

УДК 574.587 УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ ОБЪЕКТОВ

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА МАКРОЗООБЕНТОСА КРЕНАЛИ ЛЕСНОГО РУЧЬЯ ЮЖНОГО САХАЛИНА

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 кренали лесного ручья южного Сахалина // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях : Труды «СахНИРО». – Южно-Сахалинск : «СахНИРО», 2020. – Т. 16. – С. 159–185.

Описаны сезонная изменчивость макрозообентоса и сезонный ряд донных ассоциаций сообществ кренали и кренали-эпиритрали малого лесного водотока – ручья б/н – притока р. Мицулевка.

В видовом составе (103 вида и формы) макрозообентоса кренали преобладают амфибиотические насекомые, но основу численности и биомассы на протяжении теплого периода формируют гомотопные водные организмы: бокоплавывы и плоские черви, а в пределах зарыбленного участка – мелкие двустворчатые моллюски и малощетинковые черви. На нижнем створе (123 вида и формы) также значительную роль начинают играть амфибиотические насекомые (104 вида и формы), преимущественно двукрылые, ручейники и поденки.

Характерной особенностью макрозообентоса кренали являются высокая численность и биомасса донных организмов. Структура донного сообщества из месяца в месяц довольно устойчива и наименее изменчива на безрыбном участке. Сезонная изменчивость численности и биомассы на верхнем и нижнем створах противоположна по направленности. На безрыбном участке отмечается рост показателей обилия от начала лета к его концу, а на участке с рыбным населением, наоборот, – снижение.

Сезонная смена ассоциаций в пределах сообщества обусловлена несколькими сезонными явлениями – ритмикой поступления и разложения кормового субстрата – детрита и миграциями в зону кренали – эпиритрали рыб и креветок. На верхнем створе отмечается устойчивая во времени ассоциация с постоянной трофической структурой, в которой доминируют макроизмельчители, второстепенную роль играют подбирающие коллекторы и хищники. На нижнем створе состояние сообщества менее устойчиво, что проявлялось в увеличении количества и в представленности (процент от общей обследованной акватории) сезонных ассоциаций. Весной наибольшее развитие получают ассоциации с доминированием макроизмельчителей детрита и подбирающих коллекторов. Летом наиболее значимы малосъедобные для рыб двустворки и зарывающиеся гидробионты. Преобладающая трофическая группа – подбирающие коллекторы при меньшей роли макроизмельчителей детрита. Осенью и в начале зимы наибольшее значение имеют макроизмельчители детрита при второстепенной роли подбирающих коллекторов.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: макрозообентос, ручей, южный Сахалин, состав, структура, сезонная динамика, донное сообщество.

Табл. – 2, ил. – 9, библиогр. – 15, прил – 1.

Labay V. S. Seasonal dynamics of macrozoobenthos in krenal of the forest creek of southern Sakhalin // Water life biology, resources status and condition of inhabitation in Sakhalin-Kuril region and adjoining water areas : Transactions of the "SakhNIRO". – Yuzhno-Sakhalinsk : "SakhNIRO", 2020. – Vol. 16. – P. 159–185.

Seasonal variability of macrozoobenthos and a seasonal series of associations of communities of krenal and krenal-epirhytal of small forest tributary of Mitsulevka River are described.

Amphibiotic insects prevail in the species composition (103 species and forms) of krenal. Homotopic aquatic organisms (amphipods and flatworms) form the basis of abundance and biomass throughout the monitoring period. Amphibiotic insects (mainly diptera, caddisflies and mayflies) also play a significant role at the lower site (total list is 123 species and forms).

The high abundance and biomass of macrozoobenthos are features of krenal. The structure of the community is the least variable in the fish-free site. The seasonal variability in abundance and biomass at the upper and lower sites is opposite in direction. Growth of abundance and biomass is noted in the fish-free site from the beginning of summer to its end. On the site with the fish population, on the contrary, there is a decrease.

The seasonal change of associations within the community is due to several seasonal phenomena: the rhythm of the inflow and decomposition of the food substrate (detritus) and migrations of predators of high order (fish and shrimps) into the zone of krenal-epirhytal. A stable in time association with a constant trophic structure is noted at the upper site (in krenal), in which the macro-grinders play a dominant role, and the pick collectors and predatory invertebrates play a secondary role. The state of the community is less stable at the lower site. This was manifested in an increase in the number of temporal seasonal associations and of its representation (% of the total surveyed water area). Associations with the dominance of macro-grinders of detritus and pick collectors are most developed in the spring. Bivalve mollusks, which are not very edible for fish and burrowing hydrobionts are most significant in summer. Pick collectors are the predominant trophic group, with a smaller role of macro-grinders of detritus. Macro-grinders are most important in the fall and early winter, with the secondary role of pick collectors.

KEYWORDS: macrozoobenthos, stream, southern Sakhalin, structure, seasonal dynamics, bottom community.

Tabl. – 2, fig. – 9, ref. – 15, app – 1.

ВВЕДЕНИЕ

В современной гидробиологии отсутствует четкое понимание термина «сообщество» (**Жирков, 2010**: обзор). В большинстве случаев под сообществами подразумеваются структурные единицы, аналогичные растительным ассоциациям (элементарная экологическая [сукцессионная] единица, занимающая отдельный участок местности с определенными геофизическими параметрами (**Разумовский, 1981; Жирков, 2010**)). Сообщество может совпадать с ассоциацией при однородном распределении физических условий (на одной парцелле) либо объединять несколько ассоциаций при мозаичном распределении парцелл (искусственный выдел). В этом случае сообществом можно назвать объединение видов, занимающих определенный биом (например, безрыбная креналь лесных водотоков). В речных и морских прибрежных биомах в течение года сообщества претерпевают сезонную изменчивость, которую можно рассматривать как сезонную циклическую сукцессию на масштабе одного исследуемого участка (**Бурковский, 2006**), либо, что более верно, как сезонную смену «колеблющегося» набора ассоциаций (**Жирков, 2010**). Исходя из вышесказанного, сезонные изменения макрозообентоса в малых лесных водотоках целесообразно описывать как последовательную очередность ассоциаций в пределах сообществ отдельных речных биомах.

В реках о. Сахалин по мере перехода от кренали-эпиритрали к эпиритрали и далее к метаритрали и гипоритрали возрастают количество обнаруженных ассоциаций и частота смены сезонных ассоциаций (Лабай и др., 2015: в данной монографии используется термин «сообщества»). Существование экосистем кренали-эпиритрали, эпиритрали и метаритрали оказалось невозможным без вноса из верхнего течения организмов макрозообентоса в процессе дрефта. В связи с этим особое значение приобретают исследования макрозообентоса кренали.

В 2015–2016 гг. силами сотрудников лаборатории гидробиологии СахГУ было организовано сезонное исследование макрозообентоса различных участков кренали малого лесного водотока – ручья б/н – притока р. Мицулевка. Цель исследований – описать сезонную изменчивость видового состава, структуры и показателей обилия макрозообентоса малого лесного ручья о. Сахалин на примере ручья – притока р. Мицулевка.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в ручье без названия в окрестностях г. Южно-Сахалинска ежемесячно с апреля по декабрь включительно. В январе из-за промерзания ручья до дна работы были прекращены. Работы выполнялись в кренали и кренали-эпиритрали (рис. 1). На каждом створе ежемесячно отбиралось по 10 проб, только в декабре на верхнем створе было отобрано пять проб, а на нижнем – шесть, что было обусловлено сокращением площади водотока под ледовым покровом. Отбор проб проводился в соответствии с существующими гидробиологическими методиками (Руководство по методам..., 1983; Богатов, 1994; Методические рекомендации..., 2003). Отбор проб макрозообентоса осуществлялся бентометром Леванидова (0,12 м²). Учет детрита проводился его выборкой из пробы и взвешиванием 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 (°C), pH и концентрации растворенного кислорода (мг/л, процент насыщения). Обработку проб макрозообентоса проводили В. С. Лабай и бывший студент СахГУ Е. О. Симановский.

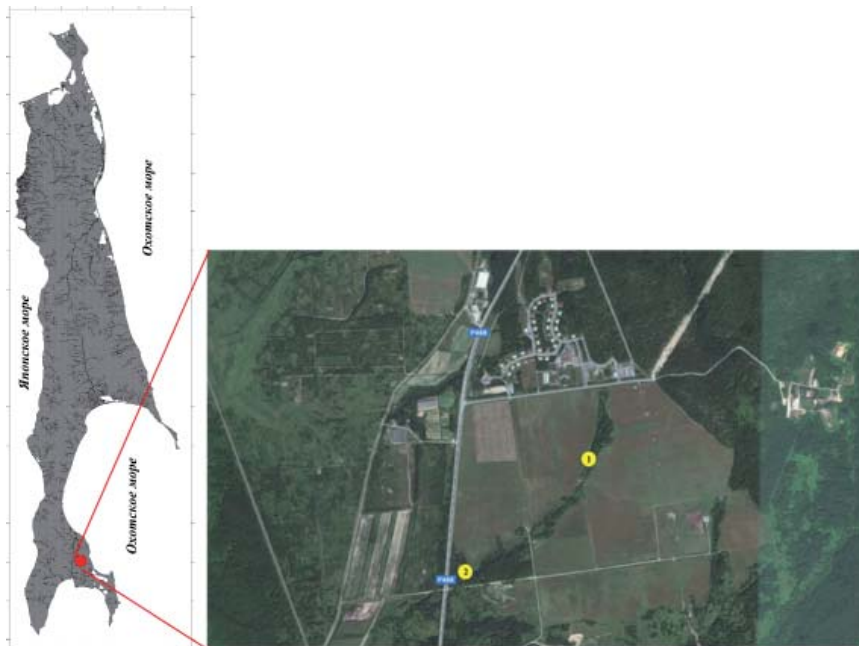


Рис. 1. Расположение створов съемки макрозообентоса на руч. б/н – притоке р. Мицулевка в 2015–2016 гг.: 1 – верхний створ, 2 – нижний створ

Fig. 1. The location of the survey sites of macrozoobenthos on the unnamed brook (tributary of Mitsulevka River in 2015–2016): 1 – upper section, 2 – lower section

Для описания структуры донных сообществ использовались стандартные показатели плотности: длина видового списка (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 (%). Определяющим при структуризации сообществ был 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 отдельной формы учитывали вклад каждой формы в создание средней общей биомассы, ЧВ и КО при превалировании КО. Форма считалась доминирующей, если значение КО попадало в предел 10 000–1 000; характерной 1-го порядка (субдоминантной) – 1 000–100; характерной 2-го порядка – 100–10; второстепенной 1-го порядка – 10–1; второстепенной 2-го порядка – менее 1.

