

УДК 574.587 УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ ОБЪЕКТОВ

**СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА МАКРОЗООБЕНТОСА
ВЕРХНЕЙ РИТРАЛИ МАЛОЙ «ЛОСОСЕВОЙ» РЕКИ
ЮЖНОГО САХАЛИНА (НА ПРИМЕРЕ р. ОЧЕПУХА)
В БЕЗЛЕДНЫЙ ПЕРИОД****В. С. Лабай (v.labaj@yandex.ru)****Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии» (ФГБНУ «ВНИРО»)****Сахалинский филиал («СахНИРО»)
Россия, г. Южно-Сахалинск, 693023, ул. Комсомольская, 196**

Лабай В. С. Сезонная динамика макрозообентоса верхней ритрали малой «лососевой» реки южного Сахалина (на примере р. Очепуха) в безледный период // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях : Труды «СахНИРО». – Южно-Сахалинск : «СахНИРО», 2022. – Т. 18. – С. 134–153.

Описаны сезонные изменчивость макрозообентоса и ряд донных ассоциаций сообщества эфиритрали «лососевой» реки Очепуха в безледный период 2017 г. Структура макрозообентоса эфиритрали характеризуется достаточно высоким видовым разнообразием (123 вида и формы). Приоритетной группой в видовом отношении являются двукрылые насекомые, которые наряду с ручейниками, поденками и веснянками формируют основу численности и биомассы донного сообщества. Отличительной особенностью макрозообентоса эфиритрали являются высокие численность и биомасса донных организмов за пределами периода нереста тихоокеанских лососей и южной мальмы. Нерест горбуши и особенно южной мальмы приводит к резкому снижению показателей обилия и обеднению видового состава сообщества макрозообентоса. Структура донного сообщества отличается резкой помесечной изменчивостью.

В период массового нереста рыб возрастает мозаичность донного сообщества. Сезонная смена ассоциаций в пределах сообщества обусловлена несколькими сезонными явлениями – прогревом воды, ритмикой поступления и разложения кормового субстрата (детрита), развитием фитоперифитона и массовым нерестом рыб. Эти же явления обуславливают смену преобладающих трофических группировок: от подбирающих коллекторов весной и в начале лета к соскребателям в первую половину лета, затем к фильтрующим коллекторам, непитающимся формам развития и хищникам в период массового нереста лососевых рыб и далее к измельчителям детрита и соскребателям в осенний период.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: макрозообентос, малая «лососевая» река, южный Сахалин, состав, структура, сезонная динамика, донное сообщество.

Табл. – 2, ил. – 9, библиогр. – 20.

Labay V. S. The dynamics of macrozoobenthos in ephyral of the small salmon river of southern Sakhalin in ice-free period (on the example of the Ochepukha River) // Water life biology, resources status and condition of inhabitation in Sakhalin-Kuril region and adjoining water areas : Transactions of the "SakhNIRO". – Yuzhno-Sakhalinsk : "SakhNIRO", 2022. – Vol. 18. – P. 134–153.

Seasonal variability of macrozoobenthos and a seasonal series of associations of communities of epiphythal of small salmon river of Ochepukha River in the ice-free period 2017 are described. Amphibiotic insects (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera and Diptera) prevail in the species composition, density and biomass of epiphythal. The total species composition was 123 species and forms. The high abundance and biomass of bottom hydrobionts are the characteristic feature of epiphythal macrozoobenthos beyond the spawning period of *Oncorhynchus gorbuscha* and *Salvelinus curilus*. The spawning of *O. gorbuscha* and, especially, *S. curilus*, leads to a sharp decreasing in the abundance and structure of the macrozoobenthos community. The structure of the benthic community is characterized by sharp monthly variability.

The mosaic structure of the bottom community increases during the period of mass spawning of fish. The seasonal change of associations within the community is due to several seasonal phenomena: water heating, the rhythm of detritus inflow and decomposition, the development of phytoperiphyton, and mass spawning of fish. The same seasonal phenomena cause the seasonal change of the prevailing trophic groups. Collectors are developed in spring and early summer. These are replaced by scrapers in the first half of the summer. Filter collectors, non-feeding forms and predators dominate during the period of mass salmon spawning. Detritus grinders and scrapers determine the trophic structure of macrozoobenthos in autumn.

KEYWORDS: macrozoobenthos, small salmon river, southern Sakhalin, structure, seasonal dynamics, bottom community.

Tabl. – 2, fig. – 9, ref. – 20.

ВВЕДЕНИЕ

В современной гидробиологии сообществами обычно называются структурные единицы, аналогичные растительным ассоциациям (элементарная экологическая [сукцессионная] единица, занимающая отдельный участок местности с определенными геофизическими и гидрологическими параметрами) (Разумовский, 1981; Жирков, 2010). Сезонные изменения макрозообентоса в малых лесных водотоках целесообразно описывать как последовательную очередность ассоциаций в пределах сообществ отдельных речных биомов (Лабай, 2020).

Сезонные изменения макрозообентоса малых рек южного Сахалина описаны в ряде работ (Живоглядова и др., 2016; Лабай, 2020; Лабай и др., 2015). В то же время почти не описана сезонная изменчивость макрозообентоса в условиях массового нереста лососевых рыб.

В 2017 г. силами сотрудников лаборатории гидробиологии СахГУ было организовано исследование макрозообентоса верхней ритрала малого «лососевого» водотока – р. Очепуха. Цель исследований – описать сезонную изменчивость видового состава, структуры и показателей обилия макрозообентоса верхней ритрала малого «лососевого» водотока о. Сахалин в условиях активного нереста тихоокеанских лососей на примере р. Очепуха.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились на р. Очепуха в безледный период ежемесячно с мая по октябрь включительно. Работы выполнялись в эпиритрале (рис. 1). Ежемесячно отбиралось по 20 проб. Отбор проб проводился в соответствии с существующими гидробиологическими методиками (Руководство по методам..., 1983; Богатов, 1994; Методические рекомендации..., 2003). Пробы макрозообентоса отбирались бентометром Леванидова (0,12 м²). Учет детрита и мха проводился выборкой из пробы и взвешиванием их на электронных весах с дальнейшим

пересчетом на 1 м². Измерения скорости течения проводились с помощью зонда ГМЦ-1. Сбор данных проходил на каждой станции во всем слое воды параллельно отбору проб бентоса. С помощью мультипараметрического зонда Horiba 52G произведены измерения температуры воды (°С), рН и концентрации растворенного кислорода (мг/л, процент насыщения). Камеральную обработку проб макрозообентоса проводил В. С. Лабай.

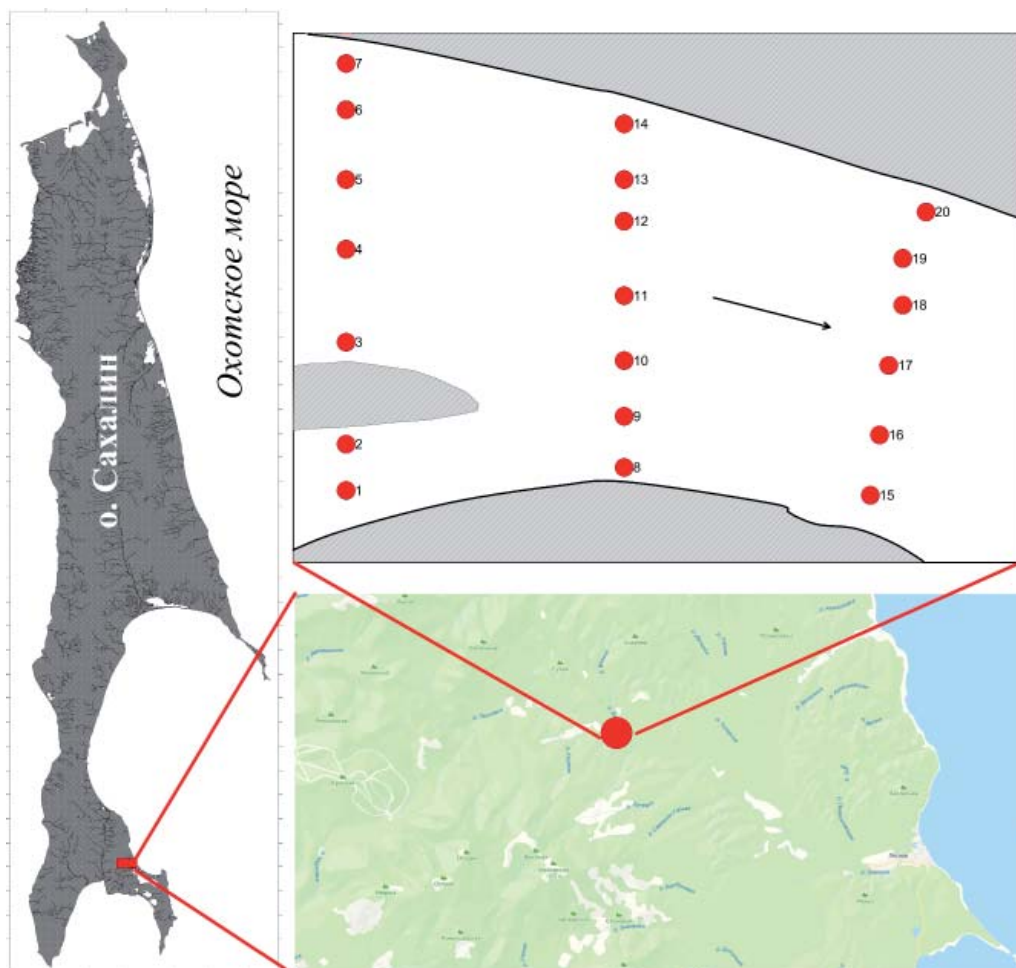


Рис. 1. Карта-схема съемки макрозообентоса на р. Очепуха в 2017 г. Кружками отмечены станции бентической съемки

