

УДК 574.587

И. В. Поздеев

Пермское отделение ФГБНУ «ГосНИОРХ», Пермь, Россия

Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

СТРУКТУРА ПСАММОРЕОФИЛЬНЫХ ДОННЫХ СООБЩЕСТВ НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ Р. ЯЙВЫ

Приведён таксономический список донных животных, населяющих песчаный перекат нижнего течения р. Яйвы по материалам 2013 г. Охарактеризованы основные особенности псаммореофильных донных сообществ – наличие ряда специфичных форм, среди которых наибольшее значение имеют личинки двукрылых насекомых, а также низкие показатели численности и биомассы. Анализ донных сообществ при помощи индексов на основе энтропии Шеннона показал большую структурированность донных сообществ песчаных грунтов по биомассе, нежели по численности. Отличительной особенностью псаммореофильных сообществ также выступает низкая индивидуальная масса особей, что подтверждается показателями на основе энтропии Рао. Наилучший результат оценки степени загрязнения вод и грунтов по показателям донных сообществ изученного песчаного переката получен при помощи интегрального показателя Балужкиной.

Ключевые слова: зообентос; реки; бассейн Камы; псаммореофильные донные сообщества; функциональное разнообразие.

I. V. Pozdeev

Perm Branch FSBSI «GosNIORH», Perm, Russian Federation

Perm State University, Perm, Russian Federation

PSAMMORHEOPHILIC BENTHIC COMMUNITIES STRUCTURE OF LOWLAND PART OF YAIVA RIVER

The species list of benthic macroinvertebrates inhabiting the sandy sediments is given. The main features of psammorheophilic benthic communities are the presence of a specific forms, among which the most important are larvae of Diptera, as well as low levels of abundance and biomass. Analysis of benthic communities using indexes based on Shannon's entropy showed more structure and benthic communities of sandy sediments biomass than in abundance. A distinctive feature of psammorheophilic communities also is a low individual's weight, as evidenced by indexes based on the Rao's entropy. Best score assessment of degree of water pollution and soils obtained using the Balushkina's Integrated mean (IP^*).

Key words: zoobenthos; rivers; Kama Basin; psammorheophilic benthic communities; functional diversity.

Введение

Река Яйва – левый приток Камского водохранилища (ранее – р. Камы), протяжённостью 304 км, с площадью водосбора 6 250 км². Водоток берёт начало на западном склоне хр. Кваркуш (Северный Урал), протекает в общем направлении на юго-запад, лишь в низовьях поворачивая на северо-запад. Именно этот участок реки испытывает высокую антропогенную нагрузку – здесь залегают месторождения нефти (Уньвинское, Сибирское, Шершневское, им. Архангельского и им. Сухарева) и калийных солей, разработка которых ведётся на площади водосбора р. Яйвы и Яйвинского залива Камского водо-

хранилища; также организованы шламохранилища отработанной руды, размыв которых приводит к засолению малых притоков Яйвы.

Цель работы – получение фоновых данных о развитии псаммореофильных донных животных, составляющих наиболее чувствительный и редкий биоценоз реки в целях оценки антропогенного воздействия и сохранения биоразнообразия.

Материалы и методы исследований

Материалом для данной работы послужили пробы зообентоса, отобранные летом и осенью 2013 г. на песчаном перекате (N 59.148813° E

56.789868°) в районе д. Романово (рис. 1). Пробы отбирали на трех биотопах: левобережье, медиаль реки и правобережье. На каждом биотопе пробы отбирали в 4 точках в верхней, центральной и

нижней частях переката. Таким образом, общий объем материала составил 24 пробы. Количественные материалы дополнены качественными сборами, проведенными на данном перекате в 2016 г.



Рис. 1. Карта расположения района исследования (а, отмечено чёрной точкой) и расположение мест отбора проб на исследованном перекате р. Яйвы (б, отмечены белыми точками)

На исследованном перекате протяжённостью около 250 м река делает левый поворот, её ширина в наиболее узком месте составляет около 100 м в межень. Правый берег высокий, грунт в правобережье – гравийно-галечный (кроме естественного грунта присутствует искусственная отсыпка в целях берегоукрепления) с подстилающими суглинками, в меженный период здесь обильно развиваются макрофиты (преимущественно рдесты), а грунт заливается. Стрежень реки в верхней части переката расположен ближе к середине русла, в нижней части – подходит ближе к левому берегу. В медиали грунт представлен чистым крупным песком и гравием, в левобережье – мелким песком и супесью с небольшим количеством детрита. На стрежне и левобережье песчаный грунт в условиях высокой гидродинамической активности образует гряды высотой до 20 см и длиной до нескольких метров. Глубина реки на прибрежных станциях составляла 0.3–0.5 м, на станциях в медиали – 0.8–1.2 м. Скорость течения на стрежне в межень достигала 0.4 м/с – на поверхности воды и 0.2–0.3 м/с – у дна, в левобережье – не превышала 0.2 м/с (поверхность воды), в правобережье – изменялась от 0.05 м/с (поверхность воды) до полного отсутствия.

На песчаном грунте в качестве пробоотборника использовали дночерпатель Щербины с площадью захвата 0.0025 м² (4 повторности на одну пробу), на гравийно-галечном грунте – гидробиологический скребок с длиной ножа 15 см. Пробы зообентоса промывали через капроновое сито с ячейкой

220 мкм. Донных животных выбирали живыми, после чего фиксировали 8%-ным формалином.

Доминантные комплексы донных сообществ выделяли на основании модифицированного индекса плотности Арнольди [Щербина, 1993], к доминантам относили виды, характеризующиеся величинами индекса 15% и более, к субдоминантам – 10–15%. Сравнение средних величин численности и биомассы сообществ проводили *F*-статистикой Фишера и апостериорным попарным анализом критерием «подлинной значимости» Тьюки с использованием рандомизации или рандомизационным тестом (5000 итераций). Сравнение численности и биомассы проводили как на эмпирических данных, так и на данных, приведённых к нормальности преобразованием Бокса-Кокса.

Для оценки сложности организации донных сообществ использовали ряд параметров: индекс Шеннона, рассчитанный по численности (H_N) и биомассе (H_B), их минимальные (H_{Nmin} и H_{Bmin}) и максимальные (H_{Nmax}) значения; показатели выравнимости Пиелу и доминирования Симпсона по численности (E_N и C_N , соответственно) и биомассе (E_B и C_B , соответственно); а также показатель разнообразия Маргалефа (d) [Одум, 1975; Алимов, 2001; Денисенко, 2006; Прокин, Цветков, 2013].

Таксономическое и функциональное разнообразие донных сообществ охарактеризовано при помощи индексов Кларка и Уорвика – таксономической отличительности (J') и таксономического разнообразия (J); индекса функциональной дис-

персии (FD_{is}), энтропии Рао (Q), W -статистику Кларка и индекс разности выравниенностей (D_E), в качестве показателя функциональной характеристики сообществ (CMW) использовали логарифм средневзвешенной по численности для всего сообщества величины индивидуальной массы особи [Warwick, 1986; Clarke, 1990; Warwick, Clarke, 1995; Clarke, Warwick, 1998; Lavorel et al., 2008; Laliberté, Legendre 2010; Денисенко и др., 2013].