Для классификационных и ординационных процедур в качестве меры обилия видов использован показатель Q_b (кал/м²*час), эквивалентный энергетическим затратам на дыхание всех особей i -го вида на удельной площади (Кучерук, Савилова, 1985; Azovsky et al., 2000):

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

где B_i (г/м²) и N_i (экз./м²) – удельные биомасса и плотность i -го вида на 1 м² соответственно.

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

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

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

где x_i – величина обилия i -го вида (Q_b) 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, Одделл, 1977).

Для оценки видового разнообразия донных сообществ использовался индекс видового разнообразия Шеннона-Уивера (H , бит/экз.) (Максимович, Погребов, 1986):

$$H = - \sum_1^n \ln N_i$$

или

$$H = - \sum_1^n \ln B_i$$

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

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Условия обитания донных гидробионтов. Река Мицулевка берет начало от слияния нескольких мелких рек на западном склоне Сусунайского хребта и является притоком р. Сусуя. Общее направление течения – с севера на юг. Длина – 22 км, площадь бассейна – 80,5 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). Обследованный ручей является правобережным притоком первого порядка р. Мицулевка и впадает в нее в 2,6 км выше устья.

Обследованный ручей на *верхнем створе* относится к кренали. Ширина водотока в месте работ составляет 0,4–1 м. Пойма выражена слабо, поросла ивой. Грунт дна представлен дресвой с песком и, незначительно, глиной. На участках со слабой скоростью течения – преимущественно песчаный и глинистый со скоплениями детрита.

В сезонном ходе расхода воды на створе (рис. 2А) наблюдается два основных паводка: весенний и осенний. Летняя межень отмечается с июля по сентябрь, когда расход воды составлял 0,0008–0,001 м³/с. Становление льда отмечается в декабре, толщина ледового покрова составляла 0,5–2 см. Годовой ход температуры воды характеризуется наличием летнего максимума в сентябре (среднесуточная – 8,96°C; амплитуда – 7,4–10,9°C) (рис. 2Б). Преобла-

дает ключевое питание. Концентрация растворенного кислорода (DO) в воде в течение всего периода наблюдений была высокой (100–108% насыщения). Минимальное количество DO регистрировалось в утренние часы, максимальное – во второй половине дня.

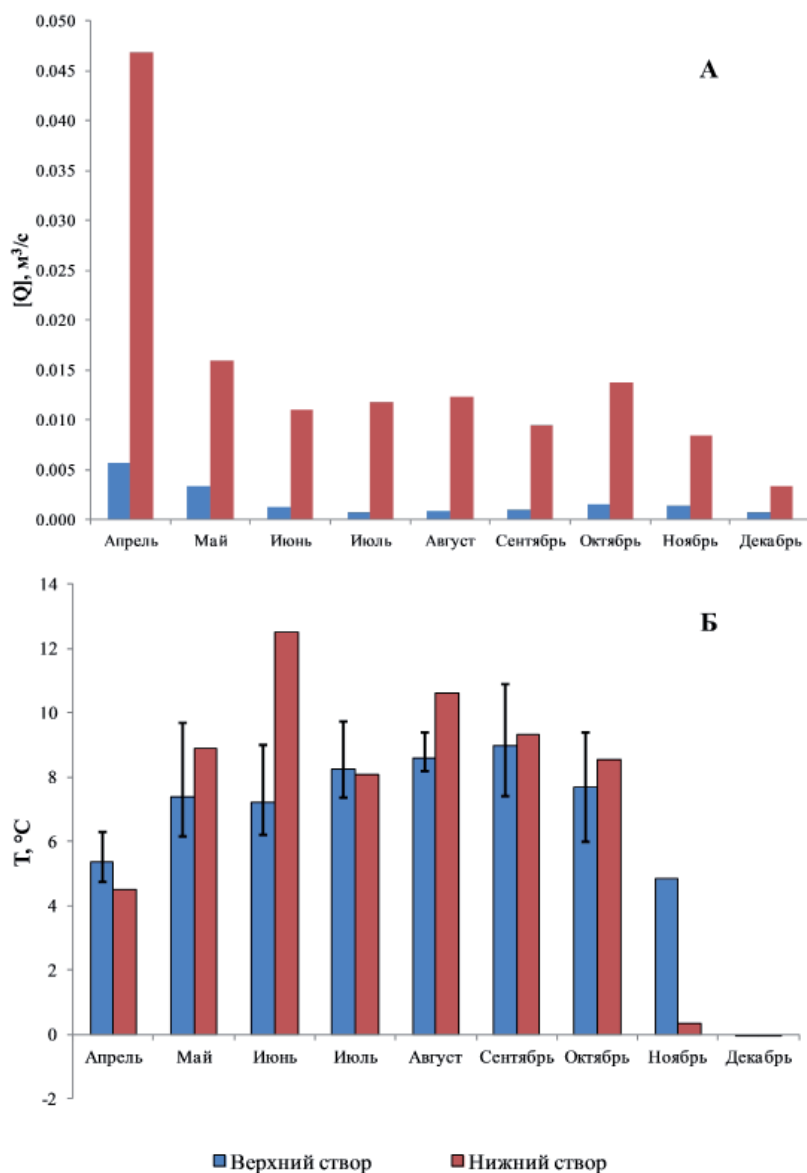


Рис. 2. Сезонная динамика: А) расхода воды (Q), Б) температуры воды (°C). Планка погрешностей соответствует пределам изменчивости показателя

Fig. 2. Seasonal dynamics: A) water consumption (Q), B) water temperature (°C). The bar of errors corresponds to the limits of variability of the indicator

На *нижнем створе* ручей представляет типичную креналь-эпиритраль. Ширина водотока в месте работ – 1–1,5 м. Пойма выражена, заболочена, поросла ольхой, ивой и высокотравьем. Грунт дна на стремнине песчаный с под-

ложкой из глины. Ближе к берегу дно выстлано глиной, часто с отложениями детрита.

На этом створе весенний паводок характеризуется апрельским максимумом ($0,047 \text{ м}^3/\text{с}$), осенний приурочен к октябрю, когда расход воды составляет $0,014 \text{ м}^3/\text{с}$ (см. **рис. 2**). Летняя межень четко выражена в сентябре ($0,0094 \text{ м}^3/\text{с}$); в декабре началась зимняя межень ($0,0034 \text{ м}^3/\text{с}$). На нижнем створе расход воды превышал таковой на верхнем створе в 5–16 раз, что, при отсутствии явных притоков от верхнего створа к нижнему, свидетельствует о преимущественно подземном питании. Становление льда зарегистрировано в ноябре; толщина льда изменялась от 0,01 до 0,04 м. В декабре толщина ледового покрова составляла 10–18 см. Годовой ход температуры воды характеризуется наличием нестандартного летнего максимума в июне, что было обусловлено холодным летом в 2015 г. ($12,5^\circ\text{C}$) (см. **рис. 2**). Резкое снижение показателя отмечалось от октября к ноябрю, когда температура составляла $0,35^\circ\text{C}$. Концентрация DO в воде в течение всего периода наблюдений в дневное время была высокой (100–112% насыщения). Минимальное количество DO в воде приходилось на июнь, максимальное – на август.

Динамика накопления растительного детрита показана на **рисунке 3**. На обоих участках динамика совпадает по фазам. Пики накопления детрита отмечаются весной (смыв с берегов) и осенью – в октябре (обусловлены листопадом).

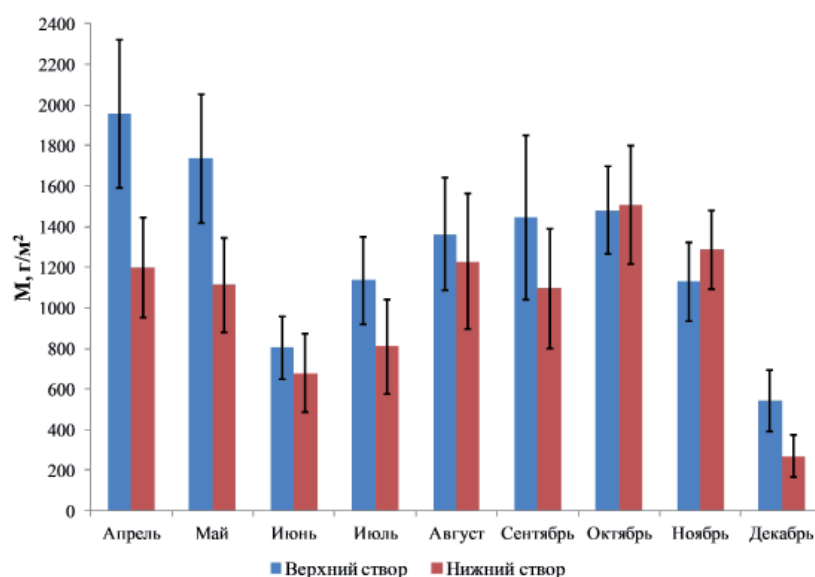


Рис. 3. Годовая динамика средней массы детрита ($M, \text{ г}/\text{м}^2$). Планка погрешностей соответствует ошибке средней

Fig. 3. Annual dynamics of the average mass of detritus ($M, \text{ g}/\text{m}^2$). The error bar corresponds to the error of the mean

Ихтиофауна отмечалась только на нижнем створе и была представлена тремя видами рыб и круглоротых: личинками ручьевой миноги *Lethenteron reissneri* (Dybowski 1869) (данный вид в дальнейшем учитывается как компонент макрозообентоса), сибирским усатым гольцом *Barbatula toni* (Dybowski,

1869) и сахалинской девятиглай колюшкой *Pungitius tymensis* (Nikolsky, 1889). Колюшка регистрировалась в течение всего периода исследований, кроме января, а сибирский голец – с мая по октябрь включительно. В сентябре и октябре здесь в массе отмечалась креветка *Palaemon paucidens* (de Naan, 1841), мигрировавшая в верховья реки из нижнего течения. Это позволяет говорить о наличии катадромных миграций у креветок, ранее исследователями не отмеченных.

