентометром (площадь захвата 0.063 м<sup>2</sup>, мельничный газ № 23) на плесе и перекате с глубин от 0.05 до 0.5 м, промывали через сачок-промывалку (мельничный газ № 21), фиксировали 4%-м раствором формалина и обрабатывали по общепринятой методике [4]. Всего отобрано и проанализировано 654 количественные бентосные пробы. Характеристика структуры донных сообществ приведена согласно [19], где доминанты составляли >15% общей плотности или биомассы, субдоминанты – от 5.0 до 14.9%, второстепенные – от 1.0 до 4.9%. Потенциальную продукцию рыб бентофагов за сезон оценивали в соответствии с рекомендациями [41], принимая в среднем для бассейна р. Амур за сезон коэффициент  $P/B = 6.0$  [20]. После знака “±” приведена

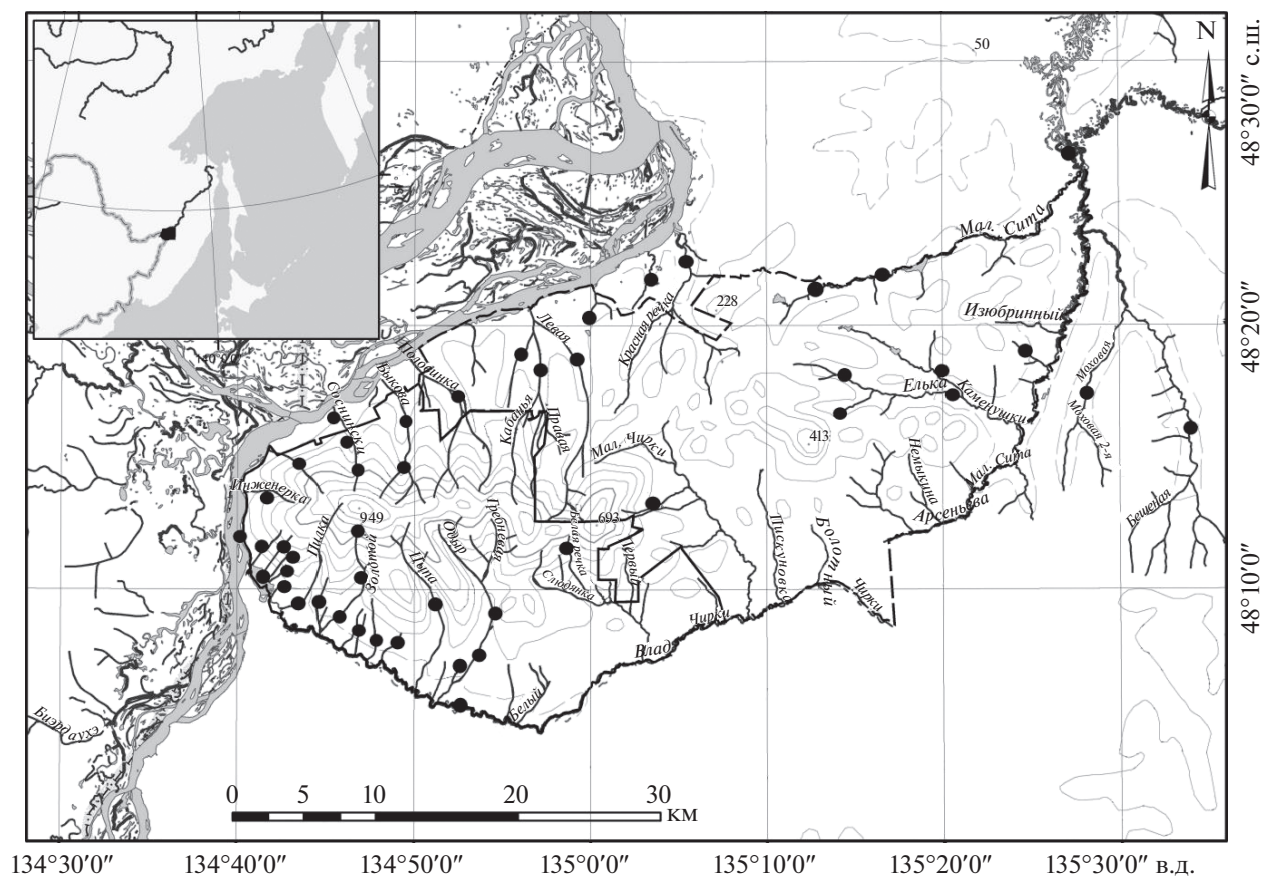


Рис. 1. Картограмма района исследований: кружками показаны станции отбора проб зообентоса.

стандартная ошибка (ошибка средней). Построение карты проведено в программе ArcGIS10.1.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В реках и ручьях хр. Хехцир обнаружено всего 23 группы донных беспозвоночных, из которых на долю всех насекомых приходится 64.9%, а на долю водных двукрылых – 42.6% общей плотности. Выявлено преобладание по плотности и биомассе двусторчатых моллюсков (в среднем  $154 \pm 48$  экз/м<sup>2</sup> и  $64.4 \pm 25.8$  г/м<sup>2</sup>) над брюхоногими (в среднем  $37 \pm 8$  экз/м<sup>2</sup> и  $9.9 \pm 6.2$  г/м<sup>2</sup>).

Водотоки, впадающие в протоку Амурскую, реки Чирка, Усури отличаются незначительной мутностью, большими скоростями течения, значительной залесенностью водосборных бассейнов, галечно-каменистым грунтом дна, низкой температурой воды. На перекатах, на каменистом грунте часто встречаются моховые и водорослевые обрастания. Реки, впадающие в р. Ситу и оз. Петропавловское, протекают по заболоченной территории, поэтому обследованы в меньшей степени. Для них характерны более спокойное течение, преобладание галечно-песчаного и или-

стого грунта на дне. Водотоки, протекающие рядом с населенными пунктами, отчасти подвержены антропогенному воздействию (твердые бытовые отходы, загрязненные стоки с территорий сельских поселений, дачных участков, дорог, мелких свалок).

Основная часть водотоков хр. Большой Хехцир по классификации рек для южной части Дальнего Востока [20, 36] относится к умеренно холодноводному типу (преобладающая температура воды 10–17°C, максимальная 20–24°C), где не обнаружены только волосатики (табл. 1).

