

**ПРИМЕНЕНИЕ МЕТОДА ОБЩЕЙ ДИСКРИМИНАЦИИ
ДЛЯ АНАЛИЗА СВЯЗИ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ
МАКРОЗООБЕНТОСА С ТИПАМИ ВОДОТОКОВ**

В.В. Чебанова, Е.В. Есин

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), ул. Верхняя Красносельская, 17, Москва, 107140, Россия. E-mail: salmon2@vniro.ru

Многолетние количественные сборы макрозообентоса в бассейнах пяти крупных камчатских рек позволили выявить специфические особенности видового состава и структуры численности донного населения в водотоках широкого типологического диапазона. Методом статистического анализа подтверждена достоверность различий сообществ макрозообентоса в водотоках разного типа по структуре численности.

**APPLICATION OF THE GENERAL DISCRIMINANT ANALYSIS FOR THE STUDY
OF MACROZOOBENTHOS COMMUNITIES STRUCTURE
IN CONNECTION WITH TYPES OF STREAMS**

V.V. Chebanova, E.V. Esin

Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO), V. Krasnoselskaya, 17, Moscow, 107140, Russia. E-mail: salmon2@vniro.ru

Long-term quantitative collection of macrozoobenthos in basins of five large Kamchatka rivers have allowed to reveal some features of the bottom population specific composition and quantity structure in streams of a wide typological range. The statistical analysis method confirms reliability of distinctions of benthos communities structure in streams of different types.

В условиях активизации различных видов хозяйственной деятельности в бассейнах лососевых рек Камчатки первоочередной задачей гидробиологических исследований стало проведение фоновое и импактного биоиндикационного мониторинга за состоянием речных экосистем. Поскольку основным объектом биоиндикационного экспресс-мониторинга лососевых водотоков являются популяции организмов макрозообентоса (Баканов, 2000; Реймерс, 1990; Нам, Pearsons, 2000), назрела необходимость создания региональной базы данных о его фоновых, т.е. исходных, качественных и количественных показателях в водотоках разного типа.

Первая попытка охарактеризовать численность и биомассу бентоса в камчатских горных, предгорных, равнинных ручьях, речках и реках была предпринята И.М. Леванидовой, но оценивалась ею как предварительная из-за формального подхода к типизации водотоков и небольшого объема материала (Леванидова, Кохменко, 1970). В настоящей работе принята классификация водотоков, разработанная с учетом их гидролого-геоморфологических характеристик (Евстегнеев, Шенберг, 2000; География..., 2004), более полно отражающая биотопическое многообразие. Согласно этой классификации в один тип выделяются участки водотоков близкого размера и водности (порядка), находящиеся в одной высотной зоне,

а также имеющие одинаковый морфодинамический тип русла и характер русловых отложений. Как правило, тип водотока закономерно изменяется от истока к устью. Благодаря сходству основных гидролого-геоморфологических характеристик водотокам одного типа присущ специфический комплекс экологически значимых факторов (температура, расход, скорость течения, грунт и пр.), которые взаимообусловлены и влияют на организмы как целостная система (Жадин, 1940, 1950; Бродский, 1976). Соответственно, тип водотока является интегральной характеристикой среды обитания населяющей его биоты, в частности макрозообентоса.

Многолетние исследования макрозообентоса камчатских водотоков широкого типологического диапазона показали, что в водотоках данного типа, встречающихся в бассейнах одной или нескольких рек, сходство условий обитания определяет общность наиболее характерных особенностей видового состава и структуры донного населения. Если эти наблюдения отражают естественное закономерное распределение донных беспозвоночных, то возникает реальная возможность типизации водотоков не только по гидрологическим, но и по гидробиологическим признакам, позволяющая использовать сведения о составе и количественных показателях бентофауны в чистых водотоках разного типа в качестве регионального фона. Сравнивая с ними состояние макрозообентоса в однотипных водотоках, испытывающих антропогенное воздействие, можно судить о характере происходящих в них изменений и степени их критичности.

Цель настоящей работы – оценить достоверность различия структуры численности макрозообентоса в водотоках разного типа посредством общего дискриминатного анализа.

