

ЭКОЛОГИЯ

УДК 502.753:502.2.05
doi: 10.17223/19988591/53/7

Л.В. Головатюк, Р.А. Михайлов

*Самарский федеральный исследовательский центр РАН,
Институт экологии Волжского бассейна РАН г. Тольятти, Россия*

Анализ пространственного распределения сообществ макрозообентоса в равнинной реке полупустынной зоны

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ No. 15-04-03341, а также в рамках государственного задания ФГБУН Институт экологии Волжского бассейна РАН, тема (проект) No. АААА–А17–117112040040–3 «Оценка современного биоразнообразия и прогноз его изменения для экосистем Волжского бассейна в условиях их природной и антропогенной трансформации» (направление 51 «Экология организмов и сообществ»).

На основе исследований таксономического состава и структурных показателей макрозообентоса проведен анализ особенностей пространственного распределения донных сообществ равнинной р. Еруслан, протекающей в полупустынной области Русской равнины (бассейн Нижней Волги). Установлено, что бентофауна реки представлена исключительно лимнофильными видами, что обусловлено небольшим уклоном Еруслана, а также наличием постоянных и временных плотин. По продольному профилю водотока не происходит закономерных изменений видового разнообразия гидробионтов в соответствии с концепцией «речного континуума». Показано, что распределение сообществ макрозообентоса от истока до устья р. Еруслан объясняется сочетанием двух широко известных концепций: «динамики пятен» и «функциональных зон».

Ключевые слова: макрозообентос; лотическая система; концепции пространственного распределения; бассейн Нижней Волги.

Для цитирования: Головатюк Л.В., Михайлов Р.А. Анализ пространственного распределения сообществ макрозообентоса в равнинной реке полупустынной зоны // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2021. № 53. С. 131–150. doi: 10.17223/19988591/53/7

Введение

Изучение структурных показателей и распределения сообществ гидробионтов в естественных или нарушенных антропогенным воздействием речных экосистемах является одной из важных составляющих гидробиологических и экологических исследований [1]. Особенности пространственного распределения макрозообентоса в лотических системах сформулированы в широко известных концепциях «речного континуума» [2, 3], «динамики

пятен» [4, 5], «функциональных зон» [1] и некоторых других [6–9]. Многочисленные обзоры и анализ аспектов влияния речного потока на гидробионтов представлены в работах [10–17].

Оценка приложимости различных концепций к распределению беспозвоночных в речных сетях особенно сложна, поскольку физическая структура водотоков постоянно меняется в пространственном и временном масштабах. В связи с существенными изменениями геоморфологических условий области протекания лотических систем, определяющих их гидролого-гидрохимический режим, предполагается, что видовая структура сообществ макрозообентоса может либо закономерно меняться от истоков к устью, либо виды по течению могут быть распределены случайно, либо в реке выделяются различающиеся между собой «процессные зоны» [18], каждая из которых в своих пределах имеет однородный видовой состав. Помимо выполнения сравнительного анализа динамики таксономической структуры водотоков от истоков к устьевым участкам, необходимо установить, отличаются ли статистически значимо найденные специфические закономерности от случайного процесса формирования сообществ [19]. Другая проверяемая гипотеза, проводимая с использованием статистических методов, связана с оценкой пространственной неоднородности сообщества: можно ли выделить «барьеры», т.е. границы зон водотока, относительно которых видовой состав гидробионтов претерпевает резкие характерные изменения.

Решению данной задачи посвящен ряд научных работ отечественных ученых, в которых рассмотрена динамика донных сообществ по продольному профилю рек разного типа, расположенных в различных природно-климатических зонах [20–22]. В пределах бассейна Нижней Волги статистический анализ особенностей распределения донных макробеспозвоночных выполнен только для рек лесостепной природно-климатической зоны [20, 21], поэтому представляет интерес изучить структурные показатели и динамику сообществ макрозообентоса в реках полупустынной зоны Русской равнины как одних из наименее исследованных лотических объектов Волжского бассейна.

Происходящие климатические изменения [23] требуют особого внимания к осуществлению природоохранной деятельности в засушливых регионах, поэтому изучение биотической составляющей водных объектов таких экосистем, в том числе закономерностей пространственного распределения гидробионтов, является важным направлением научных исследований.

Среди водотоков, формирующих речную сеть полупустынной зоны бассейна Нижней Волги, наибольшую протяженность и площадь водосбора имеет равнинная р. Еруслан, во многом определяющая экологические характеристики территории. Это обусловило выбор р. Еруслан в качестве объекта для выполнения настоящей работы.

Цель данного исследования – изучение таксономического состава, структурных и количественных показателей макрозообентоса от истока до устья

р. Еруслан, определение концептуальной принадлежности динамики донных сообществ равнинной реки полупустынной зоны к определенному типу распределения.

Материалы и методики исследования

Характеристика района исследований. Река Еруслан берет начало на юго-западной окраине Общего Сырта, на водоразделе рр. М. Узень и Б. Караман, и впадает в Волгоградское водохранилище, образуя Ерусланский залив. Длина реки – 282 км, площадь водосбора – 5,57 тыс. км², высота истока – 104 м, средний уклон – 0,34‰, среднемноголетний расход воды в 12 км от устья – 3,47 м³/с. Водный режим отличается резкими колебаниями уровня. Весной вода поднимается на 5–6 м, и на этот период приходится около 70% годового стока. Летняя межень низкая, после окончания половодья река приобретает вид отдельных плесов, которые к концу лета сильно мелеют [26]. Бассейн реки отличается равнинным характером и прорезан редкой сетью малых речек, долины которых не имеют развитых склонов. Высота берегов на протяжении реки колеблется довольно значительно. В верхнем течении Еруслан представляет собой неглубокую плоскую балку с пологими берегами, но уже у с. Ивановка имеет ясно выраженную плоскую террасу с руслом в крутых берегах. Вниз по течению до с. Усатова высота берегов то понижается до 2–3 м, то повышается, достигая 10 м. По мере приближения к устью высота берегов постепенно снижается. Русло реки извилистое, грунт ложа в верхнем течении иловатый, глинистый, в нижнем – песчаный.

Климат территории континентальный, с холодной малоснежной зимой и продолжительным жарким сухим летом. Наиболее жаркий месяц – июль со среднемесячной температурой воздуха 24,2 °С, наиболее холодный – февраль (–5,9 °С). Количество выпадающих осадков в среднем составляет 360–370 мм в год. Испаряемость превышает осадки, т.е. регион характеризуется дефицитом водных ресурсов [27].

Методы сбора материала. Отбор проб макрозообентоса проведен на 9 постоянных станциях р. Еруслан в июне 2015 г. и июле 2016 г. (рис. 1). Образцы грунта в рипали собраны штанговым дночерпателем с площадью захвата 1/400 м² по 8 повторностей на каждой станции и гидробиологическим скребком (0,2 м × 0,5 м). На глубоководных участках для сбора бентоса использован дночерпатель Экмана-Берджи с площадью захвата 1/40 м². Грунт промывали через газ с размером ячеек 300–310 мкм и фиксировали 4%-ным раствором формальдегида с последующей камеральной обработкой и определением систематической принадлежности гидробионтов [24]. Собранный материал включал 41 пробу макрозообентоса.

В каждой точке отбора образцов бентоса измерены глубина, ширина и скорость течения реки, pH воды (HI 98127, HANNA, Германия) и содержание растворенного кислорода (HI9146, HANNA, Германия). Для проведения

гидрохимического анализа отбор проб воды произведен в верхнем, среднем и нижнем участках реки. Определение ионного состава растворенных в воде солей, содержание органических, биогенных веществ и тяжелых металлов выполнены в аккредитованной гидрохимической лаборатории ООО «Центр мониторинга водной и геологической среды» (г. Самара).

Гранулометрический состав донных отложений определен лазерным гранулометром «Fritsch Analysette 22» (Fritsch, Germany) при мелкофракционном составе и с помощью ситования для наносов крупностью более 2 мм.

Видовая структура донных сообществ оценена на основе индекса доминирования Палия–Ковнацки [25].

