

УДК 574.587(285.2–571.642)

В.С. Лабай*

Научно-исследовательский институт опережающего развития
Сахалинского государственного университета,
693008, г. Южно-Сахалинск, ул. Ленина, 290

МАКРОЗООБЕНТОС МАЛЫХ РАВНИННЫХ ОЗЕР ОСТРОВА САХАЛИН

По результатам бентосных съемок в малых озерах острова Сахалин в 1994–2012 гг. описаны состав, структура и сезонная динамика количественных показателей макрозообентоса. Разнообразие донных сообществ малых озер обычно соответствует биотопическому разнообразию и снижается по мере уменьшения размеров водоема. Смена сообществ и сезонных фаз определяются особенностями биологии доминирующих видов. В сезонном развитии донных сообществ выделяются три фазы: зимняя, весенне-раннелетняя и позднелетне-осенняя.

Ключевые слова: макрозообентос, малое озеро, сообщество, сезонная изменчивость, трофическая характеристика, Сахалин.

Labay V.S. Macrozoobenthos of small lowland lakes of Sakhalin Island // *Izv. TINRO*. — 2015. — Vol. 183. — P. 145–155.

Species composition, structure and seasonal dynamics of macrozoobenthos in small lakes of Sakhalin Island are considered on the data of benthic surveys conducted in 1994–2012. Features of the bottom fauna are determined by the lakes origin, their connection with other water bodies, biotic and abiotic conditions. The faunas of the lakes of northern Sakhalin are distinguished by the highest similarity. Generally, variety of benthic communities in small lakes corresponds to their biotope diversity and reduces with the size of lakes decreasing. The most typical benthic communities are those ones of the coastal belt of rigid plants, of the belt of pondweed, and profundal community of the open water area; the latter only is observed in very small lakes. Seasonal dynamics of the benthic communities is defined by biology of a few key species which dominate the whole year round. For example, seasonal dynamics of the profundal community in small floodplain lakes is determined mainly by generative dynamics of one species of chironomid: *Chironomus* gr. *plumosus*. Three phases could be traced in the seasonal succession: i) winter; ii) spring and early summer; iii) late summer and autumn. They change under influence of seasonal events as spring flood, summer low water, ice formation, or mass fish migration (reaction of benthic communities on fish migration is adaptive, not catastrophic). Food web of the benthic communities in small lakes is based on autochthonous organic matter of phytoplankton, phytobenthos and phytoplankton settled to the bottom. Benthic communities of floodplain lakes play important role in preserving of rheophilic fauna during catastrophic floods.

Key words: macrozoobenthos, small lake, benthic community, seasonal dynamics, trophic status, Sakhalin.

* Лабай Вячеслав Степанович, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: v.labaj@yandex.ru.

Labay Vyacheslav S., Ph.D., leading researcher, e-mail: v.labaj@yandex.ru.

Введение

На территории о. Сахалин насчитывается 16120 озер общей площадью 1004 км². Подавляющее их большинство имеет площадь зеркала менее 0,4 км². Все они различаются по происхождению: выделяются озера лагунные, дельтовые, пойменные и горные (Лабай и др., 2014). Оставив в стороне горные озера, все прочие малые равнинные озера можно характеризовать рядом общих черт: они пресны, богаты водной растительностью, быстро заиливаются и превращаются в болота (Онищенко, 1987; Сахалинская область ..., 1994). Важной особенностью внутренних водоемов о. Сахалин различного происхождения, как сточных, так и бессточных, является выраженная сезонность гидрологических и биологических процессов.

Несмотря на широкую распространенность малых озер, макрозообентос их изучен довольно слабо. Имеется лишь краткая характеристика некоторых малых озер северного Сахалина, а также описание сезонной изменчивости макрозообентоса пойменного озера р. Лютога (Лабай, 1996, 2014). Вместе с тем малые озера играют существенную роль в функционировании экосистем о. Сахалин.

Цель данной работы — описание состава, структуры, распределения и сезонной динамики макрозообентоса малых озер о. Сахалин.

Материалы и методы

Материалом для настоящей работы послужили сборы гидробиологических экспедиций Южно-Сахалинского государственного педагогического института (1994–1996 гг.) и СахНИРО (1996–2012 гг.), пробы, собранные лично автором и его коллегами в течение 1991–2012 гг. из различных водоемов, и накопленные к настоящему времени литературные и архивные данные по бентосу внутренних водоемов о. Сахалин. Данные о местах отбора проб, количестве сделанных разрезов и станций приведены в табл. 1. Всего в озерах и озерных системах на 37 станциях было отобрано и обработано 267 проб.

Таблица 1

Объем собранного и обработанного материала

Table 1

Volume of collected and processed samples

Водоем	Год	Сезон	Кол-во станций	Кол-во проб
Малые озера бассейна оз. Сладкого	1994	Лето	2	6
Козинские озера (северо-западный Сахалин)	1994	Лето	1	6
	1995	Лето	1	4
Оз. Придорожное близ пос. Рыбное (северо-западный Сахалин)	1995	Лето	1	10
Оз. Светлое близ пос. Рыбное (северо-западный Сахалин)	1995	Лето	2	6
Оз. Светлое бассейна р. Лангры	1995	Лето	1	6
Безымянное озеро (близ р. Чингай)	1996	Лето	1	5
Безымянное озеро (бассейн оз. Эрри)	1996	Лето	1	5
Оз. Червячное (бассейн оз. Тунайча)	2002	Лето	–	19
Безымянное озеро (близ пос. Москальво)	2009	Лето (июль)	5	24
Пойменное озеро р. Тымь близ пос. Чир-Унвд	2010	Лето (июнь-июль)	3	24
Пойменное озеро р. Лютога близ пос. Воскресеновка	2011	Апрель	2	16
		Май	2	16
		Июнь	2	16
		Июль	2	16
		Август	2	16
		Сентябрь	2	16
		Октябрь	2	16
		Ноябрь	2	16
	Декабрь	1	8	
	2012	Январь	1	8
Март		1	8	

Пробы бентоса в профундали отбирались малой моделью дночерпателя Ван-Вина (0,025 м²) с борта лодки (в теплый период года) или с поверхности льда (зимой). На литорали пробы бентоса отбирались бентометром Леванидова (0,16 м²) только в безледный период — с апреля по ноябрь.