Для уточнения статистических выводов о различиях этих параметров разных сообществ применяли рандомизационный тест, основанный на перестановочной (равновероятной) и комбинированной (равновероятно-фиксированной) моделях, вывод о наличии различий делали в случае совпадения результатов анализа обеих моделей.

Расчёт индексов и их анализ проведён в статистической среде R с использованием пакетов FD [Laliberté, Legendre, Shipley, 2014], VEGAN [Oksanen et al., 2016] и FORAMS [Aluizio, 2012] с дополнениями [Шитиков, Розенберг, 2013].

Для оценки качества вод и грунтов применяли Хирономидный индекс Балушкиной (Kch), Олигохетный индекс (Ol), Биотический индекс Вудивисса (TBI), индекс сапротоксобиности Яковлева (St), Интегральный показатель Балушкиной (IP^*), а также индексы, разработанные в рамках системы

RIVPACS – индекс биологического мониторинга ($BMWP$), средний балл на таксон ($ASPT$) и общий класс качества (OQR) [Goodnight, Whitley, 1961; Woodowiss, 1964; Балушкина, 1976, 1997; Яковлев, 1988; Wright, Furse, Armitage, 1993; Hawkes, 1998; Gray, 2010; Балушкина, Голубков, 2015].

Результаты

Видовой состав и количественное развитие донных сообществ

По результатам обработки количественных проб на исследованном перекате зарегистрировано 73 вида и формы, представляющие 4 класса: малощетинковые черви (12), пиявки (1), двусторчатые моллюски (3) и насекомые (57 видов и форм). Среди насекомых наибольшим видовым богатством отличались комары-звонцы (35) и подёнки (8), остальные группы насекомых – стрекозы, ручейники, жуки, клопы, перепончатокрылые, мокрецы, толкунчики, болотницы, скатофагиды – насчитывали по 1–2 вида (табл. 1). Степень видового сходства, оцененная по коэффициенту Чекановского-Серенсена, оказалась очень близкой между всеми парами сообществ – 0.43–0.45.

Таблица 1

Таксономический состав макрозообентоса исследованного переката р. Яйвы

Таксон	Псаммореофильное рипали	Псаммореофильное медиали	Литофильное рипали
OLIGOCHAETA	5	6	8
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Claparede	+	–	+
<i>Limnodrilus udekemianus</i> Claparede	–	–	+
<i>Lumbriculus variegatus</i> (Muller)	–	+	–
<i>Nais elinguis</i> Muller	–	+	–
<i>Nais pseudobtusa</i> Pigué	–	+	–
<i>Piguétiella blanci</i> (Pigué)	+	–	–
<i>Propappus volki</i> Michaelsen	–	–	+
<i>Slavina appendiculata</i> (Udekem)	+	+	+
<i>Stylaria lacustris</i> (Linnaeus)	–	+	+
<i>Tubifex newaensis</i> (Michaelsen)	+	+	+
<i>Tubifex tubifex</i> (Muller)	–	–	+
<i>Uncinaiis uncinata</i> (Orsted)	+	–	+
HIRUDINEA	0	0	1
<i>Helobdella stagnalis</i> (Linnaeus)	–	–	+
BIVALVIA	1	1	2
<i>Euglesa casertana</i> (Poli)	–	+	+
<i>Henslowiana suecica</i> (Clessin in Westerlund)	+	–	–
<i>Pisidium amnicum</i> (O.F. Muller)	–	–	+
INSECTA	25	24	38
Ephemeroptera	3	3	5
<i>Brachycercus europaeus</i> Kluge	–	+	–
<i>Brachycercus harrisella</i> Curtis	+	–	–
<i>Ephemera lineata</i> Eaton	–	–	+
<i>Ephemera vulgata</i> Linnaeus	+	–	+
<i>Caenis macrura</i> Stephens	+	+	+
<i>Caenis horaria</i> (Linnaeus)	–	+	–
<i>Heptagenia fuscogrisea</i> (Retzius)	–	–	+
<i>Potamanthus luteus</i> (Linnaeus)	–	–	+

Окончание табл. 1

Таксон	Псаммореофильное рипали	Псаммореофильное медиали	Литофильное рипали
Odonata	1	1	2
<i>Gomphus vulgatissimus</i> (Linnaeus)	–	+	+
<i>Onychogomphus forcipatus</i> (Linnaeus)	+	–	+
Trichoptera	0	0	2
<i>Athripsodes cinereus</i> (Curtis)	–	–	+
<i>Cyrmus flavidus</i> McLachlan	–	–	+
Coleoptera	1	0	1
<i>Limnius volckmari</i> (Panzer)	–	–	+
<i>Elmis maugetii</i> Latreille	+	–	–
Heteroptera	1	0	1
<i>Aquarius paludum</i> (Fabricius)	+	–	–
<i>Gerris lateralis</i> Schummel	–	–	+
Hymenoptera	0	0	1
<i>Apsilops aquaticus</i> (Thomson)	–	–	+
Diptera	19	20	26
Ceratopogonidae	1	2	1
<i>Culicoides</i> sp.	+	+	+
<i>Palpomyia</i> sp.	–	+	–
Empididae	0	1	0
<i>Hemerodromia</i> sp.	–	+	–
Limoniidae	1	0	0
<i>Hexatoma fuscipennis</i> (Curtis)	+	–	–
Scathophagidae	0	0	1
<i>Acanthocnema glaucescens</i> (Loew)	–	–	+
Chironomidae	17	17	24
<i>Ablabesmyia longistyla</i> Fittkau	–	–	+
<i>Ablabesmyia monilis</i> (Linnaeus)	+	–	+
<i>Chironomus commutatus</i> Keyl	–	–	+
<i>Cladotanytarsus</i> gr. <i>mancus</i>	–	+	–
<i>Cladotanytarsus</i> sp.	+	+	–
<i>Cricotopus algarum</i> (Kieffer)	–	–	+
<i>Cricotopus trifasciatus</i> (Meigen)	–	–	+
<i>Cryptochironomus</i> gr. <i>defectus</i>	+	+	–
<i>Cryptotendipes usmaensis</i> (Pagast)	+	–	+
<i>Demicryptochironomus vulneratus</i> (Zetterstedt)	+	+	+
<i>Benthalia carbonaria</i> (Meigen)	–	–	+
<i>Epoicocladus flavens</i> (Malloch)	–	–	+
<i>Harnischia curtilamellata</i> (Malloch)	+	–	+
<i>Lipiniella arvaenicola</i> Shilova	–	+	–
<i>Microchironomus tener</i> (Kieffer)	+	–	–
<i>Microtendipes pedellus</i> (De Geer)	–	–	+
<i>Nilothauma bravi</i> (Goetghebuer)	+	+	+
<i>Orthocladus wetterensis</i> Brundin	–	–	+
<i>Paralauterborniella nigrohalteralis</i> (Malloch)	–	+	+
<i>Parametricnemus boreoalpinus</i> Gowin & Thienemann	–	+	–
<i>Paratendipes albimanus</i> (Meigen)	+	+	+
<i>Parakiefferiella triquetra</i> (Pankratova)	+	–	–
<i>Phaenopsectra flavipes</i> (Meigen)	–	+	+
<i>Polypedilum nubeculosum</i> (Meigen)	–	+	+
<i>Polypedilum scalaenum</i> (Schrank)	+	+	+
<i>Procladius</i> gr. <i>choreus</i>	+	–	–
<i>Procladius</i> gr. <i>ferrugineus</i>	+	–	+
<i>Psectrocladius fabricius</i> Zelentsov	–	–	+
<i>Robackia demejerei</i> (Kruseman)	+	+	–
<i>Saetheria tylus</i> (Townes)	+	+	–
<i>Stictochironomus sticticus</i> (Fabricius)	–	+	+
<i>Tanytarsus pallidicornis</i> (Walker)	+	+	+
<i>Tanytarsus verralli</i> Goetghebuer	–	–	+
<i>Thienemannimyia norena</i> (Roback)	+	+	+
Всего	31	31	49