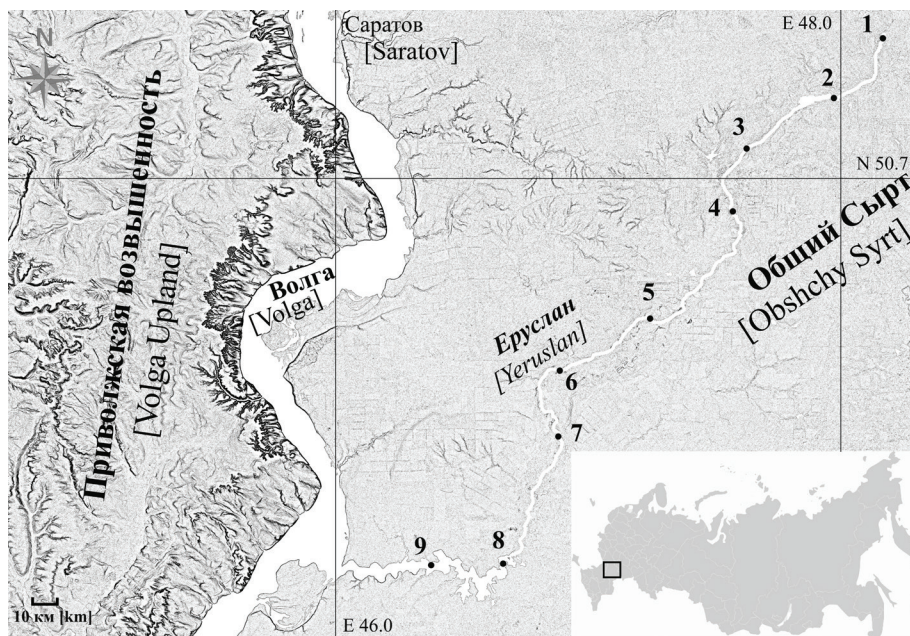


Рис. 1. Карта-схема расположения станций отбора проб на р. Еруслан:
1 – Плес, 2 – Семеновка, 3 – Лебедевка, 4 – Красный Кут, 5 – Дьяковка,
6 – Луговское, 7 – Верхний Еруслан, 8 – Валуевка, 9 – Беляевка
[Fig. 1. Map of the study area. The location of stations on the Yeruslan River:
1 - Ples, 2 - Semenovka, 3 - Lebedevka, 4 - Krasny Kut, 5 - Dyakovka,
6 - Lugovskoe, 7 - Verkhny Yeruslan, 8 - Valuevka, 9 - Belyaevka]

Статистическая обработка результатов. Для изучения изменений видовой структуры макрозообентоса (численность отдельных таксонов) от истока до устья р. Еруслан в реальных географических координатах использовали модель «изоляции расстоянием» (isolation by distance) с применением геометрических подходов [28]. Чтобы найти границы областей, вдоль которых расстояния между исследованными станциями являются наибольшими, применяли алгоритм максимума различий Монмосьера [29, 30]. Для вы-

явления закономерностей динамики гидробиологических характеристик по продольному профилю реки и определения математической значимости гипотезы о нестационарности рядов численностей таксономических групп осуществляли расчеты с использованием теста Дики-Фуллера [31]. Для оценки статистической значимости результатов нестационарности ряда рассчитали нулевую гипотезу (t -критерий) и ее значимость ($p < 0,05$) [32]. Все вычисления выполнены с использованием статистической среды R v. 3.02 и ее пакетов *vegan* и *mgcv* [33, 34].

Результаты исследования и обсуждение

За период исследований на всем протяжении Еруслана наблюдалась низкая скорость течения (табл. 1), обусловленная небольшими уклонами речного дна (0,09–1,7‰) (см. рис. 2), а также зарегулированием реки постоянными и временными плотинами. На основе гидрологических характеристик все участки р. Еруслан следует отнести к зонам «потамали», тогда как зона «критрали», обычная для рек с высокой скоростью течения, отсутствует. В верховьях русло потока не находится под пологом леса, поэтому донные сообщества на этом участке мало зависят от аллохтонного органического вещества, как это постулирует концепция речного континуума [2]. Дно водотока, как в прибрежье, так и на русле, на большинстве обследованных участков покрыто водной и прибрежно-водной растительностью. Анализ гранулометрического состава показал, что русловые наносы в верховьях реки представлены мелко- и крупнопылеватыми частицами, их средний размер изменялся в диапазоне 0,046–0,065 мм. В среднем течении преобладали песчаные отложения (песок мелкий, средний и крупный с размером частицы 0,146–0,545), а в устьевом участке – песок крупный (0,756–0,788) и гравий средний (4,878 мм), т. е. вниз по течению происходило увеличение крупности частиц в связи с возрастанием транспортирующей способности потока.

Еруслан протекает в пределах геохимической провинции континентального засоления, которой свойствен испарительный тип режима природных вод, ведущий к прогрессивному накоплению солей. На отдельных станциях (51°10'N, 47°35'E, 50°21'N, 46°25'E) установлен повышенный (1250, 1420 мг/л соответственно представленным координатам) уровень минерализации за счет дренирования водами засоленных почв. Локально зарегистрировано загрязнение реки соединениями азота (азот нитритный, станция 1) и фосфора (станции 4, 8).

Содержание суммарного органического вещества (по ХПК) находилось в диапазоне 15–16 мгО/л, а концентрации азота аммонийного, азота нитратного и таких тяжелых металлов, как кадмий, медь, цинк и свинец, не превышали ПДК.

От истока до устья р. Еруслан наблюдалось последовательное снижение площади зарастаемости речного дна макрофитами и увеличение размера частицы русловых отложений. В то же время по профилю реки не происходило

существенных изменений скорости течения воды, а физико-химические условия были специфичны для отдельных станций водотока.

Таблица 1 [Table 1]

**Некоторые гидрологические и гидрохимические показатели
на участках р. Еруслан в 2015–2016 гг.
[Some hydrological and hydrochemical indicators
in the sections of the Yeruslan River in 2015 and 2016]**

Показатель [Indicator] (min–max)	Участок реки [Sections of the river]		
	Верхний (станции 1–3) [Upper reaches (stations 1-3)]	Средний (станции 4–7) [Middle reaches (stations 4-7)]	Нижний (станции 8–9) [Lower reaches (stations 8-9)]
Глубина, м [Depth, m]	0,2–1,5	0,3–2,5	0,4–3,0
Зарастаемость [Overgrowth], %	50–95	10–50	5–10
Скорость течения, м/с [Current velocity, m/s]	0,01–0,02	0,01–0,02	0,01–0,02
Температура [Temperature], °C	23,0–28,5	20,0–29,6	24,0–30,3
pH	7,8–8,6	7,9–9,2	7,7–8,3
Растворенный кислород, мг/л [Dissolved O ₂ , mg/l]	4,5–9,1	4,6–9,3	4,9–12,4
Тип грунта [Soil type]	*s+cl+so+pr, s+cl+pr, s+ pr, pr+so+s	*s+cl, s+cl+pr, s+sd, s+pr, pr+ sd+s	*s+p, s+pr, p+s+pr, sd, pr+sd+s
Минерализация, мг/л [Mineralization, mg/l]	235–1250	520–1340	360–1420
Фосфор общий, мг/л [P _{total} , mg/l]	0,045–0,047	0,09–0,17	0,09–1,12
N-NH ₄ , mg/l	0,047–1,0	0,23–0,25	0,23–0,24
N-NO ₃ , mg/l	1,0–1,0	1,0–1,0	0,48–1,8
N-NO ₂ , mg/l	0,007–0,008	0,009–0,009	0,009–0,009
ХПК, мгО/л [COD, mgO/l]	15–16	16–16	16–16
Основные загряз- няющие вещества (кратность превы- шения **ПДК) [Major pollutants (multiplicity of excess **MPC)]	Минерализация [Mineralization] (1,2), N-NO ₂ (50), ХПК [COD] (1.1)	ХПК [COD] (1,1)	Минерализация [Mineralization] (1,2), ХПК [COD] (1,1), P _{total} (5,6)

Примечание. * s – ил, cl – глина, so – почва, pr – растительные остатки, sd – песок;
** ПДК – предельно допустимая концентрация загрязняющих веществ (для рыбохозяй-
ственных водоемов)

[Note. * s - Silt, cl - Clay, so - Soil, pr - Plant residues, sd - Sand; ** MPC - maximum permissible concen-
tration of pollutants (for fishery reservoirs); COD - Chemical oxygen demand].