Fig. 1. Schematic map of surveying macrozoobenthos on the Ochepukha River in 2017. Circles indicate benthic survey stations

Для описания структуры донных сообществ использовались стандартные показатели плотности: длина видового списка или количество обнаруженных видов (S), численность или плотность поселения (N) и биомасса (B). Частота встречаемости ($ЧВ$) видов макрозообентоса рассчитывалась как доля проб, в которых вид был встречен, к общему количеству проб (%). При структуризации сообществ использовался коэффициент относительности ($КО$), рассчитываемый как произведение относительной средней биомассы (%) на частоту встречаемости (%) (Палий, 1961) и имеющий четкое ограничение максимально возможной

величиной 10 000. При вычислении значимости отдельного вида в сообществе учитывали вклад каждого вида в создание средней общей биомассы, ЧВ и КО при превалировании КО. Вид считался доминирующим, если значение КО попадало в предел 10 000–1 000; характерным 1-го порядка (субдоминантным) – 1 000–100; характерным 2-го порядка – 100–10; второстепенным 1-го порядка, или редким – 10–1; второстепенным 2-го порядка, или случайным – менее 1.

В качестве меры обилия видов для классификационных и ординационных процедур использован показатель Q_b (кал/м²*час), эквивалентный энергетическим затратам на дыхание всех особей i -го вида на удельной площади:

$$Q_b = k \cdot B_i^{0.75} \cdot N_i^{0.25},$$

где B_i (г/м²) и N_i (экз./м²) – удельные биомасса и плотность i -го вида на 1 м² соответственно (Кучерук, Савилова, 1985; Azovsky et al., 2000).

Из обобщенных данных коэффициент k принимается для подкласса Oligochaeta равным 0,178; для класса Gastropoda – 0,126; для класса Bivalvia – 0,089; для отряда Amphipoda – 0,302; для отрядов Plecoptera и Ephemeroptera – 0,233; для отрядов Trichoptera и Coleoptera – 0,293; для отряда Odonata – 0,202 (Голубков, 2000; Алимов и др., 2013).

При выделении ассоциаций макрозообентоса на условных станциях 1 и 2 использовался индекс сходства, впервые предложенный Я. Чекановским (Максимович, Погребов, 1986):

$$C_{1,2} = 2 \sum (\min x_{1i}, x_{2i}) / (\sum x_{1i} + \sum x_{2i}),$$

где x_i – величина обилия i -го вида (Q) на условных станциях 1 и 2 соответственно.

Пробы считались отобранными из одной ассоциации при превышении значения индекса 40%. Кластеризацию исходных матриц осуществляли по методу невзвешенных парно-групповых средних (unweighted pair-group average) (Дюран, Одел, 1977).

Видовое разнообразие в ассоциациях оценивалось индексом видового разнообразия Шеннона-Уивера (H , бит/экз.) (Максимович, Погребов, 1986):

$$H = -\sum_1^n \ln N_i \text{ или } H = -\sum_1^n \ln B_i,$$

где N_i/B_i – доля i -го вида в общей плотности/биомассе.

Трофическая характеристика водных беспозвоночных принята по работам К. Камминза (Cummins, 1973), Э. И. Извековой (1975), А. С. Константинова (1979).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Условия обитания донных гидробионтов. Истоком р. Очепуха является р. Луга, берущая начало к северу от г. Пушкинская на восточном склоне Сусунайского хребта. Общее направление течения – юго-восточное. Длина – 31 км, площадь бассейна – 206 км². Питание смешанное, с преобладанием снегового. Наивысший уровень наблюдается в третьей декаде апреля, низший – во второй декаде сентября. Лед устанавливается в первой декаде декабря, весенний ледоход начинается во второй декаде апреля (Ресурсы поверхностных..., 1963).

Обследованная река на участке работ относится к эфиритрали. Ширина водотока в месте работ составляет 7,3–10,5 м. Пойма выражена, поросла ивой и ольхой. Грунт дна преимущественно каменисто-галечный, реже – гравийный или песчаный (на косах).

В сезонном ходе расхода воды на створе (**рис. 2**) наблюдается два основных паводка: весенний (май) и осенний (сентябрь). Весенний паводок обусловлен таянием снегового покрова, осенний является дождевым. Летняя межень отмечается в июле, когда расход воды составлял $0,226 \text{ м}^3/\text{с}$. Ход температуры воды характеризуется наличием летнего максимума в августе ($15,6^\circ\text{C}$). Концентрация растворенного кислорода (DO) в воде в течение всего периода наблюдений была высокой (102 и более процентов насыщения).

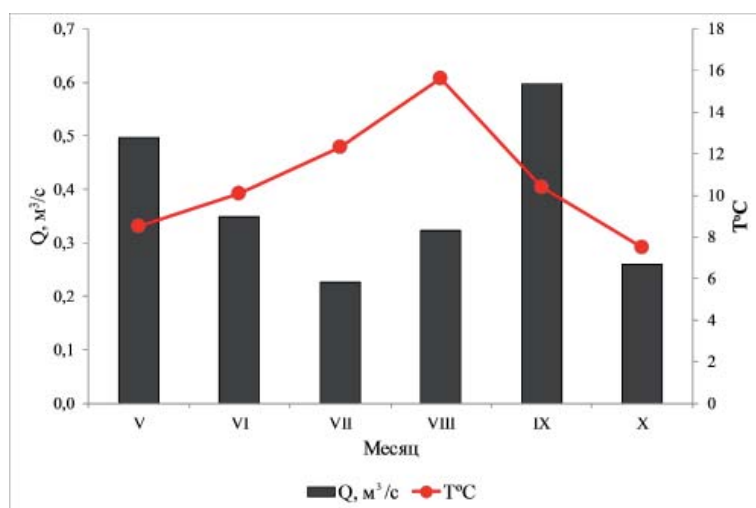
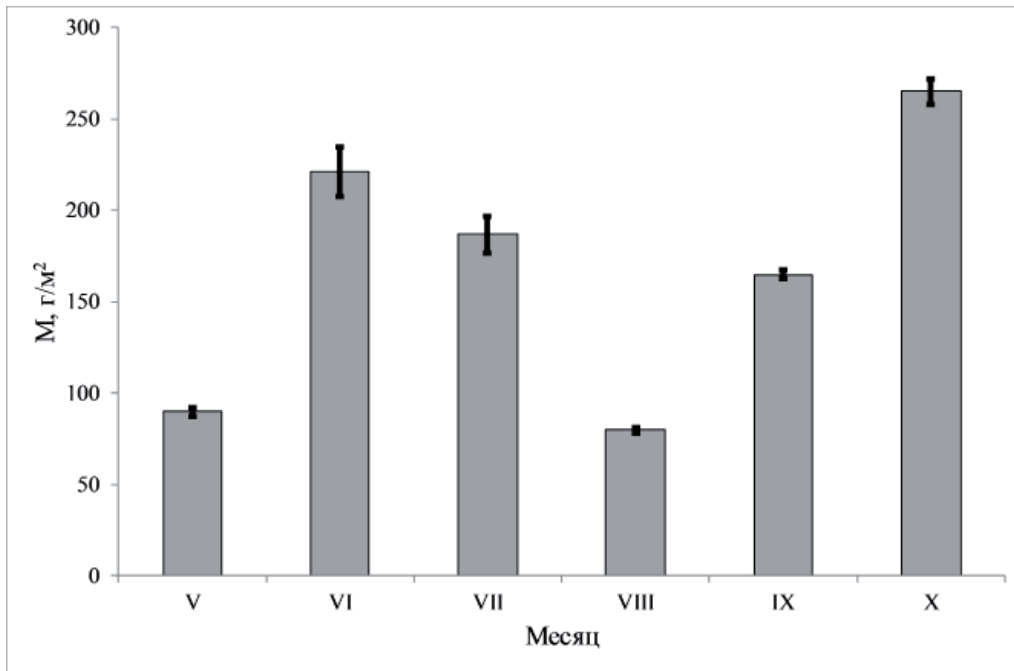