Песчаную медиаль реки населяли представители 31 вида зообентонтов. Наибольшую частоту встречаемости (более 50%) обнаружили формы мокрецов и хирономид – *Culicoides* sp. и *Robackia demejerei*. Только здесь отмечены *Brachycercus europaeus*, *Hemerodromia* sp., *Cladotanytarsus* gr. *mancus*, *Lipiniella araeicola* и ряд других видов, формирующих специфичный псаммореофильный облик биоценоза (табл. 1).

Биомасса зообентоса в песчаной медиали составила в среднем 5.37 г/м² при численности около 1.6 тыс. экз./м² (табл. 2). Основу биомассы донных животных этого биотопа слагал вид стрекоз *Gomphus vulgatissimus*, встретившийся единично и нехарактерный для участков с высокими скоростями течения и отсутствием убежищ, поэтому дальнейший анализ проведён без учёта этого вида. Так, биомасса зообентоса без учёта вида стрекозы *Gomphus vulgatissimus*, составляла 1.08 г/м², 78% которой обеспечивали своим развитием олигохеты и хирономиды. Доминирующий комплекс псаммореофильного биоценоза включал виды хирономид *Thienemannimyia norena* (доминант) и *Polypedium scalaenum* (субдоминант).

В бентофауне песчаной рипали (левобережье) также зарегистрирован 31 вид. Наибольшей частотой встречаемости отличались виды и формы мокрецов и хирономид *Culicoides* sp., *Saetheria tylus*, *Thienemannimyia norena*. Только здесь отмечены *Brachycercus harrisella*, *Elmis maugetii*, *Hexatoma fuscipennis*, *Parakiefferiella triquetra* (табл. 1) – формы, характерные для прибрежных участков. Биомасса зообентоса равнялась 2.40 г/м² при численности около 1.2 тыс. экз./м² (табл. 2), наиболее значимой группой в формировании общей биомассы донных животных здесь выступали болотницы (27%). В доминантные комплексы донных сообществ песчаной рипали входили личинки двукрылых *Culicoides* sp. (доминант), *Hexatoma fuscipennis* и *Thienemannimyia norena* (субдоминанты).

Видовое богатство бентофауны литофильного биоценоза рипали (правобережье реки), где при низких скоростях течения грунты представлены гравием и галькой с заиливанием и подстилающими суглинками, оказалось значительно выше – 49 видов и форм. Высокую частоту встречаемости проявили сразу несколько видов: олигохета *Tubifex newaensis*, подёнка *Caenis macrura*, хирономиды *Microtendipes pedellus*, *Polypedium scalaenum*, *Tanytarsus pallidicornis*, *Thienemannimyia norena*. Только здесь отмечены пиявка *Helobdella stagnalis*, двустворчатый моллюск *Pisidium amnicum*, ручейники, ряд видов подёнок, олигохет и хирономид. Биомасса зообентоса здесь составила 11.28 г/м² при численности около 2.9 тыс. экз./м² (табл. 2), наибольший вклад в обеспечение количественных показателей развития донных животных вносили подёнки (58% общей биомассы). В доминантные комплексы донных сообществ входили виды подёнок, олигохет и хирономид: *Ephemera lineata*, *Tubifex newaensis* (доминанты) и *Microtendipes pedellus* (субдоминант).

Анализ величин численности и биомассы зообентоса показал (табл. 3) различия между псаммореофильными (в левобережье и медиали) и литореофильным сообществами на границе значимости по численности ($F_{2,21}=3.46$, $p=0.0501$) и явные различия – по биомассе ($F_{2,21}=5.23$, $p=0.0144$). Проведение математических преобразований величин численности и биомассы зообентоса позволило уточнить статистическую значимость различий между сообществами, занимающими отдельные биотопы. Так, численность животных в составе псаммореофильного донного сообщества медиали реки была значимо ниже, чем таковая литореофильного донного сообщества. Биомасса псаммореофильных сообществ, независимо от биотопической приуроченности, была значимо ниже, чем биомасса литофильного сообщества (табл. 2, 3).

Таблица 2

Численность (N , экз./м²) и биомасса (B , г/м²) донных сообществ исследованного переката р. Яйвы

Группа	Псаммореофильное				Литофильное	
	Рипаль		Медиаль		Рипаль	
	N	B	N	B	N	B
Oligochaeta	149	0.31	628	0.32	335	1.99
Bivalvia	18	0.06	9	0.02	68	0.62
Ephemeroptera	87	0.29	47	0.14	731	6.53
Odonata	9	0.08	25	4.29	103	0.48
Heteroptera	13	0.53	0	0	13	0.04
Ceratopogonidae	157	0.13	130	0.08	46	0.04
Limoniidae	30	0.65	0	0	0	0
Chironomidae	737	0.34	728	0.52	1411	1.19
Прочие**	13	0.01	9	<0.01	210	0.39
Всего	1213	2.40	1551*	5.37(1.08)*	2917	11.28
H_N	2.36±0.21		2.15±0.29*		2.91±0.22	
H_B	1.67±0.25		1.90±0.22*		2.03±0.32	

Примечание. * – без учёта *Gomphus vulgatissimus*, ** Прочие: Hirudinea, Trichoptera, Coleoptera, Hymenoptera, Empididae, Scathophagidae.

