

ВОДНЫЕ БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ – ДЕСТРУКТОРЫ ЛИСТОВОГО ОПАДА В ВОДОТОКАХ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

© 2024 г. Т. С. Вшивкова^{a,b}

^aФНЦ Биоразнообразие ДВО РАН, пр-т 100-летия Владивостоку, 159/1, Владивосток,
690022 Россия

^bВладивостокский государственный университет, ул. Гоголя, 41,
Владивосток, 690014 Россия

E-mail: vshivkova@biosoil.ru

Поступила в редакцию XX.XX.2024 г.

После доработки XX.XX.2024 г.

Принято к публикации XX.XX.2024 г.

Малонарушенные лесные территории (МЛТ) являются важной частью ценных природных территорий. Они представляют крупные участки дикой природы в пределах лесной зоны и выполняют защитные, климаторегулирующие функции, уменьшают концентрацию парниковых газов, поддерживают сохранение биоразнообразия, играют важную роль в углеродном круговороте. На Дальнем Востоке России процессы круговорота углерода до настоящего времени изучены недостаточно, особенно в пределах лесных речных экосистем. Одним из первых этапов исследований, позволяющих понять закономерности трансформации и транспорта углерода в речных экосистемах, должно стать изучение видовой и трофической структуры речных сообществ, выявление организмов – первичных деструкторов органического вещества и алгоритмов последовательной переработки автохтонной и аллохтонной органики, продуцируемой в речных и прилегающих наземных экосистемах. В работе приведены результаты анализа структуры донных сообществ 22 водотоков (44 местообитания), расположенных на лесных и обезлесённых территориях и выделено 5 типов сообществ (с 10 подтипами), соответствующих продольным зонам реки и основным параметрам, обуславливающим архитектуру и «экономику» речной экосистемы в соответствии с Концепцией речного континуума. Установлено, что основным первичным деструктором листового опада в верховьях рек на юге Дальнего Востока РФ являются ракообразные гаммариды. Показано, что нарушение лесного покрова приводит к изменению коренной структуры речных сообществ и ведёт к необратимым изменениям в экосистеме.

Ключевые слова: речные экосистемы, Концепция речного континуума, видовая и трофическая структуры донных сообществ, функционально-трофические группировки (FFG).

Работа выполнена по теме: государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (№ 121031 000 147-6).

DOI: XXX

В России площадь малонарушенных лесов (МЛТ) составляет около 290 млн га. В Восточной Сибири, наименее затронутой современным природопользованием, 39% территории к югу от северной границы лесной зоны относится к малонарушенным лесам; за ней следуют Дальний Восток (31%), Западная Сибирь (25%) и европейская часть страны (9%) (Карта..., 2001). В последние годы лесные экосистемы стали рассматриваться как центры связывания (депонирования) атмосферного углерода, позволяющие хотя бы частично сбалансировать мощные антропогенные выбросы углекислого газа в атмосферу. Значительная часть углерода депонируется именно малонарушенными, старовозрастными лесами. Такие леса способны служить стоками углерода в течение столетий. Они являются поставщиками легкоокисляемых (листовой опад, отмерший перифитон) и трудноминерализуемых органических веществ (гумус, лигносодержащие растительные остатки), а также растворенных минеральных веществ и взвесей, являющихся важным звеном в трофической структуре наземных и водных экосистем.

Малонарушенные кедрово-широколиственные леса Дальнего Востока России сохраняют большие объемы органического углерода – более 200 т/га. Суммарные объемы депонирования углерода лесами России оцениваются в 261.64 млн т в год, что эквивалентно 959 млн т углекислого газа (Исаев и др., 1995). Однако в результате антропогенных факторов (пожары, сведения лесов при масштабных рубках, создание инфраструктуры, горнодобывающая деятельность, и т.д.) территории этих ценных лесов сокращаются. По некоторым данным в России в последние годы исчезает до 4,4 тысячи га в день. Рубки, особенно сплошные, помимо изъятия древесной биомассы оказывают и другое воздействие на баланс углерода – идет разложение порубочных остатков, а повреждение почвы приводит к вымыванию запасенного в ней углерода (Чугунов, 2019).

Особенно серьезные последствия сведения лесов проявляются на верхних участках речных бассейнов, в пределах малых и средних водотоков, являющихся питающими элементами более крупных рек. В таких водотоках транспорт органического вещества носит специфический характер. Первичная продукция здесь образуется за счет аллохтонного

органического материала, поступающего в водотоки в виде листового опада с прибрежных участков, и эпилимнитных водорослей (автохтонная органика). Роль аллохтонного материала особенно велика в верховьях, на лесных участках с плотно сомкнутыми кронами деревьев, которые затеняют зеркало водотока и препятствуют массовому развитию водорослей. Именно здесь листовая опад становится главным источником питания для большого числа водных беспозвоночных, деструктурируется ими, минерализуется водными микроорганизмами, превращаясь, в результате, в более доступный пищевой ресурс для сообществ водных организмов, расположенных ниже по течению (Aguilar et al., 2018; Lin, Webster, 2013; Tank et al., 2010). При снижении количества поступающего листового опада в результате сведения лесной растительности (вырубки, лесные пожары) происходит снижение численности и биоразнообразия листогрызущих беспозвоночных – измельчителей (shredders), которые служат кормовой базой рыб. Это особенно важно понимать при проведении природоохранной деятельности в тихоокеанском регионе (бассейн Тихого океана), где малые реки, в большом числе, являются лососевыми. Ниже по течению реки, при увеличении ширины русла, происходит уменьшение затенённости лесным пологом (затенение кронами деревьев остается только в прибрежной зоне), что сказывается на изменении условий освещенности водотоков и приводит к активному развитию автохтонной водной растительности (перифитонных водорослей), в результате чего происходит изменение баланса между продукционными и деструкционными процессами в водотоке (Ferreira et al., 2020; Sinsabaugh, R. L. 1997; Ulrich et al., 1993), меняются структура сообществ и функциональные связи в них (Doretto et al., 2020; Vannote et al., 1980).

Малонарушенные лесные территории в ДВФО занимают, в основном территории в пределах 60–40° широты и 120–165° долготы (рис. 1). Наиболее ценными считаются кедрово- широколиственные леса – 3,3 млн. га (1,2%), растущие только на юге Дальнего Востока. Особую ценность имеют чернопихтово-кедрово-широколиственные леса, это самая сложная по структуре и функциям лесная экосистема Российской Федерации – часть биома умеренных хвойно-широколиственных лесов мира. Они обладают сложной структурой и высоким биоразнообразием. Площадь этих лесов в настоящее время крайне мала. В основном они распространены в северной части Корейского полуострова и в самой южной части российского Дальнего Востока до северной широты 44 градуса, лишь незначительно заходя на территорию северо-восточного Китая и на территории Южного Приморья, где они составляют около 30% от общего ареала. Почти все они находятся на особо охраняемых природных территориях (Кожевникова, Дюкарев, 2011; Корякин, 2007; Манько, 2000; Манько, Жильцов, 1998).

Для понимания закономерностей круговорота углерода в малонарушенных старовозрастных лесах необходимо знать закономерности его движения в различных структурных частях лесных экосистем, включающих наземные и водные (речные, озёрные, болотные) субъединицы. На Дальнем Востоке России такие исследования находятся на начальном этапе. До сих пор изучению трансформации и транспортировки аллохтонного органического вещества в речных экосистемах региона, особенно на первых этапах его деструкции, производимой организмами макрозообентоса в верховьях водотоков, уделялось недостаточно внимания (Богатов, 2014; Тиунова, 2001; Тиунова и др., 2003; Bogatov et al., 2021, 2024). Однако история исследования структурных и функциональных характеристик донных сообществ беспозвоночных в речных экосистемах малых рек Дальнего Востока насчитывает уже более пятидесяти лет, что является хорошей теоретической базой для организации современных направлений по изучению круговорота углерода в экосистемах малых рек, расположенных в пределах МЛТ дальневосточного региона РФ (Богатов, 1913, 1914; Богатов и др., 2010; Богатов, Федоровский, 2017; Вшивкова, 1988; Вшивкова, Рязанова, 1998; Вшивкова и др., 2021а, 2021б; Кочарина, 2005; Кочарина и др., 1988; Кочарина, Тиунова, 1997; Леванидов, 1976, 1977, 1981; Леванидов и др., 1978, 1979; Леванидов, Вшивкова, 1978; Леванидова, 1982; Леванидова и др., 1989; Леман и др., 2005; Тесленко, 1986; Тиунова, 2001, 2008; Чебанова, 2009) и др.

Цель настоящей работы – анализ видовой и трофической структуры донных сообществ беспозвоночных, развивающихся в верховьях речных экосистем, расположенных в ненарушенных лесных формациях (МЛТ) Дальнего Востока РФ и тестирование Концепции речного континуума (River Continuum Concept) в применении к дальневосточным водотокам.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Район наших исследований ограничен территорией Тихоокеанской России (Бакланов, Романов, 2009; Бакланов, 2015) и относится в основном к зоне широколиственно-хвойных лесов. Основное внимание уделялось изучению верхних участков лесных водотоков, в качестве сравнения были рассмотрены донные сообщества безлесных территорий северной части ДВО (рис. 1).

Для анализа видовой и трофической структуры речных донных сообществ было выбрано 22 водотока и 44 точки (места отбора проб, станции); из них 17 водотоков (39 станций) расположены в лесной зоне и 5 водотоков (5 станций) – в безлесной, тундровой зоне (табл. 1).

Таблица 1. Список проанализированных речных участков на 22-х избранных водотоках Дальнего Востока РФ и краткая информация условий обитания

№	Название водотока	Регион/ Район	Дата	Зона реки	Ширина русла, м	V*	L, баллы	F, %
1	Руч. Горайский, ст. «11»	ПК, ЗКп	лето 1972-3	U-Er	2-3	11	0	100
2	Р. Кедровая, ст. 5	ПК, ЗКп	23.06.2008	U-Er	2-3	10-11	0	100
3	Р. Кедровая, ст. 6	ПК, ЗКп	23.06.2008	Er	3-3.5	10-11	1	100
4	Р. Кедровая, ст. 9	ПК, ЗКп	23.06.2008	Er	4-4.5	10-11	3	100
5	Р. Кедровая, ст. 10	ПК, ЗКп	23.06.2008	Er	4	10-11	1	100
6	Р. Кедровая, ст. 11	ПК, ЗКп	23.06.2008	U-Mr	5-7	10-11	1-2	100
7	Р. Кедровая, ст. 12 («3»)	ПК, ЗКп	06-08. 1972	Mr	15	10-11	3	100
8	Р. Кедровая, ст. 12	ПК, ЗКп	13.10.2023	Mr	15-17	9-10	3	100
9	Р. Кедровая, ст. 13	ПК, ЗКп	23.06.2008	MR	12-15	9-10	3	90
10	Р. Кедровая, ст. 14	ПК, ЗКп	23.06.2008	L-Mr	12-14	8	5	50
11	Р. Фроловка, ст. 3	ПК, Прт	06-08. 1984	HCr	1-1.5	11	0	100
12	Р. Фроловка, ст. 9	ПК, Прт	06-08. 1984	Mr	6.6	10-11	4	100
13	Р. Фроловка, ст. 10	ПК, Прт	06-08. 1984	Mr	6.1	>10	4	100
14	Р. Ключ Толстый, ст. 2	ПК, Прт	19.10.2023	U-Mr	2.5	9-10	3	50
15	Р. Комаровка, ст. 3	ПК, Усс	06.07.1984	U-Er	4-4.5	11	0	100
16	Р. Комаровка, ст. 7	ПК, Усс	05.07.1984	U-Mr	7-10	10-11	1-2	100
17	Р. Чёрная Речка, ст. 1	ПК, Влк	04.11.2014	HCr	0.5-1.0	11	2	80
18	Р. Чёрная Речка, ст. 1	ПК, Влк	18.07.2016	HCr	0.5-0.6	11	2	70
19	Р. Чёрная Речка, ст. 2	ПК, Влк	18.07..2016	U-Er	3-4	10-11	4	70
20	Р. Вторая Речка, ст. 1	ПК, Влк	14.10.2008	HCr-U-Er	0.8-1.0	11	0	100
21	Р. Вторая Речка, ст. 1	ПК, Влк	23.10.2020	HCr-U-Er	1.1	11	1	80
22	Р. Вторая Речка, ст. 1	ПК, Влк	26.08.2021	HCr-U-Er	0.65	11	1	80
23	Руч. Академический, ст. 1	ПК, Влк	18.09.2017	U-Er	0.5	10	0	100
24	Руч. Академический, ст. 2	ПК, Влк	18.09.2017	U-Er	1.5-2.0	10	0-1	80
25	Руч. Океанский, ст. 1	ПК, Влк	22.09.2009	U-Er	2.0	10	0	100
26	Руч. Океанский, ст. 1	ПК, Влк	06.09.2015	U-Er	2.35	10	0-1	70
27	Руч. Океанский, ст. 1	ПК, Влк	27.06.2022	U-Er	1.8	10	1	70
28	Р. Рудная, верховье	ПК, Длг	лето 1982-83	U-Mr	3-4	9-10	4	70
29	Р. Вилка, пгт. Терней	ПК, Трн	01.06.2021	Er	14.0	9-8	5	50

30	Р. Средний Сореннак	ЕО, Бст	21.07.2022	Er	8.0	10	3–4	100
31	Р. Бастак, ст. 7Ва	ЕО, Бст	21.07.2022	Mr	23.0	10–11	3–4	100
32	Р. Икура, ст. 2Ва	ЕО, Бст	04.08.2019	Er	4–5	10	2	100
33	Р. Икура, ст. 2Вb	ЕО, Бст	04.08.2019	Er	4–5	10	2	100
34	Р. Икура, ст. 2Вс, плёс	ЕО, Бст	04.08.2019	Er	4–5	6	0	100
35	Руч. «Дубовая сопка»	ЕО, Бст	06.08.2019	HCr	0.5–1.0	10	0	100
36	Р. Начилова, ст. 1	КМ, Зп	07.2003-2004	Er	6	10	4-5	100
37	Р. Начилова, ст. 2	КМ, Зп	07.2003-2004	Er	5–6	9–10	5	100
38	Р. Начилова, ст. 4	КМ, Зп	07.2003-2004	Mr	16–20	8–9	5	100
39	Р. Микочева, ст. 3	КМ, Зп	07.2003-2004	Mr	9–13	9	5	100
40	Руч. Геологический	ЧК, зК	20.07.1973	Er	2–4	9–10	5	0
41	Руч. Нырвакинтвеем	ЧК, зК	23.07.1973	Er	2–4	9	5	0
42	Руч. Лаврентьевский	ЧК, бЛ	26-28.07.1972	Er	2–3	10–11	5	0
43	Руч. Невидимка	ЧК, Ул	02.VIII.1972	Er	2	11	5	0
44	Р. Сомнительная	МГ, Врг	9-10.VII.1979	Er	5	10–11	5	0

Примечание: ПК – Приморский край, ЕО – Еврейская АО, КМ – Камчатский край, ЧК – Чукотский АО, МГ – Магаданская область. Зпк – Хасанский район, зап-к «Кедровая Падь»; Прт – Партизанский район; Усс – Уссурийский район, Уссурийский зап-к; Влк – Владивосток; Длг – Дальнегорский район, г. Дальнегорск; Трн – Тернейский район, пгт. Терней; Бст – зап-к «Бастак»; Зп – юго-западная Камчатка; зК – бас. залива Креста, бЛ – бас. бух. Лаврентия; Ул – бас. Уэленской лагуны; Врг – о-в Врангеля. Продольные зоны русла: HCr – гипокреналь, U-Er – верхняя эфиритраль, Er – эфиритраль, U-Mr – верхняя метаритраль, Mr – метаритраль. *В – характер донного субстрата: 11 – валунный с галькой, 10 – галечно-гравийный с валунами, 9 – галечный, 8 – галечно-гравийный, 7 – гравийный, 6 – песчано-гравийно-илистый. L – освещённость русла: 0 – водоток полностью затенён, 1 – узкий просвет между кронами деревьев, 2 – умеренный просвет, 3 – значительный просвет, 4 – водоток затенен лишь у берега, 5 – полностью освещен. F – естественная залесённость, в %.