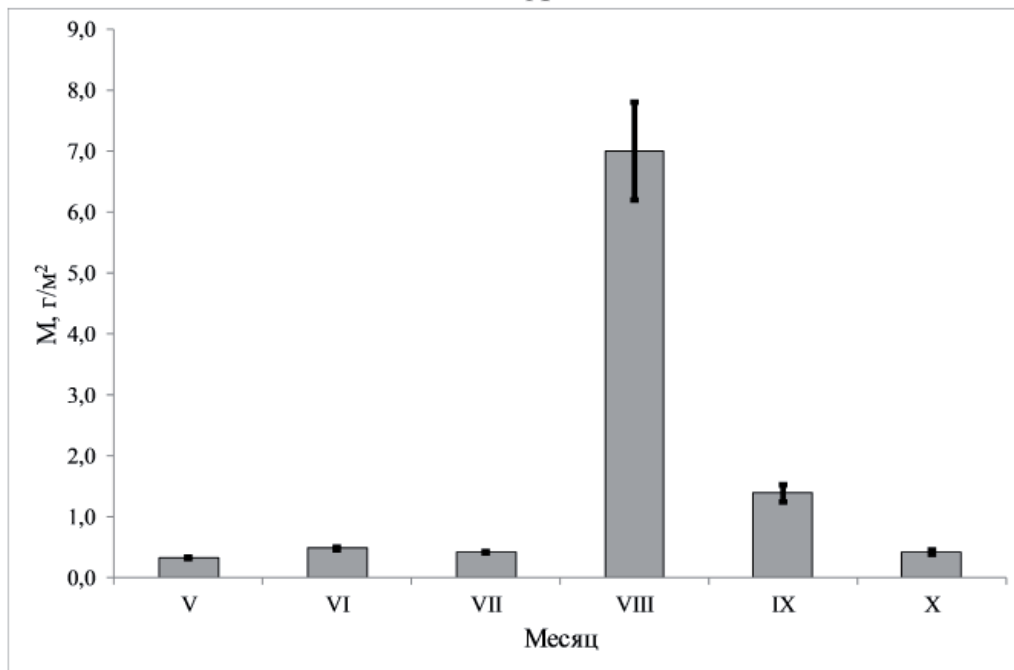
Рис. 2. Сезонная динамика расхода воды Q ($\text{м}^3/\text{с}$) и температуры воды (T $^\circ\text{C}$)
Fig. 2. Seasonal dynamics of water flow Q (m^3/s) and water temperature (T $^\circ\text{C}$)

Динамика накопления растительного детрита показана на **рисунке 3**. Пики накопления детрита отмечаются в начале лета и осенью – в октябре (обусловлен листопадом), минимум приурочен к августу, когда наблюдался массовый нерест горбуши, активно перерывающей грунт дна и препятствующей накоплению органических остатков. Водные мхи обладают противоположной динамикой биомассы, пик ($7,004 \pm 0,803 \text{ г}/\text{м}^2$) зарегистрирован в августе.

Ихтиофауна была представлена четырьмя видами рыб и одним видом круглоротых: личинками ручьевой миноги *Lethenteron reissneri* (Dybowski, 1869) (данный вид в дальнейшем учитывался как компонент макрозообентоса), кунджой *Salvelinus leucomaenis* (Pallas, 1814), южной ручьевой мальмой *Salvelinus curilus* (Pallas, 1814), жилой молодью симы *Oncorhynchus masou* (Brevoort, 1856) и горбушей *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792). Последний вид отмечался визуально во время массового нереста в августе и единично возле нерестовых бугров в сентябре. В мае обловы ихтиофауны не производились. Пик численности и биомассы рыб в обловах приходился на сентябрь, когда зарегистрирован массовый нерест южной ручьевой мальмы на участке работ ($8,3 \text{ экз.}/\text{м}^2$; $225,7 \text{ г}/\text{м}^2$). В прочие месяцы плотность рыб варьировалась в пределах $0,94\text{--}2,03 \text{ экз.}/\text{м}^2$, биомасса – $8,7\text{--}26,4 \text{ г}/\text{м}^2$ (**рис. 4**).



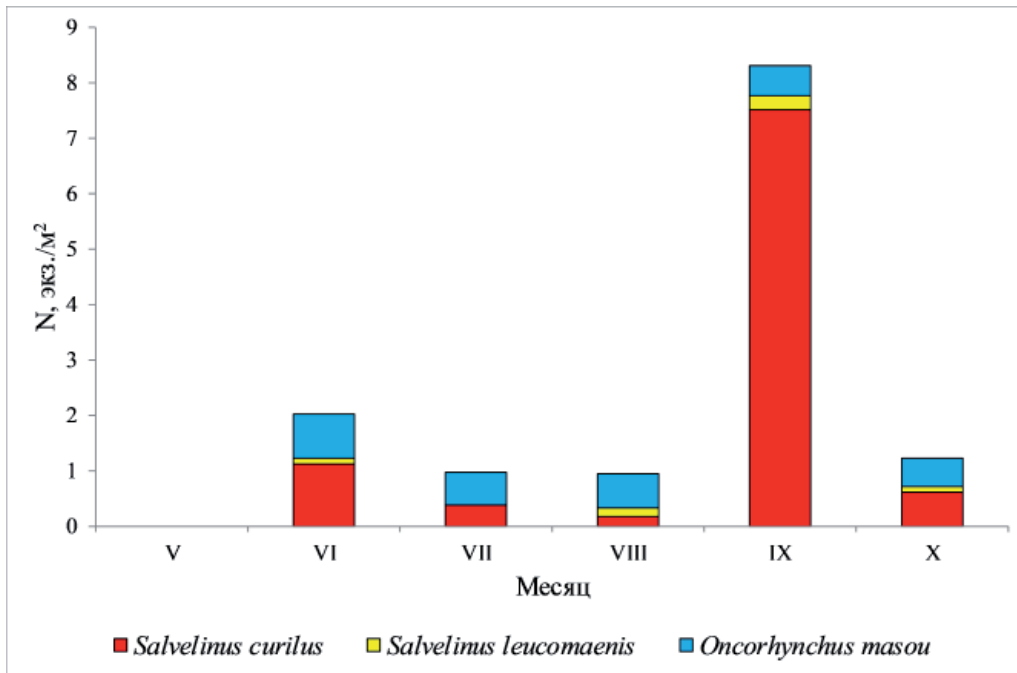
А



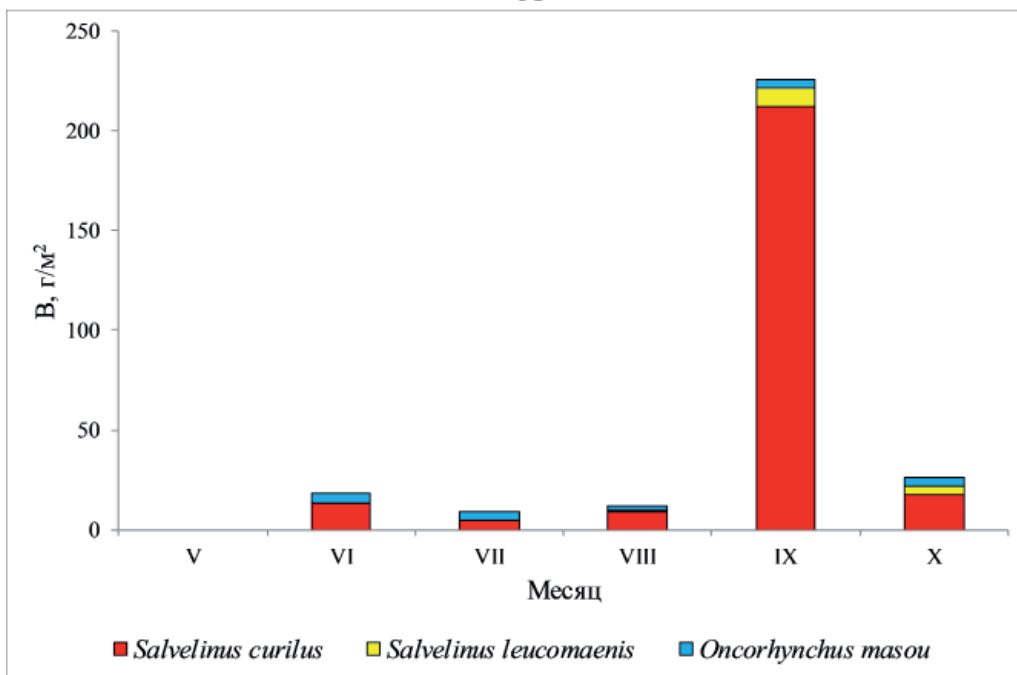
Б

Рис. 3. Динамика средней массы ($M, \text{ г/м}^2$) детрита (А) и водных мхов (Б). Планка погрешностей соответствует ошибке средней

Fig. 3. Dynamics of the average weight ($M, \text{ g/m}^2$) of detritus (A) and aquatic Bryophyta (B). The error bar corresponds to the error of the mean



А



Б

Рис. 4. Динамика удельных численности (А: N , экз./м²) и биомассы (Б: B , г/м²) рыб на участке работ