Таблица 3

Достигнутые p -уровни при парных сравнениях численности (N) и биомассы (B) донных сообществ на основе критерия Тьюки (полужирным выделены значимые p -уровни)

Сравниваемая пара сообществ	Величины, полученные на эмпирических данных		Величины, полученные после преобразования Бокса-Кокса	
	N	B	N	B
Литофильное рипали – Псаммореофильное медиали	0.1390	0.0193	0.0532	0.0001
Литофильное рипали – Псаммореофильное рипали	0.0536	0.0430	0.0407	0.0214
Псаммореофильное рипали – Псаммореофильное медиали	0.8746	0.9259	0.9908	0.0809

Видовое разнообразие изученных донных сообществ (H_N и H_B), оцениваемое в среднем по прогам значимо не различалось, хотя большие величины индекса Шеннона характеризовали литофильное сообщество (табл. 2).

Таксономические особенности псаммореофильного биоценоза

На всех исследованных биотопах отмечены 10 форм (около 14% общего видового богатства), в целом характеризующиеся как псаммопелофильные, относящиеся к олигохетам – *Slavina appendiculata*, *Tubifex newaensis*, подёнкам – *Caenis macrura*, настоящим комарам – *Culicoides* sp. и хирономидам – *Demicryptochironomus vulneratus*, *Nilothauma bravi*, *Paratendipes albimanus*, *Polydillum scalaenum*, *Tanytarsus pallidicornis*, *Thienemannimyia norena*. Только на песчаных грунтах, независимо от скорости течения, т.е. в медиали и левобережной рипали переката, отмечены лишь 4 вида хирономид – *Cladotanytarsus* sp., *Cryptochironomus* gr. *defectus*, *Robackia demejerei* и *Saetheria tylus* (табл. 1).

Качественные сборы позволили установить наличие на исследованном перекае специфических псаммореофильных видов, не попадавших в количественные пробы. Так, на песчаных грунтах медиали и рипали переката установлены такие виды, как двустворчатый моллюск *Pisidium supinum* A. Schmidt, подёнка *Ametropus fragilis* Albarda и мизиды *Paramysis ullskyi* Czerniavsky.

Таксономическое и функциональное разнообразие донных сообществ

Величины основных структурных показателей донных сообществ, занимающих разные биотопы на исследованном перекае, приведены в табл. 4. Согласно величинам таких параметров, как потенциальное (\bar{H}_{max}) и наблюдаемое (\bar{H}_N) информационное разнообразие по численности и показатель разнообразия Марголефа (d), более сложно структурированными следует признать сообщества, формирующиеся в правобережье на гравийно-галечных грунтах. По величинам наблюдаемого и минимального информационного разнообразия (\bar{H}_B и \bar{H}_{Bmin}), показателей выравнивания Пиеду

(E_N и E_B) и показателя доминирования Симпсона по биомассе (C_B) – литофильные донные сообщества уступали псаммореофильным. (табл. 4).

Таблица 4

Основные параметры донных сообществ исследованного переката р. Яйвы

Параметр	Псаммореофильное		Литофильное
	Рипаль	Медиаль	Рипаль
$\bar{H}_{N \pm m}$	4.42±0.04	4.24±0.03	4.68±0.03
\bar{H}_{Nmin}	0.29	0.23	0.21
$\bar{H}_{B \pm m}$	3.62±0.13	4.10±0.20	2.88±0.08
\bar{H}_{Bmin}	1.15	2.08	0.49
\bar{H}_{max}	4.95	4.91	5.62
E_N	0.89	0.86	0.83
E_B	0.73	0.84	0.51
C_N	0.06	0.07	0.06
C_B	0.14	0.10	0.31
d	4.23	4.08	6.02

Сравнение структурных параметров псаммореофильных сообществ, формирующихся в рипали и медиали реки, показало сходство некоторых из них (\bar{H}_{max} , \bar{H}_{Nmin} , C_N). В целом, прибрежное псаммореофильное донное сообщество характеризуется более сложной структурой, оцениваемой по численности (\bar{H}_N , \bar{H}_{Nmin} , E_N , d), тогда как сообщество медиали реки отличается большими величинами показателей, рассчитанных по биомассе (\bar{H}_B , \bar{H}_{Bmin} , E_B , C_B).

Таксономическое разнообразие донных сообществ может быть оценено при помощи индекса таксономического своеобразия (Δ^1). Общность видовых списков определяет высокую степень сходства таксономических деревьев, что подтверждается близкими величинами индекса таксономического своеобразия, не различавшихся значимо ни внутри псаммореофильного сообщества, ни между сообществами песчаных и гравийно-галечных грунтов. Индекс, учитывающий не только сложность таксономической структуры, но и обилие отдельных видов (Δ^1), также не обнаружил значимых различий между описываемыми сообществами (табл. 5).

Средневзвешенная индивидуальная масса ($СВМ$) донных беспозвоночных литофильного и псаммореофильного сообществ значимо различа-

лась: p -уровень рандомизационного теста, рассчитанного по разным моделям для этого индекса составил 0.001–0.003. Внутри псаммофильного сообщества (пара «рипаль-медяль») – статистически значимые отличия не выявлены (табл. 5).

Таблица 5

Основные показатели функционального разнообразия донных сообществ на разных биотопах исследованного переката р. Яйвы

Параметр	Псаммофильное		Литофильное
	Рипаль	Медяль	
Δ'	71.36		64.68
	70.58	69.54	
Δ	66.81		63.91
	66.18	62.58	
$СWM$	-0.34		0.36
	0.10	-0.90	
FD_{is}	0.77		0.71
	0.68	0.49	
Q	0.97		0.75
	0.76	0.48	
W	0.12		0.25
	0.24	0.06	
D_E	-0.19		-0.27
	-0.29	-0.09	

Сравнение сообществ по величинам квадратичной энтропии Рао (Q) для оценки разнообразия индивидуальной массы тела, W -статистики Кларка и индекса разности выравниенностей (D_E) не показало значимых различий между псаммо- и литофильными сообществами. При этом, сообщество медяли реки (псаммофильное) статистически значимо отличалось от таковых рипали (псаммо- и литофильного): достигнутые p -уровни рандомизационного теста для попарных сравнений по разным моделям составили 0.02–0.04.

Функциональная дисперсия (FD_{is}) основана на оценке расстояния между значениями признака видов до условного «центра» сообщества (в нашем случае это средневзвешенная индивидуальная масса тела). Большие величины показателя FD_{is} характеризовали сообщества рипали, в медяли величина показателя снижалась. Совокупная для псаммофильных сообществ величина функциональной дисперсии превышала таковую литофильного сообщества. Подтверждения статистической значимости этих изменений параметра не обнаружено.

Оценка качества вод и грунтов по показателям донных сообществ

Согласно методике Росгидромета [Руководство ..., 1983], для оценки качества степени загрязнения (эвтрофикации) рекомендовано применение олигохетного индекса Гуднайта-Уитлея, биотического индекса Вудивисса и хиროномидного индекса Балушкиной. Согласно величинам олигохетного индекса, воды и грунты р. Яйвы в районе исследо-

ваний можно считать «чистыми». Биотический индекс Вудивисса характеризовал воды и грунты медяли и левой рипали как «умеренно загрязнённые», а в правобережье – как чистые. Хиროномидный индекс позволяет классифицировать качество вод и грунтов в правобережье и медяли как умеренно загрязнённые, в левобережье – загрязнённые (табл. 6).