В работе использовали как неопубликованные ранее собственные данные (в табл. 2 они отмечены астериском), так и опубликованные (приведены источники). Типы лесных формаций, в которых расположены места отбора проб, приведены по Б.П. Колесникову (1956). В качестве сравнения рассматриваются альтернативные примеры донных сообществ безлесных тундровых территорий северной части ДВФО.

Методы сбора водных беспозвоночных при осуществлении собственных сборов и во всех цитируемых статьях были одинаковы и выполнены по стандартным методикам и стандартными пробоотборниками, предназначенными для сбора бентоса на галечно-каменистых и крупнокаменистых грунтах (Вшивкова и др., 2019). Количественные пробы отбирали рамочными пробоотборниками: малым бентометром Сарбера (модификация): площадь охвата дна 25 x 25 см = 0.0625 м²) (Surber, 1937) и бентометром В.Я. Леванидова (40 x 30 см = 0.12 м²) (Леванидов, 1976). При отборе условно количественных проб применяли

метод принудительного дрефта с использованием стандартного донного сачка (D-net) (Вшивкова и др., 2019). Донный сачок (D-frame deep net, D-net) имеет ширину 0,3 м и высоту 0,3 м; нижняя часть сачка, которую прижимают к субстрату, – прямая; верхняя – полу изогнутой формы; длина рукояти варьируется от 1,5 до 2 м. К металлической рамке прикрепляется конусная сеть или мешок для захвата организмов. Сбор при стандартной процедуре экспресс-мониторинга на водотоках производят следующим образом. Двое сборщиков становятся в русло водотока вместе с наиболее сильным течением (на стрежне), один прижимает донный сачок к поверхности грунта, другой, выше по течению, тщательно перемешивает грунт на протяжении 3 метров в течение 1 минуты. При отборе на однородных субстратах (протокол № 1) следует выбирать перекаты, типичные для исследуемого участка реки. Отбор проб производится в 3-х повторностях по центру течения (стрежень): а) в начале переката, б) в середине, и в) на сливе (нижняя часть переката). Весть материал из 3-х повторностей фиксируется в одну ёмкость (что отмечается в этикетке и регистрационном журнале – таким образом, проба является комплексной. Данный подход учитывает мозаичность распределения бентоса и проба является более репрезентативной.

Практически все изученные местообитания расположены в пределах речных русел, соответствующих категории «бродных» (weadable) рек (Barbour et al., 1999), к которым относятся малые реки и верхние участки средних рек. Ширина в местах отбора проб на избранных водотоках варьирует от 0.5 до 20 м. Продольные зоны и подзоны выделены в соответствии с классификацией И. Иллиеса и Л. Ботошеняну (Illies & Botosaneanu (1963), в некоторых случаях участки подзон конкретизировали, выделяя, например, верхнюю эпиритраль, нижнюю метаритраль и т.д. (табл. 1).

При определении трофической структуры сообществ руководствовались Концепцией речного континуума (River Continuum Concept, RCC) и классификацией водных беспозвоночных, разделяющих гидробионтов на функционально-трофические группы (гильдии) по типу питания и способу переработки автохтонного и аллохтонного органического материала (Вшивкова и др., 2019; Barbour et al., 1999; Morse et al., 1994; Vannote et al., 1980). Ниже приводим краткое изложение принципов Концепции речного континуума.

Концепция речного континуума

Принцип трансформации и транспортирования органического материала по продольному профилю реки и закономерности формирования речных сообществ в зависимости от изменяющихся факторов среды и типов пищевого ресурса был сформулирован в 1980 году группой американских исследователей (Vannote et al., 1980) в

виде Концепции речного континуума (RCC) (рис. 2), которая получила широкое развитие в ритробиологических исследованиях во многих странах мира, в том числе, на Дальнем Востоке России (Богатов, 2013; Батурина, 2019; Вшивкова, 1988; Вшивкова, Рязанова, 1998; Леванидова и др., 1989; Aguiar, 2018; Brown et al., 2011; Voero et al., 2012; Cummins et al., 1989; Doretto et al., 2020; Dobson et al., 2002; Dudgeon, 1982, 2008; Hauer et al., 2003; Makaka, 2018; Minshall et al., 1983; Morse et al., 1994, 2007; Tank et al., 2010; Thorp et al., 2008; Vshivkova, 1991; Wallace, Merritt, 1980; Wallace, Webster, 1996; Wallace et al., 1982, 2000, 2001; Wetzel, 1995; Yule et al., 2009) и др.

Суть Концепции заключается в понимании целостности и устойчивости речной системы, которые детерминируются непрерывностью потока вещества и энергии, характер которого на всем протяжении водотока определяется влиянием континуума физических параметров среды. Процессы накопления, транспорта, утилизации и синтеза органического вещества происходят непрерывно и взаимосвязано вдоль русла реки. В каждой конкретной точке водотока органическое вещество, необходимое для формирования биологической продукции консументов, поступает из трех основных источников: локальные смывы органического вещества из прибрежных систем и листовой опад, непосредственно поступающий в реку с древесных крон – аллохтонная продукция; первичная продукция водных растений (мох, водоросли, высшая водная растительность) – автохтонная продукция; и транспорт взвешенного в потоке органического вещества с вышерасположенных участков (смешанного происхождения). Соотношение величин этих трех типов продукции меняется на протяжении русла.

RCC рассматривает бентосные сообщества как один из основных компонентов переработки и аккумуляции органического вещества. Структура бентосных сообществ зависит от соотношения типов органического вещества на каждом конкретном участке русла. Таким образом, количественные и качественные характеристики потока органического вещества детерминируют структуру биотических сообществ (Cummins, 1974; Gregory et al., 2003; Thorp et al., 2008; Vannote et al., 1980;) и др. (рис. 2) Глубокий анализ зависимостей в распределении речного бентоса авторами RCC максимально полно объяснил экономичное и эффективное устройство жизни в водотоках, дав основу для повышения прогностичности научных исследований в области ритробиологии и укрепив научную основу в планировании мониторинговых работ на реках.

Особенно важными при формировании градиентных сообществ являются: температура воды, тип субстрата, скорость и расход воды, морфология и освещённость водотока, характер прибрежной растительности, тип основного органического вещества и энергозатраты из аллохтонных и автохтонных источников – они являются определяющими

факторами при формировании донных сообществ и дифференцируют их в рамках основных типов. Эти факторы изменяются предсказуемым образом от верховьев к устью и обуславливают предсказуемое изменение биоразнообразия (рис. 3 А, Б), а также распределение пищевых гильдий водных беспозвоночных – функционально-трофических группировок (functional feeding groups, FFG) вдоль речного континуума (рис. 2). Выделяют 5 основных трофических группировок: измельчители (shredders), скребущие (scrapers), фильтраторы (collector-filterers), сборщики (collector-gatherers) и хищники (predators) (Morse et al., 1994; Vannote et al., 1980; Wallace et Merrit, 1980) и др.

Органическое вещество в водотоках, как уже сказано выше, имеет разные источники происхождения. Различают органическое вещество *аллохтонного* (вне водоёма) и *автохтонного* (внутри водоёма) происхождения. *Аллохтонное органическое вещество* поступает в водоток как напрямую с прибрежных территорий, так и в результате занесения ветровыми потоками. Это может быть вещество растительного (листовой опад, ветки, плоды) и животного (экскременты животных или их мёртвые тела) происхождения. Различают *крупнодисперсное органическое вещество* (CPOM = coarse particulate organic matter), *мелкодисперсное* (FPOM = fine particulate organic matter) и *растворённое органическое вещество* (DOM = dissolved organic matter). CPOM подвергается определённому процессу деградации внутри водной системы. Например, разложение листовых пластин (широколиственный опад) происходит как в результате химических процессов, участвующих в разложении (выщелачивание), так и благодаря работе грибов, бактерий, а также беспозвоночных фито- и детритофагов (Crowl et al., 2001; Findlay et Arsuffi, 1989; Gessner et Chauvet 1994; Griffiths et Tiegs, 2016; Li et Dudgeon, 2008; Lin et Webster, 2013; Nelson, 2011; Petersen et Cummins, 1974) (рис. 3 В).

На самых первых этапах в активной деструктуризации листового опада и других крупных растительных частей участвуют микробы и беспозвоночные-измельчители. Затем бактерии и грибы колонизируют лист, смягчая его, поскольку мицелий гриба, внедряясь, «разрыхляет» листовую пластину. Отмечено, что состав микробного сообщества проявляет специфичность при колонизации различных видов деревьев. Комбинированное действие бактерий, грибов, животных и химических процессов ускоряет процессы растительного разложения, и измельчённое вещество в виде CPOM и FPOM поступает в толщу потока как новое по форме органическое вещество. Обогащение бактериями и грибами частиц грубого и тонкого органического вещества усиливает их пищевую (энергетическую) ценность – бактерии как бы становятся «слоем масла на кусочке хлеба» (Вшивкова и др., 2019; Воронин, Черняковская, 2012; Bogatov et al., 2021; Cummins, 1974; Dudgeon, 1982, 1983; Ferreira et al., 2020; Findlay et Arsuffi, 1989; Gessner M., Chauvet E., 1994, 1999; Meyer et O'Нор, 1983; Petersen

et Cummins, 1974; Pozo et al., 2011; Ribblett et al., Sanpera-Calbet, 2009; Sridhar et Bärlocher, 2000; Swan et Kominoski, 2012; Wallace et Webster, 1996; Wallace et al., 1982, 2000, 2001; Webster et Benfield, 1986; Yule et al., 2009). Сходные процессы переработки листового опада происходят и в наземных лесных экосистемах (Tennakoon et al., 2021 и др.).

Верхние участки водотоков (ручьи 1–3 порядка) часто сильно затенены и получают большое количество органического вещества от прибрежной растительности, являясь гетеротрофными зонами, где соотношение валового фотосинтеза (P) к дыханию (R) меньше единицы (рис. 3А). Здесь преобладают каменисто-галечные грубые субстраты, поскольку градиенты потока и эрозионные процессы высоки, на них формируются сообщества с преобладанием измельчителей, являющихся первыми механическими деструкторами листового опада. Листовой опад и продукты его первичной деструкции измельчителями относят к категории грубодисперсного органического вещества – CPOM (coarse particulate organic matter). При дальнейшем разложении CPOM в процессе выщелачивания, микробной колонизации и минерализации, физической фрагментации, происходит его дальнейшее измельчение и превращение в тонкодисперсное органическое вещество – FPOM (fine particulate organic matter), которое экспортируется водным потоком на нижние этажи водотока и улавливается из потока фильтраторами, а при отложении на дно – коллекторами-сборщиками. Далее FPOM трансформируется в растворённое органическое вещество DOM (dissolved organic matter), которое, в конце концов способно коагулироваться в желатинообразные пеллеты – пищевой ресурс коллекторов-сборщиков (рис. 4).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ видовой и трофической структуры исследованных водотоков показал высокое их соответствие Концепции речного континуума. В зависимости от условий обитания, формируются следующие сообщества: А – измельчителей, Б – скребущих, В – фильтраторов и Г – коллекторов-сборщиков (нумерация местообитаний, в том числе по датам сбора, приводится в соответствии с табл. 2):

Таблица 2. Видовая и трофическая структура донных сообществ водотоков Дальнего Востока РФ (рассчитаны по показателям численности, в %)

Доминанты	Субдоминанты	Второстепенные виды
1. Ручей Горайский, ст. 11. Верхняя эпитраль: перекал, медиаль (Леванидов, 1977)		
<i>Gammarus koreanus</i> (50.0) Shr	<i>Drunella aculea</i> (10.0) Scr	<i>Ephemerella</i> spp.(4.8) C-G
		<i>Cinygmula</i> sp. (3.7) Scr