Fig. 4. Dynamics of density (A: N , ind./m²) and biomass (B: B , g/m²) of fish

Характеристика макрозообентоса. В целом, за безледный сезон в пробах выявлены 213 видов и форм донных организмов. Видовой список не полный, так как видовому определению не подвергались малощетинковые черви и ракушковые раки. Основу видового списка составляют амфибиотические насекомые – 198 видов и форм, среди которых преобладают двукрылые (100 видов и форм). Значимы также ручейники (34 вида и формы), поденки (30 видов) и веснянки (23 вида). Прочие группы представлены небольшим (1–5) количеством видов. В среднем за безледный период плотность донных организмов составляет $2\,239 \pm 150$ экз./м²; биомасса – $5,909 \pm 0,558$ г/м² (табл. 1). Основу общей плотности формируют пять групп беспозвоночных: поденки, двукрылые, веснянки, ручейники и олигохеты (совместно 94,8% от общей плотности). По биомассе наиболее значимы ручейники, поденки, двукрылые и веснянки (совокупно 93,4% от общей биомассы). Общегодовые доминанты в сообществе отсутствуют, что типично для сообществ с преобладанием амфибиотических насекомых в водотоках о. Сахалин (Лабай и др., 2015). 11 видов формируют более 50% общей биомассы: двукрылые *Hexatoma* indet., *Chaetocladius* gr. *piger*, поденки *Ephemerella (Drunella) aculea* Allen, 1971, *Ephemerella (Drunella) lepnevae* Tshernova, 1949, *Leptophlebia (Neoleptophlebia) chocolata* (Imanishi, 1937), *Epeorus (Iron) maculatus* (Tschernova, 1949), *Epeorus* (Belovius) indet., ручейники *Arctopsyche palpata* Martynov, 1934, *Rhyacophila (Hyporhyacophila)* indet., *Glossosoma* indet. и неопределенные куколки ручейников.

Таблица 1

Осредненные за безледный период показатели обилия макрозообентоса эфиритрали р. Очепуха

Table 1

Indicators of the abundance of macrozoobenthos in the ephyritral of the Ochepukha River averaged over the ice-free period

Таксономические группы	S	N, экз./м ²	N, %	B, г/м ²	B, %
Acarina	1	7	0,3	0,002	0,03
Agnatha	1	0,1	0,003	0,001	0,02
Amphipoda	2	1	0,03	0,001	0,02
Bivalvia	1	1	0,03	0,001	0,01
Coleoptera	8	85	3,8	0,038	0,7
Collembola	1	10	0,5	0,002	0,04
Diptera	100	528	23,6	1,591	26,9
Ephemeroptera	30	903	40,3	1,680	28,4
Gastropoda	2	0,2	0,01	0,000	0,01
Megaloptera	1	0,1	0,003	0,000	0,001
Nematoda	1	1	0,03	0,000	0,01
Oligochaeta	5	144	6,4	0,203	3,4
Ostracoda	1	4	0,2	0,0002	0,004
Plecoptera	23	362	16,2	0,507	8,6
Trichoptera	34	186	8,3	1,741	29,5
Turbellaria	1	3	0,1	0,009	0,2
Прочие Insecta	1	5	0,2	0,131	2,2
Всего	213	2 239	100,0	5,909	100,0

Динамика плотности и биомассы макрозообентоса в целом и составляющих его основных групп в течение периода мониторинга показана на **рисунке 5**. В динамике плотности отмечается снижение показателя от мая к сентябрю с резким падением в августе и сентябре, в октябре наблюдается такой же резкий подъем численности. Такая динамика плотности прослеживается почти для всех значимых групп. Только для веснянок характерен рост плотности в первой половине лета (июнь и июль) после массового весеннего вылета. Ручейники увеличивают свою численность в июле и августе. В динамике общей биомассы наблюдается рост значений от мая к июню с дальнейшим снижением к августу–сентябрю с последующим ростом в октябре. Такая динамика биомассы отмечена почти для всех ключевых групп макрозообентоса, только веснянки и ручейники формируют максимум биомассы в июле.

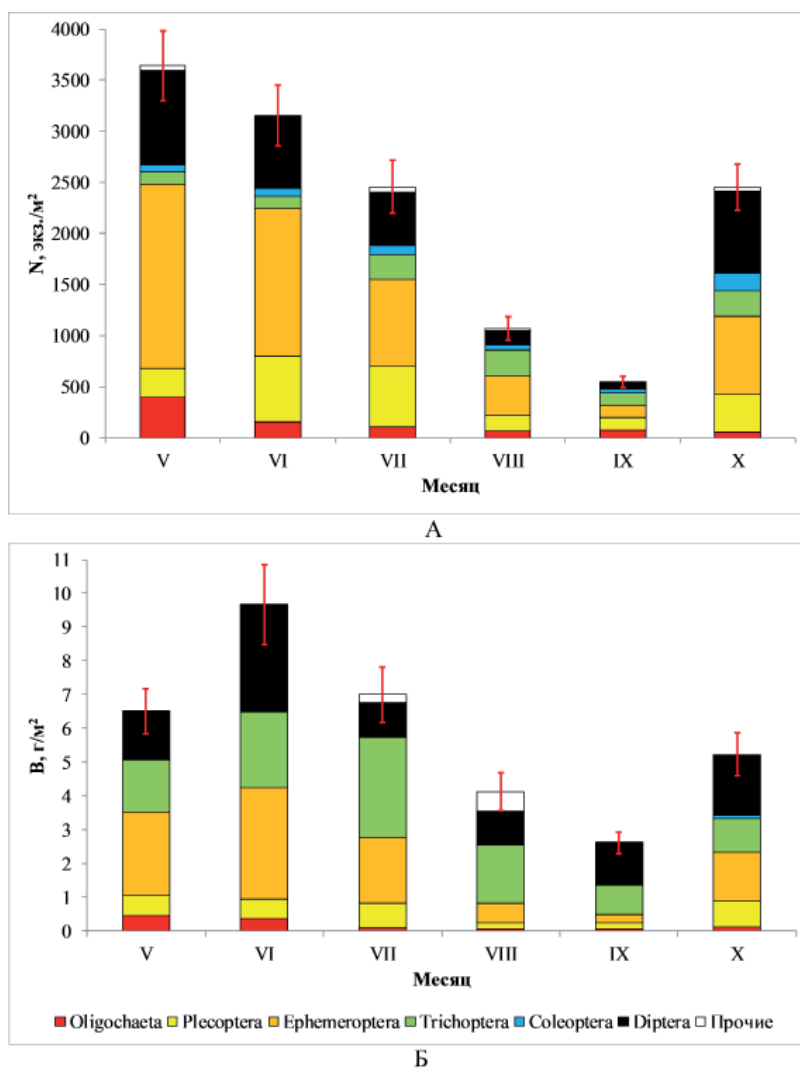


Рис. 5. Сезонная динамика показателей обилия макрозообентоса: А) средняя плотность (N , экз./м²), Б) средняя биомасса (B , г/м²). Планки погрешностей соответствуют ошибке средней

Fig. 5. Seasonal dynamics of macrozoobenthos abundance indicators: А) average density (N , ind./m²), Б) average biomass (B , g/m²). Error bars correspond to the error of the mean

Описанная динамика плотности и биомассы с минимумом в августе, приуроченным к нересту тихоокеанских лососей, типична для «лососевых» водотоков о. Сахалин и отражает влияние такого «катастрофического» воздействия на сообщества макрозообентоса (Лабай и др., 2015). Более интересно дальнейшее снижение показателей обилия макрозообентоса в период массового нереста южной ручьевого мальмы, который отмечается в верховьях сахалинских рек в сентябре (Гриценко, 2002). По степени «катастрофического» воздействия (так называемое воздействие, приводящее к резким значительным изменениям в составе и структуре сообщества) данное явление еще более значимо. Показатели плотности и биомассы макрозообентоса ниже, чем в августе, в 2,0 и 1,6 раза соответственно при сравнимой длине видовых списков (78 видов в августе и 72 вида в сентябре).

В течение всего безледного периода наблюдается частая смена структуры донного сообщества, обусловленная как сезонными воздействиями абиотических факторов (паводок, скорость течения, прогрев воды), так и биотическими факторами (жизненные циклы амфибиотических насекомых, миграции и нерест рыб, динамика накопления детрита и др.).

В мае в пробах встречено 11 видов и форм донных гидробионтов, основу биомассы макрозообентоса формируют поденки, ручейники и двукрылые (37,9, 23,7 и 21,3% соответственно). В сообществе доминируют поденки *Baetis ussuricus* Kluge, 1983 и болотницы *Hexatoma* indet. (совместно 30,1% от общей биомассы). Еще 14 видов формируют 40,9% общей биомассы: поденки *Eph. aculea*, *Eph. lepnevae*, *Eph. (Dr.) triacantha* Tshernova, 1949, *L. chocolata*, *Rhithrogena (Cinygmula) kurenzovi* (Bajkova 1965), *Epeorus* indet., ручейники *Ar. palpata* (личинки и куколки), неопределенные куколки ручейников, олигохеты *Haplotaxis gordioides* (Hartmann, 1821) и др., веснянки *Nemurella pictetii* Klapálek, 1900, *Sweltsa* indet., хирономиды *Diamesa aberrata* Lundbeck, 1898. Интегральная осредненная по участку плотность составляет $3\ 640 \pm 343$ экз./м², биомасса – $6,150 \pm 0,659$ г/м².