Ритрон состоит преимущественно из эпифауны. Небольшую роль играет “истинный” бентос, представленный моллюсками, а преобладает вагильный бентос и “сессильный”, представленный личинками амфибиотических насекомых из числа лито-, брио-, фитореофильных и детритофильных форм. Комплекс “поденки–веснянки–ручейники–хирономиды”, имеющий наибольшее кормовое значение для многих беспозвоночных и позвоночных животных, составляет 68.8% общей плотности и 39.7% общей биомассы зообентоса. Категорию доминантов составили амфиподы (20.6 и 43.7%) по плотности и биомассе,

**Таблица 1.** Распределение средней плотности  $N$  (экз/м<sup>2</sup>) и биомассы  $B$  (г/м<sup>2</sup>) зообентоса водотоков хр. Хехцир

Группы зообентоса	Умеренно холодноводный тип		Умеренно тепловодный тип		Тепловодный тип	
	$N$	$B$	$N$	$B$	$N$	$B$
Turbellaria	88	0.1	0	0.0	0	0.0
Nematoda	90	<0.1	8	<0.1	54	<0.1
Gordiacea	0	0.0	8	0.4	0	0.0
Oligochaeta	1067	0.9	2278	0.8	805	0.4
Hirudinea	70	1.6	14	<0.1	0	0.0
Hydrachnidae	69	<0.1	14	<0.1	32	<0.1
Asellidae	93	0.2	15	<0.1	0	0.0
Amphipoda	1810	7.9	80	0.7	176	0.4
Odonata	79	0.2	8	<0.1	19	1.1
Ephemeroptera	882	1.4	363	0.4	805	2.3
Hymenoptera	16	0.3	0	0.0	0	0.0
Coleoptera	188	0.2	11	<0.1	20	<0.1
Plecoptera	172	0.5	22	0.1	93	0.4
Megaloptera	46	0.7	8	0.2	0	0.0
Trichoptera	442	2.0	11	0.1	1011	7.1
Lepidoptera	23	0.2	0	0.0	80	<0.1
Blephariceridae	163	0.6	8	<0.1	0	0.0
Ceratopogonidae	76	0.1	13	<0.1	24	<0.1
Chironomidae	1033	0.4	860	0.3	283	0.1
Nymphomyiidae	266	<0.1	0	0.0	0	0.0
Simuliidae	331	0.5	57	0.1	306	0.2
Diptera indet.	155	0.9	29	2.0	23	0.1
Mollusca	109	4.1	9	0.1	48	135.6
Средневзвешенная $N/B$	7564	15.5	2321	1.6	1910	95.1

хириномиды (36.6%) по плотности, а ручейники (19.2%) по биомассе. Субдоминантами были поденки, олигохеты, ручейники, а также хирономиды по биомассе. Второстепенными оказались другие двукрылые, веснянки, мошки, и к ним примкнули жуки по плотности.

Умеренно тепловодный тип (преобладающая температура воды 15–20°C, максимальная 26°C) представляют реки Красная Речка и Матрениха, стекающие с хр. Малый Хехцир, в которых не найдены нимфомийиды, планарии, гусеницы, питающиеся водными растениями, и перепончатокрылые насекомые рода *Agriotypus* Curtis, 1932 (Ichneumonidae), паразитирующие на личинках ручейников. Гидробионты представлены лито-, фитореофильными, детритофильными, а также аргиллофильными и пелореофильными видами. Лидировали по обоим количественным показателям хирономиды (50.1 и 23.0%) и олигохеты (43.4 и 20.8%), а только по биомассе – другие двукрылые (34.6%). Субдоминанты по плотности отсутствовали, а по биомассе к ним относились поден-

ки и амфиподы. Второстепенными по плотности были поденки. Представители данной категории по биомассе отсутствовали.

К тепловодному типу (преобладающая температура воды 16–25°C, максимальная 28–30°C) относятся реки Сита, Чирка, Усури, огибающие хр. Хехцир с южной, западной и восточной сторон. В них преобладают аргиллофильные и пелореофильные виды беспозвоночных, значительно снижается количество личинок “семибентоса”, и происходит рост числа представителей “истинного бентоса” – червей и моллюсков. Здесь не зарегистрированы водяные ослики, блефариды, волосатики, пиявки, перепончатокрылые, большешкрылые, нимфомийиды и планарии. Доминировали по плотности хирономиды (25.1), поденки (21.1), олигохеты (22.2) и ручейники (20.6%); по биомассе – моллюски (95.1%). Субдоминанты отсутствовали. По плотности разряд второстепенных сформировали амфиподы, моллюски, нематоды, мошки; по биомассе – поденки и ручейники.

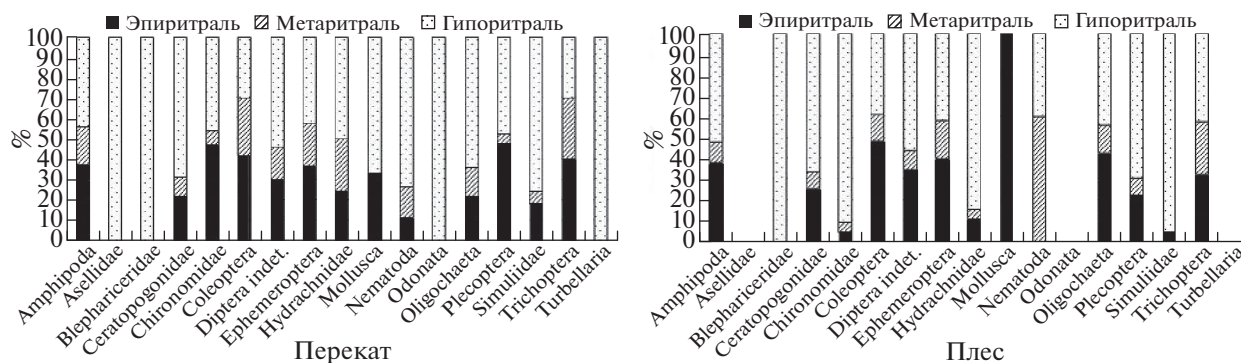


Рис. 2. Динамика плотности зообентоса в эпи-, мета- и гипоритрали руч. Соснинского, перекат и плес.

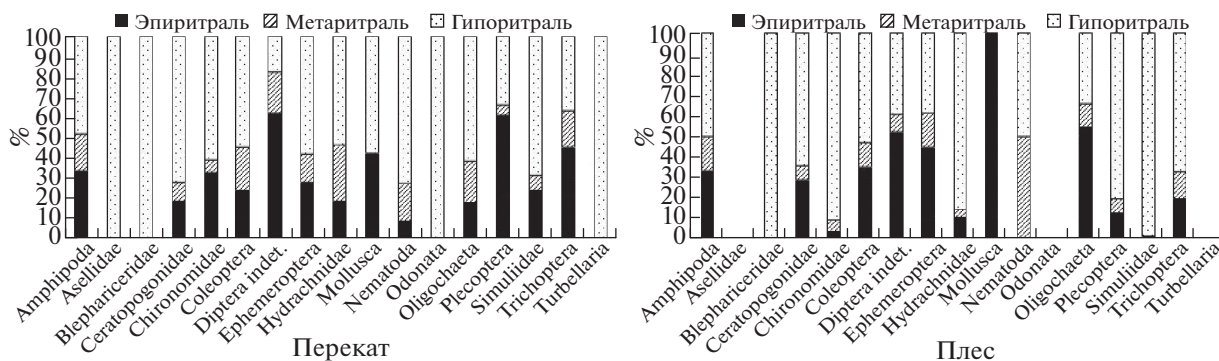


Рис. 3. Динамика биомассы зообентоса в эпи-, мета- и гипоритрали руч. Соснинского, перекат и плес.