Извлеченные и определенные организмы пересчитывали, затем обсушивали на фильтровальной бумаге до исчезновения влажного пятна и взвешивали на электронных весах с точностью до десятых долей миллиграмма. В последующем количественные данные пересчитывали на квадратный метр.

В качестве показателя «средневстреченной» биомассы вида был использован «коэффициент обилия» (*KO*), предложенный В.Ф. Палием (1961), как произведение относительной биомассы вида (*B*) на его встречаемость (*ЧВ*). Относительная *B* вида далее везде понимается как выраженное в процентах отношение *B* вида к суммарной *B* пробы или станции. Вид относили к доминирующим, если значение *KO* составляло 10000–1000; характерным I порядка — 1000–100; характерным II порядка — 100–10; второстепенным I порядка — 10–1; второстепенным II порядка — менее 1.

Для сравнения фауны высших раков выделенных районов использован коэффициент Сёрнсена (География ..., 2002): $I_{xy} = \frac{2c \cdot 100}{a + b}$, где *c* — количество общих видов в районах *x* и *y*; *a* и *b* — количество видов в районах соответственно *x* и *y*.

При выделении сообществ гидробионтов на станциях *x* и *y* использовали индекс сходства ($C_{x,y}$, %), предложенный впервые Я. Чекановским (География ..., 2002): $C_{xy} = \sum (MIN p_x, p_y)$, где *p* — доля данного вида в общей биомассе на станциях соответственно *x* и *y*, %. Пробы считались отобранными из одного сообщества при превышении значения индекса 40 %. Кластеризацию исходных матриц осуществляли по методу невзвешенных парно-групповых средних (unweighted pair-group average) (Дюран, Оделл, 1977). Выделенные кластеры топографически совмещали и именовали сообществами организмов по видам, имеющим наибольшую среднюю биомассу и частоту встречаемости (Petersen, 1918).

Для оценки видового разнообразия донных сообществ использовался индекс видового разнообразия Шеннона-Уивера (География ..., 2002): H_N — для численности и H_B — для биомассы.

Результаты и их обсуждение

Малые озера северного Сахалина схожи между собой по составу донного населения (рис. 1). Наиболее близки между собой (с уровнем сходства более 50 %) водоемы, входящие в бассейн более крупных водоемов — озерных систем или рек — и соединенные с ними протоками. Данные водоемы обладают рядом общих черт: обычно гумидная, «торфяная» вода, песчано-илистый грунт, наличие выраженного пояса «ригидной» полупогруженной растительности, представленной восковницей *Myrica tomentosa*, хвощом *Equisetum fluviatile* или камышом *Scirpus tabernoemontani*.

Общие элементы в донной фауне озер северного Сахалина — водяные ослики *Asellus levandovororum*, мелкие двустворчатые моллюски рода *Euglesa* (*Cyclocalyx*), некоторые виды малощетинковых червей, личинки комаров-звонцов *Chironomus* gr. *plumosus*, *Glyptotendipes* gr. *gripekoveni* и др., личинки стрекоз *Aeschna grandis*, личинки ручейников рода *Molanna* и др.

Фауна прочих равнинных озер довольно заметно различается по водоемам. Это объясняется различиями в видовом составе макрозообентоса бассейнов, к которым принадлежат озера, разницей в их происхождении и совокупности абиотических и биотических условий. Например, практически во всех «рыбных» озерах острова встречаются крупные двустворчатые моллюски рода *Kunashiria*, имеющие временно паразитирующую на рыбах личинку глохидий и поэтому отсутствующие в «безрыбных» озерах. Наблюдаются различия в фауне десятиногих раков из разных частей острова: в озерах северной части острова десятиногие раки представлены речным раком *Cambaroides schrenckii*, а в озерах южной и средней частей острова его заменяет