В июне видовой список макрозообентоса увеличился до 126 видов и форм. Наиболее значимыми по вкладу в общую биомассу группами являются, как и в мае, поденки (34,3%), двукрылые (32,3%) и ручейники (23,1%). По сравнению с показателями мая резко изменился состав доминирующих видов: хирономиды *Ch. gr. piger* и *Ep. maculatus* (совместно 32,8% от общей биомассы). Девять видов формировали еще 37,8% общей биомассы: поденки *Eph. aculea*, *Eph. lepnevae*, *Eph. triacantha*, *Baetis pseudotermicus* (Kluge, 1983), *L. chocolata*, болотницы *Hexatoma* indet., веснянки *Pteronarcys sachalina* Klapalek, 1907, ручейники *Ar. palpata* и неопределенные куколки ручейников. Интегральная осредненная плотность равна $3\ 158 \pm 295$ экз./м², биомасса – $9,674 \pm 1,184$ г/м².

В июле наблюдаются качественные изменения донного сообщества, которое объединяет 108 видов и форм. Наиболее значимой по биомассе группой стали ручейники (42,5%), большой вклад в общую биомассу характеризует также поденок (27,9%), двукрылых (14,2%) и веснянок (10,5%). Доминанты в целом по участку не выделяются, ключевыми в составе макрозообентоса являются болотницы *Dicranota bimaculata* Schummell, 1829, *Hexatoma* indet., поденки *Eph. lepnevae*, *Eph. triacantha*, *L. chocolata*, *Epeorus* indet., *Ep. maculatus*, *Baetis fuscatus* (Linnaeus 1761), ручейники *Brachypsyche* indet., *Glossosoma* indet., *Neophylax ussuriensis* (Martynov, 1914) и неопределенные куколки ру-

чейников, веснянки *Pt. sachalina*, *Protonemura* indet. и *Sweltsa* indet., которые совместно формируют 83,4% от общей биомассы. Интегральные показатели обилия: плотность – $2\,454 \pm 259$ экз./м², биомасса – $6,998 \pm 0,811$ г/м².

В августе на фоне нереста горбуши отмечено резкое снижение показателей обилия. Видовой список сократился до 78 видов и форм, интегральная осредненная плотность – до $1\,072 \pm 117$ экз./м², биомасса – до $4,127 \pm 0,560$ г/м². Наиболее значимой по биомассе группой остаются ручейники (42,0%), большой вклад в общую биомассу вносят также двукрылые (23,6%) и поденки (13,7%). Как и в июле, единая доминанта по участку отсутствует. На долю 8 ключевых видов приходится совместно 81,0% общей биомассы: ручейники *Ar. palpata*, *Glossosoma* indet., *Rhyacophila* indet. и неопределенные куколки ручейников, болотницы *Hexatoma* indet., поденки *Epeorus* indet., *Eph. aculea* и *Ameletus* gr. *costalis*.

В сентябре при активном нересте южной ручьевого мальмы продолжается снижение показателей обилия. Видовой список уменьшается до 72 видов и форм, интегральная осредненная плотность – до 548 ± 52 экз./м², биомасса – до $2,622 \pm 0,315$ г/м². По сравнению с августом произошла смена структуры донного сообщества. Ведущая роль при формировании общей биомассы перешла к двукрылым (45,8%) и ручейникам (34,1%). В донном сообществе доминируют болотницы *Hexatoma* indet. (43,7% от общей биомассы). Еще восемь видов формируют 42,2% общей биомассы: поденки *Epeorus* indet., *Rhithrogena* (*Cinygmula*) *putoranica* Tshernova & Belov, 1982, ручейники *Ar. palpata*, *Rhyacophila* indet. и неопределенные куколки ручейников, веснянки *Arcynopteryx dichroa* (McLachlan, 1872), *Sweltsa* indet. и болотницы *Dicranota bimaculata*.

В октябре донное сообщество восстановилось после «катастрофических» событий августа и сентября. Длина видовой списка увеличилась до 103 видов и форм. Интегральная осредненная плотность возрастает до $2\,450 \pm 226$ экз./м², биомасса – до $5,230 \pm 0,633$ г/м². По сравнению с показателями сентября изменился доминирующий вид – поденки *Eph. aculea* (13,2% от общей биомассы). 12 видов формируют еще 55,4% общей биомассы: болотницы *D. bimaculata*, *Hexatoma* indet., хирономиды *Orthocladius* (*Mesorthocladius*) *rousellae* Sopenis, 1990, поденки *Ephemerella aurivilli* Bengtsson, 1908, *B. fuscatus*, *Ecdyonurus aspersus* Kluge, 1980, веснянки *Ar. dichroa*, *Megarcys* indet., *Sweltsa* indet., ручейники *Ar. palpata* и *Ecclisomyia kamtshatica* Martynov, 1914, жесткокрылые *Noterus* indet.

Для выявления периодов смены сезонных формаций использовано соотношение индексов видовой разнообразия Шеннона-Уивера по численности и биомассе. В период смены формаций индекс *H* по биомассе выше, чем по численности, и наоборот (Лабай, 2020). Изменчивость индекса *H* в течение мониторинга показана на рисунке 6. Наиболее близко к такому состоянию (но не соответствует ему полностью) донное сообщество весной – в начале лета и в октябре. По данным предыдущих исследований (Лабай и др., 2015; Лабай, 2020), это состояние характеризует переходные от зимы к весне и от осени к лету периоды (или переходы от ледового к безледному периоду, и наоборот). Таким образом, на протяжении всего безледного периода донное сообщество находилось в одной (так называемой летней) формации.

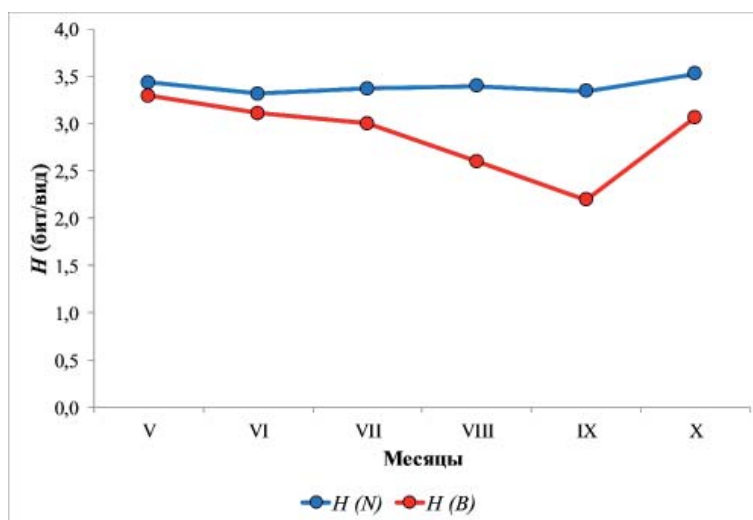


Рис. 6. Сезонная динамика индекса видового разнообразия (H , бит/вид)

Fig. 6. Seasonal dynamics of the species diversity index (H , bit/species)

Сезонные ассоциации гидробионтов выделены по дендрограммам сходства (рис. 7).

На участке исследований отмечено многообразие донных микробиомов (плес, пережат, рипаль, фарватер) и проявляется роль дополнительных биотических факторов (миграции и нерест рыб), что приводит к формированию здесь нескольких сменяемых от месяца к месяцу ассоциаций. Краткая характеристика выделенных ассоциаций показана в **таблице 2**.

В мае выделены всего три ассоциации, приуроченные к парцеллам: 1) галечно-каменистых с песком грунтов при низкой скорости течения – ассоциация *Brachypsyche* indet.+*Hexatoma* indet., 2) галечно-каменистых грунтов со средней скоростью течения – *Hexatoma* indet. и 3) каменисто-галечных грунтов с высокой скоростью течения – *Baetis ussuricus*. Все три ассоциации отличаются высокими показателями обилия, доля доминирующих видов в них невелика (20,8–37,4% от общей биомассы).

В июне количество выделенных ассоциаций также невелико – три. Появляется специфическая ассоциация *Brachypsyche* indet.+*Ephemerella dentata*, соответствующая парцелле рипали с песчано-галечными грунтами и относительно невысокой скоростью течения. Две прочих ассоциации – *Epeorus maculatus*+*Hexatoma* indet. и *Epeorus maculatus* – близки и соответствуют парцеллам галечно-каменистых грунтов со средней скоростью течения и каменисто-галечных грунтов с высокой скоростью течения соответственно. При этом ассоциация *Epeorus maculatus* хоть и является наиболее распространенной на участке, но отличается низкой стабильностью, здесь индекс видового разнообразия по биомассе превышает таковой по численности.