Материал и методика

Материалом для статистического анализа послужили количественные сборы макрозообентоса, проводившиеся стандартными методами (Тиунова, 2003) в 78 водотоках (ручьи и отдельные участки крупных рек), принадлежащих бассейнам крупных камчатских рек Большая, Ича, Камчатка, Паратунка, Фальшивая, Левая Озерная. Тип каждого водотока определяли в соответствии с его гидролого-морфологическими характеристиками. При сравнительном анализе были использованы результаты 224 съемок, выполненных в общий для всех водотоков период – с середины июля до начала сентября (табл. 1). Кроме собственных данных привлекли также материал, любезно предоставленный сотрудниками КамчатНИРО Т.Л. Введенской и Т.Н. Травиной – 20 съемок, выполненных ими в июле и августе в среднем течении р. Паратунка и в нижнем течении рек Плотникова, Быстрая и Большая. Результаты всех съемок, проводившихся в данном ручье или на данном участке реки в разные годы и в разных стациях (например, плес–перекат), усредняли, полагая, что они характеризуют данный водоток в равной мере. Амфибиотических насекомых определяли по личинкам – 80 % до вида или группы видов, остальных до рода. До вида определены планарии, бокоплавы и пиявки. Камчатские олигохеты и моллюски почти не изучены, точной идентификации поддаются несколько видов, поэтому их определяли до семейства.

Для статистической проверки достоверности связи структуры сообществ макрозообентоса с типами водотоков была создана база данных, содержащая сведения о средней численности всех таксонов донных беспозвоночных, кроме нематод, мермитид, волосатиков и водяных клещей, систематическую принадлежность которых не устанавливали. При расчетах средней численности за единицу принимали площадь бентометра (0,06 м²), которым была выполнена большая часть съемок. На эту площадь пересчитали также результаты количественных сборов с крупных камней дночерпателем Петерсена (0,025 м²) и бентометром Леванидова (0,12 м²). При статистическом анализе базу данных преобразовали следующим образом: в столбце зависимая переменная цифрами кодировали каждый

Таблица 1

Объем проанализированного материала

Тип водотока		Количество обследованных водотоков	Количество бентосных съемок	
Горные водотоки без чередования плесов и перекатов, Н_{абс} 300–1200 м				
Ручьи и малые реки	Н _{абс} 800–1200 м	Реокрены	3	6
		Склоны со снежниками	3	31
		Склоны без снежников	7	10
	Н _{абс} 450–700 м		14	28
	Н _{абс} 300–400 м		5	20
Приустьевые участки		10	19	
Крупные реки	Н _{абс} 300–600 м		4	12
Предгорные водотоки с чередованием плесов и перекатов, Н_{абс} 70–330 м				
Ручьи и малые реки	Разветвленное русло		7	17
Крупные реки	Неразветвленное русло		4	11*
	Разветвленное русло		7	28*
Родники	Озерообразные, S до 600 м ²		2	13
«Лососевые ключи»	Отшнуровавшиеся речные протоки с выходами грунтовых вод		4	22
Малые равнинные водотоки, Н_{абс} 20–70 м				
Меандрирующие, с чередованием плесов и перекатов		3	16	
«Болотного типа», без чередования плесов и перекатов, с коричневой водой		5	11	

* Кроме собственных использованы материалы, предоставленные сотрудниками КамчатНИРО Т.Л. Введенской и Т.Н. Травиной.

тип водотоков (например, все десять малых горных водотоков, протекающих на высоте 800–1200 м над ур. м. были обозначены кодом 2–1 и т.д.); в столбцах 285 непрерывных предикторов (соответствуют отдельным таксонам) записали их среднюю численность в каждом из 78 обследованных водотоков (табл. 2). Затем к базе данных добавили столбцы категоризированных предикторов, т.е. ранжированные в 4-балльной шкале значения средней численности отдельных родов (0 – в пробе не встречается, 1 – мало, 2 – среднее,