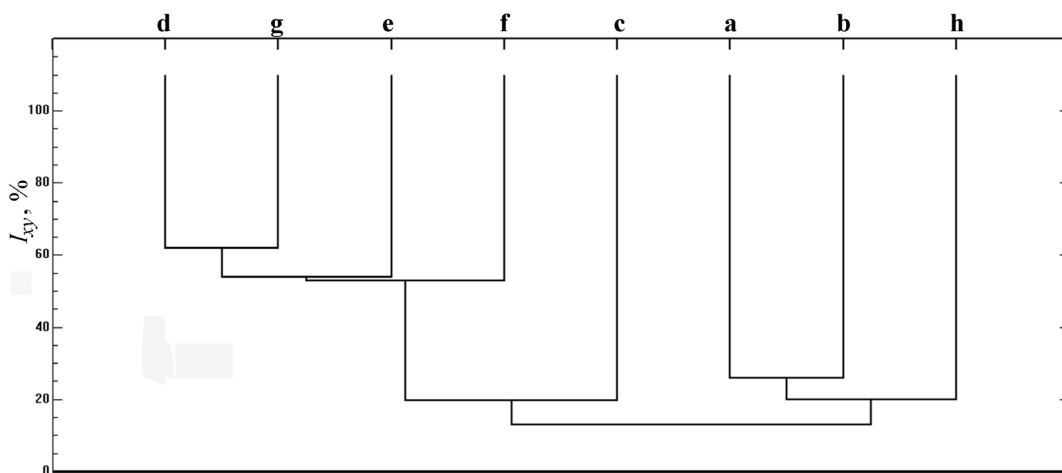


Рис. 1. Дендрограмма видового сходства макрозообентоса по индексу Сёренсена (I_{xy}) некоторых малых равнинных озер о. Сахалин: *a* — пойменное озеро бассейна р. Лютога; *b* — пойменное озеро р. Тымь; *c* — безымянное озеро близ пос. Москальво; *d* — малые озера бассейна оз. Сладкого; *e* — Козинская группа озер (северо-западный Сахалин); *f* — безымянное озеро бассейна р. Чингай; *g* — безымянное озеро бассейна оз. Эрри; *h* — оз. Червячное (бассейн оз. Тунайча)

Fig. 1. Dendrogram of species composition similarity for macrozoobenthos of some small lowland lakes of Sakhalin Island, by Sorensen index (I_{xy}): *a* — floodplain lake in the Lyutoga River basin; *b* — floodplain lake in the Tym River basin; *c* — nameless lake near Moskalvo village; *d* — small lakes in Lake Sladkoe basin; *e* — Kozinskaya group of lakes (northwestern Sakhalin); *f* — nameless lake in the Chingay River basin; *g* — nameless lake in Lake Herri basin; *h* — Lake Chervyachnoe in Lake Tunaycha basin

пресноводная креветка *Palaemon paucidens*. В малых озерах, имеющих лагунное происхождение, обычны бокоплавы *Eogammarus kygi* и мизиды *Neomysis awatschensis*.

Разнообразие донных сообществ малых озер обычно соответствует биотопическому разнообразию. Стандартно в малых водоемах острова выделяются сообщества открытого песчаного побережья, поясные биотопы растительности (биотопы пояса «ригидной» растительности, пояс рдестов, реже — сфагновый пояс), биотоп илистой профундали.

Типичный пример такого поясного распределения донных сообществ в малых озерах северо-западного Сахалина (Лабай, 1996) — оз. Светлое в бассейне р. Лангры. Все сообщества макрозообентоса можно разделить на два типа: сообщества прибрежных зарослей и моланно-аселловые сообщества основной акватории.

Сообщества прибрежных зарослей имеют поясное распределение. У берега располагается сфагново-тростниковое сообщество либо сообщество прибрежных зарослей восковника. В первом сообществе видовой состав зообентоса обеднен, наиболее массовы водяные ослики *A. levanidovorum* (0,306–1,113 г/м²). Обычны личинки хирономид, стрекоз и ручейников сем. Limnephelidae. В прибрежных зарослях восковника опушенного также преобладают водяные ослики (до 87 г/м²). Характерными представителями сообщества являются личинки ручейников *Holocentropus*, *Molanna*, *Mystacides*, *Oligotricha*, *Phryganeidae*, личинки стрекоз, поденок сем. Neptageniidae, хирономид. В озерах с песчаным дном тростниковое сообщество сменяется по мере удаления от берега камышовым. Здесь также преобладают водяные ослики (0,50 г/м²) и личинки хирономид (0,19 г/м²). Обычны также личинки ручейников *Sugnus*, *Molanna*, *Mollanodes*, *Oligotricha*, *Mystacides* и малощетинковые черви тубифициды.

Состав и количественное развитие зарослевой фауны чрезвычайно изменчивы, что обусловлено непостоянством условий существования фитофильных животных, а также особенностями их жизненных циклов. Их жизнь связана с жизнью растения, которое они используют как субстрат для откладки яиц, как жилище и как источник

пищи (потребляется само растение, но чаще перифитон и детрит на нем). По мере роста растений и увеличения их общей поверхности увеличивается абсолютное количество животных на единицу площади (Родина, 1958, 1959; Гаевская, 1966; Бентос ..., 1980). Таким образом, наблюдаются типично консортивные связи между водными растениями и животными. Рассматриваемые сообщества зарослей по сути являются фитоконсорциями (Беклемишев, 1951; Раменский, 1974).

На открытой акватории озер преобладают личинки ручейников *Molanna* (0,16–0,70 г/м²) и водяные ослики (0,28–1,00 г/м²). Массовыми видами являются личинки ручейников *Mystacides* и личинки хирономид. В озерах с песчаным дном на глубине более 1,1 м к доминирующим видам добавляются мелкие двусторчатые моллюски *Euglesa* (до 0,43 г/м²) (Лабай, 1996).

В пойменных озерах наблюдается аналогичная смена биотопов. Например, в пойменном озере р. Тымь близ пос. Чир-Унвд (длина около 600 м при ширине до 70 м) у берега на глубине до 0,7 м выражен пояс «ригидной» растительности, представленной преимущественно хвощом *Equisetum*, реже — элеохарисом *Eleocharis* и осокой *Carex*, грунт дна представлен дерновиной. С увеличением глубины до 0,8–0,9 м его сменяет пояс рдестов *Potamogeton natans*, грунт — серый ил. На открытой акватории озера на изобате 1,3 м макрофиты отсутствуют, дно выстлано серым илом.

