

ТИПЫ СООБЩЕСТВ МАКРОЗООБЕНТОСА В РОДНИКАХ ПЕНЗЕНСКОЙ ОБЛАСТИ*

Аннотация. На оригинальном материале проведена классификация сообществ родникового макрозообентоса. Показано 11 основных типов сообществ, факторами дифференциации которых являются тип субстрата, водорасход, скорость течения. Выделено две стратегии разделения топического пространства между типами сообществ в родниках: когда тип оккупирует все наличные микробиотопы и когда он сочетается с другими типами. Первая стратегия может осуществляться двумя способами: за счёт толерантности доминантных таксонов и за счёт изменения доминирующего комплекса. Некоторые типы сообществ при разных гидрологических условиях могут демонстрировать оба варианта стратегий.

Ключевые слова: родниковый макрозообентос, типы сообществ, сочетание сообществ.

A. Ivanovsky

THE TYPES OF MACROZOOBENTHOS COMMUNITIES IN SPRINGS OF PENZA REGION.

Abstract. The classification of spring macrozoobenthos communities is carried out on original data. The 11 types of communities are shown. The differentiation factors of these communities are substrate type, water flow, water velocity. The two strategies of topical space division by communities are revealed. The first is when community occupies all existing biotopes. The second is when different types of the communities combine in the single spring. The former strategy realize by two modes: by the tolerance of predominant taxa and by the alteration in the predominant complex. Some types of community can show the both strategies in different hydrological conditions.

Key words: spring macrozoobenthos, types of communities, combination of communities.

Введение

Родники давно привлекали внимание исследователей. Так, в одной из первых обстоятельных работ, посвящённых кренали, приведено деление родников по признакам геоморфологии на родниковые ручьи (реокрены), родниковые лужи (лимнокрены) и родниковые топи (гелокрены) [Thienemann, 1922]. Состав фауны этих типов родниковых местообитаний неоднократно обсуждался в литературе [Cantonati et al. 2006; Lindegaard et al. 1975; Wood et al. 2005]. В классификации родниковых местообитаний берёт свой начало подход к классификации родниковых сообществ, при котором родник рассматривается как однородное местообитание [Чертопруд 2006; Gray 2005], соответственно, одному роднику ставится в соответствие одно сообщество. Однако существует и второй подход, при котором родник рассматривается по составляющим его микробиотопам [Ilmonen, Paasivirta 2005], соответственно, один родник может населять несколько сообществ.

Наши ранние исследования показали, что не вполне верно придавать населению родника в целом статус «сообщество» [Ивановский 2008 б]. Вероятно, в этом случае пра-

* © Ивановский А.А.

вильнее использовать термин «ассамблея» в понимании П. Джиллера [Джиллер 1988]. Ранее нами была предложена оригинальная классификация ассамблей родникового макрозообентоса [Ивановский 2010].

Сообщества (в понимании И.В. Бурковского, [Бурковский, 2006]) родникового макрозообентоса гораздо реже становились объектом внимания исследователей. Поэтому целью настоящей статьи было создание на оригинальном материале классификации сообществ родникового макрозообентоса и сравнение её с другими, существующими, классификациями.

Материал и методы

Материалом для исследования послужили 110 количественных проб макрозообентоса, собранные в 42 родниках в крупнейших родниковых районах Пензенской области в 2003-2008 гг. Компактное расположение района исследования позволяет исключить из рассмотрения фактор влияния плейстоценовых оледенений на состав населения родников (этот вопрос в литературе является одним из наиболее разработанных и однозначных).

Отбор проб производился гидробиологическим сачком с ячейёй 1 мм. Сбор организмов проводился до выхода количества видов «на плато». При этом облавливали все доступные в пределах каждого родника микробиотопы, которые выделялись по типу субстрата, скорости течения, глубине, водорасходу [Ивановский 2008 а]. Разбор проб осуществлялся по общепринятым гидробиологическим методикам [Руководство... 1992].

Участие вида в структуре населения родника определяли по относительной величине интенсивности метаболизма [Кучерук 1985].