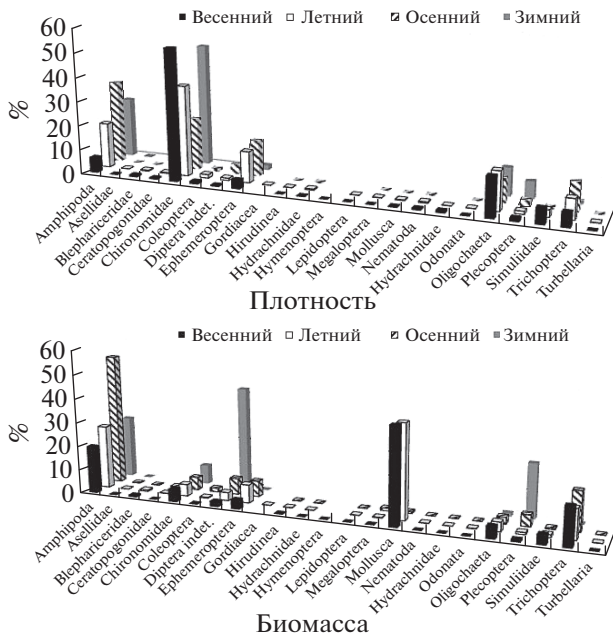
*Продольное распределение зообентоса ритрали водотоков хр. Большой Хехцир (на примере модельного лососевого руч. Соснинского)*

Ручей Соснинский выбран в качестве базового модельного из-за большого перепада высот при длине <10 км, но при этом его продольная зональность хорошо выражена. Ручей протекает в зоне хвойно-широколиственного леса. Ширина в среднем течении 3–6 м, глубина 0.05–0.3 м, скорость течения 2.2–3.0 м/с, температурный максимум 22°C. В зоне кренали, на высоте 450 м над у. м., согласно зональной классификации Иллиса и Ботошняну [56], руч. Соснинский представляет собой горный поток со скальными глыбами, каменными плитами и валунами на дне. Небольшие водопады здесь чередуются с более пологими уступами, по краям которых пышно развиты моховые подушки, местами поток уходит под ложе [21]. В долине в среднем течении ручья ежегодно в конце зимы формируется постоянная наледь [37]. Обследуемые участки ручья находились в зоне ритрали и представляли собой структурные элементы речной системы плес–перекат протяженностью ~5 км. К подзоне эпиритрали отнесены участок ручья на высоте 200 м над у. м. и устьевая зона его мелкого притока – руч. Правый Сос-

нинский, к метаритрали – участок на высоте 100 м над у. м., к гипоритрали – устьевая часть ручья (район автодорожного моста и визит-центра заповедника “Большехехцирский”). Зона потамали отсутствует.

От эпиритрали к гипоритрали прослеживалось увеличение состава бентоса (от 13 до 17 групп организмов) и количественных показателей донных беспозвоночных (средние плотность от 466 до 718 экз/м<sup>2</sup> и биомасса от 0.9 до 1.2 г/м<sup>2</sup> с небольшим снижением их в метаритрали (рис. 2–3).

В подзоне эпиритрали отсутствовали водяные ослики, блефариды, стрекозы и планарии, а на плесах – нематоды. Доминировали олигохеты (15.6%) и хиромомиды (40.0%) по плотности; амфиоподы (22.7), другие двукрылые (19.7), ручейники (28.4%) – по биомассе. К субдоминантам относились поденки по плотности и биомассе, и присоединились амфиоподы и ручейники по плотности и олигохеты по биомассе. Разряд второстепенных представляли веснянки, и к ним присоединились жуки и другие двукрылые по плотности, а хиромомиды по биомассе. На плесах преобладали по обоим показателям олигохеты, а также личинки мокрецов по плотности. Плотность и био-



**Рис. 4.** Сезонная динамика плотности и биомассы зообентоса водотоков хр. Хехцир в апреле–декабре 2011–2020 гг.

масса остальных групп бентоса явно превалировала на перекатах.

В подзоне метаритрали к не отмеченным ранее группам зообентоса прибавились моллюски, а на плесах – мошки. По плотности и биомассе преобладали ручейники (27.1 и 29.7%), и к ним присоединились олигохеты (17.8), хирономиды (19.4), поденки (16.6%) по плотности и амфиподы (29.8%) по биомассе. Категорию субдоминантов по плотности сформировали амфиподы; по биомассе – поденки, другие двукрылые и олигохеты. К второстепенным принадлежали жуки и веснянки, к ним примкнули другие двукрылые по плотности и хирономиды по биомассе. Изменения состава донного населения в этой подзоне в первую очередь связаны с уменьшением площади грунта, покрытого мхом, и соответственное повышение обилия водорослей обрастания.

В подзоне гипоритрали донные беспозвоночные характеризуются самыми высокими количественными показателями почти всех его представителей, чему способствуют увеличение количества детрита в результате смены прибрежной растительности, гидравлические показатели русла. На плесах не зафиксированы водяные ослики, моллюски, стрекозы и планарии. Лидировали хирономиды (43.4%) и олигохеты (19.3%) по плотности, а амфиподы (28.1), поденки (16.3) и ручейники (24.7%) – по биомассе. Категория субдоминантов по плотности была образована амфиподами, поденками, ручейниками; по биомассе – другими

двукрылыми, олигохетами, хирономидами. К второстепенным относились жуки, мошки, веснянки, и к ним присоединились другие двукрылые и блефарicerиды по плотности. На плесах по биомассе господствовали личинки веснянок и других двукрылых. Количественные показатели других бентосных групп преобладали только на перекатах.

Из приведенных выше данных можно сделать вывод, что в ритрали лососевых рек преобладают личинки насекомых (73.9% общей плотности и 69.6% общей биомассы бентоса) и сообщества перекатов здесь наиболее продуктивные, что сопряжено с типом донных отложений, развитием эпиплитических водорослей, малой глубиной, высокой скоростью течения, слабым заилиением грунтов. Ведущую роль играют отряды веснянок, поденок, ручейников; среди двукрылых – представители семейства блефарicerид, мошек, хирономид (подсемейства Diamesinae, Orthoclaadiinae). Обычны в ритрали планарии, нематоды, олигохеты. Показатели плотности и биомассы беспозвоночных увеличиваются от эпиритрали к гипоритрали. Во всех подзонах ритрали по биомассе лидировали амфиподы и ручейники, по плотности – хирономиды и олигохеты. Полученные результаты характерны для малых рек южной части Дальнего Востока, относящихся к умеренно холодноводному типу [36]. Большая биомасса амфипод связана с наличием опавшей листвы в ручье, составляющей круглогодично основу их питания. В совокупности благоприятному развитию донного населения в ритрали способствуют хорошие условия инсоляции, обилие аллохтонного и автотонного детрита, высокая степень облесенности берегов и прозрачность воды.

*Сезонная динамика зообентоса водотоков хр. Хехцир*

Сезонная динамика группового состава, структуры, плотности и биомассы сообществ донных беспозвоночных водотоков хр. Хехцир ярко выражена (рис. 4).