По дендрограмме сходства (рис. 2) выделено 7 основных сообществ макрозообентоса. Первое из выделенных сообществ *Boreoelona contortrix ussuriensis* + *Epitheca bimaculata*, соответствующее кластеру L1–L3 (рис. 2), локализовано на дерновине в зарослях хвоща, элеохариса и осоки на глубине 0,40–0,45 м и представлено 13 видами и формами донных организмов. Среди них широкое распространение получили личинки двукрылых, составившие 71,6 % от суммарной численности макрозообентоса. Из них массовыми видами являются личинки хирономид рода *Polypedilum*, *Glyptotendipes* gr. *paripes*. Основу биомассы здесь создают брюхоногие моллюски *B. contortrix ussuriensis* (58,7 %) и хищные личинки стрекоз *E. bimaculata* (14,3 %) (табл. 2).

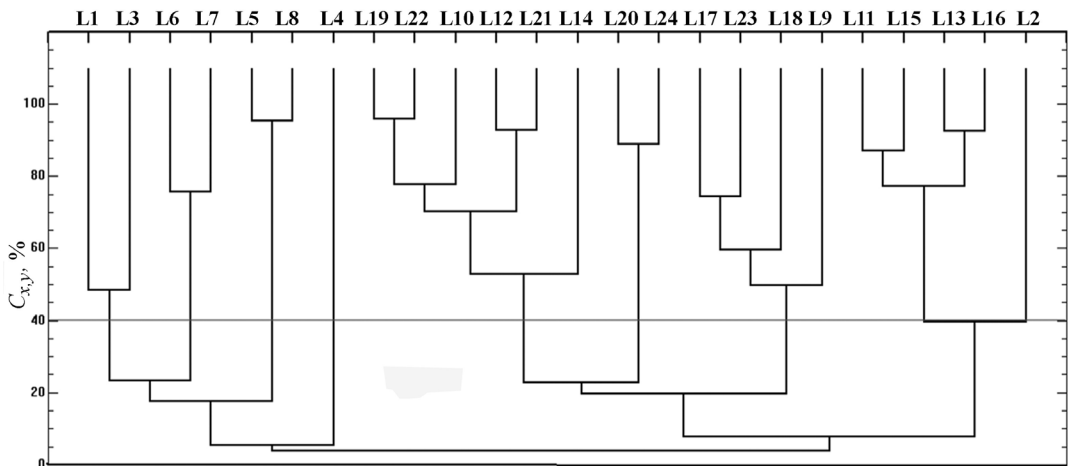


Рис. 2. Дендрограмма центического сходства станций макрозообентоса пойменного озера р. Тымь по индексу Чекановского (C_{xy})

Fig. 2. Dendrogram of cenosis similarity for macrozoobenthos samples from the floodplain lake in the Tym River basin, by Czekanowski index (C_{xy})

Следующее рассматриваемое сообщество *Lymnaea kafanovi* + *Epitheca bimaculata*, описанное по кластеру L6–L7 (рис. 2), как и предыдущее, локализуется на дерновине в зарослях хвоща и элеохариса на глубине 0,5 м. В данном сообществе зарегистрировано 14 видов и форм беспозвоночных (табл. 2). Как и в первом сообществе, здесь основу видового состава и численности создают личинки двукрылых, главным образом *G. gr. paripes*, род *Polypedilum*; по биомассе доминируют крупные брюхоногие моллюски *L. kafanovi* и личинки стрекоз *E. bimaculata*. Помимо этих фоновых видов в сообществе часто встречаются, иногда в значительных количествах, малощетинковые черви.

Структурные характеристики сообществ макрозообентоса пойменного озера р. Тымь

Structural characteristics of macrozoobenthos communities in the floodplain lake of the Tym River

Параметр	Сообщества							
	<i>Voreolona contortrix ussuriensis</i> + <i>Epithesa bimaculata</i>	<i>Lymnaea kajanovi</i> + <i>Epithesa bimaculata</i>	<i>Epithesa bimaculata</i>	Oligochaeta	<i>Tanypus kraatzi</i> + Oligochaeta	<i>Chironomus</i> gr. <i>plumosus</i>	<i>Donacia</i> sp. + Oligochaeta	
Глубина, м	0,40–0,45	0,50	0,50–0,60	0,80–1,30	1,30	0,90–1,30	0,50–0,80	
Преобладающий тип грунта	Дерновина	Дерновина	Дерновина	Серый ил	Серый ил	Серый ил	Серый ил	
Характеристика растительности	Хвоц, элеохарис, осока	Хвоц, элеохарис	Хвоц, элеохарис	Заросли рдестов и открытая акватория	Открытая акватория	Открытая акватория и небольшие заросли рдестов	Пояс рдестов и небольшие заросли хвоца, элеохариса, осоки	
Длина видового списка, <i>S</i>	13	14	5	7	2	7	12	
<i>N</i> , экз./м ²	396,0 ± 38,3	308,0 ± 36,0	67,0 ± 6,4	778,0 ± 93,2	200,0 ± 19,2	378,0 ± 40,6	757,0 ± 81,8	
<i>B</i> , г/м ²	2,908 ± 0,318	15,193 ± 1,811	0,645 ± 0,066	1,504 ± 0,206	0,387 ± 0,038	2,481 ± 0,254	4,874 ± 0,542	
<i>B</i> доминант, %	73,1	92,6	96,3	87,9	100	64,2	92,6	
<i>H_N</i> , бит/экз.	1,80	2,04	1,33	0,63	0,69	1,65	1,54	
<i>H_B</i> , бит/г	1,34	0,83	0,20	0,51	0,43	1,16	0,72	

Примечание. *N* — численность (плотность), *B* — биомасса, *H* — индекс видового разнообразия Шеннона-Уивера.