Классификацию сообществ макрозообентоса проводили методом Браун-Бланке в одном из последних описаний [Миркин и др. 2001]. При этом не учитывали таксоны, встреченные менее чем в двух пробах. Названия сообществ даны по доминирующим и/или дифференцирующим (в понимании Миркина и др., 2001) таксонам.

Так как классификация методом Браун-Бланке представляет собой субъективный метод, достоверность отличий выделенных типов сообществ была проверена нами с использованием процедуры анализа ANOSIM, осуществлённой в программе PAST 1.80. Чтобы уменьшить влияние субъективного фактора, в сомнительных случаях мы проводили деление сообществ на типы и подтипы согласно результатам этого анализа.

Результаты

Нами установлено 136 низших определяемых таксонов, ещё около 50 (в основном это единично встреченные представители Euglesidae и Orthocladinae) остались не определёнными. Установленные таксоны принадлежат к классам Turbellaria, Oligochaeta, Hirudinea, Gastropoda, Bivalvia, Crustacea; среди насекомых выявлены 6 отрядов; отряд двукрылых представлен в наших материалах 14 семействами.

Из классификации сообществ исключены *Nemoura cinerea* и *Elodes* sp. из-за высокой встречаемости.

Следующие ниже краткие описания типов сообществ выполнены по единому плану: приводятся названия дифференцирующих и/или доминирующих таксонов (при необходимости – с указанием числовых данных), количество проб, количество родников, сезоны и распространённость типа сообщества; указывается общее число видов в пробах этого типа и характерное число видов на пробу; далее следует описание существенных характеристик биотопа.

1. *Nemurella pictetii* – *Euglesa* spp. 3 пробы из 3 родников из разных районов, в разные сезоны. Доминанты (29,0 % и 13,5 % соответственно), они же единственные дифференцирующие виды. Все остальные виды встречаются не больше чем в двух пробах.

Всего 17 видов, от 6 до 13 видов на пробу. Биотоп характеризуется глубиной 0-5 см, средней скоростью течения 0,1 м/с. Из-за малой глубины водорасход стремится к нулю. Характерный субстрат – листовый опад, детрит.

2. *Euglesa* spp. 6 проб из 5 родников в разных районах, в разные сезоны. Всего 23 вида, 4-6 видов на пробу. Единственный доминант (57,3 %), он же дифференцирующий вид. В количественном отношении пробы сильно различаются из-за доминирования в разных пробах разных видов с большой индивидуальной биомассой (*Eiseniella tetraedra*, *Lymnaea* spp.). Биотоп отличается от биотопа предыдущего типа только субстратом: ил, заиленный детрит или почва (в случае родниковых топей). Водорасход стремится к нулю; или не превышает 0,5-1 л/с (в виде исключения).

3. *Dicranota bimaclata* – *Tipula* spp. – *Prodiamesa olivacea*. 4 пробы из 2 родников, разные места, разные сезоны. Всего 29 видов, 9-12 видов на пробу. Доминанты: *Tipula* spp. (32,0 %), *Dicranota bimaclata* (20,0 %). Среди дифференцирующих видов также и *Prodiamesa olivacea* (часто вместе с *P. rufovittata*) (8,9%). Характерный биотоп – родниковые ручьи с песчаным заиленным субстратом. Средний характерный водорасход 16 л/с, глубина 10-20 см. Сообщество является одним из вариантов сообщества с доминированием *Potamophylax nigricornis*, как правило, оккупирующего все наличные микробиотопы [Ивановский 2008 б].

4. *Pseudodiamesa* gr. *branickii* – *Brillia modesta* – *Micropsectra* gr. *praesox*. 4 пробы из 4 родников, разные районы и сезоны. Всего 24 вида. Обычно 12-15 видов на пробу. Единственный доминант – *Pseudodiamesa* gr. *branickii* (43,0 %). Характерный биотоп – родниковые ручьи с меньшей глубиной и скоростью течения, чем для типа 3 (*Dicranota bimaclata* – *Tipula* spp. – *Prodiamesa olivacea*); соответственно, и с меньшим водорасходом (2-3 л/с). Субстрат тот же – заиленный песок с различными примесями. Сообщество является одним из вариантов сообщества с доминированием *Potamophylax nigricornis*, как правило, оккупирующего все наличные микробиотопы [Ивановский 2008 б].