На функционирование речных сообществ в зоне муссонного климата влияет, прежде всего, гидрологический и термический режим. В предмуссонный период (май–июнь) гидрологические условия были более или менее устойчивыми. Весной теплая погода часто и быстро сменялась холодной, и первым месяцем с положительной средней месячной температурой был апрель [27]. Именно в конце мая происходил вылет имаго многих видов веснянок, хирономид, ручейников, появлялось значительное количество молодых гидробионтов, и за счет выплода ранневесенних видов амфибиотических насекомых общая плотность и биомасса донных животных к началу лета начинали возрастать. Плотность и биомасса дон-

ных беспозвоночных в среднем составили соответственно  $594 \pm 37$  экз/м<sup>2</sup> и  $1.8 \pm 0.5$  г/м<sup>2</sup>.

Лето преимущественно жаркое и влажное. В июне в отдельные годы отмечались засухи. Наибольшая влажность воздуха отмечалась в июле—августе [27]. В июне—середине июля происходил наибольший прогрев воды и наблюдался максимальный рост биомассы и плотности бентоса вследствие появления нового поколения и увеличения индивидуального веса водных организмов. В муссонный период (конец июля — август) выпало максимальное количество осадков, нарастала скорость течения воды, из грунта вымывались и сносились вниз по течению донные беспозвоночные и в связи с этим после летнего паводка происходило снижение их плотности и биомассы. Средние плотность и биомасса зообентоса составили соответственно  $633 \pm 30$  экз/м<sup>2</sup> и  $1.7 \pm 0.3$  г/м<sup>2</sup>.

Осенью устанавливалась сухая, солнечная погода, понижалась температура воздуха, наступал меженный период. В первой половине ноября отмечалось резкое похолодание. Зимний период продолжительный, с холодной, ясной и сухой погодой [27]. В осенний и зимний периоды зафиксировано сокращение группового состава, общей биомассы и плотности зообентоса в результате миграций гидробионтов, смертности от абиотических факторов, перехода в крылатую фазу ряда видов амфибиотических насекомых, убыли по причине естественной смертности постоянных первичноводных обитателей. В послемуссонный период наблюдалась относительная стабилизация гидрологических условий, повышение температуры воды и отмечался некоторый рост плотности (октябрь) и биомассы (ноябрь) зообентоса. Отсутствие в период ледостава, в отличие от открытого периода, многих групп бентоса отчасти обусловлено небольшим числом проб, взятых зимой. Кроме того, личинки многих амфибиотических насекомых разных возрастов зимой зарываются в грунт, где температура намного выше, чем на поверхности [40]. Средние плотность и биомасса зообентоса в осенний период составили соответственно  $711 \pm 41$  экз/м<sup>2</sup> и  $1.8 \pm 0.1$  г/м<sup>2</sup>, в зимний —  $206 \pm 61$  экз/м<sup>2</sup> и  $1.4 \pm 0.6$  г/м<sup>2</sup>.

Очевидно, что вследствие сезонных расхождений жизненных циклов отдельных видов гидробионтов резкого сокращения плотности и биомассы бентоса нет. Максимальное обилие и разнообразие донных беспозвоночных приходится на апрель—июль, минимальное наблюдается в марте, что в первую очередь указывает на важную роль температуры воды. На протяжении всех сезонов лидерами по плотности и биомассе были амфиподы, за исключением весеннего периода, когда по плотности они относились к субдоминантам. Стабильно доминировали по плотности

реофильные хирономиды (подсемейства: Diamesinae — 1.5, Orthoclaadiinae — 18.4, Chironominae — 14.4, Tanypodinae — 0.2% общей плотности бентоса). Господство видов хирономид из подсемейств Orthoclaadiinae и Chironominae характерно для водотоков Дальнего Востока России [23, 59], байкальских ручьев, горных потоков Северной, Средней Европы, Альпийских областей [22]. Установленный для рек и ручьев хр. Хехцир характер сезонной динамики зообентоценозов в целом присущ многим горным и предгорным рекам мира. В [31] отмечено, что биологический режим этих водотоков определяется сочетанием следующих факторов: доминирование амфибиотических насекомых, массовый вылет которых определяет сезонный минимум плотности и биомассы; сезонная изменчивость пресса рыб-бентофагов, интенсивно питающихся в теплое время года; мощное весеннее половодье и летние дождевые паводки, угнетающие развитие зообентоса весной и летом; благоприятные гидрологические условия осенью и зимой (низкая устойчивая межень); направленные миграции отдельных видов донных животных, приводящие к обеднению одних зообентоценозов и пополнению других; изменение площади залитых водой грунтов, влекущее за собою концентрацию или рассредоточение беспозвоночных. В [44] показано, что уменьшение глубины и пересыхание русла обуславливают концентрацию бентосных организмов в небольших ямах и лужах, а также их гибель, но при постоянном уровне воды в течение трех месяцев донные животные вновь активно заселяют русло реки. Это указывает на наличие минимальных связей между подсистемами в речной системе, что обеспечивает высокую способность к выживанию систем [3]. Таким образом, несмотря на неустойчивый гидрологический режим, выявлена стабильность соотношений средних за сезон количественных показателей и основных систематических групп гидробионтов.

#### *Межгодовая динамика зообентоса водотоков хр. Хехцир*

Исследования проводились в период повышенной водности рек, который повторяется с цикличностью 10—15 лет. При этом в Дальневосточном регионе на фоне глобального потепления климата в последнее время наблюдаются как аномально многоводные, так и аномально маловодные годы и сезоны малой частоты повторяемости. Происходит смещение паводков во времени, что изменяет структуру донных сообществ [4]. Так, в нижнем течении р. Амур паводок в 2019 г. начался на 15 дней позже, чем в 2013 г., а паводок в 2020 г. — на 10 дней позже его предшественника [26]. В дождливые и холодные годы, отличающиеся повышенными расходами и низкой темпера-