Таблица 2

Общий вид составленной базы данных

Место взятия пробы	Зависимая переменная	Непрерывные предикторы				Категоризированные предикторы			
	Тип водотока	Вид 1	Вид 2	...	Вид n	Род 1	Род 2	Род m
Р. Ага	1	5	5		3	1	0		2
Руч. Ралли	1	46	91		24	2	0		2
Руч. Холодный	1	100	513		900	1	0		2
...	2–1	5	0		15	1	0		2
	2–1	3	44		12	1	1		2
	2–2 А	5	6		12	1	1		0
	2–2 А	4	9		75	2	2		0
	2–2 А	0	0		1	2	1		0
	0	0		4	3	1		3
	4	4	43		10	3	1		3
	4	77	77		74	3	1		2
Руч. Ключевой	4	0	5		0	1	1		3

Примечание. Коды для типов водотоков соответствуют таковым на рис. 1–3.

3 – много). Категоризацию провели на основе средней численности родов в водотоках данного типа.

Основным статистическим методом проверки правомочности разделения населения водотоков на подмножества, включающие сообщества разных типов, был выбран общий дискриминантный анализ (GDA) в программе Statistica 7.0. Выбор модуля GDA-анализа обосновывался двумя причинами: во-первых, возможностью его использования в качестве описательного метода без проверки статистических гипотез, во-вторых, возможностью пошагово отслеживать результаты работы алгоритма, т.е. использовать в анализе наиболее значимые группы видов (Krebs, 1999).

Разделение сообществ по типам осуществили через оценку главных эффектов непрерывных предикторов, совокупность значений которых соответствует тому или иному типу водотоков. Для этого в пользовательские эффекты межгруппового плана (effects in design GDA-анализа) оставили абсолютные значения обилия таксонов. Далее методом быстрой спецификации с пошаговым включением непрерывных предикторов по статистике лямбды Уилкса (отношение детерминанта матриц внутригрупповых дисперсий к детерминанту матрицы всех групп сравнения) программа строила функции дискриминации (Harris, 2001). При моделировании функций использовали наиболее достоверно дискриминирующие подмножества предикторов (опция best subsets в поле Model building options), которые программа включала в функцию дискриминации в случае наивысшей априорной вероятности классификации. Для облегчения интерпретации результатов анализ со стандартным алгоритмом провели в 3 шага.

Графическое отображение результатов осуществили методом канонического анализа подмножеств предикторов, которые включились в дискриминирующие функции GDA-анализа. Графики строили в пространстве 2 главных дискриминирующих корней n - (1-й шаг), m - (2-й шаг) и k - (3-й шаг) мерного пространства (Дубров и др., 2003).

Результаты и обсуждение

В обследованных водотоках обнаружены личинки 263 таксонов амфибиотических насекомых (146 хирономид, 15 мошек, 33 прочих двукрылых, 26 поденок, 15 веснянок, 20 ручейников, 6 жуков, по одному виду сетчатокрылых и стрекоз), 5 видов планарий, 4 вида бокоплавов, 2 вида пиявок, олигохеты (6 семейств) и моллюски (5 семейств). Основу населения всех водотоков составляют личинки хирономид, представители других групп относительно многочисленны в водотоках двух–трех типов.

Отличительными особенностями камчатской бентофауны являются относительно небольшое разнообразие и слабая типологическая приуроченность видов (Леванидов, 1981; Леванидова, 1982). Тем не менее накопленный материал позволил выявить экологические предпочтения отдельных представителей бентофауны, которые и определяют особенности видового состава и структуры численности донного населения в водотоках разного типа. В качестве примера можно привести распределение по типам водотоков хирономид подсем. Diamesinae и поденок сем. Baetidae, принадлежащих к числу наиболее значимых структурных элементов камчатского бентоса. Доля первых в общей численности и биомассе бентоса колеблется в различных водотоках в пределах 5–50 и 3–60 %, вторых – в пределах 2–14 и 1–13 %.