Таблица 6

Параметры оценки качества вод и грунтов р. Яйвы по показателям развития донных сообществ

Параметр	Псаммофильное		Литофильное
	Рипаль	Медяль	
Kch	7.5±0.7	6.5±0.6	6.1±0.9
Ol	13.5±4.5	23.6±9.2	13.6±2.8
TBI	3.9±0.7	3.8±0.8	6.1±0.7
St	1.7±0.3	1.7±0.2	1.9±0.1
IP'	38.0±4.5	39.1±3.0	33.0±3.3
$BMWP$	15.3±2.6	9.5±2.5	25.9±6.9
$ASPT$	4.0±0.4	2.9±0.6	5.6±1.0
OQR	2.5	1.5	4.0

С целью интегральной оценки были также рассчитаны индекс сапротоксности Яковлева и интегральный показатель Балушкиной. Величины этих показателей находились в пределах одного класса качества – умеренно загрязнённые – на всех биотопах (табл. 6).

Пожалуй, наиболее широкое применение для оценки качества вод текущих вод за пределами России получил индекс биологического мониторинга $BMWP$ и связанный с ним показатель $ASPT$, а для удобства интерпретации этих параметров предложен общий класс качества OQR . Так, согласно величинам индекса $BMWP$, воды и грунты на прибрежных биотопах грязные, а в медяли – очень грязные (самый низкий класс качества). Показатель $ASPT$ идентифицировал качество вод и грунтов в медяли реки как грязное, в левобережье – как умеренно загрязнённое, а в правобережье – как прекрасное (наивысший класс качества). Величины параметра OQR указывают, что в медяли реки воды и грунты имеют крайне низкое качество (очень грязные), в левобережье – среднее (грязные), а в правобережье – высокое (хорошее) качество.

Обсуждение

Таксономическое разнообразие и видовое богатство донной фауны (76 видов и форм), выявленное в ходе проведённых работ, относительно велико, особенно если учитывать «бедность» песчаных грунтов. В целом сообщества, занимающие песчаные грунты на исследованном перекате, включали представителей 51 вид и форму, что равно видовому богатству литофильного сообще-

ства подмывной рипали.

Только на песчаных грунтах, независимо от скорости течения (и в рипали, и в медиали), отмечены всего 7 форм, из них 4 представлены в количественных пробах (виды хирономид *Cladotanytarsus* sp., *Cryptochironomus* gr. *defectus*, *Robackia demejerei* и *Saetheria tylus*) и 3 – в качественных (виды двусторчатых моллюсков, подёнок и мизид – *Pisidium supinum*, *Ametropus fragilis* и *Paramysis ullskyi*). Именно эти виды в совокупности с рядом видов хирономид, олигохет и амфипод составляли типичные псаммореофильные биоценозы Средней Камы и устьевых участков крупных притоков до её зарегулирования [Бенниг, 1924; Таусон, 1947; Громов, 1956]. Ранее псаммореофильный комплекс видов в р. Яйве зарегистрирован не был.

Таким образом, в настоящее время специфичными псаммореофильными элементами донных сообществ рек бассейна Камы выступают, в первую очередь, личинки двукрылых насекомых – хирономид, болотниц, мокрецов. Этот облик дополняется отдельными видами из других групп зообентоса (олигохеты, подёнки, ракообразные), распространение которых в водотоках опосредовано наличием каскада водохранилищ. Водохранилища, с одной стороны, значительно ограничили распространение «аборигенного» псаммореофильного биоценоза с преобладанием разнообразных каспийских форм, а с другой – служат путями распространения исторически чуждых видов.

Ранее в бентофауне вышележащего участка р. Яйвы со сложной геологической структурой было выявлено 57 видов и форм [Паньков, 2001]. Сопоставление этих данных с полученными нами результатами возможно лишь с долей допущения, поскольку пробы зообентоса в указанной работе были дополнены сборами имаго, а олигохеты и, по всей видимости, двукрылые были идентифицированы до семейства. Можно отметить, что описанное нами литофильное сообщество с преобладанием *Ephemera lineata*, *Tubifex newaensis* и *Microtendipes pedellus* ближе всего к сообществу рипали плёсовых участков, где преобладали виды ручейника *Potamophylax rotundipennis* (Brauer) и подёнки *Ephemera lineata*.

Зарегистрированные нами псаммореофильные сообщества значительно уступали литофильному по численности и биомассе донных беспозвоночных, а также по величинам индекса Шеннона (табл. 2, 3). Низкие качественные и количественные показатели развития зообентоса на песках связывают с подвижностью (нестабильностью) грунта, отсутствием укрытий и ограниченным количеством пищи. Однако интересным представляется не собственно характеристика большего или меньшего развития зообентоса в зависимости от типа грунта и скорости течения, а сравнение сложности организации донных сообществ, близких по видовому богатству, численности и биомассе (псаммореофильные сообщества рипали и медиали

реки) и сообществ, различающихся по этим показателям (псаммореофильные и литофильное сообщества).

Так, литофильное донное сообщество превосходит псаммореофильные по параметрам, учитывающим видовое богатство и численность беспозвоночных. Все параметры, рассчитанные на основе биомассы донных животных, показали большую структурированность псаммореофильных сообществ. Различия между донными сообществами песчаных грунтов рипали и медиали реки также заключаются в более сложной «численной» организации и меньшей сложности сообществ «по биомассе» на прибрежных участках.

В целом, все исследованные донные сообщества можно охарактеризовать как сложно структурированные. В случае литофильного сообщества это можно объяснить зарастаемостью макрофитами и накоплением седиментов, что обеспечивает возникновение более богатых трофическими ресурсами и насыщенными микробиотопами стаций – условий, благоприятных для формирования сложных сообществ. В условиях повышения скоростей течения и степени подвижности грунтов (псаммореофильные сообщества) ни один из видов не может стать явно лидирующим и обеспечить высокие показатели доминирования численности и биомассы, что оптимизирует организацию структуры донных сообществ [Прокин, Цветков, 2013].

Таксономическое своеобразие (J^+) донных сообществ, занимающих разные биотопы, значимо не различалось, что объясняется высокой общностью структуры таксономических деревьев. На «туннельной» диаграмме (рис. 2) видно, что величины индекса большинства проб, в зависимости от их видового богатства, укладываются в 95%-ные интервалы с рандомизированным средним, равным 66.7. Лишь 2 пробы (8 и 13 видов) оказались ниже этой границы – это пробы, в которых донные животные представлены только олигохетами и хирономидами (низкая сложность таксономического дерева), что вполне обычно для чистых песчаных грунтов.