		<i>Heterotrissocladius</i> sp. (2.3) C-G		
		<i>Rhyacophila narvae</i> (2.0) Prd		
		Виды с долей менее 2% = 27.2%		
Комплекс ЕРТ: 23.5%		ЕРТ+<i>Gammarus</i>: 73.5%		
Измельчители (Shr)	Сборщики (C-G)	Скребущие (Scr)	Хищники (Prd)	
50.0	11.7	9.7	7.0	
2. Река Кедровая, ст. 5, ниже устья кл. Поперечка. Верхняя эфиритраль (23.06.2008)*				
Oligochaeta (25.6) C-G	<i>Phagocata vivida</i> (13.0) Prd		Chironomidae (1.3) C-G	
<i>Gammarus koreanus</i> (20.6) Shr	Coleoptera (6.0) C-G		Другие Diptera (1.0) C-G	
Комплекс ЕРТ: 32.5%		ЕРТ+<i>Gammarus</i>: 53.1%		
Измельчители (Shr)	Сборщики (C-G)	Хищники (Prd)	Скребущие (Scr)	Фильтраторы (C-F)
33.0	32.9	14.0	7.0	2.0
3. Река Кедровая, ст. 6, 500 м ниже руч. Бортникова. Верхняя эфиритраль (23.06.2008)*				
<i>Gammarus koreanus</i> (26.5) Shr	Другие Diptera (10.8) C-G		<i>Phagocata vivida</i> (3.0) Prd	
Chironomidae (24.0) C-G			Другие (35.7)	
Комплекс ЕРТ: 35.8%		ЕРТ+<i>Gammarus</i>: 62.3%		
Измельчители (Shr)	Сборщики (C-G)	Хищники (Prd)	Скребущие (Scr)	Фильтраторы (C-F)
41.5	35.0	10.0	9.0	4.5
4. Река Кедровая, ст. 9, у «Избушки». Эфиритраль (23.06.2008)*				
<i>Gammarus koreanus</i> (16.5) Shr	Chironomidae (12.1) C-G		Oligochaeta (2.2) C-G	
ЕРТ (57.1)	Другие Diptera (11.0) C-g		<i>Phagocata vivida</i> (1.1) Prd	
Комплекс ЕРТ: 57.1%		ЕРТ+<i>Gammarus</i>: 73.6%		
Измельчители (Shr)	Сборщики (C-G)	Скребущие (Scr)	Фильтраторы (C-F)	Хищники (Prd)
35.0	33.0	15.0	10.0	7.0
5. Река Кедровая, ст. 10, 200 м ниже кл. Второй Золотой. Эфиритраль (23.06.2008)*				
Oligochaeta (31.6) C-G	-		Другие Diptera (0.5) C-G	
<i>Gammarus koreanus</i> (27.4) Shr	-		Chironomidae (0.5) C-G	
ЕРТ (39.5) Scr, C-F, Shr и др.	-		Mollusca (0.5) C-F	
Комплекс ЕРТ: 39.5%		ЕРТ+<i>Gammarus</i>: 66.9%		
Сборщики (C-G)	Измельчители (Shr)	Скребущие (Scr)	Фильтраторы (C-F)	Хищники (Prd)
32.6	30.0	25.0	6.4	6.0
6. Река Кедровая, ст. 11, 200 м ниже кл. Первый Золотой. Эфиритраль (23.06.2008)*				
ЕРТ (69.8) Scr, C-F, Shr и др.	<i>Gammarus koreanus</i> (12.8) Shr		Coleoptera (1.9) C-G	

	Chironomidae (6.8) C-G		Другие Diptera (1.9) C-G	
	Oligochaeta (5.1) C-G		Simuliidae (1.7) C-F	
Комплекс ЕРТ: 69.8%			ЕРТ+Gammarus: 82.6%	
Скребущие (Scr)	Измельчители (Shr)	Фильтраторы (C-F)	Сборщики (C-G)	Хищники (Prd)
35.0	25.0	23.3	10.2	6.5
7. Река Кедровая, ст. 12 («3»). Метаритраль: плёс, рипаль (Леванидов, 1972)				
Gammarus koreanus (16.0) Shr	<i>Baetis gr. thermicus</i> (10.4) C-G		<i>Diamesa gr. insignipes</i> (4.5) Scr	
	<i>Cinygmula sp.</i> (7.0) Scr		<i>Epeorus latifolium</i> (4.4) Scr	
			<i>Drunella aculea</i> (3.7) Prd	
			<i>Cinygmula grandifolia</i> (3.4) Scr	
			<i>Stavsolus japonicus</i> (2.8) Prd	
			<i>Stenopsyche marmorata</i> (2.6) C-F	
			Виды с долей менее 2% = 36.0%	
Комплекс ЕРТ: 60.3%			ЕРТ+Gammarus: 76.3%	
Скребущие (Scr)	Измельчители (Shr)	Сборщики (C-G)	Хищники (Prd)	Фильтраторы (C-F)
19.3	17.6	13.8	9.3	4.0
8. Река Кедровая, ст. 12. Метаритраль: пережат, медиаль (13.10.2023)*				
<i>Ecdyonurus sp.</i> (16.6) Scr	<i>Stenopsyche marmorata</i> (11.71) C-F		<i>Arctopsyche palpata</i> (4.83) C-F	
	<i>Ephemerella tschernovae</i> (11.03) C-G		<i>Leptophlebia vladivostokica</i> (4.8) C-G	
	<i>Cinygmula sp.</i> (10.34) Scr		<i>Allonarcys sachalina</i> (2.76) Shr	
	<i>Epeorus spp.</i> (10.35) Scr		<i>Skwala pusilla</i> (2.76) Prd	
	<i>Hydropsyche orientalis</i> (7.59) C-F		<i>Apassus major</i> (2.07) Prd	
	<i>Drunella sp.</i> (5.52) C-G		Chironomidae (2.07) C-G	
			Виды с долей менее 2% = 7.57%	
Комплекс ЕРТ: 88.3%			ЕРТ+Gammarus: 88.3%	
Скребущие (Scr)	Сборщики (C-G)	Фильтраторы (C-F)	Хищники (Prd)	Измельчители (Shr)
37.29	26.18	24.13	7.6	4.8
9. Река Кедровая, ст. 13, у границы заповедника (выше моста). Метаритраль (23.06.2008)*				
ЕРТ (75.2) Scr, C-F и др.	Gammarus koreanus (10.9) Shr		Oligochaeta (2.8) C-G	
	Chironomidae (9.4) C-G		Виды с долей менее 2% = 1.7%	
Комплекс ЕРТ: 75.2%			ЕРТ+Gammarus: 86.1%	
Фильтраторы (C-F)	Скребущие (Scr)	Измельчители (Shr)	Сборщики (C-G)	Хищники (Prd)
34.0	25.5	15.5	15.0	10.0

10. Река Кедровая, ст. 14, 200 м выше устья. Нижняя метаритраль (23.06.2008)*				
ЕРТ (72.6)		<i>Gammarus koreanus</i> (8.7) Shr		Oligochaeta (1.4) C-G
Chironomidae (15.9) C-G				Mollusca (1.4) C-G
Комплекс ЕРТ: 72.6%			ЕРТ+ <i>Gammarus</i> : 81.3%	
Сборщики (C-G)	Скребущие (Scr)	Фильтраторы (C-F)	Измельчители (Shr)	Хищники (Prd)
60.0	15.0	10.5	9.0	5.5
11. Река Фроловка, станция 3. Гипокреналь-верхняя эфиритраль: медиаль (Леванидова и др., 1989)				
<i>Gammarus koreanus</i> (56.0) Shr		<i>Phagocata vivida</i> (12.5) Prd		Виды с долей менее 2% = 24.3%
		<i>Pedicia</i> sp. (7.2) Prd		
Комплекс ЕРТ: 22%			ЕРТ+ <i>Gammarus</i> : 78%	
Измельчители (Shr)		Хищники (Prd)		FFG не определены
56.0		19.7		24.3
12. Река Фроловка, станция 9. Метаритраль: перекат, медиаль (Леванидова и др., 1989)				
<i>Arctopsyche palpata</i> (19.8) C-F		<i>Gammarus koreanus</i> (12.4) Shr		Виды с долей менее 2% = 40.6%
		<i>Neophylax ussuriensis</i> (8.0) Scr		
		<i>Glossosoma</i> sp. (8.0) Scr		
		<i>Hydatophylax nigrovittatus</i> (6.0) Shr		
		<i>Phagocata vivida</i> (5.2) Prd		
Комплекс ЕРТ: 51.8%			ЕРТ+ <i>Gammarus</i> : 64.2%	
Фильтраторы (C-F)	Измельчители (Shr)	Скребущие (Scr)	Хищники (Prd)	FFG не определены
19.8	18.4	16.0	5.2	40.6
13. Река Фроловка, станция 10. Метаритраль: перекат, медиаль (Леванидова и др., 1989)				
<i>Stenopsyche marmorata</i> (21.0) C-F		<i>Neophylax ussuriensis</i> (14.4) Scr		<i>Dicosmoecus obscuripennis</i> (5.0) Shr
		<i>Hexatoma</i> sp. (10.7) Prd		Виды с долей менее 2% = 39.3%
		<i>Gammarus koreanus</i> (9.5) Shr		
		<i>Drunella aculea</i> (6.4) Prd		
Комплекс ЕРТ: 60%			ЕРТ+ <i>Gammarus</i> : 69.5%	
Фильтраторы (C-F)	Измельчители (Shr)	Хищники (Prd)	Скребущие (Scr)	FFG не определены
21.0	14.5	13.8	11.4	39.3
14. Руч. Толстый Ключ. Верхняя метаритраль: перекат, медиаль (19.10.2023)*				
<i>Glossosoma</i> sp. (30.0) Scr		<i>Gammarus koreanus</i> (11.0) Shr		<i>Ephemerella levanidovae</i> (9.0) C-G
Chironomidae (18.2) C-G		<i>Epeorus (Iron) alexandri</i> (10.0) Scr		<i>Stenopsyche marmorata</i> (4.5) C-F
				<i>Antocha</i> sp. (3.0) C-G

		Виды с долей менее 2% = 14.5%		
Комплекс ЕРТ: 60.5%		ЕРТ+Gammarus: 71.5%		
Скребущие (Scr)	Сборщики (C-G)	Измельчители (Shr)	Фильтраторы (C-F)	Хищники (Prd)
41.5	34.2	12.3	9.0	3.0
15. Река Комаровка, станция 3. Верхняя эпилитраль: пережат, медиаль (06.07.1984)*				
<i>Gammarus koreanus</i> (31.2) Shr		Oligochaeta (9.2) C-G		<i>Orthocladius gr. olivaceus</i> (4.0) C-G
<i>Anagapetus schmidi</i> (30.4) Scr				<i>Drunella cryptomeria</i> (3.2) Prd
				<i>Baetis fuscatus</i> (2.8) C-G
				<i>Baetis</i> sp. (2.7) C-G
				Виды с долей менее 2% = 6.3%
Комплекс ЕРТ: 42.1%		ЕРТ+Gammarus: 73.7%		
Скребущие (Scr)	Измельчители (Shr)	Сборщики (C-G)	Хищники (Prd)	Фильтраторы (C-F)
34.0	32.2	27.1	6.3	0.4
16. Река Комаровка, станция 7. Верхняя метаритраль: пережат, медиаль (05.07.1984)*				
<i>Psychomya</i> spp. (42.7) Scr		<i>Metalype uncatissima</i> (8.5) Scr		Agapetinae spp. (4.4) Scr
Chironomidae (21.5) C-G		<i>Ecdyonurus kibunensis</i> (8.0) Scr		<i>Isonychia japonica</i> (2.2) C-F
		<i>Epeorus smirnovi</i> (5.1) Scr		<i>Drunella cryptomeria</i> (2.1) Prd
				<i>Serratella</i> spp. (2.0) C-G
				Leuctridae spp. (2.0) Shr
				Виды с долей менее 2% = 1.43%
				+ <i>Gammarus koreanus</i> (0,07) Shr
Комплекс ЕРТ: 78.2%		ЕРТ+Gammarus: 78.27% (гаммарусы единичны)		
Скребущие (Scr)	Сборщики (C-G)	Хищники (Prd)	Фильтраторы (C-F)	Измельчители (Shr)
68.7	24.5	2.4	2.3	2.1
17. Река Чёрная Речка, станция 1. Гипокреналь (04.11.2014)*				
<i>Gammarus koreanus</i> (61.0) Shr		-		<i>Lepidostoma</i> spp. (3.5) Shr
Heptageniidae (30.0) Scr		-		Виды с долей менее 2% = 5.5%
Комплекс ЕРТ: 36.5%		ЕРТ+Gammarus: 97.5%		
Измельчители (Shr)	Скребущие (Scr)	Сборщики (C-G)	Хищники (Prd)	
66.1	30.0	2.5	1.4	
18. Река Чёрная, станция 1. Гипокреналь (04.07.2014)*				
<i>Gammarus koreanus</i> (63.5) Shr		Chironomidae (8.6) C-G		Виды с долей менее 2% = 0.5%
Heptageniidae (18.8) Scr		Coleoptera (5.1) C-G		