Хирономиды подсем. Diamesinae представлены в обследованных водотоках шестнадцатью видами, из них единично встречались только *Diamesa geminata* (верховья р. Ага) и *Potthastia montium* (предгорный участок р. Начилова). Отличительной особенностью горных потоков на высоте 800–1200 м являются присутствие в бентофауне строгих стенобионтов *D. bertrami*, *D. steinboeckii*, *D. aberrata* и высокая численность прочих видов рода *Diamesa* (табл. 3). В крупных горных и предгорных реках, а также в «лососевых клю-

Таблица 3

Распространение хирономид подсем. Diamesinae и поденок сем. Baetidae в камчатских водотоках разного типа (верхняя строчка – встречаемость, %; нижняя – средняя численность, экз./м²; + – встречались единично)

Вид	Горные с неразветвленным руслом							Предгорные					Малые равнинные	
	Малые водотоки, Н _{абс.} м							Малые разветвленные	Крупные неразветвленные	Крупные разветвленные	«Лососевые ключи»	Родники	Меандрирующие	«Болотные»
	800–1200			400–700	200–400	Приустьевые участки	Крупные реки							
Реокрепы	Районы снежников	Районы без снежников												
<i>Arctodiamesa</i> sp.	15 0,04		20 0,01	20 0,03	+		10 0,02	10 0,06			25 0,01			
<i>Diamesa bertrami</i>		20 0,02												
<i>D. steinboecki</i>	+	70 0,39	30 0,13											
<i>D. aberrata</i>	70 0,08	50 0,18	35 0,04											
<i>D. davisi</i>	80 0,12	80 1,17	90 3,75	60 0,16	25 0,07	25 0,02	40 0,07	20 +	20 0,05	10 0,01	+			
<i>D. gregsoni</i>	70 0,43	70 0,65	100 3,80	40 0,46	30 0,13	30 0,24	60 0,15	40 0,04	25 0,04	40 0,01	+			
<i>D. gr. insignipes</i>	70 0,27	50 0,08	90 1,69	35 0,05	75 0,37	50 0,28	50 0,33	70 0,15	50 0,16	65 0,07	80 0,41	50 0,49	10 0,01	10 0,01
<i>D. zernyi</i>		10 0,08						10 0,01	+		10 0,04	50 0,40		
<i>Pagastia orientalis</i>	15 0,01	+	80 0,47	80 0,43	85 0,45	90 0,92	100 1,51	85 0,63	90 1,34	90 1,72	90 1,68	25 0,07	60 0,25	35 0,16
<i>Pseudodiamesa gr. branickii</i>			+		+	+	+	30 0,04	20 0,05	+	25 0,03	25 0,02	20 0,01	20 0,01
<i>P. gr. nivosa</i>										+	40 0,36	100 8,17		
<i>Potthastia gaedii</i>								25 0,01	15 0,01	10 0,03	+		70 0,33	50 0,11
<i>P. longimana</i>									+	10 <0,01	+		20 0,01	20 0,01
<i>Sympotthastia repentina</i>				+	+	+		20 0,02	15 0,02	10 0,09				
<i>Acentrella sibiricus</i>					15 0,02	+	+	30 0,05	50 0,34	75 0,74			+	
<i>Baetis bicaudatus</i>	50 0,29	50 0,02	70 0,31	90 2,13	90 2,01	70 1,15	70 1,15	60 0,42	50 0,33	50 0,20	60 0,14		+	+
<i>B. pseudo-thermicus</i>				10 0,01	25 0,10	15 0,09	30 0,17	50 0,04	45 0,07	40 0,04	10 0,01		+	+
<i>B. vernus</i>								10 0,01	40 0,02	30 0,04			80 0,42	40 0,03
<i>B. fuscatus</i>										+			70 0,29	10 0,07

чах» (Леванидов, 1981), которые представляют собой отшнуровавшиеся речные протоки с грунтовым питанием, количественно доминирует *Pagastia orientalis*. Стенобионтная, предпочитающая выходы грунтовых вод *Pseudodiamesa gr. nivosa* господствует в родниках; в «лососевых ключах» ее численность, по нашим наблюдениям, напрямую зависит от доли грунтового питания. Другие виды подсем. Diamesinae малочисленны, из них только о

видах рода *Potthastia* можно с уверенностью сказать, что их распространение ограничено предгорными и равнинными водотоками.