Характеристика макрозообентоса. На *верхнем створе* в пробах было встречено 103 вида и формы донных организмов. Однако видовой список не полный, так как видовому определению не подвергались несколько групп беспозвоночных: малощетинковые черви, ракушковые раки и др. Основу видового состава формировали водные стадии развития амфибиотических насекомых – 94 вида и формы, среди которых преобладали двукрылые. Прочие группы были представлены небольшим (1–11) количеством видов. В среднем за период мониторинга плотность донных организмов составила $11\,964 \pm 1\,114$ экз./м²; биомасса – $26,607 \pm 2,436$ г/м² (**табл. 1**). Основу общей плотности и биомассы формировали три группы беспозвоночных: разноногие раки, плоские черви и водные стадии развития двукрылых насекомых. Общегодовыми доминантами в сообществе являлись бокоплавы *Gammarus lacustris* Sars, 1863 и плоские черви рода *Dendrocoelopsis*, совместный вклад которых в общую плотность был равен 63,0%, в общую биомассу – 73,2%.

Таблица 1

**Осредненные за год показатели обилия макрозообентоса
на верхнем створе**

Table 1

**Year-averaged indicators of the abundance of macrozoobenthos
at the upper section**

Группа	<i>S</i>	<i>N</i> , экз./м ²	<i>N</i> , %	<i>B</i> , г/м ²	<i>B</i> , %
Amphipoda	1	4 615	38,6	15,070	56,6
Turbellaria	1	2 928	24,5	4,415	16,6
Diptera	64	2 709	22,6	3,024	11,4
Oligochaeta	2	1 293	10,8	2,060	7,7
Trichoptera	11	129	1,1	1,254	4,7
Bivalvia	1	179	1,5	0,668	2,5
Ephemeroptera	10	18	0,2	0,069	0,3
Plecoptera	3	23	0,2	0,019	0,1
Insecta прочие	1	2	0,02	0,013	0,05
Collembola	2	21	0,2	0,007	0,03
Gordiacea	1	1	0,01	0,004	0,02
Ostracoda	1	43	0,4	0,004	0,01
Lepidoptera	1	0,1	0,001	0,001	0,003
Coleoptera	2	1	0,004	0,000	0,002
Acarina	1	2	0,01	0,000	0,001
Gastropoda	1	0	0,001	0,000	0,001
Всего	103	11 964	100	26,607	100

На нижнем створе наличие рыбного населения и изменения в гидрологическом режиме приводят к смене структуры и типа сезонной динамики показателей обилия. Так же, как и на верхнем створе, основу видового состава формировали амфибиотические насекомые – 104 вида и формы из 124 обнаруженных; наиболее значимы двукрылые.

Осредненные за год показатели обилия составили: плотность – $5\,014 \pm 751$ экз./м²; биомасса – $9,990 \pm 1,204$ г/м² (табл. 2). Основу общей плотности формировали водные стадии развития двукрылых; основу общей биомассы – ручейники, разноногие раки, двукрылые и двустворчатые моллюски. В целом, за год в донном сообществе преобладали бокоплавы *G. lacustris* и мелкие двустворчатые моллюски рода *Euglesa*. Они характеризовались вкладом в общую биомассу 30,0%. Показатели обилия на нижнем створе характеризуются большей амплитудой изменчивости (ошибка средней превышает 10%), чем на верхнем. Структура макрозообентоса неустойчива и отличается значительной сезонной изменчивостью (суммарный КО здесь равен 5 430 против 8 966 на верхнем створе). Об этом же свидетельствует низкий вклад доминант в общую плотность и биомассу на нижнем створе.

Таблица 2

Осредненные за год показатели обилия макрозообентоса на нижнем створе

Table 2

Year-averaged indicators of the abundance of macrozoobenthos at the lower section

Группа	S	N, экз./м ²	N, %	B, г/м ²	B, %
Trichoptera	17	45	0,9	3,249	32,5
Amphipoda	1	206	4,1	1,791	17,9
Diptera	63	3 489	69,6	1,568	15,7
Bivalvia	1	273	5,4	1,207	12,1
Oligochaeta	2	560	11,2	0,919	9,2
Agnatha	1	0,3	0,01	0,521	5,2
Ephemeroptera	9	22	0,4	0,493	4,9
Gordiacea	1	2	0,04	0,059	0,6
Plecoptera	9	53	1,1	0,057	0,6
Megaloptera	1	3	0,1	0,055	0,6
Ostracoda	1	343	6,8	0,035	0,4
Odonata	1	0	0,0	0,009	0,1
Pisces	2	7	0,1	0,008	0,1
Gastropoda	3	1	0,01	0,007	0,1
Прочие	3	3	0,1	0,005	0,1
Coleoptera	3	1	0,01	0,002	0,02
Collembola	1	3	0,1	0,001	0,01
Isopoda	1	0,1	0,002	0,001	0,01
Turbellaria	1	0,2	0,004	0,001	0,01
Copepoda	1	2	0,04	0,000	0,004
Acarina	1	1	0,02	0,000	0,001
Decapoda	1	–	–	–	–
Всего	124	5 014	100	9,990	100

Динамика показателей обилия в течение периода мониторинга показана на **рисунке 4**. В теплый период отмечается противоположная по створам динамика численности и биомассы. Если на верхнем (безрыбном) створе численность донных гидробионтов возрастает от июня к сентябрю (преимущественно за счет размножения бокоплавов и турбеллярий), то на нижнем створе, где выражена лимитирующая роль рыб, численность слабо изменяется от месяца к месяцу, несмотря на активное размножение организмов бентоса. Эта асинхронность проявляется и в динамике биомассы: на верхнем створе пик показателя приурочен к концу теплого сезона (сентябрь), а на нижнем – к ноябрю.

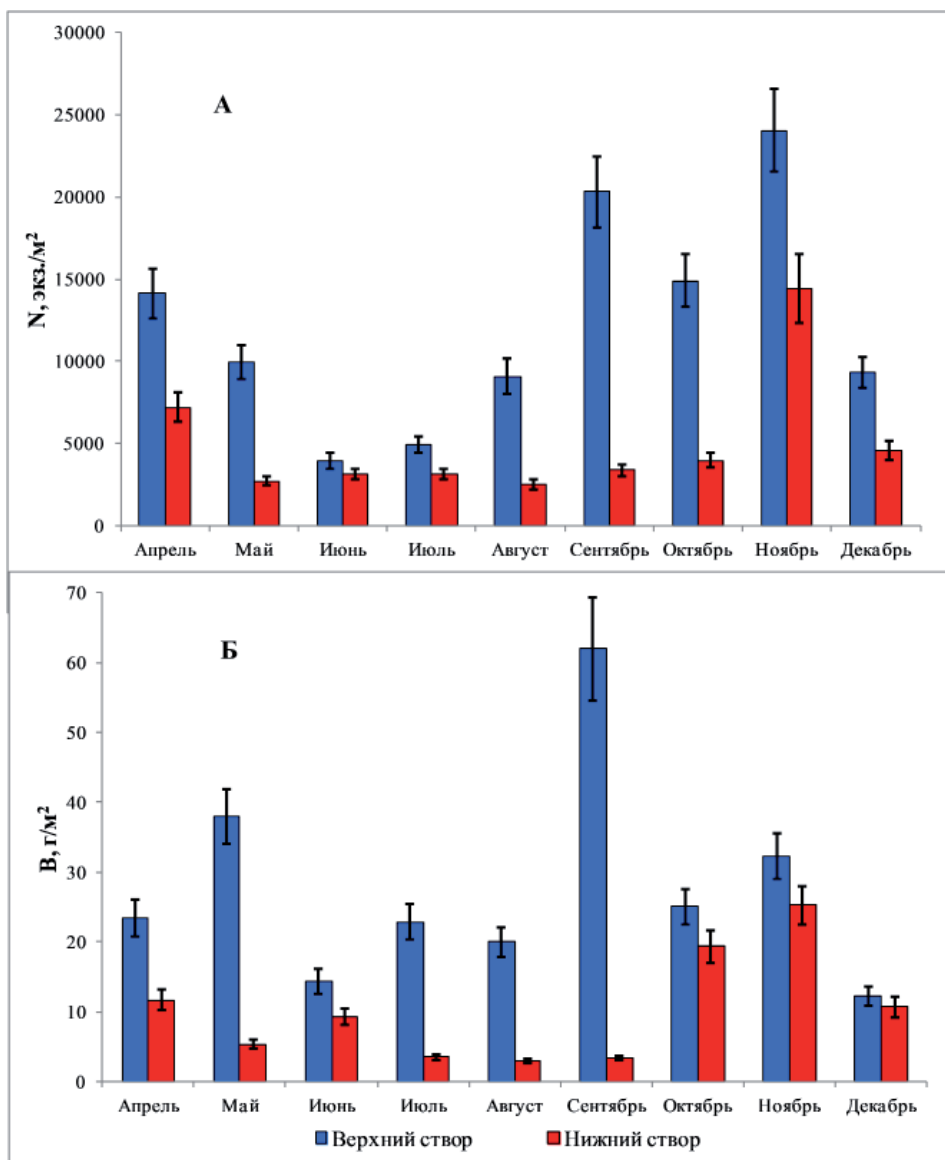


Рис. 4. Сезонная динамика показателей обилия макрозообентоса: А) средняя плотность (N , экз./м²), Б) средняя биомасса (B , г/м²). Планки погрешностей соответствуют ошибке средней
Fig. 4. Seasonal dynamics of indicators of abundance of macrozoobenthos: А) average density (N , ind./m²), Б) average biomass (B , g/m²). Error bars correspond to the error of the mean

Изменение структуры макрозообентоса в течение года на верхнем створе показано на **рисунке 5А**. В течение всего года в кренали отмечается слабо-изменяющееся сообщество с доминантой бокоплавов (39,2–78,7% от общей биомассы) и субдоминантой плоских червей рода *Dendrocoelopsis* (11,6–26,0%). Все основные сезонные изменения структуры проявляются на уровне характерных видов. Малощетинковые черви *Eiseniella tetraedra* (Savigny, 1826), потребляющие листовую опад, значимы в сообществе весной и летом (4,9–14,1%). Осенью их сменяют другие потребители детрита – личинки комаров-долгоножек *Tipula* (2,3–5,8%). Последние, в свою очередь, в ноябре–декабре сменяются также измельчителями детрита – личинками ручейников *Hydatophylax* (5,9–7,2%), которые значимы и весной (3,1%). Личинки комаров-звонцов играют большую роль в структуре в осенне-зимний период и весной (4,5–16,1%). Наиболее значимы среди хирономид личинки и куколки *Microsectra* и *Diamesa tsutsui* (Tokunaga, 1936).