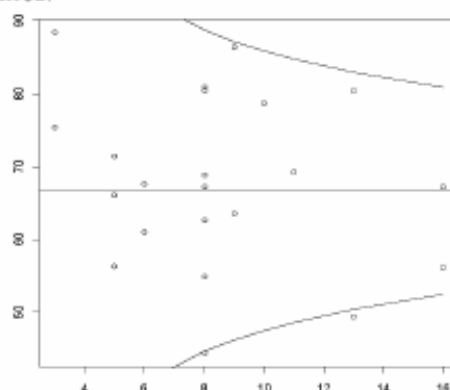


Рис. 2. Индекс таксономического своеобразия (J^+ , по оси ординат) в зависимости от числа видов (по оси абсцисс) в разных пробах на исследованном перекате р. Яйвы

Величины таксономического разнообразия (H') отдельных сообществ оказались очень близки, что, кроме общности таксономических деревьев, свидетельствует о сходстве численного обилия видов. На наш взгляд, этот результат показателен в оценке сложности организации исследованных сообществ. Так, сообщество с большим видовым богатством и статистически значимо большей численностью животных оказывается структурированным в той же степени, что и сообщества, обеднённые качественно и количественно.

Литофильное и псаммореофильные сообщества, кроме общих черт, имеют и значительные отличия. Так, средневзвешенная индивидуальная масса особей донных животных, населяющих песчаные грунты, значимо ниже, чем таковая беспозвоночных литофильного сообщества. Кроме того, можно отметить тенденцию снижения величины индекса SMW от наиболее стабильного грунта (гравийно-галечного на правом берегу) к песчаному грунту ри-

пали (в левобережье) и далее к подвижному песчаному грунту медиали реки.

Показатель функциональной дисперсии индивидуальной массы тела и близкий к нему показатель энтропии Рао с разной степенью значимости выявили отличие прибрежных сообществ от сообщества медиали реки. Это подтверждает мнение [Bady et al., 2005] о том, что кривые накопления функционального разнообразия насыщаются быстрее, чем кривые видового богатства: при очень близких величинах $FDis$ и Q , число видов в составе прибрежных сообществ различалось в 1.6 раза. Наименьшие величины $FDis$ и Q в медиали реки свидетельствуют о малом варьировании индивидуальной массы донных животных на этом биотопе.

Согласно величинам W -статистики Кларка (табл. 5), описываемые литофильное и псаммореофильное сообщества являются устойчиво развивающимися: кумулятивная кривая биомассы располагается над кривой численности (рис. 3).

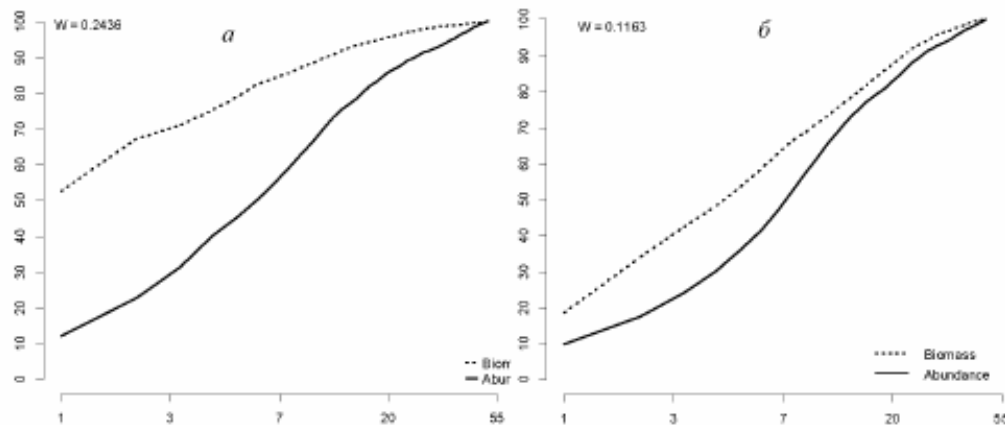


Рис. 3. Кривые накопленных долей (%; ось ординат) биомассы (пунктирная линия) и численности (сплошная линия) ранжированных видов (ось абсцисс) литофильного (а) и псаммореофильного (б) сообществ р. Яйвы

Аналогичный индекс D_E [Денисенко и др., 2013] показывает благоприятную ситуацию для сообществ рипали, что соответствует K -стратегии, и «переходное» значение, близкое к нулю – для сообщества медиали реки. Анализ состава преобладающих форм говорит о высоком значении относительно крупных видов с продолжительным жизненным циклом в сообществах рипали: это подёнки рода *Ephemera* и стрекозы-дедки, двусторка *Pisidium amnicum*, болотница *Hexatoma fuscipennis* и некоторые другие. В псаммореофильном сообществе медиали, напротив, ключевую роль играли поливольтинные виды (r -стратегии) хирономид *Thienemannimyia norena*, *Polypedilum scalaenum*, виды рода *Cladotanytarsus*. На наш взгляд, величина индекса D_E сообщества медиали реки, близкая к нулю, говорит о его положении, близком к стрессовому, но источником стресса выступают не антропогенные, а естественные факторы среды –

скорость течения и характер грунта.

Оценка экологического состояния донных сообществ, проведённая при помощи разных индексов, как и следовало ожидать, дала взаимоисключающие результаты от «чистая» («clean», «excellent») до «очень грязная» («very poor») [Gray, 2010; Балущкина, Голубков, 2015].

Специфичность псаммореофильных донных сообществ обуславливает ряд особенностей, осложняющих оценку их экологического состояния обычными методами. Среди таких специфических черт – практически полное отсутствие индикаторной группы Orthoclaadiinae (на песчаных грунтах единично отмечены лишь 2 вида), отсутствие или немногочисленность высоко значимых видов EPT -комплекса, возможна относительно высокая численность олигохет, низкое общее видовое богатство и таксономическое разнообразие. Кроме того, расчёт отдельных индексов осложнён их «регио-

нальностью», например, индекс сапротоксности разработан для северо-запада европейской России и содержит очень ограниченный список видов-индикаторов. Таким образом, даже при благополучном состоянии псаммореофильных донных сообществ, величины параметров оценки степени загрязнения будут «завышены», то есть покажут худшее состояние относительно реального.

Использование зарубежных индексов на основе *ВМВР*, получивших в различных модификациях и с дополнениями широчайшее применение на реках всех континентов (кроме Антарктиды), показало ещё более низкие результаты, главным образом, из-за таксономической бедности песчаных грунтов. Дальнейшее применение индекса биологического мониторинга и его производных на реках Камского бассейна вполне возможно после его изменения в соответствии с местной фауной, в частности, присвоения отдельным семействам двукрылых (*Limoniidae*, *Tipulidae*, *Empididae*, *Psychodidae*, *Tabanidae*) биотических баллов и несколько изменен соответствия рейтинга индекса классам качества вод.

На наш взгляд, наилучший результат оценки степени загрязнения по показателям донных сообществ изученного песчаного переката получен при помощи интегрального показателя Балушкиной. Только этот параметр охарактеризовал разнотипные донные сообщества, испытывающие идентичную антропогенную нагрузку, в рамках одного класса качества. Кроме того, класс качества, зарегистрированный *IP'* – умеренно загрязнённые воды (или в случае оценки степени органического загрязнения β -мезосапробные) – средний уровень большинства водотоков Камского бассейна. Лишь водотоки в горной части и предгорные участки рек в весенний период (перед вылетом веснянок и хирономид) могут быть отнесены непосредственно к чистым в соответствии с величинами индексов, входящих в интегральный показатель и индекса сапротоксности Пантле-Бука. К сожалению, это лишь экспертная оценка, требующая статистического подтверждения.