Комплекс ЕРТ: 18.8%			ЕРТ+Gammarus: 82.3%	
Измельчители (Shr)	Скребущие (Scr)	Сборщики (C-G)	Фильтраторы (C-F)	Хищники (Prd)
67	18.8	14	0.1	0.1
19. Река Чёрная Речка, станция 2. Верхняя эфиритраль: пережат, медиаль (18.07.2016)*(зона вырубki леса)				
Chironomidae indet. (58.8) C-G	Gammarus koreanus (10.5) Shr		Sweltsa-Suwallia (3.8) Prd	
	Ephemerella spp. (9.7) C-G		Lepidostoma spp. (3.1) Shr	
	Perlodidae indet. (5.3) Prd		Coleoptera (3.0) C-G	
	Виды с долей менее 2% = 5.8%			
Комплекс ЕРТ: 22%			ЕРТ+Gammarus: 32.5%	
Сборщики (C-G)	Измельчители (Shr)	Хищники (Prd)	Скребущие (Scr)	Фильтраторы (C-F)
71.5	14.5	9.9	2.5	1.6
20. Река Вторая Речка, станция 1. Гипокреналь-верхняя эфиритраль (14.10.2008)				
Gammarus koreanus (59.6) Shr	Ephemeroptera (6.2) Scr + C-G		Plecoptera (1.1) Prd	
Trichoptera (30.1) Scr+Shr				Виды с долей менее 2% = 3%
Комплекс ЕРТ: 37.4%			ЕРТ+Gammarus: 97%	
Измельчители (Shr)	Скребущие (Scr)	Сборщики (C-G)	Хищники (Prd)	
61.0	33.5	4.0	1.5	
21. Река Вторая Речка, станция 1. Гипокреналь-верхняя эфиритраль (23.10.2020)*				
Gammarus koreanus (77.2) Shr	Heptageniidae (16.2) Scr		Phagocata vivida (3.8) Prd	
	Виды с долей менее 2% = 2.8%			
Комплекс ЕРТ: 17.2%			ЕРТ+Gammarus: 94.4%	
Измельчители (Shr)	Скребущие (Scr)	Хищники (Prd)	Сборщики (C-G)	
77.8	16.4	3.9	1.5	
22. Река Вторая Речка, станция 1. Гипокреналь-верхняя эфиритраль (26.08.2021)*				
Gammarus koreanus (62.2) Shr	Oligochaeta (13.0) C-G		Baetis sp. (4.4) C-G	
	Chironomidae (7.6) C-G		Heptageniidae (2.5) Scr	
	Виды с долей менее 2% = 12.8%			
Комплекс ЕРТ: 18.9%			ЕРТ+Gammarus: 81.1%	
Измельчители (Shr)	Сборщики (C-G)	Скребущие (Scr)	Хищники (Prd)	Фильтраторы (C-F)
65.1	25.0	5.6	1.8	0.3
23. Ручей Академический, станция 1. Верхняя эфиритраль: пережат, медиаль (18.09.2017)*				
Gammarus koreanus (77.7) Shr	Baetis sp. (11.2) C-G		Oligochaeta (3.8) C-G	

		<i>Cinygmula</i> sp. (3.5) Scr		
		<i>Phagocata vivida</i> (2) Prd		
		Виды с долей менее 2% = 1.8%		
Комплекс ЕРТ: 16.5%		ЕРТ+Gammarus: 94.2 %		
Измельчители (Shr)	Сборщики (C-G)	Скребущие (Scr)	Хищники (Prd)	
78.8	15.4	3.8	2.0	
24. Ручей Академический, станция 2. Верхняя эфиритраль (18.09.2017)*				
<i>Gammarus koreanus</i> (71.2) Shr	-	<i>Phagocata vivida</i> (1.1) Prd		
<i>Cinygmula</i> sp. (26.0) Scr	-	Виды с долей менее 2% = 1.7%		
Комплекс ЕРТ: 27.7%		ЕРТ+Gammarus: 98.9 %		
Измельчители (Shr)	Скребущие (Scr)	Хищники (Prd)	Сборщики (C-G)	
72.3	26.0	1.4	0.3	
25. Ручей Океанский, станция 1. Верхняя эфиритраль (22.09.2009, до вырубki леса)*				
<i>Gammarus koreanus</i> (73.3) Shr	-	<i>Glossosoma</i> sp. (4.1) Scr		
<i>Baetis</i> sp. (15.2) C-G	-	Виды с долей менее 2% = 7.4%		
Комплекс ЕРТ: 24.37%		ЕРТ+Gammarus: 97.6 %		
Измельчители (Shr)	Сборщики (C-G)	Скребущие (Scr)	Хищники (Prd)	
75.3	16.4	5.1	3.2	
26. Ручей Океанский, станция 1. Верхняя эфиритраль (06.09.2015, до вырубki леса)*				
<i>Gammarus koreanus</i> (57.6) Shr	<i>Phagocata vivida</i> (6.6) Prd	Coleoptera (4.1) C-G		
<i>Cinygmula</i> sp. (24.6) Scr		Oligochaeta (3.4) C-G		
		Виды с долей менее 2% = 3.7%		
Комплекс ЕРТ: 27.6%		ЕРТ+Gammarus: 85.2 %		
Измельчители (Shr)	Скребущие (Scr)	Сборщики (C-G)	Хищники (Prd)	
58.2	24.7	10.2	6.9	
27. Ручей Океанский, станция 1. Верхняя эфиритраль (27.06.2022, после вырубki леса)*				
Chironomidae (66.8) C-G	-	Perlodidae (2.5) Prd		
Simuliidae (20.0) C-F	-	Виды с долей менее 1% = 10.7%		
Комплекс ЕРТ: 7.6%		Гаммарусы отсутствуют! После вырубki леса		
Сборщики (C-G)	Фильтраторы (C-F)	Хищники (Prd)	Измельчители (Shr)	Скребущие (Scr)
69.3	20.0	5.2	4.0	1.5
28. Река Рудная, выше г. Дальнегорска. Верхняя метаритраль: перекат, медиаль (Тесленко, 1986)				

<i>Neophylax ussuriensis</i> (23) Scr	<i>Cinygmula</i> sp. (14) Scr	<i>Megarcys ochracea</i> (4.7) Prd		
	<i>Glossosoma</i> sp. (7) Scr	<i>Baetis</i> sp. (4.0) C-G		
	<i>Pictetiella asiatica</i> (6.1) Prd	<i>Epeorus (Iron) aesculus</i> (3.7) Scr		
		<i>Swelta-Suwallia</i> (3) Prd		
		<i>Pagastia orientalis</i> (2.4) C-G		
		<i>Ephemerella aurivillii</i> (2.3) C-G		
		Виды с долей менее 2% = 29.8%		
Комплекс ЕРТ: 70.2%		Гаммарусы отсутствуют, зона вырубki леса		
Скребущие (Scr)	Хищники (Prd)	Сборщики (C-G)		
56.3	23.8	19.9		
29. Река Вилка, пос. Терней. Метаритраль: перекат, медиаль (01.06.2021)*				
<i>Neophylax ussuriensis</i> (26.6) Scr	<i>Drunella</i> sp. (13.4) Prd-Scr	<i>Glossosoma</i> spp. (4.4) Scr		
Chironomidae (22.2) C-G	<i>Ephemerella</i> spp. (13.3) C-G	<i>Lepidostoma</i> spp. (4.4) Shr		
		<i>Hydatophylax</i> sp. (4.4) Shr		
		Simuliidae (4.4) C-F		
		Виды с долей менее 2% = 6.9%		
Комплекс ЕРТ: 69.5%		Гаммарусы отсутствуют, зона вырубki леса		
Скребущие (Scr)	Сборщики (C-G)	Хищники (Prd)	Измельчители (Shr)	Фильтраторы (C-F)
42.1	35.5	9.2	8.8	4.4
30. Река Средний Сореннак, станция 2А. Эпиритраль: перекат, медиаль (21.07.2022)*				
Chironomidae (69.0) C-G	-		Simuliidae (2.1) C-F	
<i>Glossosoma</i> spp. (21.0) Scr	-		Capniidae (2.0) Shr	
			Виды с долей менее 2% = 5.9%	
Комплекс ЕРТ: 26.0%		Гаммарусы отсутствуют		
Сборщики (C-G)	Скребущие (Scr)	Измельчители (Shr)	Фильтраторы (C-F)	Хищники (Prd)
72.0	21.5	2.3	2.2	2.0
31. Река Бастак, станция 7Ва. Метарипраль: перекат, медиаль (21.07.2022)*				
<i>Neophylax ussuriensis</i> (41.0) Scr	<i>Dicosmoecus jozankeanus</i> (12.0) Shr	<i>Epeorus (Iron) sp.</i> (4.0) Scr		
	<i>Lepidostoma</i> sp. (12.0) Shr	<i>Arctopsyche amurensis</i> (3.5) C-F		
	<i>Baetis</i> sp. (8.0) C-G	<i>Micrasema</i> sp. (3.4) Shr		
	<i>Cinygmula</i> sp. "wst" (8.0) Scr	<i>Glossosoma</i> spp. (3.0) Scr		
		Виды с долей менее 2% = 7.0%		

Комплекс ЕРТ: 97.9%			Гаммарусы отсутствуют	
Скребущие (Scr)	Измельчители (Shr)	Сборщики (C-G)	Фильтраторы (C-F)	Хищники (Prd)
60.0	27.5	8.0	3.5	1.0
32. Река Икура, станция 2Ва. Эпиритраль: пережат (1), медиаль (04.08.2019)*				
<i>Simulium gr. malyshevi</i> (33.0) C-F		Oligochaeta (10.0) C-G		<i>Cinygmula sp.</i> «w.s» (2.5) Scr
<i>Brachycentrus americanus</i> (27.0) C-F		Chironomidae (5.5) C-G		<i>Tipula sp.</i> (2.0) Shr
<i>Glossosoma sp.</i> (18.0) Scr				Виды с долей менее 2% = 2.0%
Комплекс ЕРТ: 49.5%			Гаммарусы отсутствуют	
Фильтраторы (C-F)	Скребущие (Scr)	Сборщики (C-G)	Измельчители (Shr)	Хищники (Prd)
60.0	19.5	15.5	3.0	2.0
33. Река Икура, станция 2Вв. Эпиритраль: пережат (2), медиаль (04.08.2019)*				
<i>Glossosoma sp.</i> (38.0) Scr		<i>Brachycentrus americanus</i> (12.0) C-F		<i>Cinygmula/Ecdyonurus</i> (2.0) Scr
Blephariceridae (15.0) Scr		Chironomidae (9.0) C-G		Виды с долей менее 2% = 7.5%
		<i>Simulium gr. malyshevi</i> (8.5) C-F		
		<i>Anagapetus schmidi</i> (8.0) Scr		
Комплекс ЕРТ: 64.0%			Гаммарусы отсутствуют	
Скребущие (Scr)	Фильтраторы (C-F)	Сборщики (C-G)	Хищники (Prd)	Измельчители (Shr)
64.0	22.5	10.0	2.5	1.0
34. Река Икура, станция 2Вс. Эпиритраль: плёс, рипаль (04.08.2019)*				
<i>Ecclisomyia camtschatica</i> (43.0) Shr		<i>Lepidostoma sp.</i> (7.6) Shr		<i>Rhyacophila gr. sibirica</i> (2.1) Prd
Chironomidae (23.0) C-G				<i>Sialis sp.</i> (2.1) Prd
<i>Euglesa hensloviana</i> (20.0) C-F				Виды с долей менее 2% = 2.2%
Комплекс ЕРТ: 53.7%			Гаммарусы отсутствуют	
Измельчители (Shr)	Сборщики (C-G)	Фильтраторы (C-F)	Хищники (Prd)	
51.6	24.0	21.0	3.4	
35. Безымянный ручей, кордон «Дубовая сопка», станция 1Вв. Гипокреналь (06.08.2019)*				
<i>Gammarus sp.</i> (36.5) Shr		<i>Ecclisomyia camtschatica</i> (13.0) C-G		<i>Planariidae gen.sp.</i> (3.2) Prd
Tipulidae spp. (16.0) Shr		Oligochaeta (10.0) C-G		<i>Goera sp.</i> (3.2) Scr
		<i>Asellus sp.</i> (6.5) C-G		<i>Lepidostoma sp.</i> (3.2) Shr
				<i>Dixella sp.</i> (3.2) C-G
				Other Diptera (3.2) C-G
				Виды с долей менее 2% = 2.0%

Комплекс ЕРТ: 20.4%		ЕРТ+Gammarus: 56.9 %	
Измельчители (Shr)	Сборщики (C-G)	Скребущие (Scr)	Хищники (Prd)
55.7	35.9	5.2	3.2
36. Река Начилова, станция 1, Эпиритраль (Леман и др. 2004)			
Orthoclaadiinae (27.4) C-G	Chloroperlidae (6.7) Prd	Diamesinae (4.9) C-G	
Heptageniidae (21.7) Scr		Perlodidae (3.3) Prd	
Chironominae (17.7) C-G		Hirudinea (3.0) Prd	
		Oligochaeta (3.1) C-G	
		Hydracarina (2.9) Prd	
		Tricladida (2.6) Prd	
		Brachycentridae (2.5) C-F	
		Виды с долей менее 2% = 4.2%	
Комплекс ЕРТ: 38.4%		Chironomidae: 50%	
ЕРТ+Chironomidae: 88.4%			
Сборщики (C-G)	Скребущие (Scr)	Хищники (Prd)	Фильтраторы (C-F)
53.1	21.7	18.5	2.5
37. Река Начилова, станция 2, Эпиритраль (Леман и др. 2004)			
Chironominae (25.9) C-G/Prd/Shr/C-F	Diamesinae (9.1) C-G	Oligochaeta (4.2) C-G	
Orthoclaadiinae (25.4) C-G/Shr	Chloroperlidae (5.0) Prd	Hydracarina (3.6) Prd	
Heptageniidae (17.3) Scr		Виды с долей менее 2% = 9.5%	
Комплекс ЕРТ: 35.4%		Chironomidae: 60.4%	
ЕРТ+Chironomidae: 95.8%			
Сборщики (C-G)	Скребущие (Scr)	Хищники (Prd)	
64.6	17.3	8.6	
38. Река Начилова, станция 4, Метаритраль (Леман и др. 2004)			
Chironominae (36.7) C-G/Prd/Shr/C-F	Simuliidae (14.5) C-F	Baetidae (4.6) C-G/Shr	
Orthoclaadiinae (26.9) C-G/Shr		Tanypodinae (3.6) Prd	
		Ephemerellidae (2.5) C-G/Shr	
		Виды с долей менее 2% = 11.2	
Комплекс ЕРТ: 17.0%		Chironomidae: 67.2%	
ЕРТ+Chironomidae: 84.2%			
Сборщики (C-G)	Фильтраторы (C-F)	Хищники (Prd)	
70.7	14.5	3.6	
39. Река Микочева, станция 3, Метаритраль (Леман и др. 2004)			
Chironominae (41.4) C-G	Simuliidae (11.9) C-F	Ephemerellidae (3.3) C-G	
	Glossosomatidae (9.2) Scr	Hydracarina (2.9) Prd	