На нижнем створе отмечалась частая смена структуры сообщества, обусловленная сезонными воздействиями абиотического (паводок, прогрев воды, становление ледового покрова) и биотического (миграции рыб, креветок, динамика накопления детрита) факторов. Здесь обычно наблюдалась полидоминанта нескольких видов беспозвоночных.

Изменения набора доминант сопровождалась сменой характерных видов, то есть перемены затрагивали всю структуру сообщества (**рис. 5Б**). Весной и в первой половине лета (кроме июня) доминантами донного сообщества являлись бокоплав и мелкие двустворчатые моллюски рода *Euglesa*. В июне в структуре макрозообентоса превалировали дождевые черви *E. tetraedra*, а доминировавшие ранее виды перешли в категорию характерных. Во вторую половину лета (август, сентябрь) наблюдается монодоминанта *Euglesa*. Осенью и зимой сообщество стабилизируется в иной структуре с преобладанием измельчителей растительного детрита – личинок ручейников *Hydatophylax* и бокоплавов. Еще более значительные изменения отмечаются на уровне характерных видов. Весной (апрель, май), осенью и зимой большую роль играют личинки комаров-звонцов (7,5–15,0% от общей биомассы).

Среди хирономид в течение года отмечается смена ключевых видов. В апреле наиболее значимы были *Microsectra* indet., *Orthocladius setosus* Makarchenko et Makarchenko, 2006, *Monodiamesa bathyphila* (Kieffer, 1918) и *Polypedilum scalaenum* (Schrank, 1803). В мае массовые прежде виды вылетают, а их место занимают *Orthocladius* gr. *saxicola* Kieffer, 1911, *Natarsia* indet. и *P. scalaenum*. В июне среди ключевых видов остаются только личинки *Natarsia* indet. В июле значимы мелкие личинки *Rheotanytarsus* indet. В августе наблюдается очередная смена – *Chaetocladius ligni* Cranston and Oliver, 1988 и *M. bathyphila*. Эти же виды являются ключевыми и в сентябре. В ноябре и декабре общую численность и биомассу хирономид определяют *Microsectra* indet. Малощетинковые черви (кроме *E. tetraedra*) играют заметную роль в переходные периоды – в апреле и ноябре (6,6–7,3%).

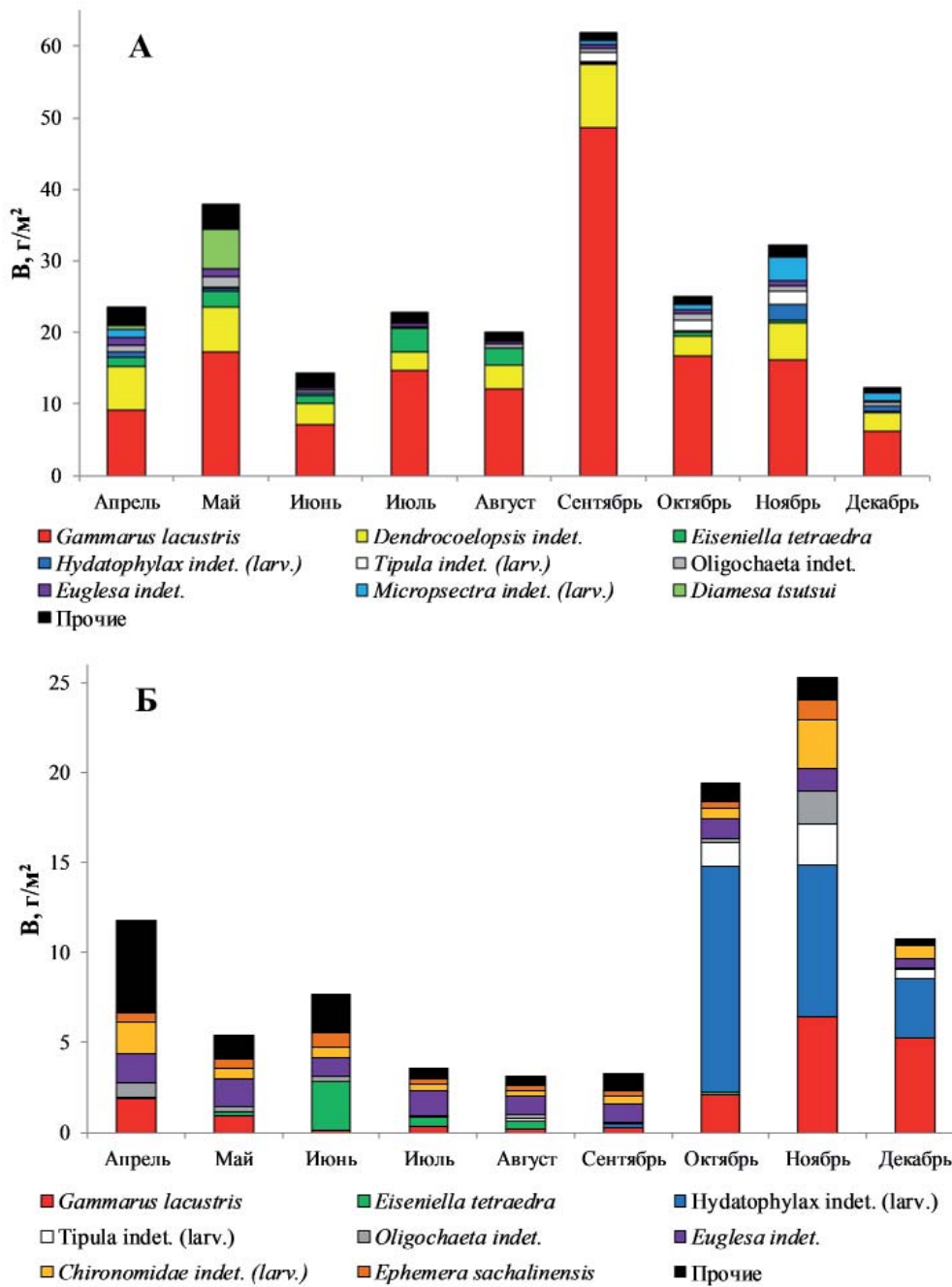


Рис. 5. Сезонная изменчивость биомассы ключевых видов и групп макрозообентоса: А) верхний створ, Б) нижний створ

Fig. 5. Seasonal variability of the biomass of key species and groups of macrozoobenthos: a) the upper section, b) the lower section

Основные различия в динамике биомассы между створами проявляются летом. Весной и осенью пики показателя обусловлены избытком кормового детрита, что подтверждается преобладанием в трофической структуре измельчителей детрита: доминирующие на обоих створах бокоплавцы, дождевые черви, личинки комаров-долгоножек и личинки ручейников *Hydatophylax*. Летом на верхнем створе, в условиях хорошего прогрева воды, отсутствия хищников – бентоядных рыб – массово развиваются разноногие раки. На нижнем створе летом, наоборот, пресс хищников приводит к снижению показателей обилия. Только осенью, после начавшейся миграции рыб вниз, отмечается рост биомассы макрозообентоса.

Периоды, которым соответствуют низкие показатели обилия, необязательно означают смену сезонных формаций. Существование устойчивого, четко структурированного сообщества возможно и при низких количественных характеристиках. В период смены формаций, когда сообщество (в широком смысле этого слова) расструктурировано, биомасса (или плотность) наиболее равномерно «размазана» по видам. В этот период индекс *H* по биомассе ниже, чем по численности, и наоборот. Изменчивость индекса *H* в течение мониторинга по створам показана на **рисунке 6**. На верхнем створе сообщество находится в устойчивом состоянии весь теплый период с июля по октябрь включительно. Только во время весеннего паводка и в период становления ледового покрова макрозообентос находится в неустойчивом состоянии. На нижнем створе наблюдается более сложная картина. Большую часть периода мониторинга сообщество находится в неустойчивом состоянии и только в октябре, когда начинается откочевка рыб вниз по течению, и в декабре, когда на створе массово появляются мигрирующие сверху от опасности промерзания водотока бокоплавцы, отмечается устойчивое состояние макрозообентоса. Таким образом, наличие рыбного населения в кренали влияет не только на состав и структуру макрозообентоса, но и наряду с периодами размножения и роста ключевых видов – на периоды наибольшей оптимизации (выраженности) сообщества.

Сезонные ассоциации гидробионтов выделены по дендрограммам сходства (**рис. 7, 8**). В безрыбной кренали на протяжении исследований отмечалась одна ассоциация с несколько изменяющимся набором ключевых видов (**рис. 9А**). Периоды неустойчивого состояния сообщества (*см. рис. 6*) ассоциируются с такой структурой ассоциации, когда к постоянному составу доминант (*G. lacustris* и *Dendrocoelopsis*) присоединяются кодоминанты. Во время весеннего паводка (май) кодоминантой являлась *D. tsutsui*; при переходе к зимнему состоянию – *Micropsectra* indet.