Заключение

Проведённые исследования показали своеобразие псаммореофильных донных сообществ, выраженное в наличии ряда специфических форм, среди которых наибольшее значение имеют личинки двукрылых насекомых, а также низких показателях численности и биомассы. Анализ донных сообществ при помощи индексов на основе энтропии Шеннона показал большую структурированность донных сообществ песчаных грунтов по биомассе, нежели по численности. Отличительной особенностью псаммореофильных сообществ также выступает низкая индивидуальная масса особей, что

подтверждается показателями на основе энтропии Рао.

Таким образом, в условиях побережья, лучших с точки зрения кормовых ресурсов и стабильности грунта, сложность организации сообществ повышается за счёт увеличения численности и, в меньшей степени, – видового богатства. В медали реки, в условиях подвижного грунта и весьма ограниченных пищевых ресурсов, сложность структуры сообществ поддерживается за счёт снижения средневзвешенной по сообществу индивидуальной массы и её выравниваемости.

Характеристика сообществ донных беспозвоночных *ABC*-методом Уорвика показала их благополучное состояние и хорошо согласуется с результатами, полученными на разнотипных водных объектах.

Наилучший результат оценки степени загрязнения вод и грунтов по показателям донных сообществ изученного песчаного переката получен при помощи интегрального показателя Балушкиной.

Автор благодарит своих коллег – М.А. Бакланова (ПГНИУ), В.С. Котельникову, В.В. Безматерных (ГосНИОРХ), А.А. Приборо (ЗИН РАН), В.К. Шитикова (ИЭВБ РАН), Е.В. Заичкина (ОО «Форсайт») за помощь в сборе материала и консультации. Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 15-04-00732 А «Биоразнообразие и адаптации псаммореофильных двукрылых (Insecta: Diptera) Северной Палеарктики».

Библиографический список

- Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2001. 147 с.
- Балушкина Е.В. Хирономиды как индикаторы степени загрязнения вод // Методы биологического анализа пресных вод. Л., 1976. С. 106–118.
- Балушкина Е.В. Применение интегрального показателя для оценки качества вод по структурным характеристикам донных сообществ // Труды Зоологического института РАН. 1997. Т. 272. С. 266–291.
- Балушкина Е.В., Голубков С.М. Биоразнообразие сообществ донных животных и качество вод эстуария р. Невы в условиях антропогенного стресса // Труды Зоологического института РАН. 2015. Т. 319, № 2. С. 229–243.
- Бенинг А.Л. О каспийских ракообразных в бассейне ерки Волги // Русский гидробиологический журнал. 1924. Т. 3, № 3–5. С. 51–54.
- Громов В.В. Современные изменения в распространении каспийских форм в реке Каме // Зоологический журнал. 1956. Т. 35, Вып. 11. С. 1608–1616.
- Денисенко С.Г. Информационная мера Шеннона и её применение в оценках биоразнообразия (на примере морского зообентоса) // Исследования фауны морей. СПб., 2006. Т. 56 (64). С. 35–46.

- Денисенко С.Г. и др. Результаты оценки экологического благополучия сообществ зообентоса по индексу «разности выравненностей» (D_g) // Биология внутренних вод. 2013. № 1. С. 46–55.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Паньков Н.Н. К изучению зообентоса реки Яйвы в связи с особенностями геологического строения дренируемой территории // Вестник Пермского университета. 2001. Вып. 4. Биология. С. 168–185.
- Прокин А.А., Цветков А.Н. Макрозообентос узлов слияния рек // Поволжский экологический журнал. 2013. № 2. С. 200–216.
- Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений / под ред. В.А. Абакумова. Л.: Гидрометеоздат, 1983. 239 с.
- Тайсон А.О. Водные ресурсы Молотовской области. Молотов, 1947. 324 с.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R. Тольятти: Касандра, 2013. 314 с.
- Щербина Г.Х. Годовая динамика макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. СПб., 1993. С. 108–144.
- Яковлев В.А. Оценка качества поверхностных вод Кольского Севера по биологическим показателям и данным биотестирования (практические рекомендации). Апатиты: Изд-во Кольского филиала АН СССР, 1988. 25 с.
- Aluizio R. Forams: Foraminifera and Community Ecology Analyses. 2012. R package version 2.0-3.
- Bady P. et al. Use of invertebrate traits for the biomonitoring of European large rivers: The effects of sampling effort on genus richness and functional diversity // Freshwater Biology. 2005. Vol. 50. P. 159–173.
- Clarke K.R. Comparisons of dominance curves // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 1990. Vol. 138. P. 143–157.
- Clarke K.R., Warwick R.M. The taxonomic distinctness index and its statistical properties // Journal Applied Ecology. 1998. Vol. 35. P. 523–531.
- Goodnight C.J., Whitley L.S. Oligochaetes as indicators of pollution // Proceedings 15-th Int. Waste Conference. 1961. Vol. 106. P. 139–142.
- Gray N.F. Water technology: an introduction for environmental scientists and engineers. London; New-York: Elsevier, 2010. 768 p.
- Hawkes H.A. Origin and development of the Biological Monitoring Working Party score system // Water Research. 1998. Vol. 32. P. 964–968.
- Laliberté E., Legendre P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits // Ecology. 2010. Vol. 91. P. 299–305.
- Laliberté E., Legendre P., Shipley B. FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. 2014. R package version 1.0-12.
- Lavorel S. et al. Assessing functional diversity in the field – methodology matters! // Functional Ecology. 2008. Vol. 22. P. 134–147.
- Oksanen J. et al. Vegan: Community Ecology Package. 2016. R package version 2.4-0.
- Warwick R.M. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthos communities // Marine Biology. 1986. Vol. 92. P. 557–562.
- Warwick R.M., Clarke K.R. New 'biodiversity' measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress // Marine ecology progress series. 1995. Vol. 129. P. 301–305.
- Woodiwiss F.S. The biological system of stream classification used by the Trent Board // Chemistry and Industry. 1964. Vol. 11. P. 443–447.
- Wright J.F., Furse M.T., Armitage P.D. RIVPACS – a technique for evaluating the biological quality of rivers in the UK // European Water Pollution Control. 1993. Vol. 3 (4). P. 15–25.