		Tanypodinae (9.1) Prd		Nemouridae (2.4) Shr
		Orthoclaadiinae (6.8) C-G		Diamesinae (2.0) C-G
		Baetidae (5.0) C-G		Виды с долей менее 2% = 6.0%
Комплекс ЕРТ: 20%		Chironomidae: 59.3%		ЕРТ+Chironomidae: 79.3%
Сборщики (C-G)	Фильтраторы (C-F)	Хищники (Prd)	Скребущие (Scr)	Измельчители (Shr)
26.2	26.0	25.0	13.0	9.8
40. Руч. Геологический, бас. залива Креста, Чукотка. Эпиритраль: пережат, медиаль (Леванидов, 1976)				
Chironomidae (46.0) C-G		<i>Nemoura arctica</i> (8.7) Shr		<i>Gymnopais trifistulatus</i> (2.0) C-F
<i>Mesocapnia</i> sp. (35.5) Shr		Oligochaeta (7.0) C-G		Planariidae (0.1) Prd
				Виды с долей менее 1% = 0.7%
Комплекс ЕРТ: 44.5%		Chironomidae: 46%		ЕРТ+Chironomidae: 90.5
Сборщики (C-G)	Измельчители (Shr)	Фильтраторы (C-F)	Хищники (Prd)	
52.8	44.6	2.0	0.6	
41. Руч. Нырвакиноутвеем, бас. залива Креста, Чукотка. Эпиритраль: пережат, медиаль (Леванидов, 1976)				
Chironomidae (67.9) C-G		Planariidae (8.5) Prd		<i>Apatania zonella</i> (4.2) Scr
Oligochaeta (16.2) C-G				<i>Cinygmula malaise</i> (2.2) Scr
				Виды с долей менее 2% = 1.0%
Комплекс ЕРТ: 7.4%		Chironomidae: 67.9%		ЕРТ+Chironomidae: 75.3%
Сборщики (C-G)	Хищники (Prd)	Скребущие (Scr)	Измельчители (Shr)	
84.2	9.1	6.4	0.3	
42. Руч. Лаврентьевский, бас. бухты Лаврентия, Чукотка. Эпиритраль: пережат, медиаль (Леванидов, 1976)				
<i>Baetis</i> gr. <i>vernus</i> (31.0) C-G		Chironomidae (9.0) C-G		<i>Metacnephia crassifistula</i> (2.0) C-F
Oligochaeta (29.0) C-G				Виды с долей менее 2% = 4.5%
<i>Pseudocleon</i> sp. 1 (24.5) Scr				
Комплекс ЕРТ: 55.5%		Chironomidae: 9%		ЕРТ+Chironomidae: 64.5%
Сборщики (C-G)	Скребущие (Scr)	Фильтраторы (C-F)	Измельчители (Shr)	Хищники (Prd)
69.0	24.5	3.2	2.6	0.7
43. Руч. Невидимка, окрестности пос. Уэлен, Чукотка. Эпиритраль: пережат, медиаль (Леванидов, 1976)				
Chironomidae (56.2) C-G		<i>Gymnopais trifistulatus</i> (7.2) C-F		<i>Prosimulium macropiga</i> (2.6) C-F
<i>Cinygmula malaise</i> (23.7) Scr				<i>Nemoura arctica</i> (2.1) Shr
				<i>Arcynopteryx altaica</i> (2.0) Prd
				<i>Ameletus camtschatica</i> (1.1) C-G

				Виды с долей менее 2% = 5.1%	
Комплекс ЕРТ: 30.9%		Chironomidae: 56.2%		ЕРТ+Chironomidae: 87.1%	
Сборщики (C-G)	Скребущие (Scr)	Фильтраторы (C-F)	Измельчители (Shr)	Хищники (Prd)	
58.5	25.0	11.0	3.0	2.5	
44. Река Сомнительная, о. Врангель. Эпиритраль: пережат, медиаль (Макарченко, Макарченко, 1976)					
<i>Orthocladius</i> sp. (41.4) C-G		<i>Diamesa davisi</i> (5.67) C-G		<i>Oligochaeta</i> (4.48) C-G	
<i>Nemoura arctica</i> (28.02) Shr		<i>Eukiefferiella lutethorax</i> (5.5) C-G		<i>Corynoneura scutellata</i> (3.6) C-G	
				<i>Mesocapnia</i> sp. (2.45) Shr	
				<i>Diamesa appendiculata</i> (2.0) C-G	
				Simuliidae (1.12) C-F	
				Виды с долей менее 2% = .5,76%	
Комплекс ЕРТ: 33.5%		Chironomidae: 58.2%		ЕРТ+Chironomidae: 91.7%	
Сборщики (C-G)	Измельчители (Shr)	Фильтраторы (C-F)	Хищники (Prd)		
68.2	30.2	1.5	0.1		

Примечание: **C-G** – коллекторы-сборщики; **C-F** – коллекторы-фильтраторы, **Prd** – хищники, **Scr** – скребущие; **Shr** – измельчители.

Типы сообществ макрозообентоса, формируемые на лесных и обезлесенных территориях (на примере исследованных водотоков)

Тип А. Сообщества измельчителей: формируются в верховьях водотоков, расположенных на лесных участках с высокой сомкнутостью крон деревьев (и, как следствие, слабой освещённостью русла), в них доминируют консументы–измельчители, переработчики листового опада. Хотя пищевая ценность широколиственного опада не так велика для измельчителей, как считали раньше (для них в качестве пищи важнее микробиальные плёнки, развивающиеся на гниющих листьях), их роль в первичной деструкции опавшей листвы чрезвычайно важна. К таким сообществам относятся малые лесные ручьи или верхние участки рек, расположенные в зонах кренали и эпиритрали. Выделяется два подтипа сообществ измельчителей:

А-1. Сообщества кренали и эпиритрали с доминированием ракообразных гаммарид из сем. Gammaridae. К ним относятся следующие местообитания: руч. Горайский (1) (номера в скобках соответствуют номеру местообитания в табл. 1 и 2), руч. Академический (23–24), руч. Океанский (25–26, до вырубki леса), руч. Безымянный (35), р. Фроловка (11), р. Чёрная Речка (17–18), р. Вторая Речка (20–22). Следует отметить, что гаммарусовые сообщества вообще характерны для верховьев чистых лесных ручьёв Приморского края (Леванидов, 1977; Леванидова и др. 1989). В других регионах юга Дальнего Востока может наблюдаться другая ситуация. Так в аналогичных лесных водотоках Еврейской АО, по крайней мере в тех,

что расположены в пределах основного кластера заповедника «Бастак», где с 2018 года проводятся интенсивные исследования макрозообентоса (Вшивкова, 2022), гаммарид мы практически не встречали, за исключением единичных родниковых ручьёв (табл. 2). Поэтому вопрос кто выполняет роль основного первичного деструктора листового опада в таких экосистемах пока остаётся открытым.

А-2. Сообщества эфиритрали, расположенные в прибрежных затишных участках, с доминированием личинок ручейников, часто представленных сем. *Limnephilidae* и *Lepidostomatidae*: р. Икура (34).

Тип Б. Сообщества скребущих (часто с кодоминантами измельчителями): к ним относятся сообщества эпи- и метаритрали, расположенные на хорошо освещённых участках русла, где оптимальны условия для развития перифитонных водорослей: р. Кедровая (7, 8), руч. Толстый Ключ (14), р. Комаровка (15, 16), р. Рудная (28), р. Вилка (29), р. Бастак (31), р. Икура (33). Такие сообщества характерны для чистых рек с быстротекущей прозрачной водой, каменисто-галечными грунтами, небольшими глубинами. Здесь доминантами обычно являются ручейники сем. *Glossosomatidae*, *Thremmatidae* (*Neophylax*), *Psychomyidae* (*Metalype*, *Psychomyia*), а также подёнки сем. *Heptageniidae* (*Cinygmula*, *Ecdyonurus*, *Epeorus*).

Тип В. Сообщества фильтраторов: к этому типу относятся сообщества, расположенные в местообитаниях с быстрым течением, каменисто-галечными грунтами, постоянным (слабым или значительным) расходом воды. Можно выделить 2 подтипа на основании интенсивности и объёмов расхода воды, которые обуславливают формирование определённых сообществ с характерными видами – доминантами:

В-1. Сообщества эфиритрали, расположенные в местообитаниях с относительно невысоким расходом воды, низкими летними температурами воды, каменисто-галечными грунтами: р. Икура (32). В таких сообществах доминируют ручейники *Brachycentridae*, сетеплетущие ручейники сем. *Arctopsychidae*, многочисленны личинки мошек из семейства *Simuliidae*.

В-2. Сообщества метаритрали, формирующиеся на участках водотоков со значительным расходом воды, валунно-галечным грунтом, турбулентными перекатами: р. Фроловка (12, 13). Доминируют здесь сетеплетущие ручейники из сем. *Stenopsychidae*, являющиеся эдификаторами сообщества.

Тип Г. Сообщества коллекторов-сборщиков южных широколиственных лесов: такие сообщества могут развиваться на различных этапах водотоков, как в верховьях, так и на среднем и нижнем участках русла. Главная характерная черта местообитаний, где образуются сообщества сборщиков, небольшая скорость течения, преобладание

седиментационных процессов над эрозионными, обилие тонкодисперсного органического вещества, относительно высокие температуры воды:

Г-1. Сообщества верхних участков рек в зонах антропогенного воздействия: доминирование сборщиков на верхних участках рек может быть следствием антропогенного вмешательства в результате вырубки естественных лесных насаждений и механического повреждения русла. Такая ситуация сложилась на водотоках, расположенных на территории ВДЦ «Океан». До вырубки леса и берегоукрепительных работ, повлекших серьёзное изменение русла, в сообществе руч. Океанский (27) доминировали измельчители с эдификаторным видом *Gammarus koreanus*, позже, после сведения лесного покрова, гаммарусы исчезли из сообщества и доминантным таксоном стали двукрылые хирономиды из категории сборщиков.

Г-2. Сообщества мелководных и прибрежных (рипальных) участков эпи- и метаритрали: р. Чёрная Речка (19), р. Средний Сореннак (30). В таких сообществах иногда сборщики и скребущие представлены почти равных долей. В сообществах доминируют хирономиды и, часто, совместно с ручейниками сем. Glossosomatidae.

Г-3. Сообщества гипоритрали: к этому типу относятся сообщества, формирующиеся на участках рек при переходе из горной области на равнинную, в качестве примера можно привести сообщества р. Комаровка, расположенные в районе пос. Дубовый Ключ (Вшивкова, 1988).

Тип Д. Сообщества коллекторов-сборщиков северных лесных и тундровых зон: характерной особенностью таких сообществ является доминирование хирономид, кодоминантами и субдоминантами часто выступают личинки подёнок сем. Heptageniidae.

Д-4. Сообщества ритрали рек Камчатки: отличительной чертой многих камчатских рек является численное преобладание хирономид, как, например, в реках Начилова и Микочева (36, 37, 38, 39).

Д-5. Сообщества безлесных (тундровых) зон северных территорий ДВ России: все водотоки тундровой зоны Чукотского полуострова характеризуются преобладанием хирономид в структуре донных сообществ (водотоки 40-43), кодоминантами и субдоминантами могут быть подёнки семейств Baetidae и Heptageniidae (сборщики или скребущие), или личинки мошек (фильтраторы). В р. Сомнительной (о. Врангеля) кодоминантом являются веснянки сем. Nemouridae (измельчители).

Роль измельчителей и амфибиотических насекомых комплекса EPT в градиентных донных сообществах лесной ненарушенной реки (р. Кедровая, заповедник «Кедровая Падь»)

Выше были рассмотрены донные сообщества разных рек на локальных участках русла. Представилось интересным проследить изменение структуры сообществ в пределах единой экосистемы малой реки. В качестве модельного водотока была выбрана р. Кедровая, бассейн которой полностью лежит в пределах ненарушенной, естественной территории.

В составе сообществ, как видно из табл. 3, на верхних участках реки (зона эфиритрали) по численности доминируют ракообразные гаммариды – *Gammarus koreanus*, доля которого здесь часто высока и они входят в число доминантов или субдоминантов (50–12.8%). Ниже по течению, в метаритрали, численность гаммарид уменьшается (10.9–2.7%), но они стабильно встречаются до самого устья.

Таблица 3. Роль измельчителей *Gammarus koreanus* и амфибиотических насекомых комплекса ЕРТ в структуре ненарушенных градиентных донных сообществ лесной реки (р. Кедровая, Национальный парк «Земля леопарда») (по показателям плотности, в %)

Доминанты	Субдоминанты	Второстепенные виды
1. Ручей Горайский. Верхняя эфиритраль		
<i>Gammarus koreanus</i> (50)	Chironomidae (5.8)	Oligochaeta (0.01)
Комплекс ЕРТ (24.6)		Другие беспозвоночные (19.59)
ЕРТ+<i>Gammarus</i> = 74.6%		
2. Река Кедровая, ст. 5, ниже устья кл. Поперечка. Верхняя эфиритраль		
Комплекс ЕРТ (32.5)	<i>Phagocata vivida</i> (13.0)	Chironomidae (1.3)
Oligochaeta (25.6)	Coleoptera (6.0)	Другие беспозвоночные(1.0)
<i>Gammarus koreanus</i> (20.6)		
ЕРТ+<i>Gammarus</i> = 53.1%		
3. Река Кедровая, ст. 6, 500 м ниже руч. Бортникова. Верхняя эфиритраль		
Комплекс ЕРТ (35.8)	Другие Diptera (10.7)	<i>Phagocata vivida</i> (3.0)
<i>Gammarus koreanus</i> (26.5)		
Chironomidae (24.0)		
ЕРТ+<i>Gammarus</i> = 62.3%		
4. Река Кедровая, ст. 9, у «Избушки». Эфиритраль		
Комплекс ЕРТ (57.2)	Chironomidae (12)	Oligochaeta (2.2)
<i>Gammarus koreanus</i> (16.5)	Другие Diptera (11.0)	<i>Phagocata vivida</i> (1.1)
ЕРТ+<i>Gammarus</i> = 73.7%		
5. Река Кедровая, ст. 10, 200 м ниже кл. Второй Золотой. Эфиритраль		

Комплекс ЕРТ (39.6)		Другие Diptera (0.5)
Oligochaeta (31.5)		Chironomidae (0.5)
<i>Gammarus koreanus</i> (27.4)		Mollusca (0.5)
ЕРТ+<i>Gammarus</i> = 67%		
6. Река Кедровая, ст. 11, 200 м ниже кл. Первый Золотой. Эпиритраль		
Комплекс ЕРТ (69.8)	<i>Gammarus koreanus</i> (12.8)	Coleoptera (1.7)
	Chironomidae (6.8)	Другие Diptera (1.7)
	Oligochaeta (5.1)	Simuliidae (1.7)
ЕРТ+<i>Gammarus</i> = 82.6%		
7. Река Кедровая, ст. 12, 100 м выше бани (база заповедника). Метаритраль		
Комплекс ЕРТ (68.2)	Chironomidae (13.6)	<i>Gammarus koreanus</i> (2.3)
	Oligochaeta (9.1)	Coleoptera (2.3)
		Hydracarina (2.3)
		Apterygota (2.3)
ЕРТ+<i>Gammarus</i> = 70.5%		
8. Река Кедровая, ст. 13, у границы заповедника. Метаритраль		
Комплекс ЕРТ (75.2)	<i>Gammarus koreanus</i> (10.9)	Oligochaeta (2.8).
	Chironomidae (9.4)	<i>Phagocata vivida</i> (0.3)
		Coleoptera (0.3)
		Другие Diptera (0.3)
		Hydracarina (0.3)
		Mollusca (0.3)
		Simuliidae (0.3)
ЕРТ+<i>Gammarus</i> = 86,1%		
9. Река Кедровая, ст. 14, 200 м выше устья. Нижняя метаритраль.		
Комплекс ЕРТ (72.6)	<i>Gammarus koreanus</i> (8.7)	Oligochaeta (1.4)
Chironomidae (15.9)		Mollusca (1.4)
ЕРТ+<i>Gammarus</i> = 86,3%		

Доля личинок амфибиотических насекомых из комплекса ЕРТ также высока и увеличивается от 25% в верховьях до 72–75% в нижнем течении. Доля хирономид на всех участках русла невелика, не превышает 15%, за исключением приустьевого участка, где составляет 15.9%. Доля олигохет на самых верхних станциях, в зоне верхней эпиритрали,

достигает иногда 25–30%, но в среднем и нижнем течении (метаритраль) – стабильно низка, около 9.1–1.4%.