На нижнем створе значительно возрастает многообразие донных микробиомов (рипаль, фарватер, ямы, заросли водной растительности) и проявляется роль дополнительных биотических факторов (миграции рыб и креветок). Здесь периоды устойчивого существования сообщества (октябрь и декабрь: *см. рис. 6*) согласуются с развитием основной ассоциации потребителей листового опада *Hydatophylax* indet. и *G. lacustris*, когда рыбное население мигрирует из зоны оледенения вниз по течению (**рис. 9Б**).

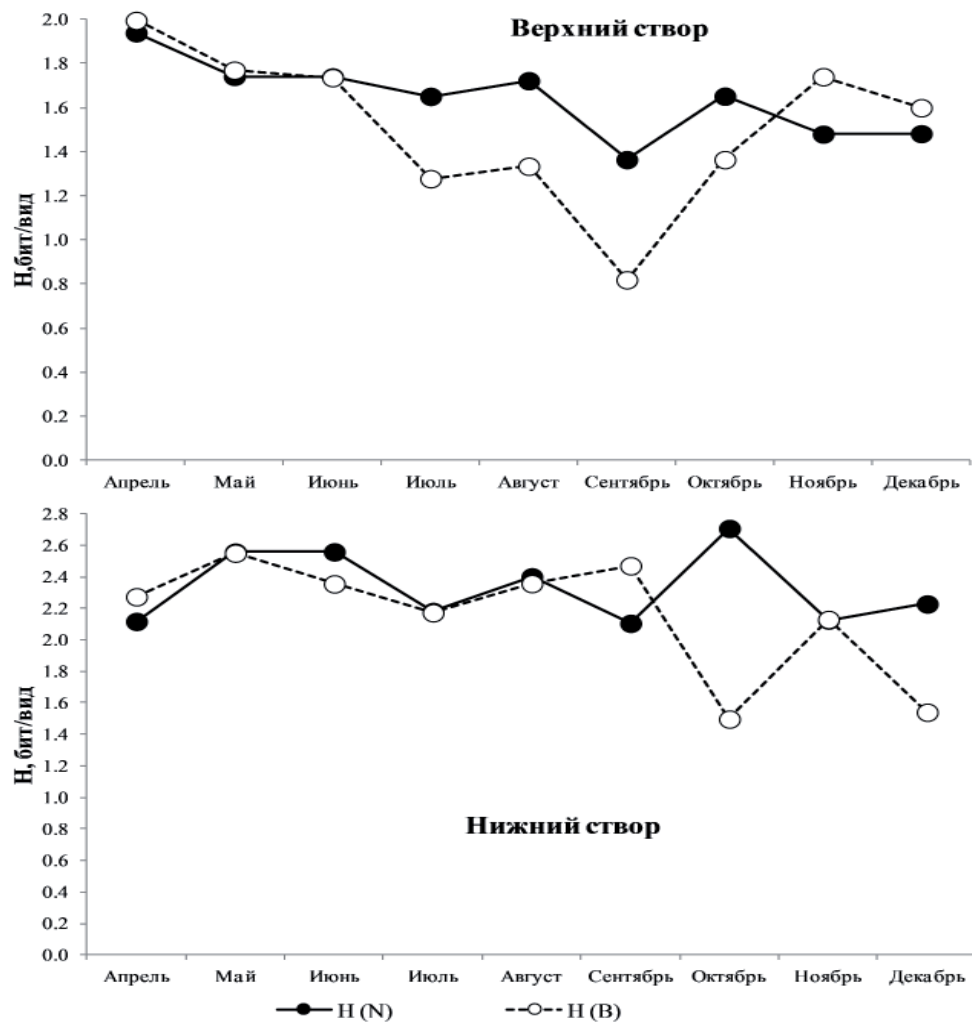


Рис. 6. Сезонная динамика индекса видового разнообразия (H, бит/вид)
Fig. 6. Seasonal dynamics of the species diversity index (H, bit/species)

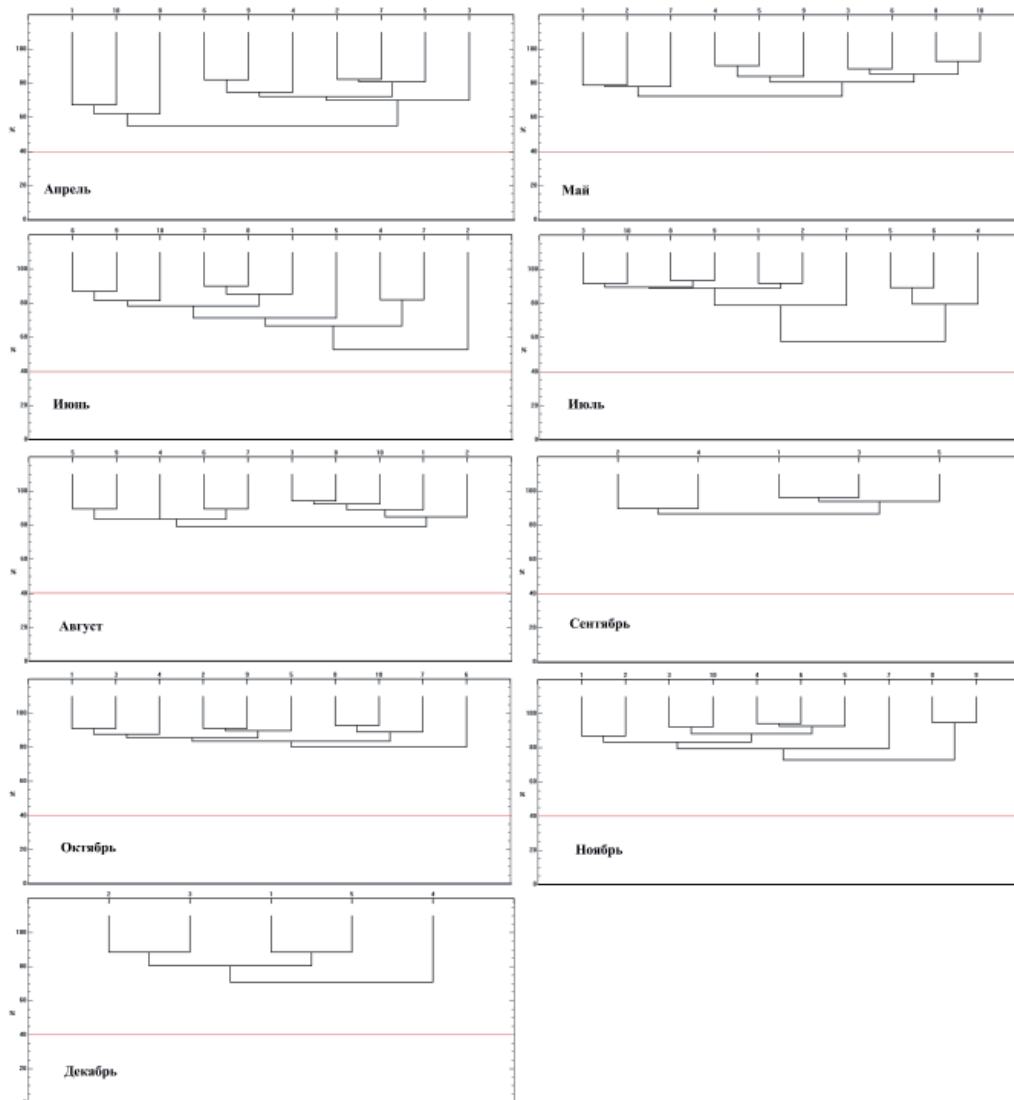


Рис. 7. Дендрограммы сходства проб макрозообентоса на верхнем створе
Fig. 7. Dendrograms of the similarity of macrozoobenthos samples at the upper section