Состав и распределение макрозообентоса. За период исследований зарегистрировано 132 вида и таксона более высокого систематического ранга: 37 – Chironomidae, 10 – прочих Diptera, 20 – Oligochaeta, по 11 видов Mollusca, Grustacea и Coleoptera, по 7 – Trichoptera и Heteroptera, 6 – Hirudinea, по 4 – Odonata и Ephemeroptera, по одному виду Lepidoptera, Hydracarina, Polychaeta и Megaloptera. Большинство видов, обитающих в р. Еруслан, широко распространены в средних равнинных реках Волжского бассейна [35–37].

Таблица 2 [Table 2]

**Число видов в таксономических группах макрозообентоса
на разных участках р. Еруслан в 2015–2016 гг.**
[The number of species in taxonomic groups of macrozoobenthos communities
in different sections of the Yeruslan River in 2015 and 2016]

Таксономическая группа [Taxonomic group]	Верхний (станции 1–3) [Upper reaches (stations 1–3)]		Средний (станции 4–7) [Middle reaches (stations 4–7)]		Нижний (станции 8–9) [Lower reaches (stations 8–9)]	
	2015	2016	2015	2016	2015	2016
Oligochaeta	10	10	11	8	7	5
Hirudinea	1	–	1	–	2	1
Mollusca	–	–	3	3	5	3
Crustacea	1	1	1	1	10	3
Ephemeroptera	2	1	2	3	1	1
Odonata	2	1	1	2	–	–
Heteroptera	4	3	6	2	1	1
Trichoptera	1	–	7	4	2	1
Coleoptera	8	2	6	3	–	–
Chironomidae	23	18	28	24	16	16
Прочие [Other] Diptera	3	–	8	–	1	–
Hydracarina	–	–	1	–	–	–
Прочие [Other]: Megaloptera, Polychaeta, Lepidoptera	–	–	2	–	1	1
Всего [Total]	55	36	77	50	46	32
Число проб [Number of samples]	6	6	8	9	6	6
Удельное видовое богатство [Relative species richness]	9	6	10	6	8	5

Общее таксономическое разнообразие макрозообентоса достигало наибольших показателей в среднем течении р. Еруслан, в то время как удельное видовое богатство на всех участках реки сопоставимо. Это объясняется большей частотой отбора проб на станциях 4–7 (табл. 2).

В верхнем течении р. Еруслан донная фауна представлена исключительно фитофильными и пелофильными видами, в отличие от средних равнинных рек лесостепной природно-климатической зоны бассейна Нижней Волги [37], где преобладают реофильные таксоны макрозообентоса. По числу видов в р. Еруслан лидируют личинки хирономид (25 видов) и олигохеты (10 видов). Среди зарослей макрофитов прибрежья и руслового участка обитают поденки *Caenis robusta* (Eaton, 1884), *Cloeon simile* Eaton, 1870,

ручейники *Leptocerus tineiformis* Curtis, 1834, пиявки *Helobdella stagnalis* (Linnaeus, 1758), стрекозы *Sympsectra fusca* (Vanderlinden., 1823) и *Sympetrum depressiusculum* (Sélys, 1841), ракообразные *Asellus aquaticus* (Linne, 1758). Из представителей отряда Coleoptera наибольшее распространение получают *Acilius canaliculatus* (Nicolai, 1822) и *Berosus* sp., Heteroptera – *Sigara* sp., Oligochaeta – *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparede, 1862, Chironomidae – *Polypedilum nubeculosum* (Meigen, 1804) и *Paratanytarsus* sp.

Распределение макрозообентоса от истока до устья на русловых станциях р. Еруслан показано на примере результатов исследований 2015 г. (рис. 2). В верховьях наибольшее видовое богатство (13 видов) наблюдалось в истоке реки, расположенном на охраняемой природной территории (государственный природный заказник «Саратовский»). Численность бентоса в этом участке изменялась в пределах 1350–3020 экз./м², составляя в среднем 2223 экз./м² и достигая максимальных показателей на станции 1 (рис. 2). Плотность гидробионтов на всех станциях отбора проб определяли личинки хирономид (59–70% от общей численности) и олигохеты (26–30%). Доминирующими таксонами в верхнем течении являлись олигохеты *L. hoffmeisteri* и хирономиды *Cladotanytarsus mancus* (Walker, 1856), *P. nubeculosum*.

В среднем течении все зарегистрированные виды также относятся к типичным обитателям малопроточных водоемов. Как и в верхнем участке реки, таксономически наиболее разнообразны личинки хирономид (32 вида) и олигохеты (14 видов). Увеличивается число видов ручейников, среди которых чаще встречаются фитофильные *L. tineiformis* и пелофильные *Ecnomus tenellus* (Rambur, 1842), а в отряде Ephemeroptera, наряду *C. robusta* (Eaton, 1884) и *C. simile* Eaton, 1870, зарегистрированы личинки *Cloeon* gr. *dipterum*. К числу наиболее распространенных видов относятся моллюски *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758), жуки *Peltodytes caesus* (Duftschmid, 1805), клопы *Plea minutissima* Leach, 1817, стрекозы *S. fusca*, хирономиды *P. nubeculosum* и малощетинковые черви *L. hoffmeisteri*.

Число видов в местах отбора проб на русле реки в июне 2015 г. изменялось от 8 до 32, а средняя численность организмов, по сравнению с верхним течением, возрастала до 7032 экз./м². Наибольшая численность регистрировалась на станции 7 за счет развития личинок хирономид *C. mancus* и *P. scalaenum*. Преобладающими группами гидробионтов на всех обследованных станциях, так же, как и в верховьях, являются личинки хирономид (35–93%) и олигохеты (7–42%). В состав доминантов этого участка входят хирономиды *C. mancus*, *P. nubeculosum* и олигохеты *L. hoffmeisteri*.

В нижнем течении р. Еруслан, в зоне подпора водами Волгоградского водохранилища структурные показатели макрозообентоса на станции 8 формируются за счет развития личинок хирономид и олигохет, а на станции 9 – за счет вселенцев понто-каспийского и понто-азовского комплексов, среди которых наибольшая частота встречаемости отмечена для корофиид *Chelicorophium curvispinum*, мизид *Paramysis lacustris*, моллюсков *Dreissena*

bugensis (Andrusov, 1897), хирономид *Cladotanytarsus mancus* (Walker, 1856), олигохет *L. hoffmeisteri*, полихет *Hypania invalida* (Grube, 1860).

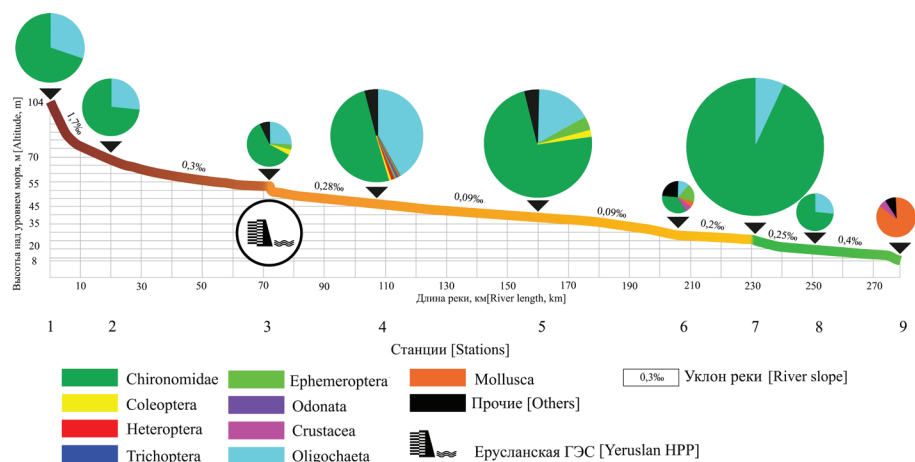


Рис. 2. Динамика численности (цифрами указана средняя численность, экз./м²) таксономических групп макрозообентоса на русле р. Еруслан в июне 2015 г.