5. *Ptychoptera* spp. – *Euglesa* spp. – *Beraea pullata* (функционально аналогичный вариант – *Pedicia rivosa* – *Euglesa* spp. – *Crunoecia irrorata*). 5 проб из 4 родников; ещё 3 пробы из 3 родников близки к этому типу по списку видов. Все пробы отобраны в мае; варианты с *Beraea pullata* и *Crunoecia irrorata* – в разных районах. 7-9 видов на пробу (вариант с *C. irrorata* – 15); всего 35 видов. Единственным доминантом являются *Ptychoptera* spp. (56,0 %). Показаны также два дифференцирующих таксона – *Euglesa* spp. (3,7 %) и кренобионтные ручейники *Beraea pullata* или *Crunoecia irrorata* (1,7 %). Два этих варианта объединены в один тип сообщества из-за идентичности жизненных форм дифференцирующих видов: основу биомассы составляют роющие дышащие атмосферным воздухом личинки двукрылых; кренальную специфику придают кренобионтные ручейники, способные жить в тонкой плёнке воды; мелкие роющие пелофильные горошинки являются общей группой для обоих вариантов. Характерный для сообщества биотоп – родниковые топи или слабые ручьи, субстрат в которых представлен насыщенной водой почвой или мокрым листовым опадом. Водорасход стремится к 0; или не превышает 0,36 л/с.

6. *Asellus aquaticus* – *Telmatopelopia* sp. 4 пробы из 3 соседних родников, собранные в один сезон. 4-8 видов на пробу; всего 18 видов. Два дифференцирующих вида: доминант *Asellus aquaticus* (56,5 %) и *Telmatopelopia* sp. (2,1 %). Сообщество формируется в родниковых лужах глубиной до 20 см и неопределяемым водорасходом. В них сообщество заселяет все наличные микробиотопы (погружённые детритные, иловые субстраты, плавающие макрофиты).

7. *Rhyacophila fasciata*. 4 пробы из 4 родников, разные районы и сезоны. Всего 21 вид; 3-16 на пробу. Единственный доминант – *Rhyacophila fasciata* (41,5 %). Ещё одна дифференцирующая группа – группа мелких видов *Orthocladiinae* (обилие 0,8 %), соскре-

бающих с камней налёт водорослей. Характерный биотоп – ручьи с каменистым субстратом, водорасходом более 4 л/с и скоростью не менее 0,2 м/с (средняя – 0,3 м/с).

8. *Plectrocnemia conspersa* – *Euglesa* spp. 8 проб из 8 родников. Пробы собраны в разных районах, в разные сезоны. Всего 53 вида, 5-30 видов на пробу. Два дифференцирующих таксона: *Plectrocnemia conspersa* (11,0 %) и *Euglesa* spp. (12,3 %). Существование типа связано с локальными вспышками *P. conspersa*. Характерный биотоп – родниковые ручьи, в которых исходные субстраты перекрыты грубым детритом. При этом гидрологические показатели весьма вариабельны; средний водорасход 3,6 л/с, средняя скорость течения 0,1 м/с.

9. *Potamophylax nigricornis* – *Baetis rhodani* – *Cnetha* spp. 33 пробы из 16 родников, собранные во всех исследованных родниковых районах в различные сезоны. Всего 50 видов; 2-16 видов на пробу, в среднем 8 видов. Доминанты оказываются и единственными дифференцирующими видами: *P. nigricornis* (55,0 %), *Baetis rhodani* (11,5 %), *Cnetha* spp. с встречаемостью 55,5 % (5,6 %). Сообщество формируется в родниковых ручьях с водорасходом от 0,5 до 14,0 л/с; при этом обычная скорость течения не ниже 0,1 м/с (средняя 0,2 м/с), что отличает биотопы, занятые этим типом сообщества, от других маловодных ручьёв (занятых *Nemurella pictetii* или *Euglesa* spp.). Средний водорасход 6,3 л/с. Субстраты весьма разнообразны: камни, лиственной опад, детрит, макрофиты; заиление наблюдается редко. Видимо, это отражает способность сообщества оккупировать все наличные микробиотопы в пределах заселённого ручья; при этом детерминирующим фактором оказывается не тип субстрата, а скорость течения и минимально необходимый уровень водорасхода.