Поденки сем. *Baetidae* в камчатских водотоках отсутствуют только на сильно заиленном дне родников. Наиболее эврибионтна поденка *Baetis bicaudatus*. Этот вид является обычным компонентом бентофауны любых горных и предгорных водотоков, но, судя по численности (в среднем 2000 экз./м²), предпочитает порожисто-водопадные, не слишком холодные ручьи и речки на небольшой высоте. В приустьевых, более пологих, участках этих водотоков и в крупных горных реках его средняя численность снижается вдвое, в предгорных – не превышает 400 экз./м². В равнинных водотоках *B. bicaudatus* встречается редко и единично. Другой широко распространенный, но относительно малочисленный вид, *B. pseudothermicus*, очевидно, более теплолюбив – его личинки не были обнаружены на высоте более 700 м. Распространение *B. vernus* ограничено предгорными и равнинными реками, *B. fuscatus* – только равнинными, судя по частоте встречаемости и численности эти два вида поденок предпочитают малые равнинные меандрирующие реки. Еще один вид, *Cloeon (S.) simile*, относящийся к сем. *Baetidae*, в наших сборах представлен одной личинкой, обнаруженной на равнинном участке р. Начилова.

Анализ распространения 285 таксонов донных беспозвоночных, обнаруженных в обследованных водотоках, показал, что строгих стенобионтов среди них мало, большинство – относительно эврибионты, предпочтение ими водотоков того или иного типа выражается лишь количественно. Соответственно, сообщества зообентоса в водотоках разного типа различаются не столько по видовому составу, сколько по структуре численности, т.е. по составу доминантов, субдоминантов, второстепенных и прочих видов. В связи с этим при построении дискриминантных функций GDA-анализа, разделяющих сообщества водотоков разных типов, в состав переменных (предикторов) входило около 70 % таксонов. Подмножества наиболее достоверно дискриминирующих предикторов (bs) включали до 65 переменных (из 285), причем внутригрупповая разница в силе влияния на дискриминацию была статистически недостоверна (по *F*-критерию, связанному со статистикой лямбды Уилкса).

На первом шаге анализа (одновременная дискриминация населения водотоков всех типов) выделились 4 группы сообществ – население реокренов (истоки горных рек), население предгорных водотоков со значительной долей грунтового питания (родники, «лососевые ключи»), население малых равнинных рек (обычные и «болотные»), население различных горных и предгорных водотоков. В функцию дискриминации, объясняющей включение населения отдельных водотоков в соответствующие группы примерно в 99 % случаев, вошло 64 bs-переменных (значения обилия видов), критерий значимости дискриминации достоверен (табл. 4). При каноническом анализе наиболее четко отличается от прочих население родников и «лососевых ключей» (факторная область 3). Квадрат расстояний Махаланобиса (M_d^2) между центром области 3 и областями 1, 2, 4 составляет 312–435 ед., тогда как области 1, 2 и 4 удалены друг от друга на 42–70 ед. (рис. 1).

Таблица 4

Основные результаты GDA анализа

№ шага	Лямбда Уилкса	Количество включенных в функцию bs-переменных	Каноническая корреляция, R	Критерий значимости, λ^2	Уровень значимости, p
1	0,0065	64	0,99	528,56	0,00
2	0,0111	65	0,93	412,13	0,039
3	0,2405	45	0,60	92,79	0,056

Сообщества горных и предгорных водотоков разного типа на 1-м шаге анализа попали в одну компактную факторную область, поскольку различия между ними оказались