[Fig. 2. Population dynamics (average number is indicated by figures, ind./m²) of macrozoobenthos taxonomic groups on the riverbed of the Yeruslan River in June 2015]

Число видов на отдельно взятой станции русла реки в июне 2015 г. не превышало 8, а показатели численности – 1052 экз./м². Основу численности и биомассы на станции 8 обеспечивают личинки хирономид (73% от общей численности) и олигохеты (27%), тогда как в устьевом участке реки преобладают двустворчатые моллюски (83%). Доминирующий комплекс видов макрозообентоса на станции 8 формируется за счет хирономид *C. mancus*, *Chironomus* gr. *plumosus*, *P. nubeculosum* и олигохет *L. hoffmeisteri*, а на станции 9 он складывается из чужеродных таксонов *D. polymorpha*, *H. invalida*, *P. lacustris*.

Таким образом, на всем протяжении водотока развиваются лимнофильные виды – обитатели зарослей макрофитов и заиленных биотопов, реофильные таксоны в донных сообществах не отмечены. Обращает на себя внимание сходство доминирующего состава видов макрозообентоса в верхнем, среднем участках реки и на станции 8, включающего хирономид *C. mancus*, *P. nubeculosum* и олигохет *L. hoffmeisteri*. Особенностью фауны устьевого участка (станция 9) является развитие видов-вселенцев понто-каспийского и понто-азовского комплексов. Численность гидробионтов достигает максимальных показателей в среднем течении и минимальных – в устьевом участке реки.

Статистический анализ закономерностей распределения макрозообентоса. Проведенный статистический анализ последовательностей гидроби-

экологических характеристик по продольному градиенту с использованием теста Дики–Фуллера (табл. 3) показал наличие стационарного линейного тренда рядов общей численности макрозообентоса, численности малощетинковых червей семейства Tubificidae, личинок хирономид подсемейства Tanypodini и поденок семейства Baetidae. Для остальных рядов наблюдений отмечается случайная вариация значений обилия гидробионтов при наличии стохастического дрейфа в неопределенном направлении.

Таблица 3 [Table 3]

Результаты проверки гипотезы о нестационарности рядов гидробиологических показателей и численности отдельных таксонов макрозообентоса (экз./м²) по продольному градиенту руслового участка р. Еруслан с использованием теста Дики–Фуллера в 2015–2016 гг.
[Results of testing the hypothesis of non-stationary series of hydrobiological indicators and the number (ind./m²) of individual macrozoobenthos taxa along the longitudinal gradient of the riverbed section of the Yeruslan River using the Dickey-Fuller test in 2015 and 2016]

Наименование показателя [Indicator]	2015			2016		
	<i>M</i> ± <i>SD</i>	<i>t</i> -test	<i>p</i> -values	<i>M</i> ± <i>SD</i>	<i>t</i> -test	<i>p</i> -values
Общая численность макрозообентоса, экз./м ² [Total abundance of macrozoobenthos, ind./m ²]	4081±1433	–3,309	0,009	5396±1825	–2,984	0,005
Общая биомасса, г/м ² [Total biomass, g/m ²]	3,69±3,149	–0,022	0,99	5,12±4,521	–0,014	0,851
Индекс видового разнообразия Шеннона, бит/экз. [Shannon diversity index, bit/ind.]	2,83±0,641	–1,782	0,655	2,42±0,565	–1,414	0,782
Bivalvia	102±96,767	–0,689	0,959	405±187,164	–0,452	0,874
Crustacea	16±8,246	–1,583	0,731	76±25,234	–2,841	0,745
Naididae	100±65,595	–1,891	0,613	141±54,654	–3,194	0,554
Tubificidae	687±206,065	–4,489	0,01	516±252,854	–5,235	0,01
Caenidae	39±30,570	–2,066	0,547	9±3,254	–1,94	0,254
Baetidae	16±9,734	–3,048	0,01	2	–	–
Leptoceridae	40±4,444	–2,589	0,347	0	–	–
Orthocladiinae	49±14,855	–2,289	0,462	14±3,895	–3,049	0,01
Tanypodinae	133±85,179	–2,314	0,452	79±59,657	–4,156	0,345
Chironomini	1502±632,878	–2,862	0,244	689±364,925	–3,124	0,541
Tanytarsini	1167±821,95	–6,895	0,01	948±795,864	–7,452	0,001

Общий характер нестационарности распределения экологических последовательностей некоторых групп макрозообентоса р. Еруслан по отношению к индексу видового разнообразия показан на рис. 3. Динамика значений индекса в разные годы исследований не имеет общих закономерностей. Так, в 2015 г. установлено возрастание видового разнообразия от верхнего

течения к среднему, тогда как в 2016 г. высокие показатели индекса наблюдались как в верхнем (станции 2, 3), так и в среднем (станции 6, 7) участках реки. Полученные данные противоречат концепции «речного континуума», согласно которой наиболее низким видовым разнообразием отличаются верховья рек [2].

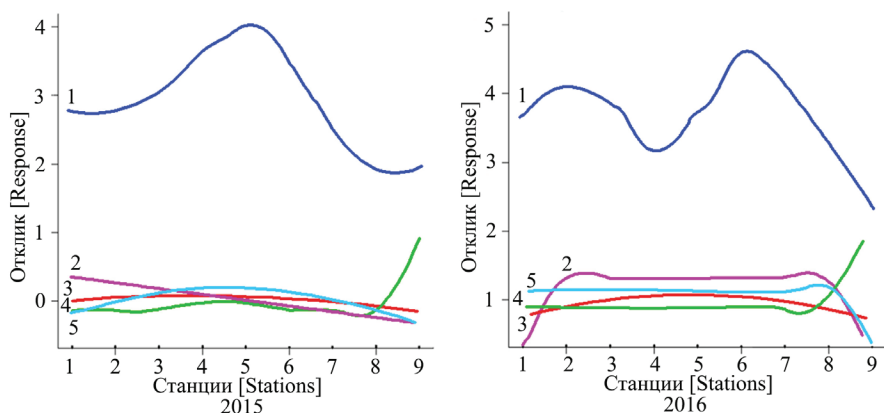


Рис. 3. Сглаженные модели распределения индекса видового разнообразия Шеннона и трансформированной численности некоторых таксономических групп макрозообентоса по продольному профилю р. Еруслан

[Fig. 3. Smoothed distribution models of the Shannon's Diversity Index and the transformed number of some taxonomic groups of macrozoobenthos along the longitudinal profile of the Yeruslan River]:

1 – Индекс Шеннона [Shannon's Diversity Index],

2 – Tubificidae, 3 – Caenidae, 4 – Bivalvia, 5 – Chironomina

Очевидно, что доминирование по численности малощетинковых червей подсемейства Tubificidae в верхнем течении реки (станции 1, 2) и двусторчатых моллюсков рода *Dreissena* в устье (станция 9) приводит к существенному снижению значений индекса, тогда как более равномерное распределение плотности таксономических групп в среднем участке обуславливает их возрастание.

Выделение последовательности границ (barrier) между сообществами реки внутри экосистемы методом Монмюьера с использованием матрицы видовых дистанций методом Брея–Кертиса позволил выделить в качестве одной из специфических областей исток (станция 1, уровень сходства с сообществами на других станциях составил 27% при $p = 0,033$) с высоким уровнем содержания в воде азота нитритного. Вторая по значимости граница отделяет станцию 3 в зарегулированном участке реки с низким (57% насыщения) содержанием растворенного кислорода (21%, $p = 0,012$), а третья выделяет в качестве самостоятельной области устьевой участок (15%, $p = 0,021$), где наблюдается совместное обитание речных и водохранилищных видов (рис. 4).