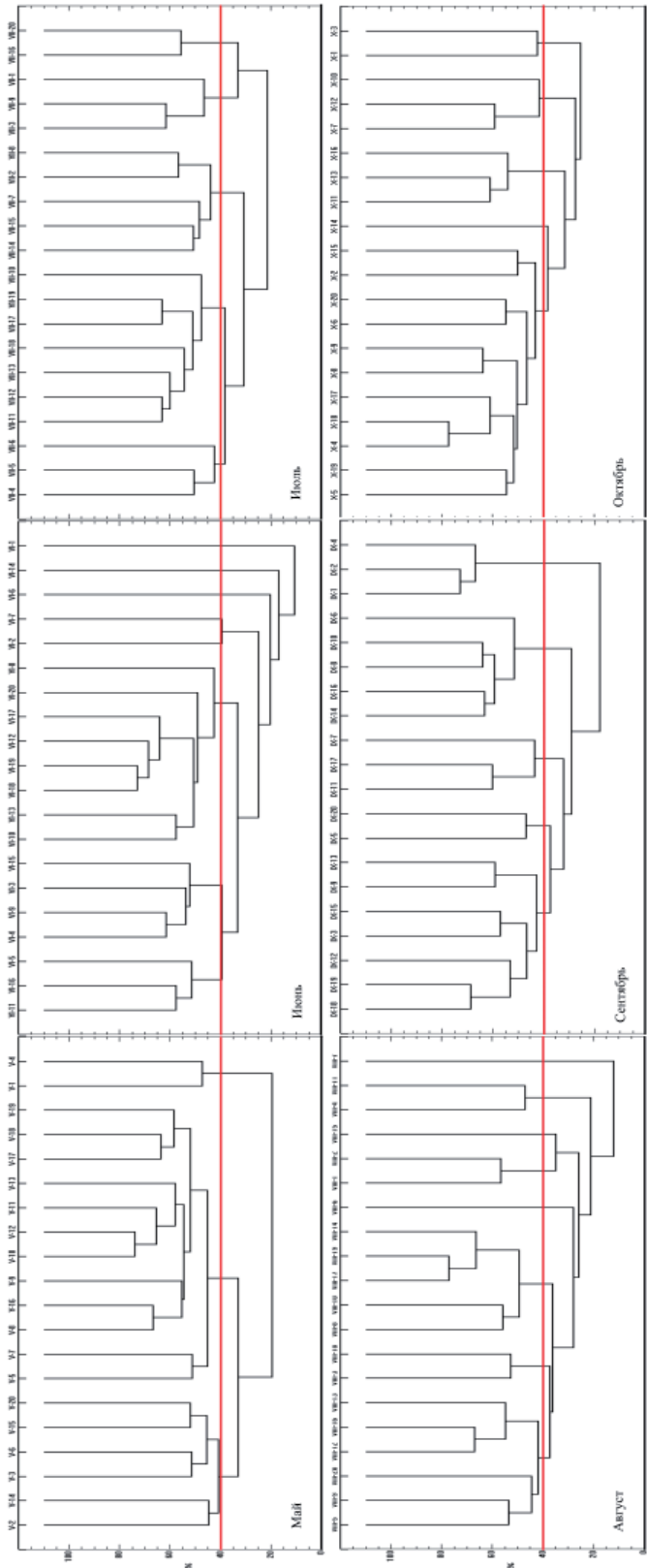


Рис. 7. Дендрограммы сходства проб макрозообентоса по эквиваленту энергетических затрат на дыхание Q (%)
Fig. 7. Dendrograms of the similarity of samples of macrozoobenthos in terms of equivalent energy costs for respiration Q (%)

Таблица 2

Характеристика основных ассоциаций донного сообщества эпилитрали р. Очепуха

Table 2

Characteristics of the main associations of the benthic community of the epi-rhythral of the Ocherukha River

Ассоциация	Номера проб	Глубина, м	Грунт	V, м/с	S, видов	N, экз./м ²	B, г/м ²	V _{доминант} , %	H _{нр} ^{нр} бит/вид	H _р ^р бит/вид	КО, 0/100
Май											
<i>Hexatoma</i>	2, 14, 3, 6, 15, 20	0,04–0,2	Галечно-каменистый	0,14–0,56 (0,36)	80	2 843±293	5,241±0,536	29,2	3,37	2,96	7 855
<i>Baetis ussuricus</i>	5, 7, 8, 16, 9, 10, 12, 11, 13, 17, 18, 19	0,05–0,2	Каменисто-галечный	0,48–1,12 (0,69)	96	4 061±391	7,351±0,778	20,7	3,12	3,09	7 855
<i>Brachypsyche+Hexatoma</i>	1, 4	0,02–0,1	Галька и камни с песком	0,00–0,22 (0,11)	54	3 508	5,124	37,4	3,11	2,81	8 397
Июнь											
<i>Epeorus maculatus+Hexatoma</i>	11, 16, 5, 4, 9, 3, 15	0,02–0,17	Галечно-каменистый	0,27–0,57 (0,41)	88	2 944±299	5,508±0,580	32,3	3,33	3,00	8 083
<i>Epeorus maculatus</i>	10, 13, 18, 19, 12, 17, 20, 8	0,08–0,19	Каменисто-галечный	0,54–1,39 (0,88)	85	3 675±368	9,835±1,019	22,4	2,73	2,80	8 029
<i>Brachypsyche+Ephemera dentata</i>	2, 7	0,14–0,16	Песчано-галечный	0,30–0,38 (0,34)	63	2 500	6,662	36,8	3,44	2,63	8 293
Июль											
<i>Glossosoma+Baetis fuscatus</i>	4, 5, 6	0,04–0,15	Камни, галька, песок	0,29–0,56 (0,38)	50	1 164	1,667	19,5	3,06	2,81	8 140
<i>Glossosoma+Ephemera lepnevae</i>	11, 12, 13, 18, 17, 19, 10	0,10–0,17	Каменисто-галечный	0,41–1,00 (0,65)	76	2 124±208	5,437±0,529	31,5	3,20	2,85	8 347
<i>Hexatoma+Leptophlebia chokolata</i>	14, 15, 7, 2, 8	0,09–0,16	Камни, песок, галька	0,14–0,52 (0,31)	70	2 427±255	3,891±0,409	49,5	2,88	2,51	8 508
<i>Brachypsyche</i>	3, 9, 1	0,13–0,18	Камни, галька, дресва	0,00–0,26 (0,14)	72	2 311	13,581	59,2	3,37	1,85	8 637
<i>Pteronarcys sachalina+Brachypsyche</i>	16, 20	0,11–0,13	Камни	0,24–0,97 (0,61)	70	5 829	18,357	51,8	2,64	2,48	9 492

Ассоциация	Номера проб	Глубина, м	Грунт	V , м/с	S , видов	N , экз./м ²	B , г/м ²	$V_{\text{доминант}}$, %	$H_{N^{\circ}}$ бит/вид	$H_{B^{\circ}}$ бит/вид	КО, $\frac{1}{1000}$
Август											
<i>Epeorus (Belovius)</i>	5, 9, 20, 12, 16, 13	0,03–0,18	Камни, галька	0,20–1,20 (0,57)	53	938±96	1,656±0,171	27,6	3,10	2,86	7 629
<i>Glossosoma</i>	3, 18	0,01–0,15	Камни, галька, дрова	0,25–1,00 (0,62)	31	621	1,964	68,3	2,95	1,61	9 169
<i>Arctopsyche palpata</i>	8, 10, 17, 19, 14	0,04–0,15	Камни, крупная галька	0,45–1,34 (0,72)	66	1 913±212	8,706±1,037	46,7	3,28	2,30	8 845
<i>Hexatoma</i> + <i>Trichoptera</i> pup.	1, 2	0,10–0,12	Гравий	0,03–0,37 (0,20)	47	1 192	6,048	77,4	3,28	1,49	8 893
<i>Sweltsa</i> + <i>Ephemerella aculea</i> + <i>Ameletus</i> gr. <i>costalis</i>	4, 11	0,11–0,18	Камни, галька	0,79–0,80 (0,80)	21	567	0,498	36,7	2,45	2,45	8 165
Сентябрь											
<i>Trichoptera</i> pup.	18, 19, 12, 3, 15, 9, 13	0,08–0,21	Каменисто-галечный	0,49–1,15 (0,73)	49	544±56	2,751±0,379	25,5	3,21	2,04	7 654
<i>Trichoptera</i> pup.+ <i>Rhyacophila</i> + <i>Sweltsa</i>	5, 20	0,05–0,15	Крупная галька	0,05–0,48 (0,26)	21	400	0,658	43,7	2,58	2,33	8 527
<i>Rhyacophila</i> (<i>Hyporhyacophila</i>)	11, 17, 7	0,05–0,18	Камни, галька, крупный песок	0,26–0,59 (0,48)	30	458	0,470	19,3	2,69	2,72	8 058
<i>Arctopsyche palpata</i> + <i>Rhyacophila</i>	15, 16, 8, 10, 6	0,16–0,21	Каменисто-галечный	0,44–0,90 (0,66)	56	753±78	3,429±0,377	39,6	3,34	2,26	8 208
<i>Hexatoma</i> + <i>Sweltsa</i>	1, 2, 4	0,13–0,21	Крупный песок, галька	0,04–0,51 (0,27)	35	406	4,435	86,9	2,79	0,84	8 996
Октябрь											
<i>Ephemerella aculea</i>	5, 19, 4, 18, 17, 8, 9, 6, 20, 2, 15, 14	0,04–0,19	Камни, крупная галька	0,16–0,78 (0,44)	93	2 667±261	3,801±0,394	24,1	3,46	3,14	7 872
<i>Megarctys</i>	11, 13, 16	0,10–0,13	Камни, крупная галька	0,47–1,12 (0,78)	56	2 164	3,348	39,1	3,03	2,57	8 782
<i>Hexatoma</i> + <i>Ecclesomyia kamishatica</i>	7, 12, 10	0,12–0,17	Камни, крупная галька, песок	0,34–1,15 (0,77)	60	2 486	11,184	74,1	3,31	1,78	8 097
<i>Tipula</i> + <i>Ephemerella aculea</i>	1, 3	0,13–0,18	Камни, галька, дрова, крупный песок	0,00–0,30 (0,15)	40	1 517	7,701	73,3	2,82	1,42	9 058