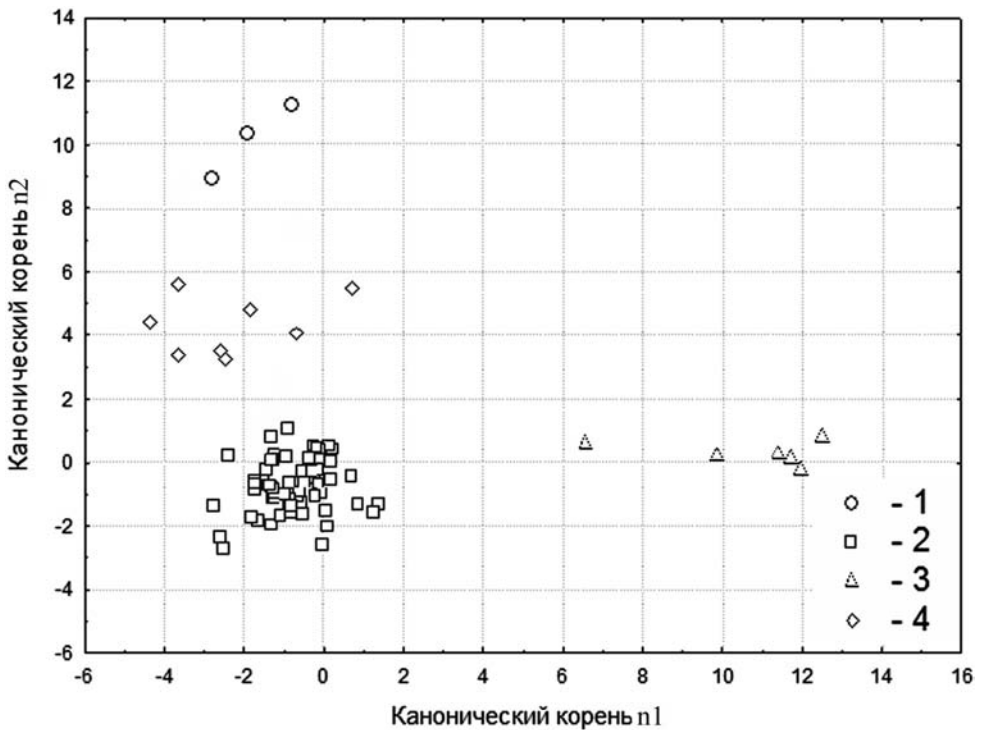


Рис 1. Канонический анализ выборок бентоса из водотоков разного типа по совокупности предикторов дискриминирующей функции первого шага анализа. 1 – реокрены; 2 – горные и предгорные водотоки; 3 – родники и «лососевые ключи»; 4 – малые равнинные реки

на порядок ниже, чем между ними и населением равнинных рек, реокренов и родников с «лососевыми ключами». Для разделения этой группы сообществ по типам водотоков выполнен 2-й шаг анализа (65 bs-переменных, $R = 0,93$), на котором выделились сообщества крупных предгорных рек (независимо от типов русл), крупных горных рек, малых горных порожистых водотоков на высоте более 800 м над ур. м., а также смешанной группы малых горных и предгорных водотоков на высоте менее 700 м. Особенности населения водотоков этих высотных зон, очевидно, обусловлены разным температурным режимом. При каноническом анализе первый корень достоверно отделил от всех прочих факторные области 2–3 и 2–4, соответствующие населению крупных горных и предгорных рек, второй корень выделил области 2–1 и 2–2, соответствующие населению малых водотоков двух высотных зон (рис. 2). В рассматриваемой группе водотоков наиболее выделяется население крупных предгорных рек – M_d^2 между центром факторной области 2–4 и центроидами областей 2–1, 2–2 и 2–3 достигает 58 ед. Расстояния 2–1–2–2 и 2–3–2–2 в метрике Махоланобиса составляют 36 и 23 ед. соответственно.

Для сравнения населения малых горных и предгорных водотоков на высоте < 700 м был выполнен 3-й шаг анализа, в котором рассматривались сообщества четырех групп водотоков: порожистые горные водотоки на высотах 450–700 и 350–400 м, их выложенные приустьевые участки и предгорные ручьи и речки с разветвленным руслом. Дискриминирующая функция, в которую вошло 45 bs-переменных, объясняла включение населения отдельных водотоков в соответствующие группы всего в 60 % случаев, значимость дискриминации недостоверна (табл. 4). При каноническом анализе выделенные сообщества образовали некомпактные факторные области (рис. 3). В наибольшей степени удалена от прочих область 2–2 С (M_d^2 17–20 ед.), соответствующая населению малых предгорных водотоков.