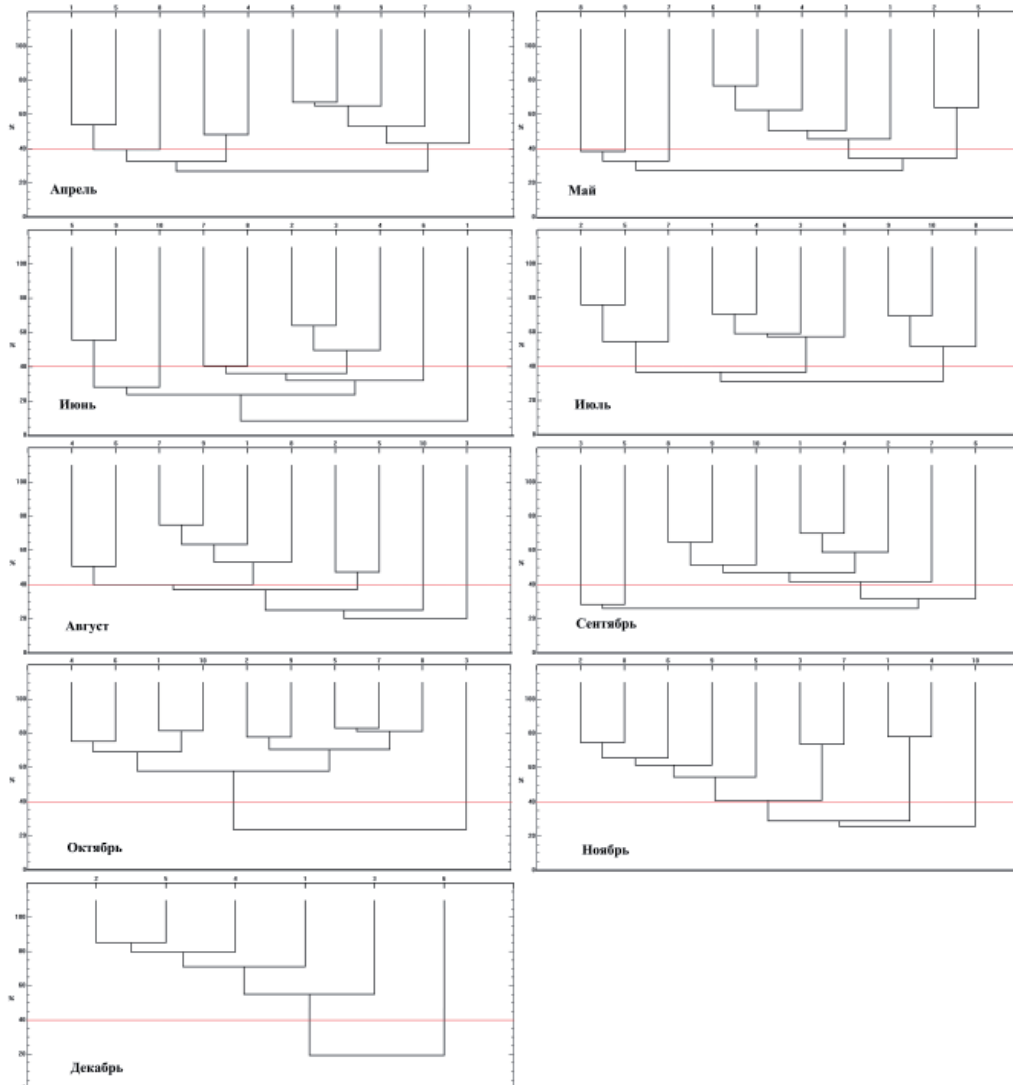


Рис. 8. Дендрограммы сходства проб макрозообентоса на нижнем створе
Fig. 8. Dendrograms of the similarity of macrozoobenthos samples at the lower section

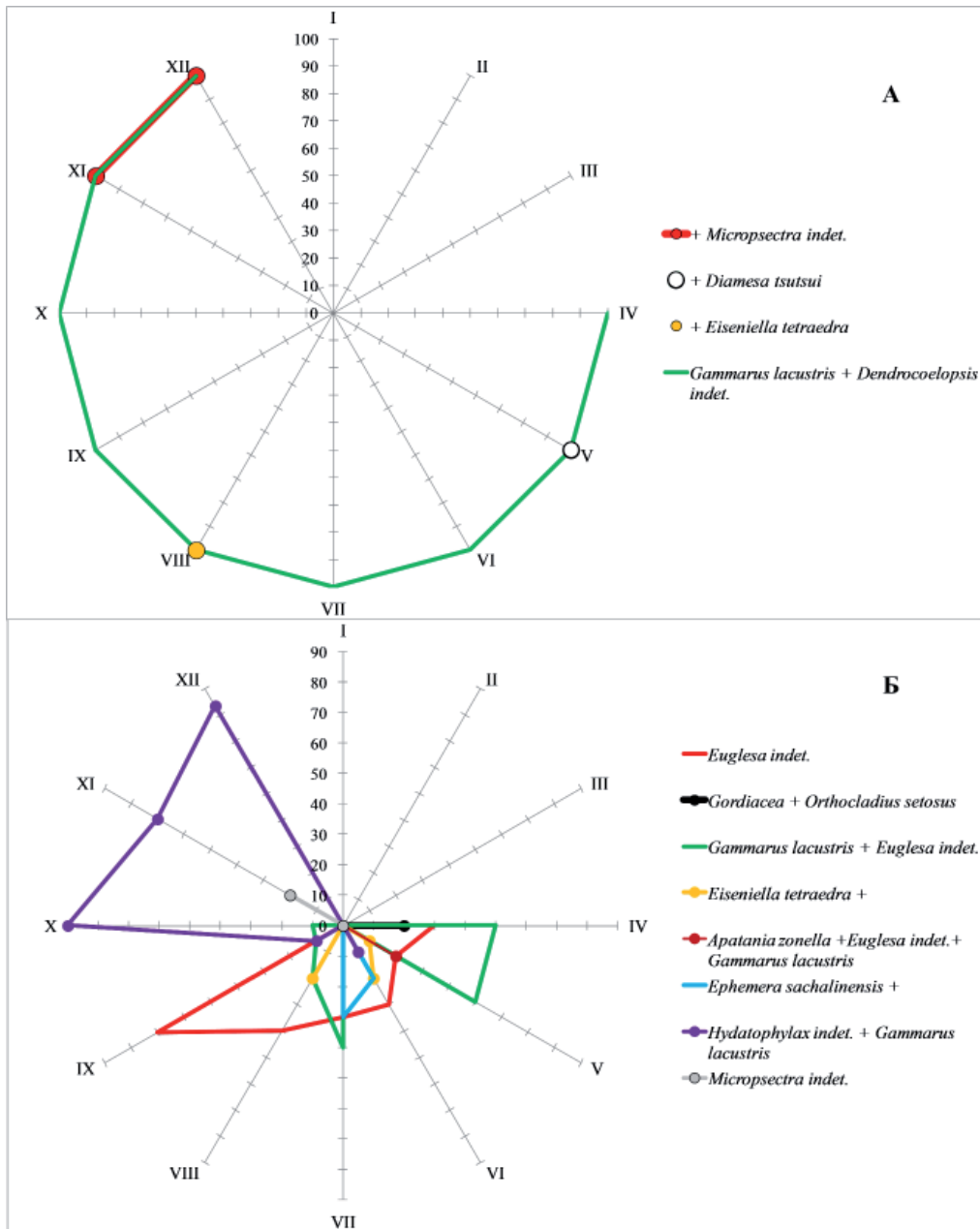


Рис. 9. Сезонная представленность (%) ассоциаций макрозообентоса: А) верхний створ, Б) нижний створ

Fig. 9. Seasonal representation (%) of macrozoobenthos associations: А) the upper section, Б) the lower section

В остальные периоды состояние сообщества было менее устойчивым, что проявлялось не только в увеличении количества временных сезонных ассоциаций макрозообентоса, но и в представленности (процент от общей обследованной акватории) выделенных ассоциаций. В целом, в сезонном ряду ассоциаций выделяются четыре периода (см. рис. 9Б).

Первый период (апрель, май) отличается наибольшей представленностью ассоциации *G. lacustris*+*Euglesa* (50% обследованной акватории). Данная ассоциация локализована на парцелле рипали. Диварикатными к предыдущей ассоциации являются ассоциации *Euglesa* (апрель – 30%, май – 20%), *Apatania zonella*+*Euglesa*+*G. lacustris* (май – 20%), приуроченные к пескам на фарватере. Только в апреле на парцелле песчаных грунтов рипали и фарватера отмечается ассоциация *Gordiacea*+*O. setosus* (20%). В мае в глинистом прибрежье ям отмечается ассоциация с преобладанием дождевых червей *E. tetraedra* и личинок хирономид *Natarsia* indet. (10%). Второй период длится с июня по июль и отличается большим разнообразием и частой сменой ассоциаций. Парцелла промывных песков фарватера и части рипали оккупирована ассоциацией *Euglesa* (по 30%), в июне в этой ассоциации кодоминантом являются роющие личинки поденок *E. sachalinensis*. Ассоциация *E. tetraedra* (20%) в июне отмечается уже на парцелле промывных песков фарватера, а парцеллу глинистого прибрежья ям занимает ассоциация *E. sachalinensis* (июнь – 20%, июль – 30%), в которой в июне кодоминантом выступают *G. lacustris*, а в июле – *Euglesa*.

Стандартная для весны ассоциация *G. lacustris*+*Euglesa* вновь проявляется в рипали водотока в июле (40%). Во вторую половину лета (август, сентябрь) во время летней межени основной становится ассоциация *Euglesa* (август – 40%, сентябрь – 70%), которая в этот период смещается в парцеллу рипали и в глинистое прибрежье ям. Диварикатная предыдущей ассоциация с преобладанием бокоплавов и *Euglesa* (август – 20%, сентябрь – 10%) локализована в рипали. Фарватер ручья занят ассоциацией *E. tetraedra* (август – 20%). В сентябре в рипали появляется ассоциация *Hydatophylax* indet.+*G. lacustris* (10%), которая станет основной осенью и в начале зимы. Развитие основной ассоциации *Hydatophylax* indet.+*G. lacustris* знаменует последний, четвертый период развития сообщества кренали – верхней эфиритрали (октябрь – 90%, ноябрь – 70%, декабрь – 83%). Данная ассоциация оккупирует все выделенные ранее парцеллы: рипаль, фарватер, глинистую яму. Только в ноябре в рипали отмечается ассоциация с доминированием хирономид *Micropsectra* indet. (20%).

Выявленная периодизация обусловлена ритмикой поступления и разложения кормового субстрата – детрита и миграциями в зону кренали – эфиритрали хищников высшего порядка – рыб и креветок. Весной, когда отмечается смыв с берега листового опада, а заселение участка рыбным населением только начинается, наибольшее развитие получают ассоциации с доминированием макроизмельчителей детрита *G. lacustris*, *E. tetraedra* и подбирающих коллекторов – *Euglesa* и др. Летом, при активном присутствии хищников высшего порядка – рыб-бентофагов и креветок, наибольшее развитие получают малосъедобные для рыб *Euglesa* и малодоступные для хищников зарывающиеся гидробионты *E. sachalinensis* и *E. tetraedra*. Преобладающей трофической группой становятся подбирающие коллекторы (*Euglesa*, *E. sachalinensis* и др.) при меньшей доле макроизмельчителей. Осенью и в начале зимы с началом отко-

чевки рыб и креветок вниз по течению при избытке детрита листопадного происхождения наибольшее значение получают макроизмельчители (*G. lacustris*, *Hydatophylax* indet.) при второстепенной роли подбирающих коллекторов (*Euglesa*, *E. sachalinensis*, *Micropsectra* indet. и др.).