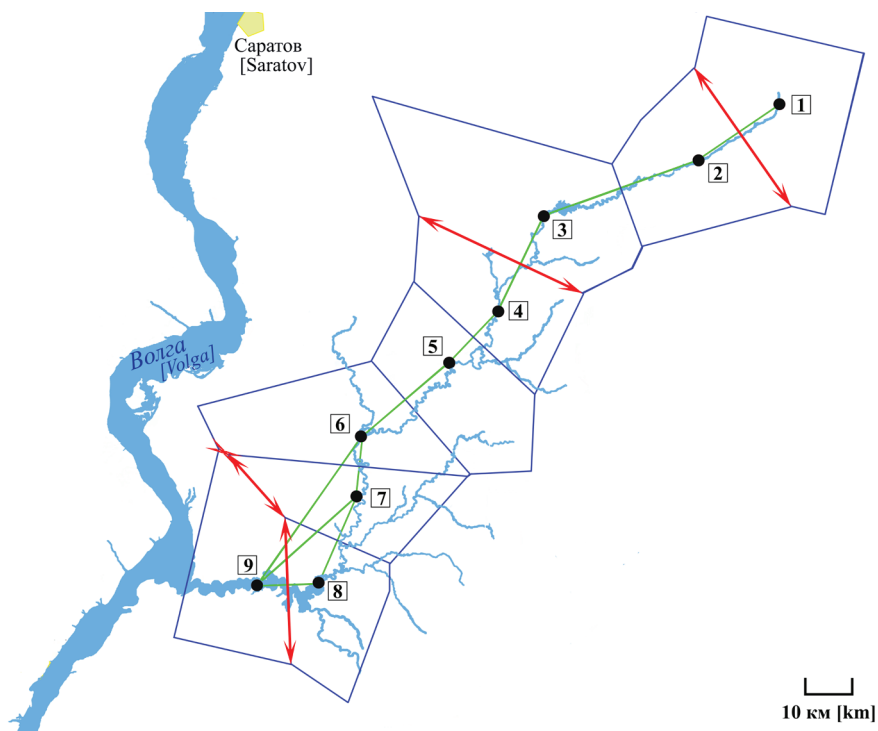


Рис. 4. Выделение «бьерьеров» (показаны красными линиями) с наибольшим расстоянием между станциями, имеющими специфические структурные показатели донных сообществ, с использованием триангуляции Делоне и алгоритма Монмюнье (июнь 2015 г)
[Fig. 4. Selecting the “barriers” (shown in red lines) with the largest distance between stations that have specific structural indicators of bottom communities, using the Delaunay triangulation and Monmonier’s algorithm (June 2015)]

На основе проведенного анализа фауны и применения статистических методов не выявлено закономерных изменений видового разнообразия гидробионтов от истока до устья реки в соответствии с концепцией «речного континуума». Распределение таксонов находилось в зависимости от локальных абиотических и биотических факторов, складывающихся на отдельных станциях водотока. Поскольку концепция «динамики пятен» постулирует, что видовую структуру сообщества на каждом конкретном участке определяет совокупность локальных экологических условий и видовой состав речных сообществ формируется в значительной степени случайно, то следует предположить, что распределение таксонов макрозообентоса р. Еруслан в общих чертах соответствует данному типу распределения. В то же время на отдельных участках р. Еруслан (станции 1, 3, 9) формировались достаточно изолированные гидрогеоморфологические области, которые и определяли видовой и функциональный состав сообществ гидробионтов, что постули-

рует концепция «функциональных зон». По-видимому, пространственное распределение таксонов макрозообентоса экосистемы р. Еруслан может быть объяснено сложным сочетанием двух концепций: «динамики пятен» и «функциональных зон». Такой тип распределения существенно отличается от установленного в равнинной р. Сок, протекающей в лесостепной природно-климатической зоне бассейна Нижней Волги [37] и реках Дальнего Востока России [38, 39], где распределение гидробионтов в общих чертах соответствует концепции речного континуума. Ранее также было показано, что распределение макрозообентоса в равнинных реках может быть объяснено механизмами объединения трех различных концепций [21, 22].

Заключение

В результате проведенных исследований установлено, что все участки р. Еруслан по гидрологическим показателям относятся к зонам «потама-ли». Это обусловлено небольшим уклоном речного дна, низкой скоростью течения и наличием постоянных и временных плотин. В донных сообществах зарегистрированы исключительно лимнофильные виды, последовательной смены экологических групп бентофауны от истока до устья реки не наблюдалось. Применение статистических методов не выявило закономерных изменений видового разнообразия гидробионтов по профилю водотока в соответствии с концепцией «речного континуума», однако на отдельных участках р. Еруслан формировались достаточно изолированные гидрогеоморфологические области, которые и определяли видовой и функциональный состав сообществ гидробионтов. Предполагается, что динамика таксономического состава и структурных показателей макрозообентоса р. Еруслан определяется сочетанием двух широко известных концепций: «динамики пятен» и «функциональных зон». Подобным типом распределения, по-видимому, характеризуются реки, гидрологический режим которых обнаруживает сходство со стоячими водоемами, так как турбулентность потока признана одним из руководящих факторов пространственного распределения макрозообентоса в лотических системах [40].

Авторы благодарят за помощь в идентификации личинок и имаго жуков и клопов в.н.с., канд. биол. наук А.А. Прокина (ИБВВ РАН, пос. Борок, Россия), за определение видового состава малощетинковых червей – м.н.с. Т.В. Попченко (Самарский федеральный исследовательский центр РАН, ИЭВБ РАН, г. Тольятти, Россия), за идентификацию клещей – в.н.с. профессора, д-ра биол. наук П.В. Тузовского (ИБВВ РАН, пос. Борок, Россия), за определение видового состава ракообразных – н.с., канд. биол. наук Е.М. Курину (ИПЭЭ РАН, г. Москва, Россия), за определение гранулометрического состава грунта – м.н.с., канд. геогр. наук Е.В. Белозерову (МГУ им. Ломоносова, г. Москва, Россия).

Литература

1. Thorp J.H., Thoms M.C., DeLong M.D. The riverine ecosystem synthesis: biocomplexity in river networks across space and time // *River Research & Applications*. 2006. Vol. 22. PP. 123–147. doi: [10.1002/rra.901](https://doi.org/10.1002/rra.901)
2. Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J. R., Cushinget C.E. The river continuum concept // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1980. Vol. 37. PP. 130–137. doi: [10.1139/f80-017](https://doi.org/10.1139/f80-017)
3. Dokulil M.T. Potamoplankton and primary productivity in the River Danube // *Hydrobiologia*. 2014. Vol. 729. PP. 209–227. doi: [10.1139/f80-017](https://doi.org/10.1139/f80-017)
4. Townsend C.R. The patch dynamics concept of stream community ecology // *Journal of the North American Benthological Society*. 1989. Vol. 8. PP. 36–50. doi: [10.2307/1467400](https://doi.org/10.2307/1467400)
5. Yodzis P. Competition, mortality, and community structure // *Community ecology* / eds by J. Diamond, T. Case. New York : Harper and Row; 1986. PP. 480–491.
6. Junk W.J., Wantzen K.M. The flood pulse concept: new aspects, approaches and applications – an update // *Proceedings of the second international symposium on the management of large rivers for fisheries*. Bangkok : Food and Agriculture Organization and Mekong River Commission, FAO Regional Office for Asia and the Pacific, 2004. PP. 117–149.
7. Gomi T., Sidle R.C., Richardson J.S. Understanding processes and downstream linkages of headwater streams // *BioScience*. 2002. Vol. 52, No. 10. PP. 905–916.
8. Benda L., Poff L.R., Miller D., Dunne T., Reeves G., Pollock M., Pess G. Network dynamics hypothesis: spatial and temporal organization of physical heterogeneity in rivers // *BioScience*. 2004. Vol. 54. PP. 413–427.
9. Thoms M.C., Parsons M. Identifying spatial and temporal patterns in the hydrological character of the Condamine-Balonne River, Australia, using multivariate statistics // *River Research and Applications*. 2003. Vol. 19. PP. 443–457.
10. Ward J.V., Tockner K. Biodiversity: towards a unifying theme for river ecology // *Freshwater Biology*. 2001. Vol. 46. PP. 807–819.
11. Melles S.J., Jones N.E., Schmidt B. Review of theoretical developments in stream ecology and their influence on stream classification and conservation planning // *Freshwater Biology*. 2012. Vol. 57. PP. 415–434. doi: [10.1111/j.1365-2427.2011.02716.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2011.02716.x)
12. Vyas V., Bharose S., Yousuf S., Kumar A. Distribution of Macrozoobenthos in River Narmada near Water Intake Point // *Journal of Natural Sciences Research*. 2012. Vol. 2, No. 3. PP. 18–24.
13. Sharma R., Kumar A., Vyas V. Diversity of Macrozoobenthos in Morand River- A Tributary of Ganjal River in Narmada Basin // *International Journal of Advanced Fisheries and Aquatic Science*. 2013. Vol. 1, No. 1. PP. 57–65.
14. Ihtimanska M., Varadinova E., Kazakov S., Hristova R., Naumova S., Pehlivanov L. Preliminary Results about the Distribution of Macrozoobenthos along the Bulgarian Stretch of the Danube River with Respect to Loading of Nutrients, Heavy Metals and Arsenic // *Acta Zoologica Bulgarica*. 2014. Vol. 7. PP. 165–171.
15. Woodward G., Hildrew A.G. Food web structure in riverine landscapes // *Freshwater Biology*. 2002. Vol. 47. PP. 777–798.
16. Winemiller K.O. Floodplain river food webs: generalizations and implications for fisheries management // *Proceedings of the second international symposium on the management of large rivers for fisheries*. Bangkok : RAP Publication, 2004. PP. 285–309.
17. Батурина Н.С. Закономерности организации речных экосистем: ретроспектива становления современных концепций (обзор) // *Биология внутренних вод*. 2019. No. 1. С. 3–11. doi: [10.1134/S0320965219010042](https://doi.org/10.1134/S0320965219010042)
18. Montgomery D.R. Process domains and the river continuum concept // *American Water Resources Association*. 1999. Vol. 35. PP. 397–410. doi: [10.1111/j.1752-1688.1999.tb03598.x](https://doi.org/10.1111/j.1752-1688.1999.tb03598.x)