Сообщество с монодоминантой *E. bimaculata*, выделенное по кластеру L5–L8 (рис. 2), характеризуется низкими показателями обилия. Данное сообщество локализуется на дерновине в зарослях хвоца и элеохариса на глубине от 0,5 до 0,6 м. Как и в представленных выше сообществах, здесь широкое распространение получили мирные личинки хирономид рода *Polypedilum* и *G. gr. paripes*, составивших 54,1 % общей численности бентоса. Основу биомассы создавали хищные личинки стрекоз *E. bimaculata* (табл. 2).

Сообщество мягких грунтов с доминированием олигохет, выделенное по кластеру L19–L14 (рис. 2), включает станции, расположенные в сублиторали (пояс рдестов) и профундали пойменного озера (открытая акватория), где основным грунтом является серый ил, глубина варьирует от 0,8 до 1,3 м. Бентос станций, расположенных в зоне гипераккумуляции органического вещества, отличается низким видовым разнообразием ($H_N = 0,63$ бит/экз.) и представлен видами, способными переносить дефицит кислорода. Как следствие, определяющей группой в сообществе становятся олигохеты. К значимым видам относятся хищные личинки хирономид *Tanypus kraatzi* и мокрецов сем. *Ceratopogonidae*, составившие 9,5 % общей численности донных организмов и 10,0 % их общей биомассы. Кроме вышеперечисленных видов

и групп беспозвоночных, в сообществе в незначительном количестве встречались типичные для данного биотопа личинки хирономид-минеров *G. gr. paripes*, псаммопелофильные *Polypedilum sordens*, *Cricotopus gr. obnixus* и *Parachironomus arcuatus*, предпочитающие стоячие водоемы и живущие на растениях и в илу с богатой примесью детрита.

Сообщество *Tanytus kraatzi* + *Oligochaeta*, соответствующее кластеру L20–L24 (рис. 2), характеризуется еще более низкими качественными и количественными показателями, чем предыдущее сообщество (табл. 2). Оно оккупирует серые илы в открытой акватории пойменного озера на глубине 1,3 м.

Монодоминантное сообщество *Chironomus gr. plumosus* отличалось обедненным видовым составом (7 видов) и низкими показателями обилия макрозообентоса, так как основным биотопом здесь на глубине 0,9–1,3 м является серый ил. Сообщество формируется в профундали озера, что неблагоприятно сказывается на его качественных и количественных показателях (табл. 2). В категорию субдоминантов вошли личинки хищных хирономид *T. kraatzi*, *Propsilocerus jacuticus* и малощетинковые черви.

Сообщество *Donacia* sp. + *Oligochaeta*, выделенное по кластеру L11–L2 (рис. 2), локализуется в поясе рдестов и, реже, в зарослях хвоща, элеохариса и осоки. В сообществе доминируют личинки жуков-листоедов *Donacia*, минирующих водную растительность, и малощетинковые черви (табл. 2). Помимо вышеперечисленных групп в фауне зарослей макрофитов массовое развитие получают личинки хирономид, преимущественно *G. gr. paripes* и *Chironomus carbonarius*.

Наибольшее видовое разнообразие ($H_N = 1,80–2,04$ бит/экз.) наблюдается в сообществах с доминированием фитофильных брюхоногих моллюсков *B. contortrix ussuriensis*, *L. kafanovi* и личинок стрекоз *E. bimaculata*, которые локализуются в прибрежье на дерновине в зарослях хвоща, элеохариса и осоки на глубине от 0,4 до 0,5 м. Наибольшая плотность зообентоса (757–778 экз./м²) зарегистрирована в сообществах с доминированием пелофильных олигохет и личинок жуков-листоедов рода *Donacia*, расположенных в сублиторали (пояс рдестов) и профундали пойменного озера (открытая акватория), где основным биотопом является серый ил, а высокие значения биомассы — 15,193 г/м² — отмечены в сообществе с доминированием гастропод *L. kafanovi* и личинок стрекоз *E. bimaculata*, расположенном на дерновине в зарослях хвоща и элеохариса на глубине до 0,5 м.

Обнаруженная закономерность соответствия донных сообществ биотопическому разнообразию исчезает по мере уменьшения размеров водоема. Типичным примером являются малые озера песчаных прибрежий северо-западного Сахалина, в частности безымянное озеро близ пос. Москальво. Такие озера являются финальным результатом эволюции лагунных водоемов после потери связи с морским побережьем. Постоянное ветровое перемещение песчаных наносов приводит к тому, что илистая профундаль, типичная для большинства пресноводных озер, в таких водоемах отсутствует. Поясность в распределении водной растительности неполная. Вдоль берега в виде отдельных куртин представлен пояс «ригидной» растительности — преимущественно камыш *S. tabernoemontani*. При увеличении глубины его сменяют редкие заросли рдеста *P. natans*. Основная акватория озера (в том числе значительная часть береговой линии) свободна от зарослей водной растительности.

Хотя в этом озере (диаметр около 40 м) отмечено наличие как минимум трех биотопов (пояс «ригидной» растительности, заросли рдестов, открытая акватория), они заселены одним и тем же сообществом с доминантой водяных осликов *A. levanidovorum* и малощетинковых червей (табл. 3). Несмотря на то что количественные показатели макрозообентоса и относительная представленность доминант возрастали от открытой акватории водоема к зарослям «ригидной» растительности и далее к зарослям погруженной растительности, наибольшие структурные индексы характеризовали именно открытую акваторию озера, донное сообщество которой, видимо, является исходным для малых песчаных озер северного Сахалина.