В 5 пробах из 4 родников доминирующего ручейника заменяет *Chaetopteryx* sp. Смену доминантного ручейника мы связываем с местными – географическими в самом локальном масштабе – причинами.

Даже с типовыми доминантами сообщество представляет собой довольно гетерогенную картину; в нём по составу характерных доминирующих видов выделяются 4 группы. В этом типе проявляется показанная нами ранее тенденция [Ивановский 2008 а]: сообщество оккупирует все доступные субстраты в каждом роднике (за счёт разных сочетаний субдоминантов).

9а. *Potamophylax nigricornis*. Вариант сообщества, преобладающий на опаде и детрите в ручьях с водорасходом 0,5-3,5 л/с (средний 1,7 л/с), где формируется монодоминантное сообщество (77,6 %). Скорость течения 0,1-0,3 м/с.

9б. *Potamophylax nigricornis* – *Baetis rhodani*. Вариант сообщества формируется на камнях или лиственной опад с меньшим количеством детрита при водорасходе от 1 до 14 л/с. Из 12 проб этого варианта 9 приурочены к одной точке, что может свидетельствовать о формировании этого варианта под действием местных (случайных) причин.

9в. *Potamophylax nigricornis* – *Cnetha* spp. – *Baetis rhodani*. Вариант сообщества формируется в тех же условиях, что и 9б. По нашим данным, является более полным его вариантом.

9г. *Chaetopteryx* sp./*Halesus digitatus*. Формируется в некоторых урочищах (нам известен из трёх) в родниках, аналогичных 9а-9в, что мы связываем со случайной (местной) изменчивостью состава сообществ.

10. *Cnetha* spp. – *Baetis rhodani* – *Orthoclaadiinae* gen. spp. 8 проб из 5 родников в разных районах, в разные сезоны. Всего 37 видов; 2-11 вида на пробу. Доминанты и дифференцирующие виды: *Cnetha* spp. (36,3 %), *Baetis rhodani* (11,3 %), мелкие виды *Orthoclaadiinae* (4,7 %). Сообщество формируется в тех же условиях, что и 9б, 9в (на камнях или лиственной опад с небольшим количеством детрита при водорасходе от 1 до 8 л/с; средняя скорость течения 0,2 м/с). Во всех случаях сообщество с *Cnetha* spp. развивается

в родниках вместе с сообществом *Potamophylax nigricornis* – *Baetis rhodani* – *Cnetha* spp. При этом тип 10 формируется на наименее защищённых от течения участках (что связано с экологическими предпочтениями доминанта *Cnetha* spp.). Отметим, что *P. nigricornis* отсутствует только в одном роднике с *Cnetha* spp.; при этом детритный субстрат в нём оказывается занятым мошками.

11. *Stenophylax lateralis*. 7 проб из 6 родников, в разные сезоны в разных районах. Всего 36 видов; 3-17 на пробу. Дифференцирующие виды: *Stenophylax lateralis* (36,5 %) и *Nemurella pictetii* (15,2 %). Характерный для сообщества биотоп – родниковые ручьи со средним водорасходом 1,8 л/с и скоростью течения 0,1 м/с; субстрат представлен листовым опадом или детритом. Это сближает биотоп с типами 1 и 9а.

Кроме выделенных 11 основных типов сообществ, достоверность существования которых подтверждена статистически, в наших данных имеются ещё около 20 проб, которые по разным причинам не вошли в классификацию. Как правило, это монодоминантные или олигомикстные сообщества, не поддающиеся классификации. Однако среди них есть два типа, которые требуют упоминания, хотя мы и не будем обсуждать их в дальнейшем.

12. *Amphinemura* sp. 3 пробы из одного родникового ручья. Сообщество оккупировало все микробиотопы (субстраты). Мы считаем этот тип сообщества экологическим эквивалентом других типов сообществ с доминированием *Nemouridae*.