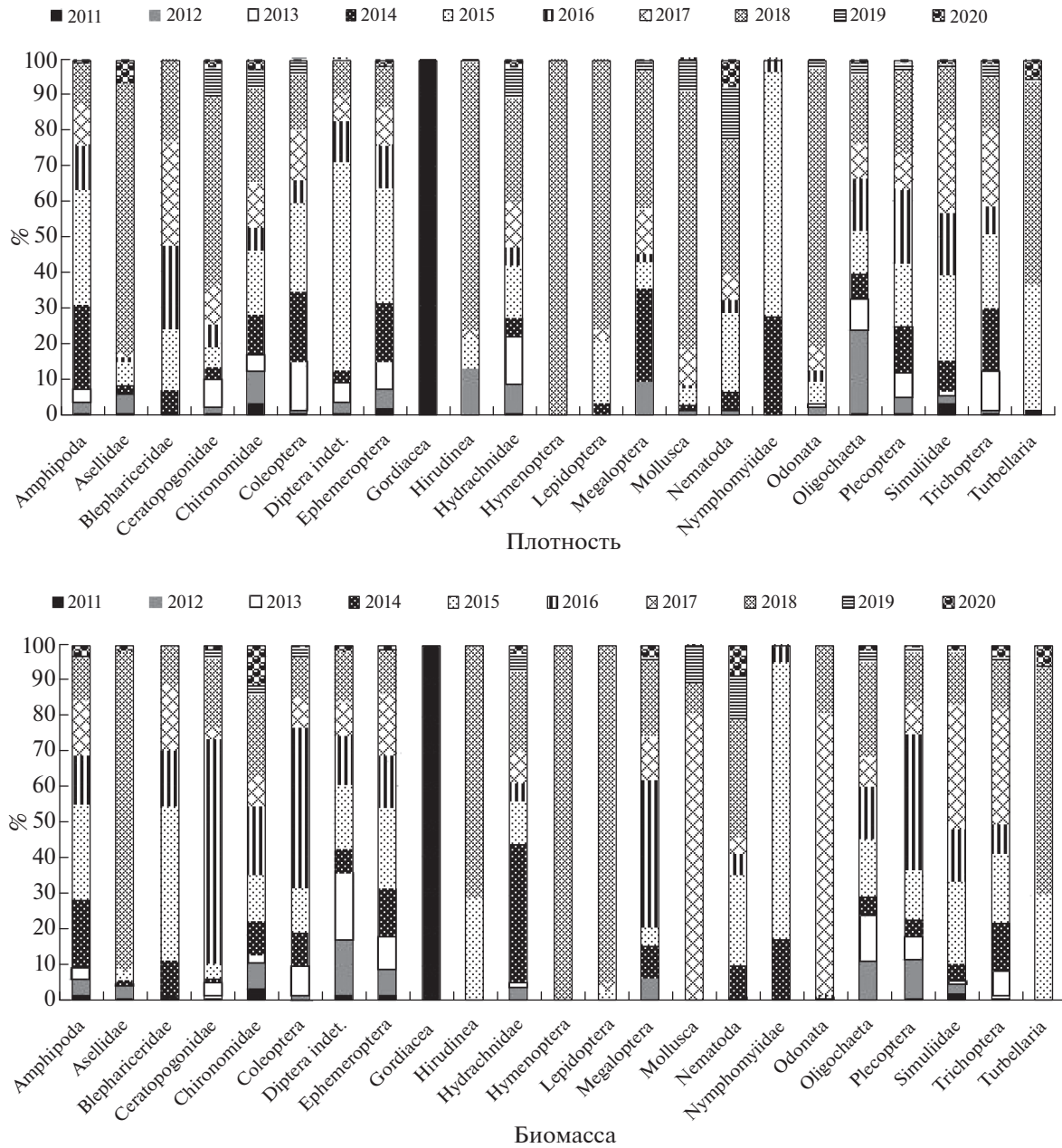


Рис. 5. Динамика плотности и биомассы зообентоса водотоков хр. Хехцир в 2011–2020 гг.

турой воды в реках, происходит качественное и количественное обеднение зообентоценозов; и наоборот, теплое и сухое лето, низкая и устойчивая межень способствуют их процветанию [31]. К примеру, в 2016 г. лето началось на две недели позже обычного, было дождливым и умеренно теплым; в 2017 г. оно наступило на неделю позже обычных сроков, было холодным и дождливым; в 2018 и 2019 гг. оно снова было холодным, очень дождливым и количество выпавших осадков в 1.5–2.5 раза превышало месячную норму [7–10]. Многолетние наблюдения за развитием зообен-

тоса водотоков хр. Хехцир выявили небольшие межгодовые изменения его таксономического и количественного состава (рис. 5).

В более холодный и дождливый 2016 г. доли куколок хирономид, личинок ручейников, амфипод в общей плотности и биомассе бентоса уменьшались, а доля личинок других двукрылых и веснянок увеличивалась, что обусловлено преобладанием холодолюбивых таксонов. В дальнейшем паводки, вызванные сильными дождями, повлекли за собой колебания количественных показателей гидробионтов. Так, через год



**Таблица 2.** Изменения структурных показателей донных сообществ по плотности и биомассе (%) водотоков хр. Хехцир в 2011–2020 гг. (А – амфиподы; Х – хирономиды; П – поденки; Р1 – веснянки; Р – ручейники; О – олигохеты; ДД – другие двукрылые; Ж – жуки; М – мошки; Бл – блефариды; Н – нематоды; Вис – вислокрылки; Мол – моллюски; ВК – водяные клещи;  $P_{зб}$  – продукция зообентоса;  $P_{рыб}$  – потенциальная продукция рыб бентофагов)

Год	Доминанты, <i>N/B</i>	Субдоминанты, <i>N/B</i>	Второстепенные таксоны, <i>N/B</i>	$P_{зб}$ , кал/м <sup>2</sup>	$P_{рыб}$ , кг/га
2011	X 62.2/X 16.7; A 44.3	A 8.6; П 11.7; О 6.4; М 5.2/ДД 6.1; П 11.4; Р 13.4	Р 3.3/О 1.8; Р1 1.6; М 4.0	4.1	3.1
2012	X 41.0; О 41.2/A 37.9; ДД 17.2	A 6.9; П 7.3/X 10.8; П 12.5; О 11.9; Р1 5.1	Нет/М 1.1; Р 2.1	4.0	3.0
2013	X 30.6; О 21.0; Р 15.7/A 25.7; ДД 17.3; Р 23.7	A (10.7; П 14.0/П 14.2; О 12.1	Ж 3.0; ДД 1.4; Р1 1.7/X 2.4; Ж 1.1; Р1 2.6	4.7	3.5
2014	A 32.3; X 29.6/A 58.7; Р 19.0	П 13.1; О 7.4; Р 10.6/X 5.1; П 9.0	Ж 1.9; Р1 1.5; М 2.0/ДД 2.7; О 2.1	9.1	6.8
2015	A 27.0; X 30.0; П 15.9/A 52.3; Р 18.0	О 7.7; Р 7.6/П 9.3	Ж 1.4; ДД 3.9; Р1 1.2; М 3.3/Бл 1.5; X 4.3; ДД 4.4; О 4.1; Р1 1.5; М 2.7	8.7	6.5
2016	A 23.3; X 23.6; О 21.1/A 42.6	П 13.1; М 5.4; Р 6.2/X 9.8; ДД 5.6; П 9.6; О 6.0; Р1 6.7; Р 11.5	Бл 1.0; ДД 1.7; Р1 3.0/Ж 2.5; Вис 1.6; М 2.6	8.2	6.1
2017	A 17.6; X 36.1/Мол 66.9	П 9.4; О 10.5; М 6.5; Р 14.3/A 12.3; Р 12.1	Бл 1.0; Ж 1.4; Р1 1.2/X 1.2; П 3.0; М 1.6	31.2	23.3
2018	X 51.6/A 28.5; Мол 21.2	A 10.9; П 6.3; О 14.5; Р 6.2/X 9.1; П 6.2; О 8.4; Р 14.9	Ж 1.1; Р1 1.8; М 2.4/ДД 4.4; Р1 1.9; М 2.1	7.5	5.6
2019	X 61.9; О 16.8/Мол 82.8	Р 9.6/Нет	A 2.7; Ж 1.5; ВК 1.0; Н 2.2/A 4.3; X 3.8; О 3.3; Р 3.9	11.9	8.9
2020	X 55.6/A 41.2; X 26.7; Р 20.5	A 9.9; П 12.7; О 7.6; Р 6.2/Нет	Н 2.0; Р1 1.0; М 2.9/ДД 3.2; П 3.3; О 2.5; М 1.3	9.0	6.7

(в 2018 г.) наблюдалось увеличение доли личинок хирономид в общей плотности и доли амфипод, поденок, куколок ручейников в общей биомассе. В [3] отмечено, что в периоды паводков личинки насекомых и ракообразные способны пропускать очередные линьки, а в условиях межени – ускорять онтогенез.