Общая доля численности личинок насекомых комплекса ЕРТ вместе с гаммарусами может служить хорошим индикатором здоровья и целостности экосистемы лесной реки, так как все эти организмы чрезвычайно чувствительны к широкому спектру поллютантов. В р. Кедровая их общая доля в донных сообществах, расположенных по продольному профилю реки от истока до устья составляла от 53 до 86.3%, причём доля гаммарид постепенно уменьшалась к устью (от 50 до 8–2,3%), а доля ЕРТ закономерно увеличивалась (от 25 в верховьях до 73–75% в устье). Уменьшение же доли гаммарид, при одновременном сохранении в сообществах организмов ЕРТ, может свидетельствовать о нарушениях лесного покрова, которое происходит при вырубках леса, строительных работах и иных экологических нарушениях, вызывающих сокращения объемов листового опада.

Таким образом, при исследовании продольного распределения бентоса в реке, расположенной в ненарушенной лесной зоне юга Дальнего Востока, также подтверждаются основные положения РСС и выявляется важная роль ракообразных гаммарид в функционировании речной экосистемы как основного деструктора листового опада.

ВЫВОДЫ

1. В результате подтверждено, что сообщества верховьев лесных водотоков МЛТ Дальнего Востока РФ характеризуются доминированием функционально-трофической группы измельчителей, в которых большую роль играют ракообразные гаммариды – первичные деструкторы листового опада. В лесных водотоках они достигают высоких показателей численности, их доля составляет 50–70%, иногда – даже более высоких значений.
2. На основе анализа видовой и трофической структуры донных сообществ, выделено 5 основных типов: А – сообщества с доминированием измельчителей (зоны кренали и верхней эфиритрали); Б – сообщества скребущих (часто с кодоминированием измельчителей) (зоны эфиритрли и верхней метаритрали), В – сообщества фильтраторов (зона метаритрали), Г – сообщества коллекторов-сборщиков, с различными кодоминантами на разных продольных участках водотока. Отдельно выделены сообщества коллекторов-сборщиков северных территорий (тип Д): расположенные в каменно-березовых лесах Камчатки и на безлесных тундровых территориях. В них доминирующую роль играют личинки амфибиотических насекомых комплекса ЕРТ и двукрылые семейства Chironomidae.
3. Выявлены таксоны – основные переработчики листового опада на МЛТ Дальнего Востока, среди которых главным актором деструкционных процессов являются ракообразные – гаммариды.

4. Отмечено, что при нарушении лесного покрова, морфологии русла и донных субстратов, происходит изменение структуры сообществ, формируются неестественные для верховьев формации беспозвоночных, что приводит к необратимым изменениям всей экосистемы в целом (например, в верховьях руч. Океанский, после вырубки леса, практически полностью исчезли гаммарусы и изменился тип сообщества: вместо сообщества измельчителей (тип А), образовалось сообщество с доминированием коллекторов-сборщиков (тип Г).

5. Отмечено различие в структуре донных сообществ беспозвоночных лесных зон юга Дальнего Востока и северных территорий ДВФО. В лесных ненарушенных речных экосистемах юга Дальнего Востока доминируют измельчители гаммариды и личинки амфибиотических насекомых комплекса ЕРТ, их совместная доля превышает 60% (тип сообществ А); в экосистемах бродных водотоков тундровых территорий и Камчатки (каменно-березовые леса Западно-Камчатской провинции) преобладают двукрылые сем. Chironomidae и личинки насекомых комплекса ЕРТ, их совместная доля достигает более 90%, а трофическая структура сообществ относится к типу Д с доминированием коллекторов-сборщиков.

6. Установлено, что показатель «ЕРТ+*Gammarus*» (общая доля численности гаммарид и личинок насекомых ЕРТ в %) можно использовать как индикатор при определении целостности экосистем лесных водотоков на юге ДВФО. В условиях антропогенных нарушений, связанных со сведением лесного покрова, данный показатель отразит уменьшение измельчителей – гаммарид и деструктивные изменения структуры коренных сообществ.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Лесные водотоки с их уникальной водной системой требуют комплексного изучения разнообразных природных и антропогенных факторов, влияющих на все компоненты водной биоты. Особенно важным это становится в последнее время, при увеличении интереса к процессам углеродной динамики, происходящих на лесных малонарушенных территориях. Для понимания круговорота углерода в дальневосточных лесах, для расчётов общего углеродного баланса, необходимо проведение исследований структурно-функциональных характеристик речных сообществ, их динамики в пространственно-временном аспекте, зависимости их формирования от факторов среды. Такие исследования позволят достоверно выявлять основных участников переработки первичного органического вещества, определять их роль в процессах трансформации, транспортировки и утилизации органического вещества в различных типах лесов и в различных градиентных сообществах, формирующихся в пределах речного континуума.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бакланов П.Я., Романов М.Т.* Экономико-географическое и геополитическое положение Тихоокеанской России. Владивосток: Дальнаука, 2009. 168 с.
- Бакланов П.Я.* Тихоокеанская Россия: географические и геополитические факторы развития // Известия РАН. Серия географическая. 2015. № 5. С. 8–19.
- Батурина Н.С.* Закономерности организации речных экосистем: ретроспектива становления современных концепций (обзор) // Биология внутренних вод. 2019. № 1. С. 3–11.
- Богатов В.В.* О закономерностях функционирования речных экосистем в свете базальных научных концепций // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2013. № 4. С. 90–99.
- Богатов В.В.* Роль лесной растительности в сохранении биоразнообразия речных экосистем горнолесных районов юга Дальнего Востока России // Чтения памяти В.Я. Леванидова. 2014. Вып. 6. С. 99–103.
- Богатов В.В., Никулина Т.В., Вишкова Т.С.* Соотношение биоразнообразия фито- и зообентоса в континууме модельной горной реки Комаровки (Приморский край, Россия) // Экология. 2010. № 2. С. 134–140 (Rus. J. of Ecology. 2010. V. 41. № 2. P. 167–172).
- Богатов В.В., Федоровский А.С.* Основы речной гидрологии и гидробиологии. Владивосток: Дальнаука, 2017. 384 с.
- Вишкова Т.С.* Продольное распространение зообентоса ритрала реки Комаровка (Южное Приморье) / Фауна, систематика и биология пресноводных беспозвоночных. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. С. 76–85.
- Вишкова Т.С.* Биоразнообразие пресноводных беспозвоночных государственного природного заповедника «Бастак» // Региональные проблемы. 2022. Т. 25. № 2. С. 34–37.
- Вишкова Т.С., Рязанова Н.Б.* Пространственное распределение и структура ассамблей ручейников (Insecta, Trichoptera) в бассейне р. Белая (Южный Сахалин) // Чтения памяти А.И. Куренцова. 1998. Вып. 8. С. 5–20.
- Вишкова Т.С., Иваненко Н.В., Якименко Л.В., Дроздов К.А.* Введение в биомониторинг пресных вод: учебное пособие. Владивосток: Изд-во ВГУЭС, 2019. 240 с.

Вишкова Е.С., Никулина Т.В., Клышевская С.В., Дроздов К.А., Жарикова Е.А. Проблемы загрязнения водотоков урбанизированных территорий и пути их решения на примере реки Вторая Речка (Владивосток, Приморский край) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. 2021а. Вып. 9. С. 43–59.

Вишкова Т.С., Никулина Т.В., Дроздов К.А., Иваненко Н.В., Чернышов И.В., Сазонов Е.О. Оценка качества вод реки Вторая Речка, расположенной на урбанизированной территории мегаполиса Владивосток (Приморский край), по показателям макрозообентоса // Чтения памяти В.Я. Леванидова. 2021б. Вып. 9. С. 60–70.

Воронин Л.В., Черняковская Т.Ф. Грибная и бактериальная деструкция отмерших растений в пресноводных экосистемах // Ярославский педагогический вестник. 2012. Т. 3 (Естественные науки). № 3. С. 102–109.

Исаев А.С., Коровин Г.Н., Сухих В.И., Титов С.П., Уткин А.И., Голуб А.А., Замолодчиков Д.Г., Пряжников А.А. Экологические проблемы поглощения углекислого газа посредством лесовосстановления и лесоразведения в России. М.: Центр экологической политики, 1995. 156 с.

Карта малонарушенных лесных территорий России. 2001. URL: http://transparentworld.info/netcat_files/176/221/russia_ifl_map_r_0.pdf

Кожевникова Н.К., Дюкарев В.Н. Эколого-защитные свойства лесного покрова верхнего пояса гор (Южный Сихотэ-Алинь) // Проблемы региональной экологии. 2011. № 4. С. 31–38.

Колесников Б.П. Кедровые леса Дальнего Востока. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 262 с.

Корякин В.Н. Кедрово-широколиственные леса Дальнего Востока России. Хабаровск: ФГУ «ДальНИИЛХ», 2007. 387 с.

Кочарина С.Л. Трофическая структура сообществ беспозвоночных некоторых водотоков бассейна реки Правая Соколовка (Верхнеуссурийский стационар, Приморский край) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. 2005. Вып. 3. С. 49–61.

Кочарина С.Л., Макаренченко Е.А., Макаренченко М.А., Николаева Е.А., Тиунова Т.М., Тесленко В.А. Донные беспозвоночные в экосистеме лососевой реки юга Дальнего Востока СССР / Фауна, систематика и биология пресноводных беспозвоночных. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. С. 86–108.

Кочарина С.Л., Тиунова Т.М. Структура сообществ донных беспозвоночных / Экосистемы бассейна р. Бикин: Среда. Человек. Управление. Владивосток: Дальнаука, 1997. С. 116–125.

Леванидов В.Я. Биомасса и структура донных биоценозов малых водотоков Чукотского полуострова / Пресноводная фауна Чукотского полуострова. Тр. Биол.-почв. ин-та ДВНЦ АН СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. Т. 36 (139). С. 104–122.

Леванидов В.Я. Биомасса и структура донных биоценозов реки Кедровой / Пресноводная фауна заповедника «Кедровая падь». Тр. Биол.-почв. ин-та ДВНЦ АН СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977. Т. 45 (148). С.126–159.

Леванидов В.Я. Экосистемы лососевых рек Дальнего Востока / Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. С. 3–21.

Леванидов В.Я., Вишкова Т.С. Донные сообщества двух водотоков в окрестностях Чаплинских минеральных источников (бухта Провидения) / Систематика и биология пресноводных организмов Северо-Востока Азии (Труды БПИ ДВНЦ АН СССР). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978. Т. 49 (152). С. 37–45.

Леванидов В.Я., Вишкова Т.С., Кочарина С.Л. Биомасса и структура донных биоценозов лесных ручьев в верховьях бассейна р. Уссури / Систематика и экология рыб континентальных водоёмов Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979. Т. 49 (152). С. 27–35.

Леванидов В.Я., Леванидова И.М., Николаева Е.А. Бентические сообщества рек Корякского нагорья, Пенжины и северо-западной Камчатки / Систематика и биология пресных организмов северо-востока Азии. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1978, С. 3–26.

Леванидова И.М. Амфибиотические насекомые горных областей ДВ СССР. Фаунистика, экология, зоогеография Ephemeroptera, Plecoptera и Trichoptera. Л.: Наука, 1982. 215 с.

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

Леман Е.В., Есин С.Р., Чалов В.В., Чебанова. Продольное зонирование малой лососевой реки по характеру русловых процессов, макрозообентосу и ихтиофауне (Река Начилова, Западная Камчатка) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. 2005. Вып. 3. С. 18–35.

Манько Ю.И. Темнохвойные леса Дальнего Востока в свете задач устойчивого природопользования / Переход к стратегии устойчивого управления лесами дальневосточного экорегиона в XXI веке. Хабаровск: Изд.: ХГТУ, 2000. С. 70–73.

Манько Ю.И., Жильцов А.С. 1998. Основные направления использования лесов Центрального Сихотэ-Алиня // Вестник ДВО РАН. №1. С.38-45.

Тесленко В.А. Оценка гидробиологического режима р. Рудная по составу донных беспозвоночных / Донные организмы пресных вод Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. С. 116–127.

Тиунова Т.М. Современное состояние и перспективы изучения экосистем лососевых рек юга российского Дальнего Востока // Чтения памяти В.Я. Леванидова. 2001. Вып. 1. С. 25–30.