Июль характеризуется увеличением разнообразия выделенных ассоциаций до пяти. За пределами рипали выделено две ассоциации, занимающие основную площадь участка: 1) *Glossosoma* indet.+*Baetis fuscatus* на парцелле каменисто-галечных грунтов с песком при средней скорости течения и 2) близкая к ней ассоциация *Glossosoma* indet.+*Ephemerella lepnevae* на каменисто-галечных грунтах с высокой скоростью течения. В рипали выделяются три ассоциации, приуроченные к разным типам грунтов и разной скорости течения. Ассоциации рипали отличаются высокой долей доминант в общей биомассе (49,5–59,2%), для ассоциаций основной акватории доля доминант не превышает 31,5%. Следовательно, в рипали концентрируются крупные готовые к вылету амфибиотические насекомые, что косвенно подтверждает высказанную гипотезу об адаптации популяций водных насекомых «лососевых» рек к воздействию массового нереста лососей путем заблаговременного вылета (Лабай и др., 2015).

В августе на фоне массового нереста горбуши сохраняется высокое разнообразие выделенных ассоциаций – пять. Только одна ассоциация оказывается приуроченной исключительно к парцелле рипали – *Hexatoma* indet.+Trichoptera рип. Прочие ассоциации слабо разделяются по парцеллам и характеризуются сходными условиями обитания. Видимо, определяющую роль для их существования играет роющая деятельность горбуши. В этом месяце резко возрастает структурированность макрозообентоса, в трех ассоциациях вклад доминирующих видов в общую биомассу составил от 46,7 до 77,4%.

В сентябре, кроме дождевого паводка, наблюдается массовый нерест южной ручьевой мальмы. В этом месяце также высоко разнообразие выделенных ассоциаций – пять. В четырех из них доминировали литофильные ручейники, только в ассоциации *Hexatoma* indet.+*Sweltsa* indet., условно относимой к рипали, на крупном песке с галькой отмечена доминанта двукрылых и веснянок. В последней ассоциации доля доминирующих видов в общей биомассе значительна (86,9%). В ассоциациях с доминантой ручейников вклад доминант меньше – от 19,3 до 43,7%, что довольно низко для донных сообществ ручейников.

В октябре отмечается нормализация донного сообщества. Число выделенных ассоциаций сокращается до четырех при сокращении количества доминирующих видов. Определяющую роль для обособления ассоциаций играют тип грунта и скорость течения. На каменисто-галечных грунтах со значительной примесью песка локализованы ассоциации *Hexatoma* indet.+*Ecclisomyia kamtshatica* (средняя скорость течения) и *Tipula* indet.+*Ephemerella aculea* (низкая скорость течения). Для этих ассоциаций отмечена высокая доля доминант в общей биомассе (73,3–74,1%). Каменисто-галечные грунты при средней и высокой скоростях течения оккупировали ассоциации *Ephemerella aculea* и *Megarcys* indet. соответственно. В этих ассоциациях вклад доминант в общую биомассу невелик – до 39,1%.

На **рисунке 8** показаны изменения основных ассоциаций с мая по октябрь включительно. По относительной площади, занимаемой ассоциацией, четко выделяются весна, первая половина лета (с мая по июль включительно) и октябрь, когда в каждый месяц отмечена одна ассоциация, занимающая основную площадь участка (более 60%). Это ассоциации *Baetis ussuricus*, *Sweltsa* indet., *Glossosoma* indet.+ *Ephemerella aculea*+. Несколько ассоциаций характеризует

относительно долгий период существования: изменяющаяся во времени ассоциация *Hexatoma* indet.+ зарегистрирована в мае и с июля по октябрь; также изменяющаяся во времени ассоциация *Brachypsyche* indet.+ наблюдается с мая по июль; к массовому нересту рыб с августа по сентябрь приурочены ассоциации *Arctopsyche palpata*+ и Trichoptera pup.+ . Все существующие долгое время ассоциации характеризуются небольшой площадью распространения. В августе и сентябре в период активного нереста рыб отмечается несколько ассоциаций с небольшой относительной площадью – возрастает мозаичность донного сообщества. В июле несколько ассоциаций отличаются очень высокой абсолютной биомассой, что обусловлено скоплениями крупных личинок амфибиотических насекомых перед вылетом имаго. Это также свидетельствует об адаптации донного сообщества к воздействию массового нереста лососей.

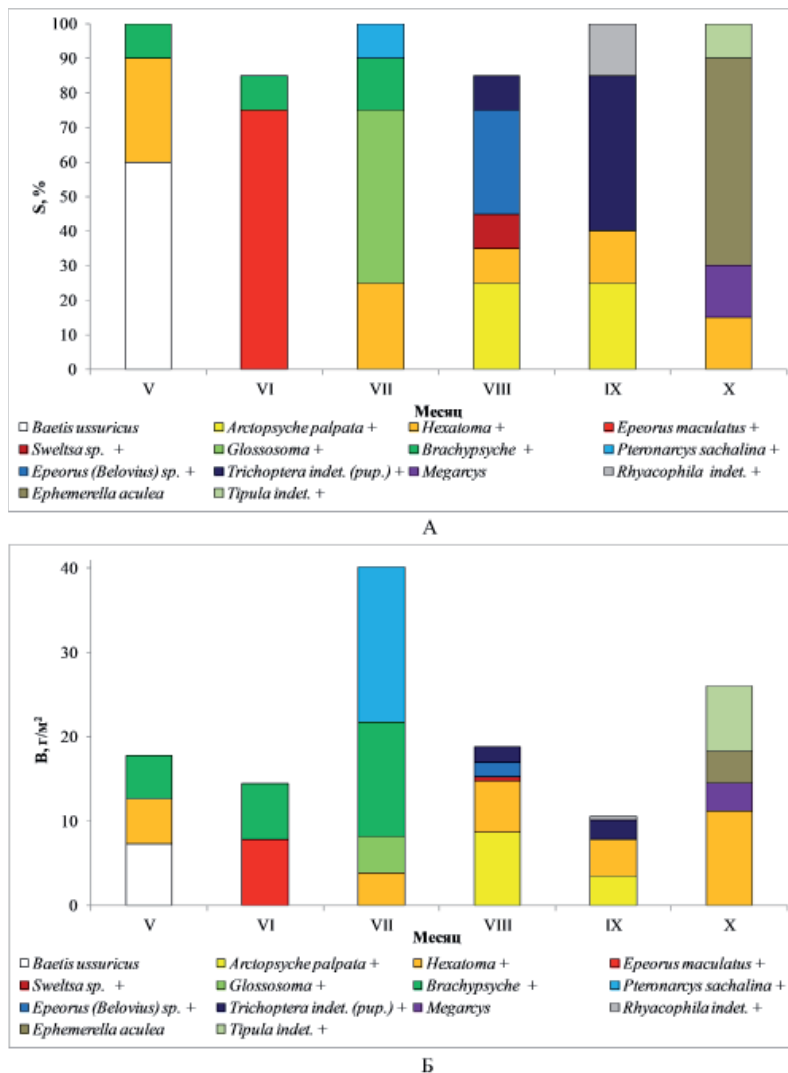


Рис. 8. Сезонная представленность ассоциаций макрозообентоса: А) по относительной площади занимаемой акватории (S, %), Б) по общей биомассе (B, г/м²)

Fig. 8. Seasonal representation of macrozoobenthos associations: A) by relative occupied water area (S, %), B) by total biomass (B, g/m²)

Процессы, происходящие в экосистеме эфиритрали р. Очепуха, приводят к изменениям трофической структуры макрозообентоса (рис. 9). Весна и начало лета (май, июнь) характеризуются значительной представленностью подбирающих коллекторов (25,5–26,9% от общей биомассы), типичными представителями которых в этот период являются поденки *B. ussuricus*, *B. pseudotermicus*, *Rh. kurenzovi*, олигохеты, хирономиды *D. aberrata*, *Ch. gr. piger* и др. Рост биомассы этой группы обусловлен весенним паводком, обеспечивающим привнос мелкодисперсного органического вещества сверху и с берегов. Летом, с прогревом воды (июнь, июль), возрастает роль соскребателей (23,5–42,2%), обусловленная развитием фитоперифитона на камнях: поденки *Ep. maculatus*, *Epeorus (Belovius) indet.*, ручейники *Brachypsyche indet.*, *Glossosoma indet.*, *N. ussuriensis* и др.