Сравнительная характеристика макрозообентоса различных донных биотопов
малого безымянного озера близ пос. Москальво

Table 3

Comparative characteristics of macrozoobenthos from various bottom habitats
in the small nameless lake near Moskalvo village

Параметр	<i>Asellus levanidovorum</i> + Oligochaeta	Oligochaeta + <i>Asellus</i> <i>levanidovorum</i>	<i>Euglesa inflata</i> + <i>Asellus</i> <i>levanidovorum</i> + Oligochaeta
Локализация	Открытая акватория	Заросли «ригидной» растительности	Заросли погруженной растительности
Глубина, м	0–1,0	0–0,3	1,0
Грунт	Песок	Песок	Песок + ил
<i>S</i>	20	24	21
<i>N</i> , экз./м ²	402 ± 46	2150 ± 214	3367 ± 325
<i>B</i> , г/м ²	1,238 ± 0,180	3,816 ± 0,423	14,786 ± 1,435
<i>KO</i>	7684	9312	9650
<i>B</i> _{доминант} , %	71,4	80,6	93,6
<i>H_N</i> , бит/экз.	1,89	1,59	1,53
<i>H_B</i> , бит/г	1,70	1,43	1,12

Примечание. *S* — длина видового списка, *N* — численность (плотность), *B* — биомасса, *KO* — коэффициент обилия, *H* — индекс видового разнообразия Шеннона-Уивера.

Схожие закономерности наблюдаются в малых пойменных озерах. Пойменное озеро р. Лютога близ с. Воскресеновка характеризуется длиной до 200 м при ширине до 50 м. Озеро имеет подковообразную форму и соединено с основным руслом узкой мелкой протокой. У пологого берега на глубине до 0,5 м выражен пояс «ригидной» растительности, представленный хвощом *Equisetum*, который в период летней межени расположен выше уровня воды, грунт дна представлен дерновиной. На открытой акватории на изобате до 2,5 м макрофиты отсутствуют, дно выстлано серым илом. В озере выделяются только два сообщества — литоральное с преобладанием пресноводных креветок и профундально-литоральное с доминантой личинок хирономид *C. gr. plumosus* и *Glyptotendipes* var. Литоральное сообщество проявляется только в паводковый период, когда ракообразные мигрируют в пойменное озеро, избегая паводкового сноса (Лабай, 2014). Таким образом, большую часть года, несмотря на наличие разных биотопов, в озере наблюдается единственное донное сообщество.

Сезонная изменчивость макрозообентоса наиболее полно изучена для описанного выше пойменного озера р. Лютога (Лабай, 2014). На динамику макрозообентоса оказывает влияние комплекс абиотических и биотических факторов. Озеро характеризуется значительными (до 1,6 м) сезонными изменениями уровня. Межень отмечается зимой и в первой половине августа. Весенний максимум, обусловленный половодьем, наблюдается в мае и июне, а осенний — в октябре. Ледовый покров держится с ноября по апрель.

В теплый период года поверхностный слой воды в озере прогреет более нижнего, в холодный — наоборот. Нижний слой в течение всего периода мониторинга характеризовался дефицитом кислорода, более выраженным в холодный период года (Лабай, 2014).

Период высокой численности ихтиоцена начинается в апреле. В этом месяце основу сообщества рыб формирует девятиглая китайская колюшка *Pungitius sinensis*. В мае численность рыб продолжает возрастать за счет миграции сахалинской красноперки *Tribolodon sachalinensis* и дальневосточного бычка *Gymnogobius urotaenia*. Пик численности в июне обусловлен массовым появлением японской малоротой корюшки *Hypomesus nipponensis* при снижении обилия прочих видов. В июле и августе, когда японская малоротая корюшка скатывается из озера, численность резко снижается, ее основу формирует сахалинская красноперка, создающая высокую биомассу рыб в это время. К началу осени численность рыб в озере резко снижается и остается низкой до зимы (Лабай, 2014).

В течение года плотность макрозообентоса на литорали и в профундали изменяются асинхронно. На литорали высокая численность определяется массовым разви-

тием двукрылых (преимущественно личинок хирономид) в конце лета и в переходный осенне-зимний период. Периоды повышенной плотности обусловлены не столько собственными изменениями литорального сообщества, сколько периодами опускания уровня воды, когда собственное сообщество профундали на время совмещалось с литоральным. В профундали выделяется три периода высокой численности (рис. 3). Весной в массе развиваются личинки хирономид *C. gr. plumosus*, *Glyptotendipes* var. и малощетинковые черви. В конце лета наиболее значимы личинки хирономид *C. gr. plumosus* и *Glyptotendipes* var. В начале зимы вновь обильны малощетинковые черви и личинки хирономид. Следовательно, малощетинковые черви характеризуются массовым развитием в переходные периоды — весной и в конце осени — начале зимы (Лабай, 2014).