19. Connor E.F., Simberloff D. The assembly of species communities: chance or competition? // *Ecology*. 1979. Vol. 60. PP. 1132–1140.
20. Шитиков В.К., Зинченко Т.Д. Статистический анализ структурной изменчивости донных сообществ и проверка гипотезы речного континуума // *Водные ресурсы*. 2014. Т. 41, No. 5. С. 530–540.
21. Головатюк Л.В., Шитиков В.К., Зинченко Т.Д. Особенности пространственного распределения видовой структуры донных сообществ средней равнинной реки // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2017. No. 40. С. 163–180. doi: [10.17223/19988591/40/10](https://doi.org/10.17223/19988591/40/10)
22. Gladyshev M.I., Kolmakova O.V., Tolomeev A.P., Anishchenko O.V., Makhutova O.N., Kolmakova A.A., Kravchuk E.S., Kolmakov V.I., Sushchik N.N., Glushchenko I.A. Differences in organic matter and bacterioplankton between sections of the largest Arctic river: Mosaic or continuum? // *Limnology and Oceanography*. 2015. Vol. 60. PP. 1314–1331. doi: [10.1002/lno.10097](https://doi.org/10.1002/lno.10097)
23. Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2016 год. М. : Росгидромет, 2017. 70 с.
24. Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб. : Гидрометеиздат, 1992. 318 с.
25. Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти : Изд-во Самарского НЦ РАН, 2003. 463 с.
26. Энциклопедия Волгоградской области / под ред. О.В. Иншакова. Волгоград : Издатель, 2007. 446 с.
27. Научно-прикладной справочник : Основные гидрологические характеристики рек бассейна Нижней Волги / под ред. В.Ю. Георгиевского. Ливны : Издатель Мухаметов Г.В., 2015. 129 с.
28. Malécot G. Les mathématiques de l'hérédité. Paris : Masson & Cie, 1948. 63 p.
29. Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Розенберг Г.С. Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели. Тольятти : Кассандра, 2011. 255 с.
30. Manni F., Guérard E., Heyer E. Geographic patterns of (genetic, morphologic, linguistic) variation: how barriers can be detected by “Monmonier’s algorithm” // *Human Biology*. 2004. Vol. 76, No. 2. PP. 173–190. doi: [10.1353/hub.2004.0034](https://doi.org/10.1353/hub.2004.0034)
31. Dickey D.A., Fuller W.A. Distribution of the estimators for autoregressive time series with a unit root // *Journal of the American Statistical Association*. 1979. Vol. 74. PP. 427–431. doi: [10.2307/2286348](https://doi.org/10.2307/2286348)
32. Legendre P., Legendre L. Numerical Ecology. Amsterdam : Elsevier Sci. BV, 2012. 1006 p.
33. Oksanen J., Blanchet F.G., Kindt R., Legendre P., O’Hara R.B., Simpson G.L., Solymos P., Henry M., Stevens H., Wagner H. vegan: Community Ecology Package // R package version. 2011. PP. 1–10.
34. Wood S.N. Generalized Additive Models: An Introduction with R, Second Edition. USA : CRC Press, 2017. 496 p.
35. Яковлев В.А., Ахметзянова Н.Ш., Кондратьева Т.А. Зообентос реки Казанка // *Экологические проблемы малых рек Республики Татарстан* / под ред. В.А. Яковлева. Казань : Фэн, 2003. С. 181–184.
36. Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Загорская Е.П. Структурная организация сообществ макрозообентоса равнинных рек при антропогенном воздействии // *Биоиндикация экологического состояния равнинных рек*. М. : Наука, 2007. С. 113–128.
37. Головатюк Л.В. Видовой состав и структура сообществ макрозообентоса реки Сок // *Особенности пресноводных экосистем малых рек Волжского бассейна* / под ред. Г.С. Розенберга, Т.Д. Зинченко. Тольятти : Кассандра, 2011. С. 128–146.
38. Хаменкова Е.В., Тесленко В.А. Структура сообществ макрозообентоса и динамика их биомассы в реке Ола (северное побережье Охотского моря, Магаданская область) // *Зоологический журнал*. 2017. Т. 96, No. 1. С. 619–630. doi: [10.7868/S0044513417060071](https://doi.org/10.7868/S0044513417060071)

39. Богатов В.В., Никулина Т.В., Вшивкова Т.С. Соотношение биоразнообразия фито- и зообентоса в континууме модельной горной реки Комаровки (Приморский край, Россия) // Экология. 2010. No. 2. С. 134–140.
40. Gegužis R. Impact of flow energy distribution on the ecological status of rivers. Summary of doctoral dissertation. Kaunas : Akademija, 2013. 24 p.

Поступила в редакцию 16.04.2020 г.; повторно 06.07.2020 г.;
принята 21.01.2021 г.; опубликована 31.03.2021 г.

Авторский коллектив:

Головатюк Лариса Владимировна, канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории малых рек, Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН (Россия, 445003, г. Тольятти, ул. Комзина, 10).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-4773-5277>

E-mail: gollarisa@mail.ru

Михайлов Роман Анатольевич, канд. биол. наук, н.с. лаборатории популяционной экологии, Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН (Россия, 445003, г. Тольятти, ул. Комзина, 10).

E-mail: roman_mihaylov_1987@mail.ru

For citation: Golovatyuk LV, Mikhailov RA. Spatial distribution of macrozoobenthos communities in a plain river of a semi-desert zone. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2021;53:131-150. doi: 10.17223/19988591/53/7 In Russian, English Summary

Larisa V. Golovatyuk, Roman A. Mikhailov

Samara Federal Research Scientific Center, Russian Academy of Sciences

Institute of Ecology of the Volga River Basin, Russian Academy of Sciences, Tolyatti, Russian Federation

**Spatial distribution of macrozoobenthos communities
in a plain river of a semi-desert zone**

Current climate changes require special attention to the implementation of environmental activities in arid regions. The study of the biotic component of water bodies of such ecosystems and the patterns of their spatial distribution is an important area of scientific research. The river network of the semi-desert zone of the Russian Plain is one of the least studied lotic systems in the Lower Volga basin. In this river network, the plain Yeruslan River is of the greatest importance because it largely determines the environmental characteristics of this arid territory. Therefore, it is important to study the structural indicators and spatial dynamics of macrozoobenthos communities in the Yeruslan River. The aim of the work was to study species composition, the structural and quantitative indicators of macrozoobenthos from the source to the mouth of the Yeruslan River and to determine the conceptual belonging of the bottom communities of the plain river of the semidesert zone to a certain type of distribution.

The Yeruslan River (51°18'3"N, 47°46'19"E) flows through the semi-desert zone of the Russian Plain (Volograd region, Russia) and it is a tributary of Volgograd reservoir. The length of the Yeruslan River is 282 km, with a catchment area of 55700 km². We collected samples of macrozoobenthos at 9 stations of the Yeruslan River (See Fig. 1) in June 2015 and July 2016. In the ripal zone, the integrated samples for quantitative macrozoobenthos analysis were taken using an Ekman-type grab sampler (surface area 25 cm²) in replicates (8X) and a handle blade trawl (0.2 м × 0.5 м). In the medial zone, samples were taken by an Ekman-type grab sampler (surface area 250 cm²) in replicates (2X). Samples were washed in the field using a mesh screen with 300-310-μm mesh

size and preserved in 4% formaldehyde. At each station of the Yeruslan River, we used field analytical instruments for measuring pH and oxygen content. Water samples were taken for hydrochemical analysis at different sections of the river (See Table 1). We used the model of isolation by distance (Malécot, 1948), Monmonier's maximum difference algorithm (Manni et al., 2004) and the Dickey-Fuller test (Dickey and Fuller, 1979) to perform statistical analysis of changes in the species structure of macrozoobenthos.