13. *Apatania auricula* – *Orthoclaadiinae* gen. spp. – *Pseudodiamesa* spp. – *Diamesinae* gen. spp. Единственная проба из мощного родникового ручья (водорасход до 18 л/с) с каменистым субстратом; камни покрыты заметным слоем обрастаний. По нашим данным, аналогичные по таксономическому составу сообщества формируются в похожих по гидрологии родниковых ручьях прилегающих к Восточно-Европейской равнине горных районов.

Обсуждение

Полученная картина объединения отдельных вариантов сообществ (т.е. отдельных проб) в типы довольно сложна, хотя и хорошо описывается всего тремя абиотическими факторами: типом субстрата, водорасходом и скоростью течения. Чтобы свернуть описанное разнообразие типов сообществ в менее объёмную систему, приведём соответствие выделенных нами типов традиционному делению родников и родниковых сообществ на гело-, лимно- и реокрены [Чертопруд 2006; Thienemann 1922].

I. Гелокрены. *Ptychoptera* spp. – *Euglesa* spp. – *Beraea pullata* (функционально аналогичный вариант – *Pedicia rivosa* – *Euglesa* spp. – *Crunoecia irrorata*); *Euglesa* spp. (частью). Биотопы соответствуют классическому описанию гелокренов [Thienemann 1922].

II. Лимнокрены. Многоводные – *Asellus aquaticus* – *Telmatopelopia* sp. Маловодные – *Nemurella pictetii* – *Euglesa* spp. (частью).

III. Микрореокрены:

– эвритопный – *Potamophylax nigricornis* – *Baetis rhodani* – *Cnetha* spp. Самый распространённый тип, возможно, формируется при самых высоких (около 0,2 м/с) для микрореокренов скоростях течения;

– детритофильные – *Nemurella pictetii* – *Euglesa* spp. (частью); *Plectrocnemia conspersa* – *Euglesa* spp.; *Potamophylax nigricornis* (подтип 9а); *Stenophylax lateralis*. Первые два типа различны по водорасходу. Тип *Nemurella pictetii* – *Euglesa* spp. переходит в тип *Stenophylax lateralis* с увеличением водорасхода; *Potamophylax nigricornis* живёт при небольшом водорасходе, но большей скорости течения.

– псаммофильные – *Dicranota bimaculata* – *Tipula* spp. – *Prodiamesa olivacea*; *Pseudodiamesa* gr. *branickii* – *Brillia modesta* – *Micropsectra* gr. *praesox*. Два типа различаются по водорасходу и степени заиления субстрата.

– пелофильный – *Euglesa* spp. (частью).

IV. Макрореокрены (в нашем случае – группа литофильных сообществ). *Cnetha* spp. – *Baetis rhodani* – *Orthoclaadiinae* gen. spp.; *Rhyacophila fasciata*. Формируется на твёрдых субстратах (камни или, реже, листовой опад) при разных скоростях течения.

Таким образом, предложенного в самом крупном обобщении последних лет по экологии родникового макробентоса [Чертопруд 2006] деления сообществ на гело-, лимнокрены, макро- и микрореокрены недостаточно, чтобы разделить выделенные нами 11 основных типов сообществ.

Из других работ, авторы которых руководствовались тем же, что и мы, принципом анализа проб – по микробиотопам внутри каждого родника – целостная картина получилась только в одной. В этой работе [Ilmonen, Paasivirta 2005] авторы дали описание сообществ, заранее поделённых на типы согласно характеристикам микробиотопов. Выделенных таким образом типов сообществ оказалось пять. Им соответствовали биотопы: ручьи с минеральным субстратом, ручьи с органическим субстратом, гелокрены, моховые подушки, лужи. Факторами дифференциации выделенных сообществ были скорость течения и наличие минерального субстрата; вдоль этой оси сообщества делились на лотические и лентические. Внутри же этих групп дифференциация сообществ была обусловлена наличием мха и грубого детрита. Таким образом, авторы, фактически, привели классификацию биотопов, а не сообществ. Как мы уже показывали, априорные классификации непригодны при работе с родниковыми сообществами [Ивановский 2006]. Поэтому мы предлагаем следующее описание картины распространения отдельных типов сообществ и их сочетаний друг с другом в пределах отдельных родников.