На верхнем створе – в кренали – при отсутствии хищников высшего порядка и при избытке поступления кормового детрита (акватория на этом створе характеризуется 100%-ным перекрытием надводной растительностью) отмечается устойчивая во времени ассоциация макрозообентоса с постоянной трофической структурой, в которой доминирующую роль играют макроизмельчители *G. lacustris*, *E. tetraedra*; второстепенную – подбирающие коллекторы *Euglesa*, *Micropsectra* indet., *D. tsutsui* и др. и хищники – преимущественно турбеллярии *Dendrocoelopsis*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В видовом составе макрозообентоса кренали малого лесного водотока преобладают амфибиотические насекомые, но основу численности и биомассы на протяжении всего теплого периода формируют гомотопные водные организмы. На безрыбном участке к такому относятся бокоплавцы и плоские черви, а в пределах зарыбленного участка – мелкие двустворчатые моллюски и малощетинковые черви. На нижнем створе также значительную роль начинают играть амфибиотические насекомые, преимущественно – двукрылые, ручейники и поденки. Характерной особенностью кренали является высокая численность и биомасса макрозообентоса. Из-за преобладания гомотопных гидробионтов структура сообщества довольно устойчива и наименее изменчива на безрыбном участке.

Сезонная изменчивость численности и биомассы на верхнем и нижнем створах противоположна по направленности. На безрыбном участке отмечается рост показателей обилия от начала лета к его концу, а на участке с рыбным населением, наоборот, – снижение.

Сезонная смена ассоциаций в пределах сообщества обусловлена несколькими сезонными явлениями – ритмикой поступления и разложения кормового субстрата – детрита и миграциями в зону кренали – эфиритрали хищников высшего порядка – рыб и креветок. На верхнем створе – в кренали – при отсутствии хищников высшего порядка и при избытке поступления детрита отмечается устойчивая во времени ассоциация с постоянной трофической структурой, в которой доминирующую роль играют макроизмельчители, второстепенную – подбирающие коллекторы и хищные беспозвоночные. На нижнем створе в переходной зоне кренали – эфиритрали состояние сообщества менее устойчивое, что проявлялось в увеличении количества сезонных ассоциаций и их представленности (процент от общей обследованной акватории).

Весной, когда отмечается смыв с берега листового опада, а заселения участка водотока рыбным населением только начинается, наибольшее развитие получают ассоциации с доминированием макроизмельчителей детрита и подбирающих коллекторов. Летом, при активном присутствии рыб-бентофагов и креветок, наибольшее развитие получают малосъедобные для рыб двустворчатые и малодоступные зарывающиеся гидробионты. Преобладающей трофической группой становятся подбирающие коллекторы при меньшей доле макро-

измельчителей. Осенью и в начале зимы с началом откочевки рыб и креветок вниз по течению при избытке детрита наибольшее значение имеют макроизмельчители детрита при второстепенной роли подбирающих коллекторов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую признательность доктору исторических наук А. А. Василевскому и доктору биологических наук А. М. 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.

Бурковский И. В. Морская биоценология. Организация сообществ и экосистем. – М. : Товарищество науч. изд. КМК, 2006. – 285 с.

Голубков С. М. Функциональная экология личинок амфибиотических насекомых. – СПб. : ЗИН РАН, 2000. – 294 с.

Дюран Б., Одделл П. Кластерный анализ. – М. : Статистика, 1977. – 128 с.

Жирков И. А. Жизнь на дне. Биогеография и биоэкология бентоса. – М. : Товарищество науч. изд. КМК, 2010. – 453 с.

Кучерук Н. В., Савилова Т. А. Количественная и экологическая характеристика донной фауны шельфа и верхнего района североперунского апвеллинга // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. – 1985. – Т. 90, вып. 6. – С. 70–79.

Лабай В. С., Живоглядова Л. А., Полтева А. В., Мотылькова И. В. и др. Водотоки острова Сахалин: жизнь в текучей воде. – Ю-Сах. : 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 : Методическое 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 [3]. 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.

Приложение

**Видовой состав макрозообентоса обследованных створов безымянного
ручья – притока р. Мицулевка**

Application

**The species composition of the macrozoobenthos of the unnamed brook
(a tributary of Mitsulevka River)**

№ п/п.	Вид	Креналь										Креналь-эпиритраль									
		IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII		
ТИП PLATYHELMINTES																					
Отряд Tricladida																					
1	<i>Dendrocoelopsis</i> indet.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	+	-	+	-	-	-	
ТИП NEMATOMORPHA																					
Класс Gordioidea																					
2	Gordioidea indet.	-	-	+	-	+	-	+	+	-	+	+	+	-	-	+	+	+	-	-	
ТИП ANNELIDA																					
Класс Clitellata																					
Подкласс Oligochaeta																					
3	Oligochaeta indet.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
4	<i>Eiseniella tetraedra</i> (Savigny, 1826)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
ТИП MOLLUSCA																					
Класс Gastropoda																					
Отряд Hygrophila																					
5	Gastropoda indet.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	
6	<i>Lymnaea</i> indet.	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	
	Кладка <i>Lymnaea</i> indet.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	
Класс Bivalvia																					
Отряд Sphaeriida																					
7	<i>Euglesa</i> indet.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
ТИП ARTHROPODA																					
Подтип Chelicerata																					
Класс Araneae																					
Отряд Trombidiformes																					
8	Hydracarina indet.	+	+	+	+	-	+	-	+	+	+	+	-	+	-	-	+	+	-	-	
Подтип Crustacea																					
Класс Ostracoda																					
9	Ostracoda indet.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Класс Hexanauplia																					
Подкласс Copepoda																					
Отряд Cyclopoida																					
10	Cyclopoida indet.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	+	-	-	
Класс Malacostraca																					
Отряд Amphipoda																					
11	<i>Gammarus lacustris</i> Sars, 1863	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Отряд Isopoda																					
12	<i>Asellus levandovorum</i> Henri & Magniez, 1995	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	
Подтип Hexapoda																					
Класс Collembola																					
13	<i>Isotoma viridis</i> Bourlet, 1839	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	-	+	+	-	+	+	-	-	
14	<i>Podura aquatica</i> L., 1758	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	

№ п/п.	Вид	Креналь										Креналь-эпиритраль									
		IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII		
Класс Insecta																					
Отряд Odonata																					
15	<i>Ophiogomphus obscurus</i> Bartenet, 1930 (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-			
Отряд Ephemeroptera																					
16	<i>Ameletus gr. costalis</i> (larv.)	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	-			
17	<i>Baetis</i> indet. (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-			
18	<i>Caenis rivulorum</i> Eaton, 1884 (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-			
19	<i>Cincticostella levanidovae</i> Tshernova, 1952 (larv.)	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
20	<i>Ecdyonurus</i> indet. (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-			
21	<i>Ephemerella sachalinensis</i> Matsumura, 1911 (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	-			
22	<i>Ephemerella (Drunella) cryptomeria</i> Imanishi, 1937 (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-			
23	<i>Ephemerella (Ephemerella) kozhovi</i> Bajkova, 1967 (larv.)	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
24	<i>Ephemerella aurivilli</i> (Bengtsson, 1908)	+	-	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-			
25	<i>Ephemerella</i> indet. (larv.)	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
26	<i>Heptagenia flava</i> Rostock, 1878 (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-			
27	Heptageniidae indet. (larv.)	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
28	<i>Leptophlebia (Neoleptophlebia) chocolata</i> (Imanishi, 1937) (l.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	+			
29	<i>Rhitrogena (Cinygmula) hirasana</i> (Imanishi, 1935) (larv.)	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	+	-	-	-	+	+	+			
30	<i>Rhitrogena (Cinygmula) putoranica</i> (Kluge, 1980) (larv.)	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
31	<i>Rhithrogena (Cinygmula) grandifolia</i> (Tshernova 1952)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
32	<i>Rhithrogena</i> indet. (larv.)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
Отряд Plecoptera																					
33	<i>Amphinemura</i> indet. (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-			
34	<i>Arcynopteryx dichroa</i> (McLachlan, 1872) (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	+	-			
35	<i>Isocapnia</i> indet. (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-			
36	<i>Mesocapnia</i> indet. (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-			
37	<i>Nemoura</i> indet. (larv.)	-	-	+	+	+	-	-	+	-	+	-	+	+	+	-	+	-			
38	Plecoptera indet. (larv.)	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-			

№ п/п.	Вид	Креналь										Креналь-эпиритраль									
		IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII		
39	<i>Stavsolus</i> indet. (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-			
40	<i>Taenionema japonicum</i> Okamoto, 1922 (larv.)	+	-	-	-	+	+	+	+	+	-	+	-	-	+	+	+	+			
41	<i>Takagriopterix nigra</i> Okamoto, 1922 (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-			
Отряд Trichoptera																					
42	<i>Agapetus</i> indet. (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-			
43	<i>Apatania zonella</i> (Zetterstedt, 1840) (larv.)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+			
	<i>Apatania zonella</i> (Zetterstedt, 1840) (pup.)	-	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
44	<i>Arctopsyche palpata</i> Martynov, 1934 (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	+	+	-	+			
	<i>Arctopsyche palpata</i> Martynov, 1934 (pup.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-			
45	<i>Brachycentrus (Sphinctogaster) bilobatus</i> Martynov, 1935 (larv.)	+	+	+	-	-	+	-	+	+	-	+	+	-	+	-	+	-			
46	<i>Brachypsyche</i> ind. (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-			
47	<i>Eubasilissa regina</i> (McLachlan, 1871)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-			
48	<i>Glossoma</i> indet. (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-			
49	<i>Goerodes</i> sp. (larv.)	-	-	+	+	+	+	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-			
50	<i>Grammotaulius</i> indet. (larv.)	-	+	+	+	-	-	+	+	-	-	+	+	+	-	+	-	+			
	<i>Grammotaulius</i> indet. (pup.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-			
51	<i>Halesus sachalinensis</i> Martynov, 1915 (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-			
52	<i>Hydatophylax</i> indet. (larv.)	+	+	+	-	-	+	+	+	+	+	-	+	-	+	+	+	+			
	<i>Hydatophylax</i> indet. (pup.)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
53	<i>Molanna angustata</i> Curtis, 1834 (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-			
54	<i>Rhyacophila hokkaidensis</i> Iwata, 1927 (larv.)	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	-	-	+	+	+			
55	<i>Rhyacophila</i> indet. (larv.)	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
56	<i>Semblis</i> indet. (larv.)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	+	+	+	+			
57	Trichoptera indet. (larv.)	+	-	-	-	+	+	-	+	+	+	-	-	+	+	+	+	-			
Отряд Megaloptera																					
58	<i>Sialis longidens</i> Klinstedt, 1932 (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+	+	+	+	-			
Отряд Coleoptera																					
59	Coleoptera indet. (imago)	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-			
60	Coleoptera indet. (larv.)	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-			
61	Dytiscidae indet. (imago)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-			