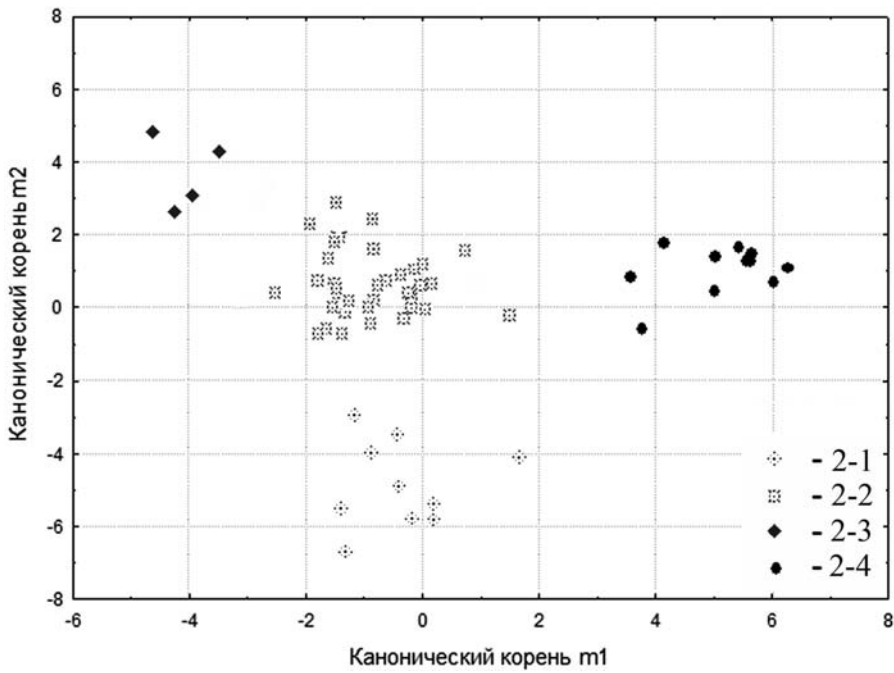


Рис 2. Канонический анализ выборок бентоса из горных и предгорных водотоков по совокупности предикторов дискриминирующей функции второго шага анализа. 2-1 – малые горные водотоки на высоте > 800 м; 2-2 – малые горные и предгорные водотоки на высоте < 700 м; 2-3 – крупные горные реки; 2-4 – крупные предгорные реки

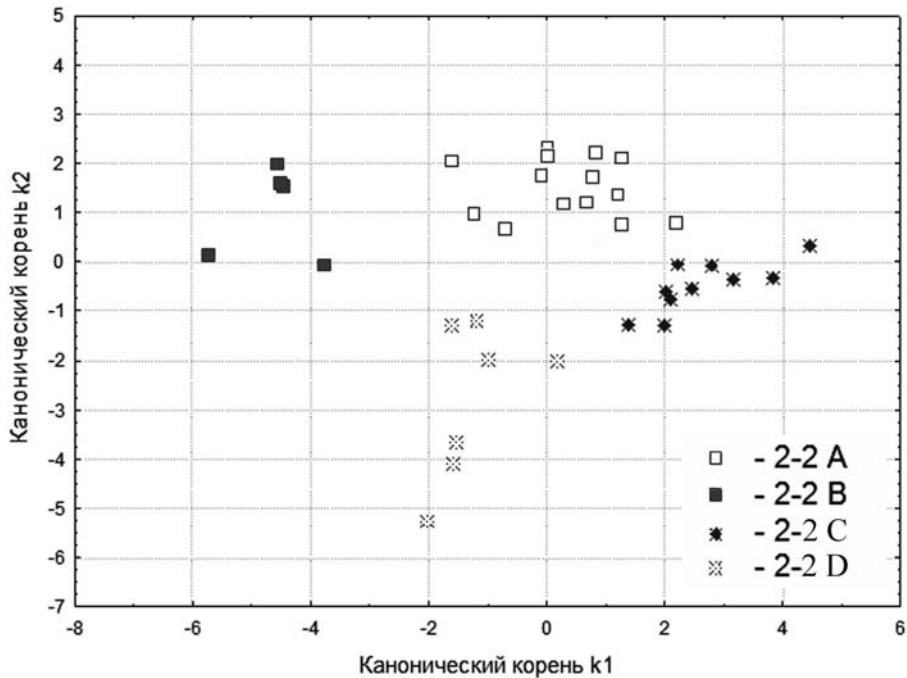


Рис 3. Канонический анализ выборок бентоса из горных и предгорных водотоков, приуроченных к высотному поясу 150–700 м над ур. м., по совокупности подмножества предикторов дискриминирующей функции третьего шага анализа. 2-2 А – малые горные водотоки на высоте 450–700 м; 2-2 В – малые горные водотоки на высоте 300–400 м; 2-2 С – малые предгорные водотоки с чередованием плесов и перекатов; 2-2 D – приустьевые участки малых горных водотоков

Таким образом, GDA-анализ структуры численности донного населения в водотоках четырнадцати выделенных типов показал следующее.