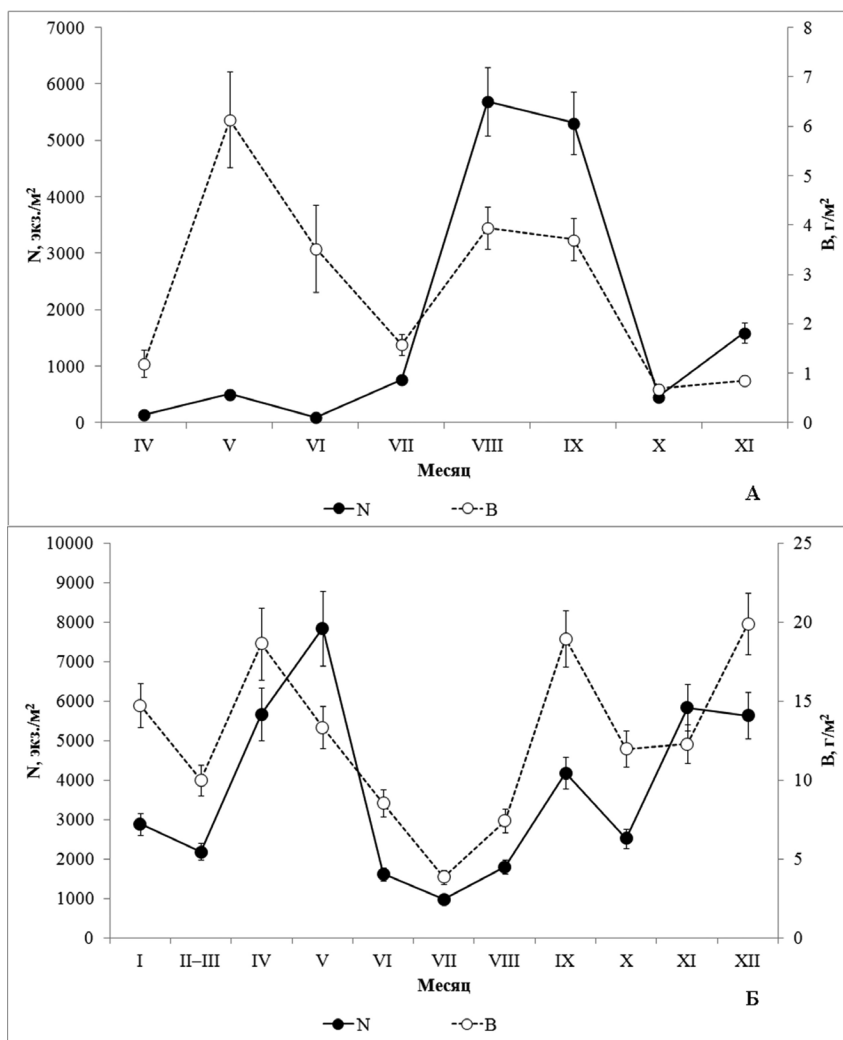


Рис. 3. Сезонная изменчивость численности и биомассы макрозообентоса пойменного озера р. Лютога: А — литораль; Б — профундаль

Fig. 3. Seasonal dynamics of macrozoobenthos abundance and biomass in the floodplain lake of the Lyutoga River: A — littoral zone; Б — profundal zone

На литорали повышенная биомасса отмечалась весной, когда ее основу формировали мигрирующие ракообразные — пресноводные креветки *P. paucidens*, — и во второй половине лета, когда основной вклад в общую биомассу вносили личинки хирономид (рис. 3). Таким образом, пойменные озера играют важную роль в сохранении реофильной фауны во время катастрофических паводков. В профундали наблюдалось три периода повышения биомассы, соответствующие таковым для численности (Лабай, 2014).

На литорали, несмотря на рост биомассы макрозообентоса летом, этот период четко идентифицируется как переходный. В это время наблюдается максимальный индекс видового обилия (Лабай, 2014). Данное явление обусловлено летней меженью, когда пограничная зона профундального сообщества совмещается с литоралью и проявляется «краевой эффект». Смены формаций в конце осени и в начале весны совпадают с началом и концом формирования ледового покрова. Периоды устойчивого существования собственно литорального сообщества приходятся на весну и осень, когда на литорали преобладают вагильные ракообразные — пресноводные креветки и мизиды. В эти периоды литоральное сообщество пойменного озера сходно с таковыми крупных озер о. Сахалин (Лабай, Роготнев, 2005; Планктон ..., 2010).

В профундали временные переходные периоды характеризуют май, июль и осень (октябрь, ноябрь). В зимне-весеннюю фазу доминантой донного сообщества профундали являются личинки хирономид *C. gr. plumosus*, а в начале и в конце этой фазы — также и малощетинковые черви. В первую и вторую летние фазы доминируют исключительно личинки хирономид *C. gr. plumosus* (Лабай, 2014).

Смена формаций в профундали определяется преимущественно генеративной динамикой одного вида — личинок хирономид *C. gr. plumosus* (Лабай, 2014). Такое явление характерно для профундали крупных озер южного Сахалина. В то же время характерная для sublиторали крупных озер сезонная смена донных сообществ (Планктон ..., 2010) в пойменном озере отсутствует.

Наблюдается резкое падение всех составляющих донного сообщества в июле. В этом месяце в пойменное озеро мигрируют многие виды рыб, прежде всего дальневосточные красноперки рода *Tribolodon*. Данные виды — активные бентофаги, что предопределяет вылет хирономид до захода красноперок в озеро. Следовательно, донное сообщество, как элемент экосистемы пойменного озера, адаптировано к сезонным изменениям в ихтиоценозе (Лабай, 2014).

Трофическая структура донных сообществ озер также определяется их биотопическим разнообразием. Например, в пойменном озере р. Тымь в зарослях хвоща по биомассе преобладают фитодетритофаги-собиратели (62 %) и хищники-хвататели (35 %). При увеличении глубины в поясе рдестов также преобладали фитодетритофаги-собиратели (63 %), однако субдоминирующей группой являлись собирающие детритофаги (30 %). На сером илу в открытой акватории основу биомассы создавали собирающие детритофаги: собирающие детритофаги-фильтраторы (46 %) и собственно собирающие детритофаги (23 %).