№ п/п.	Вид	Креналь										Креналь-эпиритраль									
		IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII		
Отряд Lepidoptera																					
62	Lepidoptera indet. (larv.)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
Отряд Diptera																					
63	<i>Ablabesmyia</i> (<i>Ablabesmyia</i>) <i>longistyla</i> Fittkau 1962 (larv.)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
64	Agromysidae indet. (larv.)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-			
65	<i>Antocha</i> indet. (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-			
66	<i>Brillia</i> gr. <i>bifida</i> (Kieffer, 1909) (larv.)	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			
67	Ceratopogonidae gen. indet. (larv.)	+	+	-	-	-	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+			
	Ceratopogonidae gen. indet. (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
68	<i>Chaetocladius</i> gr. <i>acuticornis</i> (Kieffer, 1914) (larv.)	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
69	<i>Chaetocladius</i> gr. <i>variabilis</i> Makarchenko & Makarchenko, 2003 (larv.)	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-			
70	<i>Chaetocladius</i> gr. <i>vitellinus</i> (Kieffer, 1908) (larv.)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
71	<i>Chaetocladius</i> indet. (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-			
72	<i>Chaetocladius ligni</i> Cranston and Oliver, 1988 (larv.)	+	-	-	-	+	+	+	+	+	-	-	+	-	+	+	+	+			
	<i>Chaetocladius ligni</i> Cranston and Oliver, 1988 (pup.)	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	-	-	+	+	-	-			
73	Chironomidae indet. (larv.)	+	+	+	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-			
74	Chironomidae indet. (pup.)	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	+	+	+	+	+	-	-			
75	Chironominae indet. (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-			
76	<i>Clytocerus</i> indet. (larv.)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
77	<i>Constempellina brevicosta</i> (Edwards, 1937) (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	-			
78	<i>Corynoneura</i> indet. (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	+	-	-			
79	<i>Cricotopus</i> gr. <i>obnixus</i> (Walker, 1856) (larv.)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
80	<i>Cryptochironomus</i> gr. <i>defectus</i> (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-			
	<i>Cryptochironomus</i> gr. <i>defectus</i> (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	+	-	-			
81	<i>Diamesa japonica</i> Tokunaga, 1936 (larv.)	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-			
	<i>Diamesa japonica</i> Tokunaga, 1936 (pup.)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			

№ п/п.	Вид	Креналь										Креналь-эпиритраль									
		IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII		
82	<i>Diamesa tsutsui</i> (Tokunaga 1936) (larv.)	+	+	-	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-			
	<i>Diamesa tsutsui</i> (Tokunaga 1936) (pup.)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
83	Diamesinae indet. (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-			
84	<i>Dicranota</i> cf. <i>bimaculata</i> Schummell, 1829 (larv.)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			
85	<i>Diplocladius cultriger</i> Kieffer, 1908 (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-			
87	Diptera indet. (lar.)	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
88	<i>Dixa</i> indet. (larv.)	+	-	-	+	+	+	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-			
89	<i>Eloeophila</i> indet. (larv.)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			
	<i>Eloeophila</i> indet. (pup.)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
90	<i>Epoicocladus flavens</i> (Malloch, 1915) (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-			
91	<i>Fannia</i> indet. (pup.)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-			
92	<i>Glyptotendipes</i> indet. (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-			
93	<i>Hemerodromia</i> indet. (larv.)	+	+	-	+	+	-	-	+	-	+	+	+	+	+	+	+	-			
	<i>Hemerodromia</i> indet. (pup.)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	+			
94	<i>Heterotrissocladus</i> gr. <i>marcidus</i> (Walker, 1856) (larv.)	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+			
	<i>Heterotrissocladus</i> gr. <i>marcidus</i> (Walker, 1856) (pup.)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
95	<i>Hexatoma</i> indet. (larv.)	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+	+	+	+			
96	<i>Hydrobaenus</i> cf. <i>monodentatus</i> (Makarchenko & Makarchenko, 2005) (larv.)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
97	Limoniidae indet. (larv.)	-	+	+	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	+	-	+			
98	<i>Macropelopia paranebulosa</i> Fittkau, 1962 (larv.)	+	-	+	-	-	+	+	+	+	+	-	+	-	+	+	+	+			
99	<i>Metriocnemus</i> gr. <i>eurynotus</i> (Holmgren 1883) (larv.)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
100	<i>Micropsectra</i> indet. (larv.)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			
	<i>Micropsectra</i> indet. (pup.)	+	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
101	<i>Molophilus</i> indet. (larv.)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
102	<i>Monodiamesa bathyphila</i> (Kieffer, 1918) (larv.)	+	+	-	-	-	+	-	-	-	+	+	-	-	+	+	+	+			
	<i>Monodiamesa bathyphila</i> (Kieffer, 1918) (pup.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	+	-			
103	Muscidae indet. (larv.)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-			
104	<i>Natarsia</i> indet. (larv.)	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			

№ п/п.	Вид	Креналь										Креналь-эпиритраль									
		IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII		
105	<i>Natarsia tokunagai</i> (Fittkau, 1962) (pup.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
106	<i>Ninelia</i> indet. (larv.)	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
107	<i>Ormosia</i> indet. (larv.)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
108	Orthoclaadiinae indet. (larv.)	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+		
109	<i>Orthocladius</i> (<i>Mesorthocladius</i>) <i>rousellae</i> Sponis, 1990 (larv.)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
110	<i>Orthocladius</i> (<i>Orthocladius</i>) <i>setosus</i> Makarchenko et Makarchenko, 2006 (larv.)	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-		
111	<i>Orthocladius</i> gr. <i>saxicola</i> Kieffer, 1911 (larv.)	-	+	-	-	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-		
	<i>Orthocladius</i> gr. <i>saxicola</i> Kieffer, 1911 (pup.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-		
112	<i>Orthocladius</i> indet. (pup.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-		
113	<i>Parachaetocladus</i> <i>akanoctavus</i> Sasa & Kamimura, 1987 (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-		
114	<i>Parakiefferiella</i> <i>bathophila</i> (Kieffer, 1912) (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-		
115	<i>Paratrichoeladus</i> <i>rufiventris</i> (Meigen 1830) (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-		
116	<i>Paratrisocladus</i> <i>excerptus</i> (Walker 1856) (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-		
117	<i>Parydra pusilla</i> (Meigen, 1830) (pup.)	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
118	<i>Phaenopsectra flavipes</i> (Meigen 1818) (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-		
119	Phoridae indet. (pup.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-		
120	<i>Polypedilum</i> indet. (larv.)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
121	<i>Polypedilum scalaenum</i> (Schrank, 1803) (larv.)	-	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
122	<i>Procladius</i> gr. <i>choreus</i> (Meigen, 1804) (larv.)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-		
123	<i>Prodiamesa olivacea</i> (Meigen, 1818) (larv.)	+	+	-	-	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-		
124	<i>Psectrocladius</i> <i>zetterstedti</i> Brundin, 1949 (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-		
125	<i>Pseudodiamesa nivosa</i> (Goetghebuer, 1928) (larv.)	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
126	Psychodidae indet. (larv.)	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-		

№ п/п.	Вид	Креналь										Креналь-эпиритраль									
		IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII		
127	<i>Ptychoptera</i> indet. (larv.)	+	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-			
128	<i>Rheotanytarsus</i> indet. (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	-	-			
129	<i>Scleroprocta</i> indet. (larv.)	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
130	<i>Sergentia coracina</i> (Zetterstedt, 1850) (larv.)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
131	<i>Simulium</i> indet. (larv.)	+	+	+	+	+	+	-	-	+	-	+	+	+	+	-	-	+			
	<i>Simulium</i> indet. (pup.)	-	+	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
132	<i>Stempellinella edwardsi</i> Spies & Sæther, 2004 (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+	-	+	+			
133	<i>Stictochironomus</i> indet. (larv.)	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+			
134	<i>Sympothastia</i> indet. (larv.)	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
	<i>Sympothastia</i> indet. (pup.)	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
135	Syrphidae indet. (larv.)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
136	Tanypodinae indet. (larv.)	-	-	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			
137	<i>Tanypus (Tanypus) vilipennis</i> (Kieffer 1918) (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-			
138	Tanytarsini indet. (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-			
139	<i>Telmatopelopia nemorum</i> (Goetghebuer 1921) (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-			
140	<i>Tipula (Platytipula) melanoceros</i> Schummel, 1833 (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-			
141	<i>Tipula</i> indet. (larv.)	+	+	-	+	+	+	+	+	-	-	+	-	+	+	+	+	+			
142	<i>Trissopelopia longimana</i> (Staeger, 1839) (larv.)	-	-	+	-	-	-	-	+	+	-	+	+	-	-	-	+	+			
143	<i>Tvetenia</i> gr. <i>bavarica</i> (Goetghebuer 1934) (larv.)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
Insecta прочие																					
144	Кладка Insecta	+	+	-	+	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-			
Прочие беспозвоночные																					
145	Икра беспозвоночных	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	+	-			
146	Кладка	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+			
147	Кокон	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-			
ТИП CHORDATA																					
Подтип Vertebrata																					
Класс Petromyzonti																					
Отряд Petromyzontiformes																					
148	<i>Lethenteron</i> indet.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-			
Надкласс Pisces																					
Класс Actinopterygii																					
149	Икра рыб	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-			
150	Личинка рыб	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-			