Тунова Т.М. Состав и структура сообществ зообентоса микробиотопов в метаритрале малой предгорной реки умеренно холодноводного типа // Чтения памяти В.Я. Леванидова. 2008. Вып. 4. С. 31–45.

Тунова Т.М., Хлебородов А.С., Тунов И.М. Некоторые аспекты питания и распределения *Gammarus koreanus* Ueno, 1991 (Crustacea, Amphipoda) в реке Кедровая (Южное Приморье) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. 2003. Вып. 2. С. 117–126.

Чебанова В.В. 2009. Бентос лососевых рек Камчатки. М.: Изд-во ВНИРО, 2009 172 с.

Чугунов А. Связанные одной целью. Как влияют друг на друга леса и климат? Эковики. URL: <https://ecowiki.ru/articles/svyazannye-odnoj-tselyu-kak-vliyayut-drug-na-druga-lesa-i-klimat/>

Aguiar A.C.F., Neres-Lima V., Moulton T.P. Relationships of shredders, leaf processing and organic matter along a canopy cover gradient in tropical streams // J. Limnol. 2018. V. 77 (1). P. 109–120.

Barbour M.T., Gerritsen J., Snyder B.D., & Stribling J.B. Rapid bioassessment protocols for use in streams and wadeable rivers: Periphyton, benthic macroinvertebrates and fish (2nd edn). 1999. EPA 841-B-99-002. Washington, DC: US Environmental Protection Agency.

Bogatov V.V., Sushchik N.N., Makhutov O.N., Kolmakova A.A., Gladyshev M.I. Allochthonous and Autochthonous Food Sources for Zoobenthos in a Forest Stream // Russian Journal of Ecology. 2021. V. 52. No. 3. P. 253–256.

Bogatov V.V., Sushchik N.N., Kolmakova A.A., Gladyshev M.I. Allochthonous versus autochthonous carbon subsidies in small river food webs depend on seasonality and riparian tree species // Aquatic Science. 2024. V. 86. N 41. P. 1–22.

Brown B.L., Swan C.M., Auerbach D.A., Campbell Grant E.H., Hitt N.P., Maloney K.O., and Patrick C. Metacommunity theory as a multispecies, multiscale framework for studying the influence of river network structure on riverine communities and ecosystems // J. N. Am. Benthol. Soc. 2011. V. 30 (1). P. 310–327.

Crowl, T. A., W. H. McDowell, A. P. Covich, and S. L. Johnson. Freshwater shrimp effects on detrital processing and nutrients in a tropical headwater stream // Ecology. 2001. V. 82: P. 775–783

Cummins K.W. Structure and function of stream ecosystems // Bioscience. 1974. V. 24. P. 631–641.

Cummins K.W., Wilzbach M.A., Gates D.M., Perry J.B., Taliaferro W.B. Shredders and Riparian Vegetation // BioScience. 1989. V. 39. N. 1. P. 24–30.

Datry T., Bonada, N., and Heino, J. Towards understanding the organisation of metacommunities in highly dynamic ecological systems // Oikos. 2016. V. 125 (2). P. 149–159.

Dobson M., Mathooko J.M., Magana A., Ndegwa F.K. Macroinvertebrate assemblages and detritus processing in Kenyan highland streams: more evidence for the paucity of shredders in the tropics? // Freshwater Biology. 2002. V. 47. P. 909–919.

- Doretto A., Piano E., Larson C.E.* The River Continuum Concept: lessons from the past and perspectives for the future // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2020. V. 77. P. 1853–1864.
- Dossi F., Leitner P., Pauls S., Graf W.* In the mood for wood-habitat specific colonization patterns of benthic invertebrate communities along the longitudinal gradient of an Austrian river // *Hydrobiologia*. 2018. V. 805 (1). P. 245–258.
- Dudgeon D.* Spatial and seasonal variations in the standing crop of periphyton and allochthonous detritus in a forest stream in Hong Kong, with notes on the magnitude and fate of riparian leaf fall. // *Archiv für Hydrobiologie, Suppl.* 1982. V. 64. P. 189–220.
- Dudgeon D.* *Tropical Stream Ecology*. Academic Press, London, 2008. 316 pp.
- Ferreira V., Elozegi A., Tiegs S.D., Schiller D., Young R.* Organic Matter Decomposition and Ecosystem Metabolism as Tools to Assess the Functional Integrity of Streams and Rivers – A Systematic Review // *Water*. 2020. V.12. P. 1–40.
- Findlay S.E.G., Arsuffi T.L.* Microbial growth and detritus transformations during decomposition of leaf litter in a stream // *Freshwater Biology*. 1989. V. 21. N 2. P. 261–269.
- Hauer F.R., Dahm C.N., Lamber G.A., Stanford J.A.* Landscapes and Ecological variability of rivers in North America: factors affecting restoration strategies / *Strategies for restoring river ecosystems: sources of variability and uncertainty in natural and managed systems*. Bethesda, Maryland: American Fisheries Society, 2003. P. 81–105.
- Illies I., Botosaneanu L.* Problems et Methodes de la Classification et de la Zonation Ecologique des Eaux Courantes, Considerees surtout du Point de vue Faunistique // *Int. Verein. Theor. Angew. Limnol. Stuttgart*. 1963. Bd 12. P. 1–57.
- Gregory S.V., Boyer K.L., Curnell A.M.* (Eds.). *The ecology and management of wood in world rivers*. Bethesda, Maryland: American Fisheries Society, 2003. 431 p.
- Gessner M., Chauvet E.* Importance of stream microfungi in controlling breakdown rates of leaf litter // *Ecology*. 1994. V. 75. N 6. P. 1807–1817.
- Griffiths N.A., Tiegs S.D.* Organic-matter decomposition along a temperature gradient in a forested headwater stream // *Freshwater Science*. 2016. V. 35 (2). P. 518–533.
- Li A.O.Y., Dudgeon D.* Food resources of shredders and other benthic macroinvertebrates in relation to shading conditions in tropical Hong Kong streams // *Freshwater Biology*. 2008. V. 53. P. 2011–2025.
- Lin L., Webster J.R.* Detritus decomposition and nutrient dynamics in a forested headwater stream // *Ecological Modeling*. V. 293. P. 58–68.
- Makaka C., Muteveri T., Makoni P., Phiri C., Dube T.* Longitudinal distribution of the functional feeding groups (FFGs) of aquatic macroinvertebrates and ecosystem integrity of Tokwe River,

- Zimbabwe // *Journal of Biodiversity and Environmental Sciences (JBES)*. 2018. Vol. 13, N. 1, p. 16–33.
- Meyer J.L., O'Hop J.* Leaf-shredding Insects as a Source of Dissolved Organic Carbon in Headwater Streams // *The American Midland Naturalist*. 1983. V. 109. N. 1. P. 175–183.
- Minshall G.W., Petersen R.C., Cummins K.W., Bott T.L, Sedell J.R., Cushing C.E., Vannote R.L.* Interbiome comparison of stream ecosystem dynamics // *Ecological Monographs*. 1983. V. 53, N 1. P. 1–25.
- Morse J.C., Yang L.F., Tian L.X.* (Eds). Aquatic insects of China useful for monitoring water quality. Nanjing, China: HoHai University Press. 1994. 570 pp.
- Morse J.C., Bae Y.J., Munkhjargal G., Sangpradub N., Tanida K., Vshivkova T.S., Wang B., Yang L., Yule C.M.* Freshwater biomonitoring with macroinvertebrates in East Asia // *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2007. V. 5. Issue 1. P. 33–42.
- Nelson D.* *Gammarus*-Microbial Interactions: A Review // *International Journal of Zoology*. 2011. P. 1–6. URL: <https://doi.org/10.1155/2011/295026>.
- Petersen R.C., Cummins K.W.* Leaf processing in a woodland stream // *Freshwater Biology*. 1974. V. 4. P. 343–368.
- Pozo J., Casas J., Menendez M., Mollá S., Arostegui I., Baraguren A., Casado C., Descals E., García-Avilés J., González J.M., Larrañaga A., López E., Lusi M., Moya O., Pérez J., Riera T., Roblas N., Salinas M.J.* Leaf-litter decomposition in headwater streams: a comparison of the process among four climatic regions // *Journal of the North American Benthological Society*. 2011. V. 30. P. 935–950.
- Swan C.M., Kominoski J.S.* Biodiversity and Ecosystem Function of Decomposition. In: eLS. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester. 2012. P. 1–7.
- Ribblett S.G., Palmer M.A., Coats D.W.* The importance of bacterivorous protists in the decomposition of stream leaf litter // *Freshwater Biology*. 2005. V. 50. P. 516–526.
- Sinsabaugh R.L.* Large-scale trends for stream benthic respiration // *Journal of the North American Benthological Society*. 1997. V. 16. P. 119–122.
- Surber E.W.* Rainbow trout and bottom fauna production in one mile of stream // *Transactions of the American Fisheries Society*. 1937. V. 66. P. 193–202.
- Tank J.L., Rosi-Marshall E.J., Griffiths N.A., Entekin S.A., Stephen M.L.* A review of allochthonous organic matter dynamics and metabolism in streams // *Journal of the North American Benthological Society*. 2010. V. 29. P. 118–146.
- Tennakoon D.S., Gentekaki E., Jeewon R., Kuo C.H., Promputtha I., Hyde K.D.* Life in leaf litter: Fungal community succession during decomposition // *Mycosphere*. 2021. V. 12. N 1. P. 406–429.

Thorp J.H., Thoms M.C., DeLong M.D. The riverine ecosystem synthesis: Towards conceptual cohesiveness in river science. San Diego, CA: Elsevier Acad. Press, 2008. 208 p.

Ulrich K.E., Barton T.M., Oemke M.P. Effects of whole-tree harvest on epilithic algae communities in head-water streams // *Journal of Freshwater Ecology*. 1993. V. 8. N 2. P. 83–92.

Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R., Cushing C.E. The River Continuum concept // *Canadian Journal of Fish and Aquatic Sciences*. 1980. V. 37. P. 130–137.

Vshivkova T.S. The longitudinal distribution of Trichoptera in a salmon river of South Primorye. // *Proceedings of the VI International Symposium on Trichoptera, Lodz-Zakopane, 12–16 September 1989, Lodz*. 1991. P.41–51.

Wallace J.B., Merritt R.W. Filter-feeding ecology of aquatic insects // *Ann. Rev. Entomol.* 1980. V. 25. P. 103–132.

Wallace J.B., Webster J.R. The role of Macroinvertebrates in stream ecosystem function // *Annual Review of Entomology*. 1996. V. 41. P. 115–139.

Wallace J.B., Webster J.R., Cuffney T.F. Stream detritus dynamics: Regulation by invertebrate consumers // *Oecologia*. 1982. V. 53. P. 197–200.

Wallace J.B., Webster J.R., Eggert S.L., Meyer J.L. Small wood dynamics in a headwater stream // *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*. 2000. V. 27. P. 1361–1365.

Wallace J.B., Webster J.R., Eggert S.L., Meyer J.L., Siler E.S. Large woody debris in a headwater stream: long-term legacies of forest disturbance. *International Review of Hydrobiology*. 2001. V. 86. P. 501–513.

Webster J.R., Benfield E.F. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems // *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1986. V. 17. P. 567–594.

Wetzel R.G. Death, detritus, and energy flow in aquatic ecosystems // *Freshwater Biology*. 1995. V. 33. P. 83–89.

Yule C.M., Leong M.Y., Liew K.C., Ratnarajah L., Schmidt K., Wong H.M., Pearson R.G. & Boyero L. Shredders in Malaysia: abundance and richness are higher in cool upland tropical streams // *Journal of the North American Benthological Society*. 2009. V. 28. P. 404–415.

Автор благодарит коллег из Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН: к.б.н., с.н.с. Т.С. Никулину и к.с.-х.н., с.н.с. Л.А. Сибирину за различную помощь в работе и при подготовке статьи. Работа выполнена в

рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 124012400285-7).

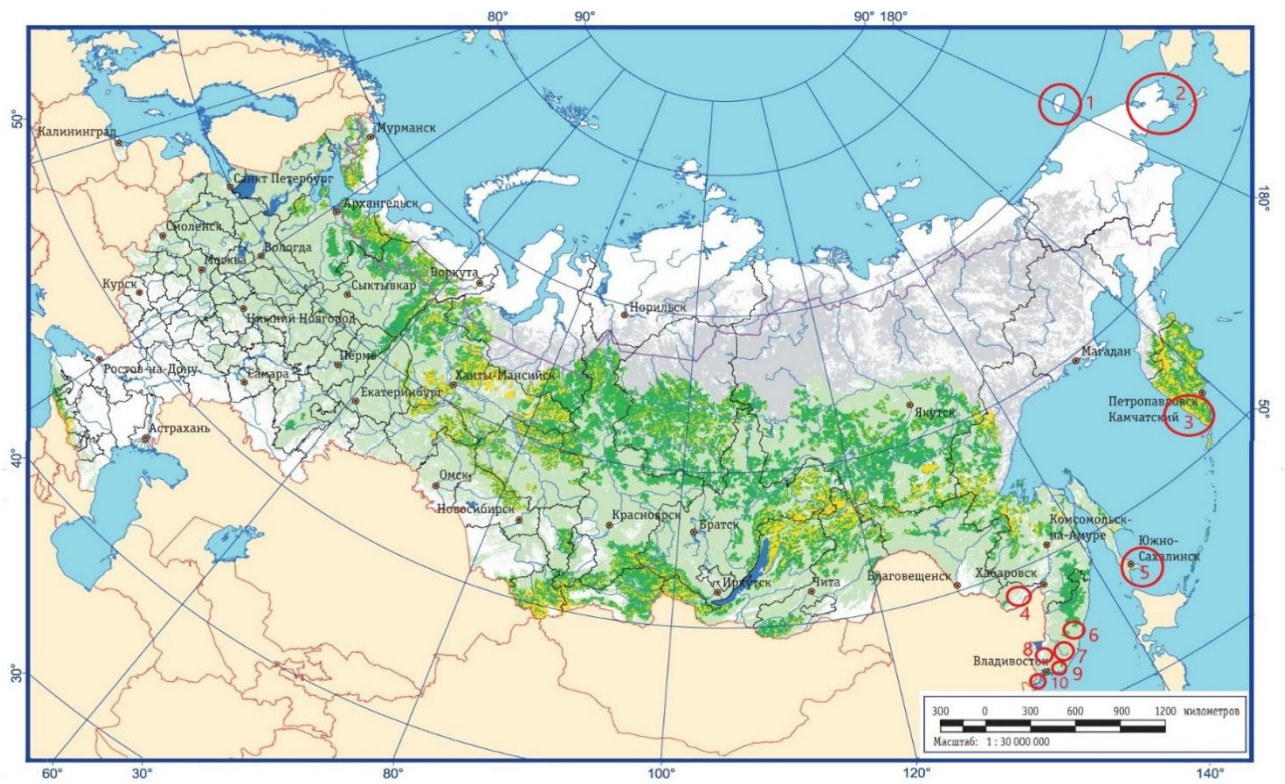
Подписи к рисункам:

Рис. 1. Карта малонарушенных лесов России (по www.transparentworld). 1–2. *Безлесные зоны*: 1 – о. Врангеля, 2 – Чукотский АО. 3–10. *Лесные зоны*: 3 – каменно-березовые леса Западно-Камчатской провинции; 4 – кедрово-широколиственные леса Маньчжурской материковой провинции (центральный кластер заповедника «Бастак»); 5 – пихтово-еловые леса с примесью лиственных пород (юго-восточная часть Сахалина, бас. Р. Найба); 6 – северные кедрово-широколиственные леса Амурско-Уссурийской провинции (восточная часть Сихотелинского заповедника); 7 – типичные кедрово-широколиственные леса Приморско-Уссурийской лесорастительной провинции кедрово-широколиственные, дубовые и широколиственные (липовые) леса (Верхне-Уссурийский стационар); 8 – южные кедрово-широколиственные леса Южно-приморской лесорастительной провинции (Уссурийский заповедник); 9 – черно-пихтовые-широколиственные леса; 10 – реликтовые лиановые чернопихтово-широколиственные леса (заповедник «Кедровая Падь»).