В литорали пойменного озера р. Лютога в формировании общей биомассы наиболее значимы только эврифаги (преимущественно пресноводные креветки) и собирающие детритофаги (в основном личинки хирономид и малощетинковые черви). Периоды высокого уровня воды характеризуются преимущественным развитием эврифагов, а периоды межени — преобладанием собирающих детритофагов. В формировании общей биомассы макрозообентоса профундали значимы только собирающие детритофаги (личинки хирономид и малощетинковые черви), которые во все периоды составляли более 99,9 % общей биомассы (Лабай, 2014).

Аналогичное явление снижения многообразия трофических группировок при уменьшении размеров водоема отмечается и для безымянного озера близ пос. Москальво. Здесь во всех биотопах отмечалось преобладание (90 % и более) собирающих детритофагов, к которым относились все ключевые виды донного сообщества (см. выше).

Выводы

Сходство и различие донной фауны малых озер Сахалина обусловлены особенностями происхождения водоемов, их связью с бассейновым водоемом (рекой или более крупным озером), совокупностью биотических и абиотических условий.

Разнообразие донных сообществ малых озер обычно соответствует биотопическому разнообразию и снижается по мере уменьшения размеров водоема, независимо от биотопического разнообразия.

В малых озерах смена сообществ и смена сезонных фаз определяются особенностями биологии малого количества ключевых видов, доминирующих здесь в течение всего года.

В сезонном развитии донных сообществ выделяются три фазы: зимняя, весенне-раннелетняя и позднелетне-осенняя. Смена фаз осуществляется под влиянием сезонных явлений: весенний паводок, летняя межень, становление ледового покрова и заход на нагул рыб из основного бассейна. Реакция водной экосистемы на нагульные миграции рыб является адаптационной, а не катастрофической.

Донные сообщества малых озер существуют за счет переработки автохтонного органического вещества фитобентоса или фитоперифитона и фитопланктона, оседающего на дно.

Автор выражает искреннюю признательность всем сотрудникам лаборатории гидробиологии и лаборатории пресноводных и прибрежных рыб Сахалинского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, принимавшим участие в отборе проб.

Список литературы

- Беклемишев В.Н.** О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюл. МОИП. — 1951. — Т. 56(5). — С. 3–30.
- Бентос Учтинского водохранилища** : сб. статей / под ред. Г.Г. Винберга. — М. : Наука, 1980. — 251 с.
- Гаевская Н.С.** Роль высших водных растений в питании животных пресных водоемов : моногр. — М. : Наука, 1966. — 327 с.
- География и мониторинг биоразнообразия** : моногр. / под ред. Н.В. Лебедева и др. — М. : Изд-во Науч. и метод. центра, 2002. — 432 с.
- Дюран Б., Оделл П.** Кластерный анализ : моногр. — М. : Статистика, 1977. — 128 с.
- Лабай В.С.** Сезонная динамика макрозообентоса пойменного озера р. Лютога (Южный Сахалин) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2014. — Вып. 6. — С. 360–368.
- Лабай В.С.** Сообщества макробентоса «гольяновых» озер северо-западного Сахалина // Тез. науч.-практ. конф. мол. исследователей «Наука сегодня: проблемы и перспективы». Естественное. — Южно-Сахалинск, 1996. — С. 11–12.
- Лабай В.С., Агаманова И.А., Заварзин Д.С. и др.** Водоемы острова Сахалин: от лагун к озерам : моногр. — Южно-Сахалинск : Государственное бюджетное учреждение культуры «Сахалинский областной краеведческий музей», 2014. — 208 с.
- Лабай В.С., Роготнев М.Г.** Состав, структура и сезонная динамика макробентоса озера Тунайча (южный Сахалин) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2005. — Вып. 3. — С. 62–94.
- Онищенко Н.И.** Водные ресурсы Сахалина и их изменения под влиянием хозяйственной деятельности : моногр. — Владивосток : ДВО АН СССР, 1987. — 152 с.
- Палий В.Ф.** О количественных показателях при обработке фаунистических материалов // Зоол. журн. — 1961. — Т. 40, вып. 1. — С. 3–6.
- Планктон и бентос озер Вавайской системы (южный Сахалин) и условия их обитания** : моногр. / В.С. Лабай, Д.С. Заварзин, О.Н. Мухаметова и др. — Южно-Сахалинск : СахНИРО, 2010. — 216 с.
- Раменский Л.Г.** Консорция как структурная единица биогеоценоза // Природа. — 1974. — № 2. — С. 26–35.
- Родина А.Г.** Микробиологические исследования прудов Рыбцово-шемайного питомника (итоги работ 1951–1953 гг.) // Тр. ЗИН АН СССР. — 1959. — Т. 26. — С. 129–219.
- Родина А.Г.** Микроорганизмы и повышение рыбопродуктивности прудов : моногр. — М. : Л. : АН СССР, 1958. — 172 с.
- Сахалинская область. Географический обзор** : моногр. / под ред. В.М. Козынюка. — Южно-Сахалинск : Сахалин. кн. изд-во, 1994. — 233 с.
- Petersen C.G.J.** The sea bottom and its production of fish-food: A survey of the work done in connection with the valuation of the Danish waters from 1883–1917 // Repts. Dan. Biol. Stat. — 1918. — № 25. — P. 1–62.

Поступила в редакцию 29.07.15 г.