Основной фон донных беспозвоночных составляли амфиподы, олигохеты, личинки хирономид, ручейников, других двукрылых, поденок, веснянок и мошек (табл. 2).

Пространственное распределение донных беспозвоночных водотоков хр. Хехцир согласуется с основными положениями концепции речного

континуума и динамики пятен, что характерно для рек Дальнего Востока России [4]. Ежегодно структура сообществ зообентоса меняется в основном на уровне субдоминантных и второстепенных таксонов, что говорит о разнообразии и сложности сообществ беспозвоночных, а также о чистоте воды. В [1] отмечено, что сложность сообществ уменьшается при загрязнении, эвтрофикации, ацидофикации вод.

Превалирование в бентосе ракообразных объясняется изобилием здесь аллохтонной органики, которая и определяет наиболее благоприятные условия для их развития [3], это характерно для ручьев Амурского бассейна, Приморья, евро-

пейских предгорных ручьев [18]. Средние плотность ( $1671 \pm 102$  экз/м<sup>2</sup>) и биомасса ( $7.3 \pm 0.4$  г/м<sup>2</sup>) амфипод почти в два раза превышают данные, полученные для р. Кедровой в Приморском крае [14]. Наряду с ракообразными важнейшую роль в донных сообществах играют личинки поденок Baetidae, Heptageniidae, ручейников Hydropsychidae, Rhyacophilidae, двукрылых Chironomidae и Simuliidae, что сопоставимо с другими районами Палеарктики [29], веснянок Perlodidae, Pteronarcyidae, Nemouridae, виды которых имеют обширный ареал, включая Дальний Восток, Забайкалье, Саяны, Монголию, Китай, Корею, Северную Европу и Северную Америку [35].

Плотность донных организмов варьировала от 3 до 39840 экз/м<sup>2</sup> (в среднем  $637 \pm 21$  экз/м<sup>2</sup>), биомасса от <0.1 до 927.0 г/м<sup>2</sup> (в среднем  $1.8 \pm 0.2$  г/м<sup>2</sup>). Внутригодовая вариабельность динамики биомассы была в пределах 4.1–14.1, в среднем 8.7: самые высокие значения выявлены в 2019 г., самые низкие – в 2013 г. В связи с невысокой средней биомассой зообентоса потенциальная продукция рыб-бентофагов в среднем за сезон составила ориентировочно всего 7.4 кг/га. В общем, донное население рек и ручьев хр. Хехцир имело сравнительно высокое развитие плотности и биомассы и наиболее близко к водотокам северных и южных районов Дальнего Востока России, северных областей Европейской части России, причем непосредственно в них гипотетически могут обитать или обитают виды рыб из отряда лососеобразных. Например, плотность беспозвоночных в водотоках северного Охотоморья составляла 16–33092 экз/м<sup>2</sup> [13], средняя биомасса бентоса в бассейне р. Буреи была 0.6 г/м<sup>2</sup> [44], р. Олы Магаданской области – 2.0 г/м<sup>2</sup> [38], реках северо-западной части Мурманской области – 2.1 г/м<sup>2</sup> [2]. В то же время для других территорий стран СНГ и сопредельных стран разными авторами были отмечены их либо более высокие, либо более низкие показатели. Так, плотность бентоса достигала, экз/м<sup>2</sup>: в водотоках северо-восточной Фенноскандии – 979, реках и ручьях о. Южного архипелага Новая Земля – от 766 до 18056, водотоках бассейна р. Аргуни – от 425 до 15144, реках бассейна р. Буреи – 16–196306. Средняя плотность зообентоса составляла, экз/м<sup>2</sup>: в Чукотских водотоках – 1700, р. Кедровой – 15306, реках бассейна р. Буреи – 457, бассейне р. Цивили Чувашской республики – 1451, Карелии – 5750, Северного Урала – 26, Приполярного Урала – 17, Тимана – 30, о. Сахалин – 1072, канадских предгорных ручьях в Альберте – 1800, реках северо-западной части Мурманской области – 1481, горных ручьях Закарпатья – 170–679. Биомасса бентосных животных составляла, г/м<sup>2</sup>: для рек Камчатки – 11–13, горных ручьев Закарпатья – 1.8–6.3, о. Хоккайдо – 7.5, Тянь-Шаня – 2–12, бассейна оз. Иссык-Куль –

3.6–18.9, бассейна Онежского озера – 6.1–48.9, Татр – 10.7, Северной Швеции – 1.0–7.9, Латвии – 20–100, Канадского ручья – 3.6–8.2, бассейна р. Буреи – <0.1–167.0, бассейна р. Зеи – 0.8–31.6, водотоков северо-восточной Фенноскандии – 4777.1, северного Охотоморья – 0.03–33.8, водотоках бассейна р. Аргуни – 1.2–70.5, рек и ручьев о. Южного архипелага Новая Земля – 0.2–7.5. Средняя биомасса бентоса составляла, г/м<sup>2</sup>: в р. Кедровой Приморского края – 34, реках Коми – 3.6–7.9, о. Сахалин – 13.5, Карелии и Шведской Лапландии – по 5.4, Чукотского п-ова – 3.3, Северного Урала – 5.2, Приполярного Урала – 8.0, реках Тимана – 15.4, бассейне р. Цивили Чувашской республики – 14.3 [3, 6, 11, 13, 14, 16, 17, 20, 34, 38, 40, 43, 51, 52]. Отметим, что верхний пояс хр. Хехцир покрывают ненарушенные хвойно-широколиственные леса, которые задерживают поверхностный сток с водосбора в речное русло. В водотоках в значительном количестве происходит образование хлорофилла *a* [47]. Благодаря этому, а также наличию естественных рефигиумов, в реках и ручьях наблюдаются благоприятные условия для обитания донных беспозвоночных, таксономическое разнообразие которых чрезвычайно велико, что сопоставимо с таковым в районах Дальнего Востока [11, 18, 36, 39], Сибири [12, 20], лососевыми реками северо-восточных областей Европейской части России [40], Новой Зеландии [57], а по обилию водных двукрылых – со всеми пресноводными экосистемами мира [53].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В бентосе водных объектов на Хехцире обнаружено 23 группы беспозвоночных (в том числе на хр. Большой Хехцир – 22, хр. Малый Хехцир – 19). Самыми распространенными оказались хирономиды, поденки, олигохеты (>90%). На долю моллюсков и амфипод приходилось соответственно 32.1 и 29.7% общей биомассы бентоса, а хирономид и амфипод – 37.0 и 19.1% общей его плотности.

Наиболее продуктивными следует считать реки и ручьи хребта, не пересыхающие в длительный меженный период, в частности перекаты. Гидрологические условия ритрали водотоков позволяют широко распространиться и достичь большого количественного развития группам литореофильных, стенобионтных, реобионтных, психрофильных организмов, среди которых преобладают личинки насекомых.