Рис. 2. Иллюстрация концепции речного континуума. Круговые диаграммы показывают относительную долю функционально-трофических группировок в донных сообществах, расположенных по продольному профилю реки; СПОМ – крупнодисперсное органическое вещество, ФРОМ – мелкодисперсное органическое вещество; ДОМ – растворённое органическое вещество; $P/R < 1$ указывает, что дыхание превышает первичную продукцию (Vannote et al. 1980: модификация Wohl, 2018).

Рис. 3. Иллюстрация распределения основных параметров и процессов деструкции и транспортирования органического вещества в речных экосистемах: А, Б – гипотетическое распределение выбранных параметров по речному континууму от истока к устью (по Vannote et al., 1980); В – схема деструкции листового опада в наземных и водных экосистемах (по Tennakoon et al., 2021 и ориг.)

Рис. 4. Потоки углерода в речных экосистемах (по Merric, Richards, 2013)



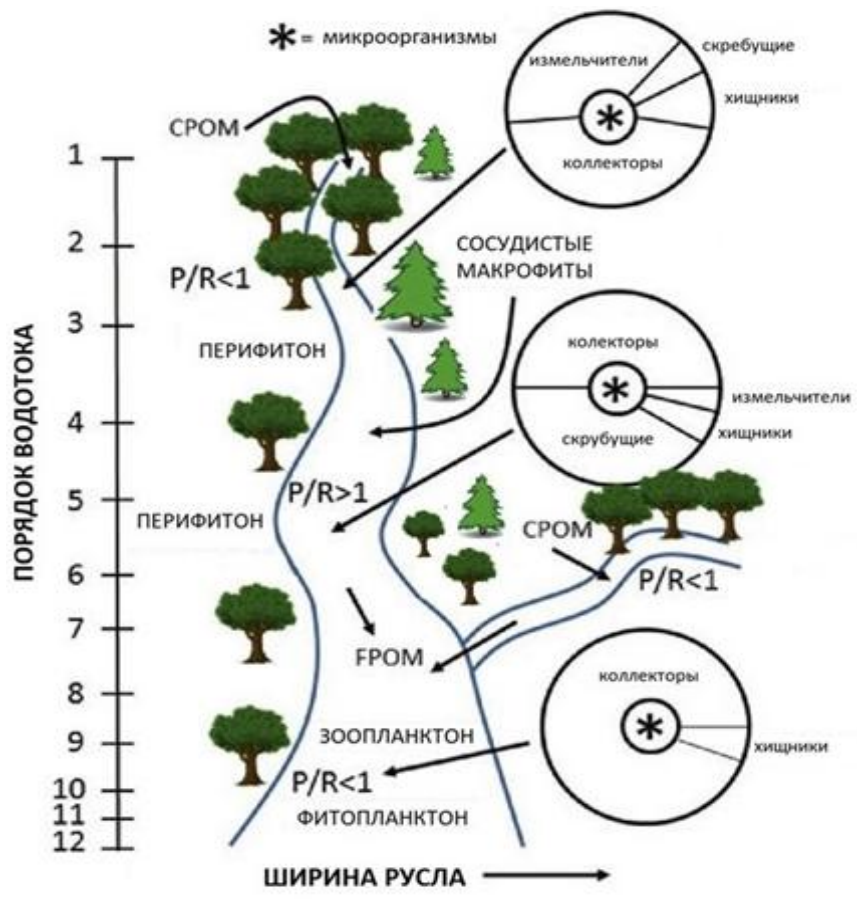
Малонарушенные лесные территории:

- лесные экосистемы
- нелесные экосистемы

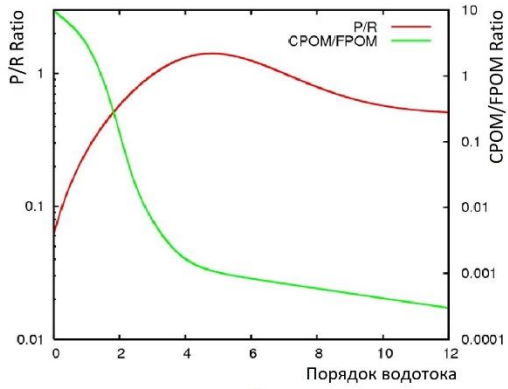
Прочие территории:

- леса, не являющиеся малонарушенными в пределах зоны исследу
- леса за пределами зоны исследования
- территории, не покрытые лесом
- соседние страны

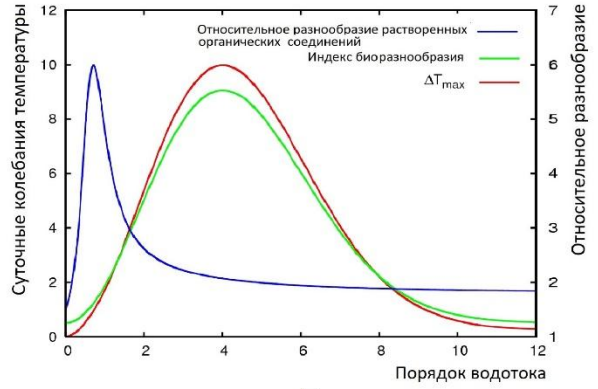
http://transparentworld.info/netcat_files/176/221/russia_ifi_map_r.pdf



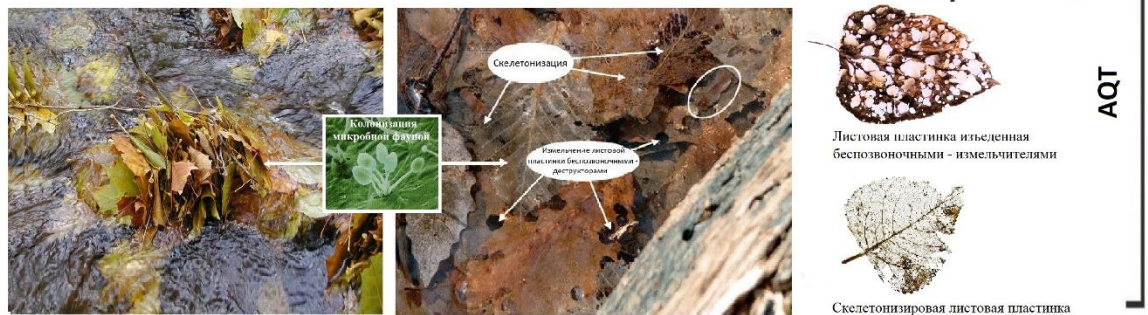
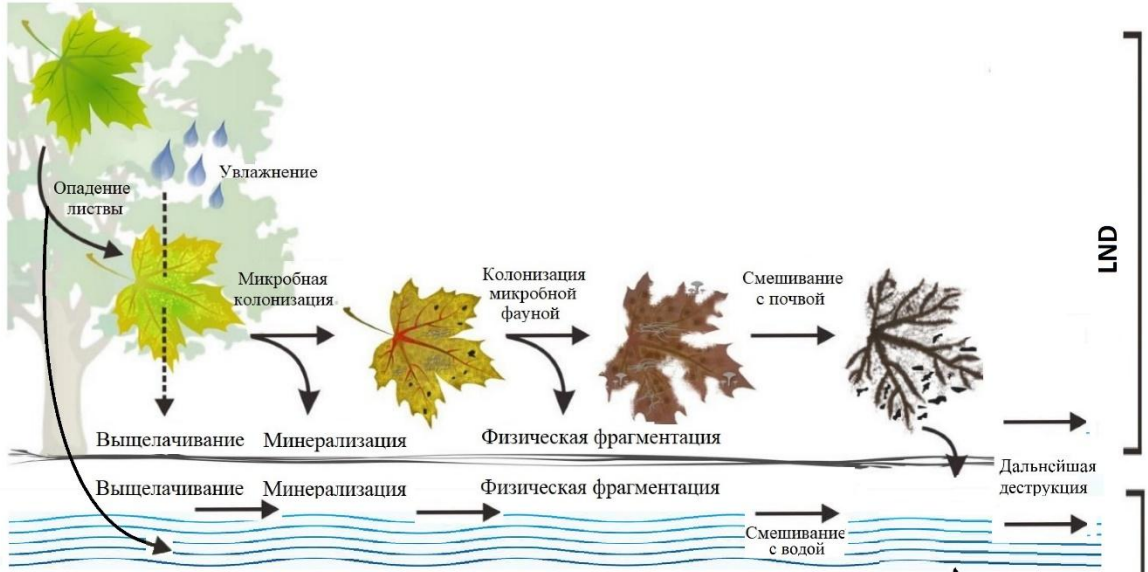
Wohl E. (<https://link.springer.com/book/10.1007/978-3-319-65124-8>)



А

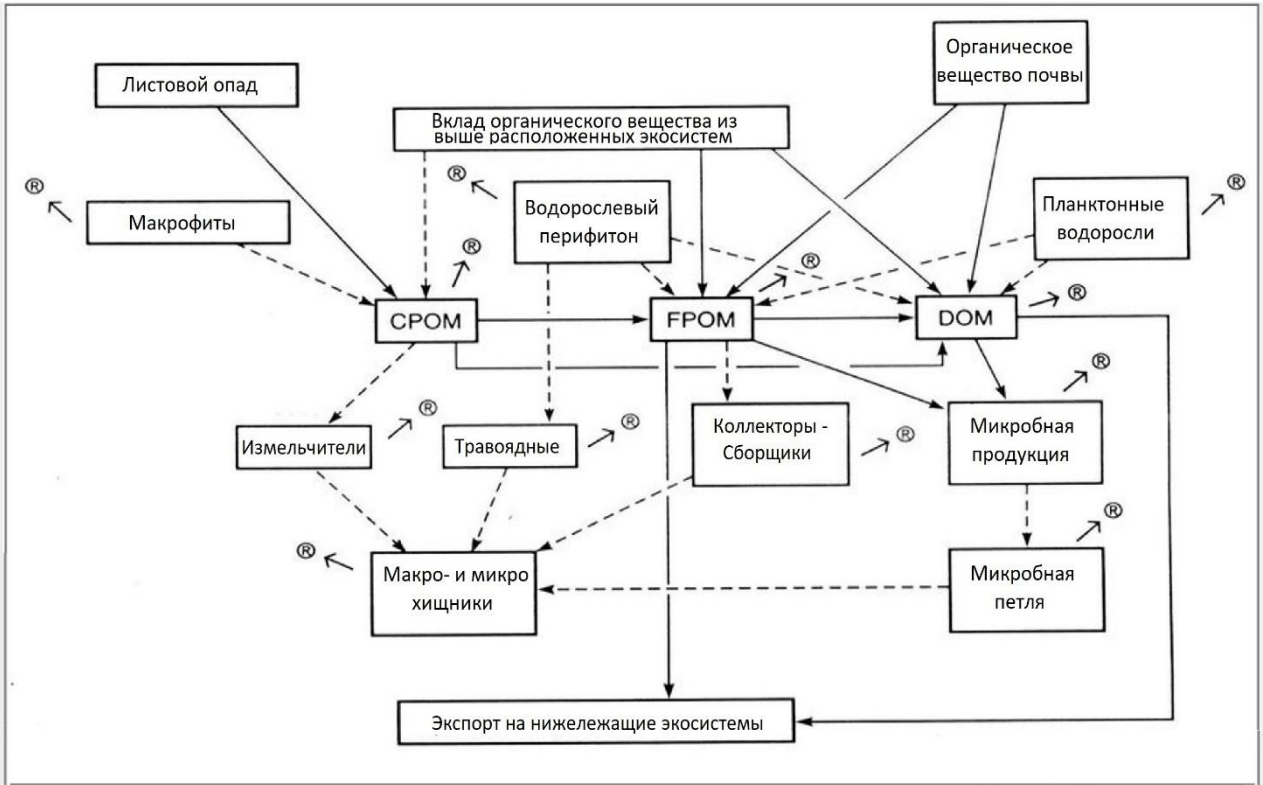


Б



Основные процессы разложения листового опада, происходящие в наземных (Lnd) и водных (Aqt) экосистемах

В



Developed by Merrick, Richards. <https://www.slideserve.com/adamdaniel/ecosystem-processes-and-the-river-continuum-concept> (May 29, 2013)