Центральный тип *Potamophylax nigricornis* – *Baetis rhodani* – *Cnetha* spp. способен с незначительными для функционального состава сообщества изменениями заселять самые разнообразные родниковые ручьи. При этом на песчаных и иловых субстратах в них доминируют представители роющих жизненных форм, а типический комплекс видов сохраняется на позициях субдоминантов. В этом случае наблюдается сочетание сообщества в пределах одного родника с типами *Pseudodiamesa* gr. *branicikii* – *Brillia modesta* – *Micropsectra* gr. *praecox*, *Dicranota bimaculata* – *Tipula* spp. – *Prodiamesa olivacea*, *Euglesa* spp.. В быстрых родниковых ручьях с каменистым субстратом первым доминантом становится *Rhyacophila fasciata*, не заселяющая другие субстраты, на которых при этом существует типический комплекс видов *Potamophylax nigricornis* – *Baetis rhodani* – *Cnetha* spp. На наименее защищённых от течения субстратах первыми доминантами становятся *Cnetha* spp. В некоторых урочищах в силу случайных причин доминанта *Potamophylax nigricornis* сменяют другие представители *Stenophylacini*: *Chaetopteryx* sp., *Halesus digitatus*.

Сообщество *Stenophylax lateralis* может выступать в качестве альтернативы сообщества с доминированием *Potamophylax nigricornis* в ручьях с меньшим водорасходом. При этом соседями этого типа на подходящих по плотности субстратах оказываются варианты сообществ с *Cnetha* spp. или *Rhyacophila fasciata*. В родниках с развитым гелокреном *Stenophylax lateralis* также сочетается с характерным для гелокренов сообществом *Ptychoptera* spp. – *Euglesa* spp. – *Beraea pullata* (функционально аналогичный вариант – *Pedicia rivosa* – *Euglesa* spp. – *Crunoecia irrorata*). Также сообщество *Ptychoptera* spp. – *Euglesa* spp. – *Beraea pullata* может формироваться вместе с типами *Nemurella pictetii* – *Euglesa* spp., *Plectrocnemia conspersa* – *Euglesa* spp., *Euglesa* spp.

Типы *Nemurella pictetii* – *Euglesa* spp., *Plectrocnemia conspersa* – *Euglesa* spp., *Euglesa* spp. имеют схожую тенденцию сочетаний с другими типами. Для всех трёх характерны два варианта предпочитаемых условий, которые мы условно называем маловодными (гелокрены, часть лимнокренов и самые слабые реокрены с водорасходом до 0,5 л/с) и многоводными (более мощные реокрены).

Последней интересной ситуацией разделения топического пространства в родниках

между типами сообществ является тип *Asellus aquaticus* – *Telmatorpelopia* sp. В каждом из трёх заселенных им родников этот тип оккупирует все наличные микробиотопы.

Таким образом, в плане разделения топического пространства между типами сообществ в родниках мы можем выделить две стратегии: когда тип оккупирует все наличные микробиотопы и когда он сочетается с другими типами более-менее независимо (типы при этом не должны иметь общих дифференцирующих видов).

Первая стратегия осуществляется двумя способами. Тип *Asellus aquaticus* – *Telmatorpelopia* sp. населяет довольно однородные в плане экологических условий родники, поэтому все варианты сочетаний факторов среды потребляются одним и тем же комплексом доминантов за счёт их собственной экологической толерантности. Тип *Potamophylax nigricornis* – *Baetis rhodani* – *Cnetha* spp. населяет более разнородные по экологическим условиям водоёмы, и обитание во всём спектре условий достигается этим типом за счёт разных сочетаний содоминантов [Ивановский 2008 а].

Вторая стратегия присуща типам, обитающим в родниках с очень контрастными условиями (ситуации, когда гелокрены переходят в реокрены). В таких случаях типы очерчены более чётко и плавные переходы между типами обычно отсутствуют. К таковым относятся *Ptychoptera* spp. – *Euglesa* spp. – *Beraea pullata* и функционально аналогичный вариант *Pedicia rivosa* – *Euglesa* spp. – *Crunoecia irrorata*.