Межгодовые и сезонные изменения структуры и количественного состава зообентоса обусловлены, главным образом, метеорологическими особенностями года (количество осадков, температура воздуха) и характеризуются относительной стабильностью. К лету идет нарастание группового состава, плотности и биомассы за счет рождения нового поколения гидробионтов и интен-

сивного роста организмов. Как правило, в более прохладные и дождливые летние месяцы при подъеме уровня воды отмечалось их снижение, в более теплые и засушливые — повышение, но лидирующее положение из года в год по обоим показателям чаще всего занимали амфиподы, а по плотности стабильно доминировали хирономиды. В итоге, устойчивое чередование паводковых и межпаводковых периодов обеспечивает благополучное существование сообществ донных беспозвоночных при условии сохранения лесного покрова.

В целом, реки и ручьи хр. Хехцир относятся к одному из пресноводных экорегионов Дальнего Востока России, включенны в список “Global 200” и нуждаются в охране. Типичные лососевые водотоки хребта, где редко встречаются нижеамурский хариус, ленок острорылый и тупорылый и в начале 1980-х гг. на нерест заходили тихоокеанские лососи (реки Одыр, Цыпа, ручьи Соснинский, Золотой и др.), могут служить типовыми объектами для детального исследования лососевых экосистем. В дальнейшем полученные сведения станут основой изучения потоков вещества и энергии в водных экосистемах, функционирующих, в том числе, и при отсутствии лососей, но в которых в большом количестве происходит образование хлорофилла *a* и зообентоса.

Автор выражает благодарность С.В. Спиридонову и Р.С. Андроновой за организацию экспедиционных работ на ООПТ и А.М. Долгих, А.И. Лукину, А.Н. Кадышеву, Ю.Н. Кя, С.В. Лагутину, А.В. Готванскому, Э.Ю. Власову и многим другим сотрудникам “Заповедного Приамурья” за помощь в ходе выполнения работ; А.В. Остроухову (ИВЭП ДВО РАН) за изготовление карты.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Алимов А.Ф.* Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2000. 147 с.
2. *Барышев И.А.* Формирование зообентоса пороговых участков рек северо-запада Мурманской области в зоне повышенных концентраций тяжелых металлов // *Тр. Кар НЦ РАН.* 2010. № 1. С. 105–112.
3. *Богатов В.В.* Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 1994. 218 с.
4. *Богатов В.В., Федоровский А.С.* Основы речной гидрологии и гидробиологии. Владивосток: Дальнаука, 2017. 384 с.
5. *Вишкова Т.М., Дубатов В.В.* Новые находки большескрылых (Megaloptera, Corydalidae, Corydalinae) на юге Дальнего Востока России // *Евразийский энтомолог. журн.* 2010. Т. 9. Вып. 3. С. 345–351.
6. Гидроэкологический мониторинг зоны влияния Зейского гидроузла / Под ред. *С.Е. Сиротского.* Хабаровск: ДВО РАН, 2010. 354 с.
7. Государственный доклад о состоянии и об охране окружающей среды Хабаровского края в 2016 г. / Под ред. *А.Б. Ермолина.* Ижевск: Принт-2, 2017. 226 с.
8. Государственный доклад о состоянии и об охране окружающей среды Хабаровского края в 2017 году / Под ред. *А.Б. Ермолина.* Воронеж: Фаворит, 2018. 250 с.
9. Государственный доклад о состоянии и об охране окружающей среды Хабаровского края в 2018 году / Под ред. *А.А. Сабитова.* Хабаровск: Изд. дом “Гранд—Экспресс”, 2019. 256 с.
10. Государственный доклад о состоянии и об охране окружающей среды Хабаровского края в 2019 году / Под ред. *А.А. Сабитова.* Хабаровск: МПР Хабаровского края, 2020. 268 с.
11. *Жирков И.А.* Биogeография. Общая и частная: суши, моря и континентальных водоемов. М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2017. 568 с.
12. *Заика В.В.* Фауна и население амфибионтных насекомых (Insecta Ectognatha: Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Odonata) водных потоков Алтае-Саянской горной области. Томск, 2012. 38 с.
13. *Засыпкина И.А., Самохвалов В.Л.* Зообентос водотоков северного Охотоморья. Магадан: Корлис, 2015. 327 с.
14. *Кочарина С.Л., Макаренченко Е.А., Макаренченко М.А., Николаева Е.А., Тиунова Т.М., Тесленко В.А.* Донные беспозвоночные в экосистеме лососевой реки юга Дальнего Востока // *Фауна, систематика и биология пресноводных беспозвоночных.* Владивосток: ДВО РАН СССР, 1988. С. 86–108.
15. Красная книга Хабаровского края: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений, грибов и животных / Под ред. *Б.А. Воронова, М.В. Крюковой, С.Д. Шлотгауэр.* Воронеж: ИР, 2019. 604 с.
16. *Крашенинников А.В., Гаврило М.В.* Зообентос некоторых водоемов и водотоков острова Южный архипелага Новая Земля // *Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова.* Владивосток: ИП Сердюк О.А., 2021. Вып. 9. С. 77–81.
17. *Лабай В.С., Живоглядова Л.А., Полтева А.В. и др.* Водотоки острова Сахалин: жизнь в текущей воде. Южно-Сахалинск: Сахалинский обл. краевед. музей, 2015. 236 с.
18. *Леванидов В.Я.* Биомасса и структура донных биоценозов малых водотоков Чукотского полуострова // *Пресноводная фауна Чукотского полуострова.* Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. Т. 36 (139). С. 104–122.
19. *Леванидов В.Я.* Биомасса и структура донных биоценозов реки Кедровой // *Пресноводная фауна заповедника “Кедровая падь”.* Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977. Т. 45 (148). С. 126–159.
20. *Леванидов В.Я.* Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура // *Изв. ТИНРО.* 1969. Т. 67. 242 с.
21. *Леванидова И.М.* Амфибиотические насекомые горных областей Дальнего Востока СССР. Фаунистика, экология, зоогеография Ephemeroptera, Plecoptera и Trichoptera. Л.: Наука, 1982. 215 с.