References

- Abakumov V.A., ed. *Rukovodstvo po metodam gidrobiologičeskogo analiza poverchnostnykh vod i donnykh otloženij* [Manual on methods of hydrobiological analysis of surface waters and bottom sediments] Leningrad, Gydrometeoizdat Publ., 1983. 239 p.
- Alimov A.F. *Ehlementy teorii funkcionirovaniya vodnykh ekosistem* [Elements of the theory of the functioning of aquatic ecosystems]. St-Peterburg, Nauka Publ., 2001. 147 p. (In Russ.).
- Aluizio R. Forams: Foraminifera and Community Ecology Analyses. 2012. R package version 2.0-3.
- Bady P., Doledec S., Fesl C., Gayraud S., Bacchi M., F. Scholl. Use of invertebrate traits for the biomonitoring of European large rivers: The effects of sampling effort on genus richness and functional diversity. *Freshwater Biology*, V. 50 (2005): pp. 159–173.
- Balushkina E.V. [Application of an integrated indicator for assessing water quality according to the structural characteristics of benthic communities]. *Trudy Zoologičeskogo instituta RAN*, V. 272 (1997): pp. 266–291. (In Russ.).
- Balushkina E.V., Golubkov S.M. [Biodiversity of benthic animal communities and quality of waters in the Neva Estuary under anthropogenic stress]. *Trudy Zoologičeskogo instituta RAN*, V. 319(2) (2015): pp. 229–243. (In Russ.).
- Bening A.L. [About the Caspian Crustacea in the basin of the Volga River]. *Russkij gidrobiologičeskij žurnal*, V. 3, N 3–5 (1924): pp. 51–54. (In Russ.).
- Clarke K.R. Comparisons of dominance curves. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, V. 138 (1990): pp. 143–157.
- Clarke K.R., Warwick R.M. The taxonomic distinctness index and its statistical properties. *Journal Applied Ecology*, V. 35 (1998): pp. 523–531.
- Denisenko S.G. [Shannon information measuring and its application to estimation of a biodiversity (on example of marine zoobenthos)]. *Issledovaniya fauny morej* [Explorations of fauna of seas]. St-Peterburg, 2006, V. 56(64), pp. 35–46. (In Russ.).
- Denisenko S.G., Barbashova M.A., Belyakov V.P., Skvortsov V.V., Kurashov E.A. [The results of an as-

- assessment of the ecological state of zoobenthos communities according to the difference of evenness index (DE²). *Biologija vnutrennich vod*, V. 1 (2013): pp. 46-55. (In Russ.).
- Goodnight C.J., Whitley L.S. Oligochaetes as indicators of pollution. Proceedings 15-th Ind. Waste Conference, 1961, V. 106, pp. 139-142.
- Gray N.F. Water technology: an introduction for environmental scientists and engineers. London, New-York, Elsevier Publ., 2010. 768 p.
- Gromov V.V. [Modern changes in the distribution of the Caspian forms in the Kama river]. *Zoologičeskij žurnal*, V. 35, Iss. 11 (1956): pp. 1608-1616. (In Russ.).
- Hawkes H.A. Origin and development of the Biological Monitoring Working Party score system. *Water Research*, V. 32 (1998): pp. 964-968.
- Jakovlev V.A. *Ocenka kačestva poverchnostnych vod Kol'skogo Severa po biologičeskim pokazateljam i dannym biotestirovanija (praktičeskie rekomendacii)*. [The assessment of freshwaters quality of Kola North for hydrobiological parameters and the data of toxicity tests]. Apatity: Kola Branch AS USSR Publ., 1988. 25 p. (In Russ.).
- Laliberté E., Legendre P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits // *Ecology*, V. 91 (2010): pp. 299-305.
- Laliberté E., Legendre P., Shipley B. FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. 2014. R package version 1.0-12.
- Lavorel S., Grigulis K., McIntyre S., Williams N.S.G., Garden D., Dorrough J., Berman S., Quéfier F., Thebault A., Bonis A. Assessing functional diversity in the field – methodology matters! *Functional Ecology*, V. 22 (2008): pp. 134-147.
- Odum U. *Osnovy ekologii* [Fundamentals of ecology] Moscow, Mir Publ., 1975. 740 p. (In Russ.).
- Oksanen J., Blanchet F.G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlinn D., Minchin P.R., O'Hara R.B., Simpson G.L., Solymos P., Stevens M.H.H., Szoecs E., Wagner H. *Vegan: Community Ecology Package*. 2016. R package version 2.4-0.
- Pan'kov N.N. [The spacial distribution of the benthic invertebrates in the Yaiva River as the result of the drainage territory geological structure]. *Vestnik Permskogo universiteta*, Iss. 4. Biology (2001): pp. 168-185. (In Russ.).
- Prokin A.A., Tsvetkov A.I. [Macrozoobenthos of the confluence areas of rivers]. *Povolžskij ekologičeskij žurnal*. N 2 (2013): pp. 200-216. (In Russ.).
- Tauson A.O. *Vodnye resursy Molotovskoj oblasti* [Water resources of the Molotov Region]. Molotov, 1947. 324 p. (In Russ.).
- Shcherbina G.H. [Annual dynamics of macrozoobenthos of the open shallows of the Volga Reach of the Rybinsk Reservoir]. *Zoocenozy vodoemov bassejna Verchnej Volgi v uslovijach antropogenogo vozdejstvija* [Zoocenoses of reservoirs of the Upper Volga basin under anthropogenic impact]. St-Petersburg, Gidrometeoizdat Publ., 1993, pp. 108-144. (In Russ.).
- Shitikov V.K., Rozenberg G.S. *Randomizacija i bootstrap: statističeskij analiz dannych po biologii i ekologii s ispol'zovaniem R* [Randomization and bootstrap: statistical analysis in biology and ecology using R]. Tolyatti, Cassandra Publ., 2013. 314 p. (In Russ.).
- Warwick R.M. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthos communities. *Marine Biology*, V. 92 (1986): pp. 557-562.
- Warwick R.M., Clarke K.R. New 'biodiversity' measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Marine ecology progress series*, V. 129 (1995): pp. 301-305.
- Woodiwiss F.S. The biological system of stream classification used by the Trent Board. *Chemistry and Industry*, V. 11 (1964): pp. 443-447.
- Wright J.F., Furse M.T., Armitage P.D. RIVPACS – a technique for evaluating the biological quality of rivers in the UK. *European Water Pollution Control*, V. 3 (4) (1993): pp. 15-25.

Поступила в редакцию 18.06.2017

Об авторе

Поздеев Иван Викторович, кандидат биологических наук, зам. директора по науке Пермское отделение ФГБНУ «ГосНИОРХ»
ORCID: 0000-0002-3229-6972
 614002, Пермь, Чернышевского, 3;
 pozdeev_ivan@mail.ru; (342) 2160065
 доцент кафедры зоологии беспозвоночных и водной экологии
 ФГБОУ ВО «Пермский национальный исследовательский университет»
 614990, Пермь, ул. Букирева, 15

About the author

Pozdeev Ivan V., candidate of biology, vice-director for Science
 Perm Branch FSBSI «GosNIORH».
ORCID: 0000-0002-3229-6972
 3, Chernyshevsky str., Perm, Russia, 614002;
 pozdeev_ivan@mail.ru; (342) 2160065
 associate professor of Department of invertebrate zoology and aquatic ecology
 Perm State University.
 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990