Наконец, для оставшихся типов характерен промежуточный вариант. Типы *Nemurella pictetii* – *Euglesa* spp., *Plectrocnemia conspersa* – *Euglesa* spp., *Euglesa* spp. и *Stenophylax lateralis* могут формироваться в маловодных биотопах, при этом они более-менее чётко отграничены от других типов сообществ. При формировании в многоводных родниках они имеют тенденцию плавно переходить в центральный тип *Potamophylax nigricornis* – *Baetis rhodani* – *Cnetha* spp.

Заключение

Приведённая нами классификация сообществ родникового макрозообентоса удовлетворительно описывает наблюдаемое разнообразие сообществ в соответствии с тремя основными абиотическими факторами: типом субстрата, водорасходом, скоростью течения. Однако вопросы, связанные с существованием функционально эквивалентных, но различных в таксономическом плане типов сообществ требуют дальнейших исследований.

ЛИТЕРАТУРА:

1. Бурковский И.В. Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем. М.: Т-во научных изданий КМК, 2006.
2. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша / Пер. с англ. М.: Мир, 1988.
3. Ивановский А.А. Структура сообщества макрозообентоса родниковых ручьёв (на примере водотоков Голицынского лесопарка) // Экология в меняющемся мире: материалы конф. молодых учёных, 24-28 апреля 2006 г. Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2006. С. 80-82.
4. Ивановский А.А. Закономерности дифференциации локальных сообществ родникового макрозообентоса внутри микробиотопа // Материалы докладов XV Международной конференции студентов, аспирантов и молодых учёных «Ломоносов». Секция «Биология». М.: Изд-во МГУ; СП «Мысль», 2008 а. 1 электрон. опт. диск (CD-ROM). С. 4.
5. Ивановский А.А. Типы сообществ макрозообентоса в пределах одного макрореокрена // Эко-системы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана: лекции и материалы докладов Всеросс. школы-конференции. Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина, 18-21 ноября 2008 г. Ярославль: Изд-во ООО «Ярославский печатный двор», 2008 б. С. 151-153.
6. Ивановский А.А. Ассамблеи макрозообентоса в родниках Пензенской области // Вестник МГУ. Серия Биология. (в печати)
7. Кучерук Н.В. Сублиторальный бентос североперуанского апвеллинга // Экология фауны и флоры прибрежных зон океана. М.: ИО АН СССР, 1985. С. 14-31.

8. Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности. М.: Логос, 2001.
9. Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем / Под ред. д.б.н. В.А. Абакумова. СПб: Гидрометеоздат, 1992.
10. Чертопруд М.В. Родниковые сообщества макробентоса Московской области // Журнал общей биологии. 2006. Т. 67. № 5. С. 376-384.
11. Cantonati M., Gerecke R., Bertuzzi E. Springs of the Alps – sensitive ecosystems to environmental change: from biodiversity assessments to long-term studies // Hydrobiologia. 2006. V. 562. P. 59-96.
12. Gray D.P. Braided river springs: distribution, benthic ecology and role in the landscape: Thesis...Master of Science in Ecology. University of Canterbury, 2005.
13. Ilmonen J., Paasivirta L. Benthic macrocrustacean and insect assemblages in relation to spring habitat characteristic: patterns in abundance and diversity // Hydrobiologia. 2005. V. 533. P. 99-113.
14. Lindegaard C., Thorup J., Bahn M. The invertebrate fauna of the moss carpet in the Danish spring Ravnkilde and its seasonal, vertical, horizontal distribution // Archiv fur hydrobiologie. 1975. V. 75. P. 109-139.
15. Thienemann A. Hydrobiologische Untersuchungen an Quellen (I-IV) // Archiv fur Hydrobiologie. 1922. V. 14. P. 151-190.
16. Wood P.J., Gunn J., Smith H., Abas-Kutty A. Flow permanence and macroinvertebrate community diversity within groundwater dominated headwater streams and springs // Hydrobiologia. т 2005. V. 545. P. 55-64.