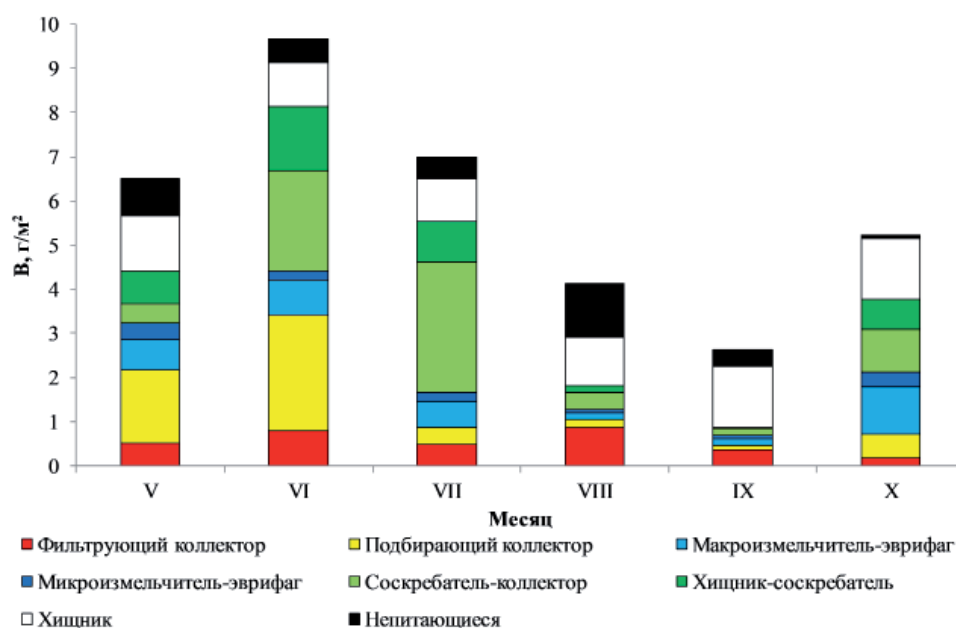


Рис. 9. Изменения трофической структуры макрозообентоса ($B, \text{g/m}^2$)

Fig. 9. Changes in the trophic structure of macrozoobenthos ($B, \text{g/m}^2$)

В период нереста горбуши (август) биомасса представителей мирного бентоса резко снижается, отмечен рост биомассы непитающегося бентоса до 29,8% от общей биомассы (куколки амфибиотических насекомых) и фильтрующих коллекторов (20,9%), базирующих в расселинах камней ручейников *Ar. palpata*, не доступных для роющей деятельности лососей.

В сентябре во время массового нереста южной ручьевого мальмы основу биомассы макрозообентоса (52,0%) формируют хищники, преимущественно обитающие в галечнике двукрылые болотницы *Hexatoma indet.*, *D. bimaculata* и ручейники рода *Rhyacophila*. Представители мирного макрозообентоса по-прежнему слабо представлены – вероятно, активно выедаются рыбами и хищными беспозвоночными.

В октябре, когда влияние рыб резко снижается и увеличивается биомасса растительного детрита, закономерно возрастает роль измельчителей (суммарно – до 26,9% от общей биомассы бентоса), также растет биомасса соскребателей (суммарно – до 31,7%).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В видовом составе макрозообентоса эпитритали малой «лососевой» реки преобладают амфибиотические насекомые, которые также формируют основу численности и биомассы на протяжении всего безледного периода. Отмечено значительное влияние на показатели обилия макрозообентоса массового нереста горбуши (август) и южной ручьевой мальмы (сентябрь), которое приводит к резкому снижению видового состава, плотности и биомассы. Сокращение численности и биомассы в этот период происходит по причине снижения показателей обилия поденок и веснянок за счет вылета имаго.

Сезонная смена ассоциаций в пределах сообщества обусловлена динамикой температур, ритмикой поступления и разложения кормового субстрата – детрита, развитием фитоперифитона и массовым нерестом рыб. Особенное значение имеет период массового нереста южной ручьевой мальмы. Отдельным явлением перед нерестом горбуши является формирование специфических ассоциаций рипали с большим вкладом доминант. В период массового нереста рыб отмечается мозаичная структура сообщества с отсутствием локализации на определенных парцеллах. Основную часть акватории участка оккупируют временные, существующие не более месяца, ассоциации.

Динамику трофических групп определяют отмеченные выше сезонные явления. Весной и в начале лета, когда отмечается смыв сверху и с берега мелкодисперсной органики наибольшее развитие получают подбирающие коллекторы. По мере прогрева воды и развития фитоперифитона растет биомасса соскребателей. Во время массового нереста горбуши наиболее значимы литофильные, недоступные при рытье нерестовых гнезд, непитающиеся куколки амфибиотических насекомых и фильтрующие ручейники. В период нереста южной ручьевой мальмы основу биомассы формируют зарывающиеся в гальку хищники. Осенью наибольшее развитие характеризует измельчителей листового опада и соскребателей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую признательность доктору биологических наук А. М. Каеву, кандидату географических наук Ж. Р. Цхай, А. Д. Струговщикову и Д. А. Каеву за помощь в организации исследований.

ЛИТЕРАТУРА

- Алимов А. Ф., Богатов В. В., Голубков С. М. Продукционная гидробиология. – СПб. : Наука, 2013. – 342 с.
- Богатов В. В. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. – Владивосток : Дальнаука, 1994. – 218 с.
- Голубков С. М. Функциональная экология личинок амфибиотических насекомых. – СПб. : ЗИН РАН, 2000. – 294 с.
- Гриценко О. Ф. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). – М. : ВНИРО, 2002. – 247 с.
- Дюран Б., Одел П. Кластерный анализ. – М. : Статистика, 1977. – 128 с.
- Живоглядова Л. А., Лабай В. С., Даирова Д. С. и др. Структура донных сообществ малых рек южного Сахалина в летне-осенний период на примере притоков р. Лютога // Изв. ТИНРО. – 2016. – Т. 184. – С. 178–185.

- Жирков И. А.** Жизнь на дне. Биогеография и биоэкология бентоса. – М. : Т-во науч. изд. КМК, **2010**. – 453 с.
- Извекова Э. И.** Питание и пищевые связи личинок массовых видов хирономид Учинского водохранилища : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., **1975**. – 24 с.
- Константинов А. С.** Общая гидробиология. – М. : Высш. шк., **1979**. – 472 с.
- Кучерук Н. В., Савилова Т. А.** Количественная и экологическая характеристика донной фауны шельфа и верхнего района североперунского апвеллинга // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. – **1985**. – Т. 90, вып. 6. – С. 70–79.
- Лабай В. С.** Сезонная динамика макрозообентоса кренали лесного ручья южного Сахалина // Тр. СахНИРО. – **2020**. – Т. 16. – С. 159–185.
- Лабай В. С., Живоглядова Л. А., Полтева А. В. и др.** Водотоки острова Сахалин: жизнь в текущей воде. – Ю-Сах. : ГБУК «СОКМ», **2015**. – 236 с.
- Максимович Н. В., Погребов В. Б.** Анализ количественных гидробиологических материалов : Учеб. пособие. – Л. : ЛГУ, **1986**. – 97 с.
- Методические** рекомендации по сбору и определению зообентоса при гидробиологических исследованиях водотоков Дальнего Востока России : Метод. пособие / Под ред. Т. М. Тиуновой. – М. : ВНИРО, **2003**. – 95 с.
- Палий В. Ф.** О количественных показателях при обработке фаунистических материалов // Зоол. журн. – **1961**. – Т. 40, вып. 1. – С. 3–6.
- Разумовский С. М.** Закономерности динамики биоценозов. – М. : Наука, **1981**. – 231 с.
- Ресурсы** поверхностных вод СССР: Гидрологическая изученность. Т. 18. Дальний Восток. Вып. 2. Приморье / Под ред. И. С. Быкадорова. – Л. : Гидрометеиздат, **1963**. – 83 с.
- Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. / Под. ред. В. А. Абакумова. – Л. : Гидрометеиздат, 1983. – 240 с.
- Azovsky A. I., Chertoprud M. V., Kucheruk N. V. et al.** Fractal properties of spatial distribution of intertidal benthic communities // *Marine Biology*. – **2000**. – Vol. 136. – P. 581–590.
- Cummins K. W.** Trophic relations of aquatic insects // *Annual Review of Entomology*. – **1973**. – Vol. 18. – P. 183–206.