The Yeruslan River flows within the geochemical province of continental salinity, which is characterized by an evaporative type of natural water regime, leading to progressive accumulation of salts. In this research, we found out that water was brackish at several stations of the river ($1250\text{--}1420\text{ mg l}^{-1}$) due to water drainage of saline soils. We revealed that the Yeruslan River is polluted with nitrite nitrogen (at station 1) and phosphorus compounds (at stations 4 and 8) but concentrations of ammonium nitrogen, nitrate nitrogen, cadmium, copper, zinc and lead did not exceed the MPC. Comparative analysis has shown that from the source to the mouth of the river there are no significant changes in the speed of water velocity flow, and the physical and chemical conditions are specific for each station. In the river, we collected 132 species: 47 - Diptera, 20 - Oligochaeta, 11 - Mollusca, 11 - Grustacea, 11 - Coleoptera, 7 - Trichoptera, 7 - Heteroptera, 6 - Hirudinea, 4 - Odonata, 4 - Ephemeroptera, 1 - Lepidoptera, Hydracarina, Polychaeta and Megaloptera. The macrozoobenthos of the river is represented by limnophilic species in the upper, middle and lower reaches. This is due to the small slope of the Yeruslan River and the presence of permanent and temporary dams. In the mouth reaches, the macrozoobenthos communities included species of the Ponto-Caspian and Ponto-Azov zoogeographic complexes. At all stations of the river, Oligochaeta and Chironomidae were of high density. Also, in the river mouth, Mollusca were of high density (See Fig. 2). Statistical analysis of sequences of hydrobiological characteristics along the longitudinal gradient of the Yeruslan River using the Dickey-Fuller test showed that the presence of a stationary distribution trend with random "wandering" is typical of the series of total density and biomass of macrozoobenthos, the number of worms of the family Tubificidae, larvae of chironomids of the subfamily Tanytarsini and mayflies of the family Baetidae. For the other series of observations, the presence of a nonlinear trend is noted (See Table 3 and Fig. 3). The selection of a sequence of borders (barrier) between river communities within the ecosystem by Montmonier's method using a matrix of species distances by the Bray-Curtis method made it possible to identify the source (station 1) with a high level of nitritic nitrogen in the water as one of the specific areas. The second most important border separates station 3 with a low content of dissolved oxygen, and the third one allocates the mouth reaches (station 9) as an independent area, where there is a cohabitation of river and reservoir species (See Fig. 4). Based on the analysis of fauna and using statistical methods, we found out that macrozoobenthos communities do not change from the source to the mouth of the river in accordance with the "the river continuum concept". The habitat of taxa depends on local abiotic and biotic factors at each river station, therefore, we can assume that the distribution of macrozoobenthos communities, generally, corresponds to "the patch dynamics concept". At the same time, stations 1, 3 and 9 form fairly isolated hydrogeomorphological areas, which is postulated by the concept of "the functional process zones". It seems that the spatial distribution of macrozoobenthos communities in the Yeruslan River can be explained by a complex combination of two concepts: "the patch dynamics concept" and "the functional process zones". This type of distribution seems to be typical of plain rivers with very low water velocity and the presence of dams.

The paper contains 4 Figures, 3 Tables and 40 References.

Keywords: macrozoobenthos; lotic system; spatial distribution concepts; the Lower Volga basin.

Funding: This research was supported by Russian Foundation for Basic Research (Project No. 17-04-00135) and financed by the state contract of the Institute of Ecology of the Volga river basin, Russian Academy of Sciences (Project No. AAAA–A17-117112040040-3 “Assessment of modern biodiversity and forecast of its changes for the Volga basin ecosystems in the conditions of their natural and anthropogenic transformation») (direction 51 “Ecology of organisms and communities”)

Acknowledgments: The authors thank Alexander Prokin, Cand. Sci. (Biol.), Leading Researcher of the IBIW RAS (Borok, Russia), for his help in identifying larvae and imago of Coleoptera and Heteroptera; Timur Popchenko, Researcher of the Samara Federal Research Scientific Center RAS, Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS (Samara, Russia), for determining the species composition of Oligochaeta; Peter Tuzovskiy, Dr. Sci. (Biol.), Leading Researcher of the IBIW RAS (Borok, Russia), for identifying Hydrachnidia; Ekaterina Kurina, Cand. Sci. (Biol.), Researcher of the Institute of Ecology and Evolution RAS (Moscow, Russia), for identifying Crustacea; Ekaterina Belozerova, Cand. Sci. (Geogr.), Researcher of Moscow State University (Moscow, Russia), for determining soil particle size distributions.

The Authors declare no conflict of interest.

References

1. Thorp JH, Thoms MC, DeLong MD. The riverine ecosystem synthesis: Biocomplexity in river networks across space and time. *River Research & Applications*. 2006;22:1216-1231. doi: [10.1002/rra.901](https://doi.org/10.1002/rra.901)
2. Vannote RL, Minshall GW, Cummins KW, Sedell JR, Cushing CE. The river continuum concept. *Can J Fisheries and Aquatic Sciences*. 1980;37:130-137. doi: [10.1139/f80-017](https://doi.org/10.1139/f80-017)
3. Dokulil MT. Potamoplankton and primary productivity in the River Danube. *Hydrobiologia*. 2014;729:209-227. doi: [10.1007/s10750-013-1589-3](https://doi.org/10.1007/s10750-013-1589-3)
4. Townsend CR. The patch dynamics concept of stream community ecology. *J North American Benthological Society*. 1989;8:36-50. doi: [10.2307/1467400](https://doi.org/10.2307/1467400)
5. Yodzis P. Competition, mortality, and community structure. *Community ecology*. Diamond J and Case T, editors. New York: Harper and Row Publ.; 1986. pp. 480-491.
6. Junk WJ, Wantzen KM. The flood pulse concept: new aspects, approaches and applications-an update. In: *Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries*. Welcomme RL and Petr T, editors. Bangkok: Food and Agriculture Organization and Mekong River Commission, FAO Regional Office for Asia and the Pacific; 2004. pp. 117-149.
7. Gomi T, Sidle RC, Richardson JS. Understanding processes and downstream linkages of headwater streams. *BioScience*. 2002;52(10):905-916.
8. Benda L, Poff LR, Miller D, Dunne T, Reeves G, Pollock M, Pess G. Network dynamics hypothesis: Spatial and temporal organization of physical heterogeneity in rivers. *BioScience*. 2004;54:413-427. doi: [doi.org/10.1641/0006-3568\(2004\)054\[0413:TNDHHC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[0413:TNDHHC]2.0.CO;2)
9. Thoms MC, Parsons M. Identifying spatial and temporal patterns in the hydrological character of the Condamine-Balonne River, Australia, using multivariate statistics. *River Research and Applications*. 2003;19:443-457. doi: [10.1002/rra.737](https://doi.org/10.1002/rra.737)
10. Ward JV, Tockner K. Biodiversity: towards a unifying theme for river ecology. *Freshwater Biology*. 2001;46:807-819. doi: [10.1046/j.1365-2427.2001.00713.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2001.00713.x)
11. Melles SJ, Jones NE, Schmidt B. Review of theoretical developments in stream ecology and their influence on stream classification and conservation planning. *Freshwater Biology*. 2012;57:415-434. doi: [10.1111/j.1365-2427.2011.02716.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2011.02716.x)
12. Vyas V, Bharose S, Yousuf S, Kumar A. Distribution of Macrozoobenthos in River Narmada near Water Intake Point. *J Natural Sciences Research*. 2012;2(3):18-24.