1. Макрзообентос камчатских водотоков достоверно ($p = 0,00-0,04$) разделяется на 7 типов сообществ; 1 – население реокренов, 2 – население малых горных водотоков на высоте > 800 м, 3 – население малых горных и предгорных водотоков на высоте < 700 м, 4 – население родников и «лососевых ключей», 5 – население крупных горных рек, 6 – население крупных предгорных рек, 7 – население малых равнинных рек.

2. Разделение населения малых горных и предгорных водотоков (высота < 700 м) на подгруппы, соответствующие горным водотокам на высоте 450–700 м и 300–400 м над ур. м., их приустьевым участкам, а также малым предгорным водотокам на высоте 150–300 м, возможно, но недостоверно ($p=0,06$).

3. Население горных водотоков, протекающих на высоте > 800 м по склонам со снежниками и без них, по структуре численности не разделяется, так же как население крупных предгорных рек на разветвленных и неразветвленных участках русел, малых водотоков равнин и заболоченных низменностей, родников и «лососевых ключей» с выходами грунтовых вод.

Литература

- Баканов А.И. 2000. Использование зообентоса для мониторинга пресноводных водоемов // Биология внутр. вод. № 1. С. 68–82.
- Бродский К.А. 1976. Горный поток Тянь-Шаня. Л.: Наука. 244 с.
- География, общество и окружающая среда. 2004. Т. 6. Динамика и взаимодействия атмосферы и гидросферы. М.: Городец. 592 с.
- Дубров А.М., Мхитарян В.С., Трошин Л.И. 2003. Многомерные статистические методы: учебник. Для экономистов и менеджеров. М.: Финансы и статистика. 352 с.
- Евстегнеев В.М., Шенберг Н.В. 2000. О возможностях оценок характеристик стока по структурным показателям речных систем // Вестн. МГУ. Сер. 5. География. № 4. С. 20.
- Жадин В.И. 1940. Фауна рек и водохранилищ. М.; Л. 991 с. (Тр. ЗИН АН СССР; т. 5, вып. 3/4).
- Жадин В.И. 1950. Общие вопросы, основные понятия и задачи гидробиологии пресных вод // Жизнь пресных вод. М., Л.: Изд-во АН СССР. Т. 3. С. 7–112.
- Леванидов В.Я. 1981. Экосистемы лососевых рек Дальнего Востока // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 3–21.
- Леванидова И.М., Кохменко Л.В. 1970. Количественная характеристика бентоса текучих водоемов Камчатки // Изв. ТИНРО. Т. 73. С. 88–99.
- Леванидова И.М. 1982. Амфибиотические насекомые горных областей Дальнего Востока СССР. Фаунистика, экология, зоогеография Ephemeroptera, Plecoptera и Trichoptera. Л.: Наука. 215 с.
- Реймерс Н.Ф. 1990. Природопользование: словарь-справочник. М.: Мысль. 637 с.
- Тиунова Т.М. 2003. Методы сбора и первичной обработки количественных проб // Методические рекомендации по сбору и определению зообентоса при гидробиологических исследованиях водотоков Дальнего Востока России. М.: ВНИРО. С. 5–13.
- Krebs C.J. 1999. Ecological methodology. 2nd ed. N.Y.: Benjamin/Cummings prs. 620 p.
- Ham K.D., Pearsons T.N. 2000. Can reduced salmonid population abundance be detected in time to limit management impacts? // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 57, N 1. P. 17–24.
- Harris R.J. 2001. A primer of multivariate statistics. 3-rd ed. Mahwah. N.Y.: Lawrence Erlbaum Associates. 626 p.