22. *Линевич А.А.* Хирономиды Байкала и Прибайкалья. Новосибирск: Наука, 1981. 153 с.
23. *Макарченко Е.А., Макарченко М.А., Зорина О.В., Сергеева И.В.* Первые итоги изучения фауны и таксономии хирономид (Diptera, Chironomidae) российского Дальнего Востока // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток: Дальнаука, 2005. Вып. 3. С. 394–420.
24. *Макарченко Е.А., Орел О.В., Яворская Н.М., Макарченко М.А.* Современное состояние изученности фауны хирономид (Diptera, Chironomidae) особо охраняемых природных территорий Дальнего Востока России // XIII Дальневосточная конф. по заповедному делу. Владивосток: Всемирный фонд дикой природы, 2020. Вып. 1. С. 59–63.
25. *Макарченко Е.А., Яворская Н.М.* Нимфомийиды (Diptera, Nymphomyiidae) бассейна р. Амур // Регион. проблемы. 2021. Т. 24. № 2–3. С. 122–125.
26. *Махинов А.Н., Ким В.И., Дугаева Я.Ю.* Особенности крупных паводков реки Амур в периоды высокой и низкой водности // Регионы нового освоения: современное состояние природных комплексов и их охрана. Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН, 2021. С. 178–182.
27. *Мельникова А.Б.* Флора Хехцира. Хабаровск, 2015. 258 с.
28. *Москвичева И.М.* Малакофауна водоемов Большехецирского заповедника // Научные исследования в заповедниках Приамурья. Владивосток; Хабаровск: Дальнаука, 2000. С. 142–145.
29. *Палатов Д.М.* Реофильный макрозообентос Восточного Причерноморья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 2018. М.: 25 с.
30. *Палатов Д.М., Чертопруд М.В.* Реофильная фауна и сообщества беспозвоночных тундровой зоны на примере Южного Ямала // Биология внутрен. вод. 2012. № 1. С. 23–32.
31. *Паньков Н.Н.* Структурные и функциональные характеристики зообентоценозов р. Сылвы (бассейн Камы). Пермь: ПГНИУ, 2004. 162 с.
32. *Попов В.Д.* К фауне мошек горных ландшафтов хвойно-широколиственных лесов // Ландшафты юга Дальнего востока. Новосибирск: Наука, 1973. С. 84–88.
33. *Пржевальский Н.М.* Путешествие в Уссурийском крае 1867–1869 гг. М.: ОГИЗ, Гос. изд-во геогр. лит., 1974. 311 с.
34. *Салтанова Н.В.* Хирономиды (Diptera, Chironomidae) в сообществах донных беспозвоночных бассейна Верхнего Амура. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Чита: ИПРЭК СО РАН, 2011. 25 с.
35. *Тесленко В.А., Яворская Н.М.* Новые сведения о фауне веснянок (Plescoptera, Insecta) особо охраняемых природных территорий Хабаровского края // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток: ИП Сердюк О.А., 2021. Вып. 9. С. 159–174.
36. *Тиунова Т.М.* Динамика биомассы бентоса в экосистемах лососевых рек юга Дальнего Востока // Биологические ресурсы Дальнего Востока России: комплексный региональный проект ДВО РАН. М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2007. С. 195–216.
37. Флора и растительность Большехецирского заповедника / Под ред. *А.Б. Мельниковой*. Хабаровск: Изд. дом “Частная коллекция”, 2011. 192 с.
38. *Хаменкова Е.В., Тесленко В.А.* Структура сообществ макрозообентоса и динамика их биомассы в реке Ола (северное побережье Охотского моря, Магаданская область) // Зоологический журн. 2017. Т. 96. № 6. С. 619–630.
39. *Чебанова В.В.* Бентос лососевых рек Камчатки. М.: ВНИРО, 2009. 172 с.
40. *Шубина В.Н.* Бентос лососевых рек Урала и Тимана. СПб.: Наука, 2006. 401 с.
41. *Шуленина С.П., Дубовская О.П., Глущенко Л.А.* Зообентос оз. Пясино и прилегающих рек после аварийного разлива дизельного топлива в 2020 г. // Сиб. экол. журн. 2021. № 4. С. 488–498.
42. *Яворская Н.М.* Заповедник “Большехецирский” (краткий очерк) // Биота и среда заповедных территорий. 2020. № 2. С. 85–102.
43. *Яворская Н.М.* Структура бентосных сообществ водотоков в районе строительства Нижне-Бурейской ГЭС // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. 2017. Вып. 7. Владивосток: ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН. С. 267–277.
44. *Яворская Н.М.* Структура сообществ донных беспозвоночных в малой реке Матрениха (бассейн р. Амур, Хабаровский край) при сезонном изменении уровня воды // Вода: химия и экология. 2015. № 6. С. 43–48.
45. *Яворская Н.М.* Структура сообществ донных беспозвоночных животных реки Левая (бассейн реки Амур) (Хабаровский край) // Амурский зоол. журн. 2015. Т. 7. № 1. С. 14–19.
46. *Яворская Н.М., Климин М.А.* Зообентос реки Правая (заказник “Хехцирский”, Хабаровский край) // Вестн. ДВО РАН. 2019. № 1. С. 34–43.
47. *Яворская Н.М., Климин М.А.* Пигментные характеристики водорослей перифитона и их использование для оценки состояния водотоков заповедника “Большехецирский” (Хабаровский край) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток: ИП Сердюк О.А., 2021. Вып. 9. С. 226–242.
48. *Яворская Н.М., Макарченко Е.А.* Новые данные по таксономии, распространению и биологии архаичных двукрылых *Nymphomyia rohdendorfi* Makarchenko, 1979 (Diptera, Nymphomyiidae) // Евразийский энтомол. журн. 2015. Т. 6. Вып. 14. С. 523–531.
49. *Яворская Н.М., Макарченко М.А.* Первые сведения по фауне хирономид (Diptera, Chironomidae) Большехецирского государственного природного заповедника (Хабаровский край) // Евразийский энтомол. журн. 2009. Т. 8. Прил. 1. С. 93–96.
50. *Яворская Н.М., Макарченко М.А., Орел О.В., Макарченко Е.А.* Фауна комаров-звонцов (Diptera, Chironomidae) природного заповедника “Большехецирский” (Хабаровский край) // Евразийский энтомол. журн. 2017. Т. 2. Вып. 16. С. 180–191.
51. *Яковлев В.А.* Оценка качества поверхностных вод на территории Фенноскандии // Вод. ресурсы. 2004. Т. 31. № 3. С. 337–346.

52. Яковлев В.А., Яковлева А.В. Биоразнообразие и количественные показатели зообентоса бассейна реки Цивиль (Чувашская республика) // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2014. Т. 23. № 2. С. 146–152.
53. Adler P.H., Courtney G.W. Ecological and Societal Services of Aquatic Diptera // *Insects*. 2019. V. 10 (70). P. 1–23.
54. Dynesius M., Nilson C. Fragmentation and Flow Regulation of River Systems in the Northeast Third of the World // *Sci*. 1994. V. 266. P. 753–762.
55. [http://szmn.eco.nsc.ru/Insecta\\_Great\\_Khekhtsy/index.htm](http://szmn.eco.nsc.ru/Insecta_Great_Khekhtsy/index.htm)
56. Illies J., Botosaneanu L. Problemes et methodes de la classification et de la zonation ecologique des eaux courantes considerees surtout du point de vue faunistique // *Int. Verh. Limnol.* 1963. V. 12. P. 1–57.
57. Pohe S.R. Aquatic invertebrate fauna of Matapouri, Northland (New Zealand). Thesis ... master MAppSc. New Zealand, 2008. 129 p.
58. Tatonova Y.V., Solodovnik D.A., Hung Manh Nguyen. Human parasites in the Amur river: the results of 2017–2018 field studies // *Regional problems*. 2018. V. 21. № 3 (1). P. 34–36.
59. Yavorskaya N.M., Makarchenko M.A., Orel O.V., Makarchenko E.A. An updated checklist of Chironomidae (Diptera) from the Amur River basin (Russian Far East) // *J. Limnol.* 2018. V. 77 (s1). P. 155–159.