13. Sharma R, Kumar A, Vyas V. Diversity of Macrozoobenthos in Morand River - A Tributary of Ganjal River in Narmada Basin. *Int J Advanced Fisheries and Aquatic Science*. 2013;1(1):57-65.
14. Ihtimanska M, Varadinova E, Kazakov S, Hristova R, Naumova S, Pehlivanov L. Preliminary results about the distribution of macrozoobenthos along the Bulgarian stretch of the Danube river with respect to loading of nutrients, heavy metals and arsenic. *Acta Zoologica Bulgarica*. 2014;7:165-171.
15. Woodward G, Hildrew AG. Food web structure in riverine landscapes. *Freshwater Biology*. 2002;47:777-798.
16. Winemiller KO. Floodplain river food webs: generalizations and implications for fisheries management. In: *Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries*. Welcomme RL and Petr T, editors. Bangkok: Food and Agriculture Organization and Mekong River Commission, FAO Regional Office for Asia and the Pacific; 2004. pp. 285-309.
17. Baturina NS. Functional structure of river ecosystem: the retrospective of the development of contemporary concepts (Review). *Biologiya vnutrennikh vod = Inland Water Biology*. 2019;1:3-11. doi: [10.1134/S0320965219010042](https://doi.org/10.1134/S0320965219010042) In Russian
18. Montgomery DR. Process domains and the river continuum concept. *American Water Resources Association*. 1999;35:397-410. doi: [10.1111/j.1752-1688.1999.tb03598.x](https://doi.org/10.1111/j.1752-1688.1999.tb03598.x)
19. Connor EF, Simberloff D. The assembly of species communities: chance or competition? *Ecology*. 1979;60:1132-1140.
20. Shitikov VK, Zinchenko TD. Statistical analysis of structural variations of benthic communities and testing the hypothesis of river continuum. *Vodnye resursy = Water Resources*. 2014;41(5):543-552. doi: [10.7868/S0321059614050137](https://doi.org/10.7868/S0321059614050137)
21. Golovatyuk LV, Shitikov VK, Zinchenko TD. Spatial distribution features of bottom communities of a plain river in the Middle Volga river basin. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology* 2017;40:163-180. doi: [10.17223/19988591/40/10](https://doi.org/10.17223/19988591/40/10) In Russian, English Summary
22. Gladyshev MI, Kolmakova OV, Tolomeev AP, Anishchenko OV, Makhutova ON, Kolmakova AA, Kravchuk ES, Kolmakov VI, Sushchik NN, Glushchenko IA. Differences in organic matter and bacterioplankton between sections of the largest Arctic river: Mosaic or continuum? *Limnology and Oceanography*. 2015;60:1314-1331. doi: [10.1002/lno.10097](https://doi.org/10.1002/lno.10097)
23. *Doklad ob osobennostyakh klimata na territorii Rossiyskoy Federatsii za 2016 god* [Report on climate features in the Russian Federation for 2016]. Moscow: Roshidromet Publ.; 2017. 70 p. In Russian
24. *Rukovodstvo po gidrobiologicheskomu monitoringu presnovodnykh ekosistem* [Guidelines for hydrobiological monitoring of freshwater ecosystems]. Saint Petersburg: Hydrometeoizdat Publ.; 1992. 318 p. In Russian
25. Shitikov VK, Rosenberg GS, Zinchenko TD. Kolichestvennaya gidroekologiya: metody sistemnoy identifikatsii [Quantitative hydroecology: methods of system identification]. Togliatty: SamSC RAS Publ.; 2003. 463 p. In Russian
26. *Entsiklopediya Volgogradskoy oblasti* [Encyclopedia of the Volgograd region]. Inshakova OV, editor. Volgograd: Publ.; 2007. 446 p. In Russian
27. *Nauchno-prikladnoy spravochnik: Osnovnye gidrologicheskie kharakteristiki rek basseyna Nizhney Volgi* [Scientific and applied reference: Basic hydrological characteristics of rivers of the Lower Volga basin]. Georgievsky VY, editor. Livny: Mukhametov GV Publ.; 2015. 129 p.
28. Malecot G. *Matematika nasledstvennosti* [Mathematics of heredity]. Paris: Masson & Cie Publ.; 1948. 63 p. In France
29. Shitikov VK, Zinchenko TD, Rozenberg GS. Makroekologiya rechnykh soobshchestv: kontseptsii, metody, modeli [Macroecology of river communities: concepts, methods and models]. Togliatty: Cassandra Publ.; 2011. 255 p. In Russian

30. Manni F, Guérard E, Heyer E. Geographic patterns of (genetic, morphologic, linguistic) variation: how barriers can be detected by “Monmonier’s algorithm”. *Human Biology*. 2004;76(2):173-190. doi: [10.1353/hub.2004.0034](https://doi.org/10.1353/hub.2004.0034)
31. Dickey DA, Fuller WA. Distribution of the estimators for autoregressive time series with a unit root. *J American Statistical Association*. 1979;74:427-431. doi: [10.2307/2286348](https://doi.org/10.2307/2286348)
32. Legendre P, Legendre L. Numerical Ecology. Amsterdam: Elsevier Science; 2012. 1006 p.
33. Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, O’Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Henry M, Stevens H, Wagner H. Vegan: Community Ecology Package. *R package version*. 2011:1-10.
34. Wood SN. Generalized Additive Models: An Introduction with R, Second Edition. USA: CRC Press; 2017. 496 p.
35. Yakovlev VA, Akhmetzyanova NSh, Kondrateva TA. Zoobentos reki Kazanka [Zoobentos of the Kazanka river]. In: *Ecological Problems of Small Rivers of the Republic of Tatarstan*. Yakovlev VA, editor. Kazan: FEN Publ.; 2003. pp. 181-184. In Russian
36. Zinchenko TD, Golovatyuk LV, Zagorskaya EP. Strukturnaya organizatsiya soobshchestv makrozoobentosa ravninnykh rek pri antropogennom vozdeystvi [Structural organization of communities of macrozoobenthos of lowland rivers under anthropogenic impact]. In: *Bioindikatsiya ekologicheskogo sostoyaniya ravninnykh rek* [Bioindication of the ecological state of lowland rivers]. Buharina OV and Rosenberg GS, editors. Moscow: Nauka Publ.; 2007. pp. 113-128. In Russian
37. Golovatyuk LV. Vidovoy sostav i struktura soobshchestv makrozoobentosa reki Sok [Species composition and structure of communities of macrozoobenthos of the Sok river]. In *Osobennosti presnovodnykh ekosistem malykh rek Volzhskogo basseyna* [Features of freshwater ecosystems of small rivers of the Volga basin]. Rosenberg GS and Zinchenko TD, editors. Togliatty: Cassandra Publ.; 2011. pp 128-146. In Russian
38. Khamenkova EV, Teslenko VA. Structure of macrozoobenthos communities and their biomass dynamics in the Ola river, northern coast of the Sea of Okhotsk, Magadan region. *Zoologicheskii zhurnal = Russian J Zoology*. 2017;96(1):619-630. doi: [10.7868/S0044513417060071](https://doi.org/10.7868/S0044513417060071) In Russian, English Summary
39. Bogatov VV, Nikulina TV, Vshivkova TS. Relationship between the biodiversity of phyto- and zoobenthos in the continuum of the model mountain river Komarovka (Primorye, Russia). *Russian J Ecology*. 2010;41(2):167-172. doi: [10.1134/S1067413610020098](https://doi.org/10.1134/S1067413610020098)
40. Geguzis R. Impact of flow energy distribution on the ecological status of rivers. Summary of doctoral dissertation. Kaunas: Aleksandras Stulginskis University, Akademija Publ.; 2013. 24 p. Available at: https://www.vdu.lt/cris/bitstream/20.500.12259/114382/1/ramunas_geguzis_dd.pdf (access: 11.03.2021)

Received 16 April 2020; Revised 06 July, 2020;

Accepted 21 January 2021; Published 31 March, 2021.

Author Info:

Golovatyuk Larisa V, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Samara Federal Research Scientific Center of the Russian Academy of Sciences; Institute of Ecology of the Volga River Basin of the Russian Academy of Sciences, 10 Komzina Str., Tolyatti 445003, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-4773-5277>

E-mail: gollarisa@mail.ru

Mikhailov Roman A, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Samara Federal Research Scientific Center of the Russian Academy of Sciences; Institute of Ecology of the Volga River Basin of the Russian Academy of Sciences, 10 Komzina Str., Tolyatti 445003, Russian Federation.

E-mail: roman_mihaylov_1987@mail.ru