

УДК 547.587/52

В. С. Лабай

**РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МАКРОЗООБЕНТОСА В НИЖНЕЙ
РИТРАЛИ СРЕДНЕРАЗМЕРНОЙ ЛОСОСЕВОЙ РЕКИ
О. САХАЛИН**

Описаны структура, количественные показатели и основные сообщества макробентоса нижней ритрали р. Поронай. Приводится анализ влияния на бентос скорости течения, состава донных осадков и литодинамического режима. Скорость течения определяет количественные характеристики, а тип грунта, совместно со скоростью течения — трофический облик бентоса. Показано, что развитие типов донных сообществ является адаптацией к литодинамическому режиму.

Ключевые слова: нижняя ритраль, литодинамический режим, скорость течения, грунт, бентос, трофическая характеристика, сообщество, Сахалин.

Понятие ритрали, соответствующее лососевой области реки, населенной специфичным донным населением — ритроном, ввел Дж. Иллиес (Illies, 1971: цит. по [6]). Концепция экосистем лососевых рек Дальнего Востока была разработана В. Я. Леванидовым [6] и развита в трудах В. В. Богатова [1—3]. Было показано, что фаунообразующим в пределах водотока фактором является температура воды [6, 20]. При переходе от кренали к ритрали, сопровождаемом увеличением линейных размеров русла и расхода воды, возрастает роль подбирающих коллекторов и фильтраторов [27]. На локальном биотопическом уровне биоразнообразие определяется структурной комбинацией плес — пережат [12, 21, 25]. Микрораспределение беспозвоночных в пределах биотопических единиц обусловлено физико-химическими факторами, преимущественно типом грунта [18, 19, 22, 26], или иными [12]. Развитие этой идеи наблюдается в работах М. В. Чертопрада [14, 15], который выявил четыре основных реотопа — камни, макрофиты, песок и ил — с соответствующими им жизненными формами донных беспозвоночных (по степени подвижности и способу захвата пищи). Значительный пласт современных работ описывает зависимости количественных характеристик бентоса и отдельных таксономических групп от скорости течения и типов грунта [17, 18, 23, 24, 28, 29]. Однако данные разных работ не согласуются между собой. Во многом это объясняется недоучетом авторами такого фактора, как литодинамический режим. Известно, что при критической скорости осаждения взвешенного вещества более 0,5 мм/сут происходит гибель

© Лабай В. С., 2009

бентоса под слоем осадков [7], но влияние на бентос естественных процессов осаднения при значениях ниже критического практически не описано.

Цель данной работы — описание основных закономерностей распределения макрозообентоса и донных сообществ в нижней ритрале среднеразмерной лососевой реки Дальнего Востока России в зависимости от скорости течения, типа донных грунтов и литодинамического режима на примере р. Поронай.

Материал и методика исследований. Исследования проводили на р. Поронай 27 сентября — 6 октября 2004 и 9—20 сентября 2005 г. в нижней ритрале на различных биотопах: 1) на каменисто-гравийно-галечном перекате, 2) на галечно-песчаном перекате и следующим за ним на плесе у пос. Абрамовка, 3) в песчано-глинистой протоке и 4) на плесе ниже впадения р. Орловка (рис. 1). Отобрано и обработано 152 пробы. Отбор проб осуществлялся по разрезам (трансектам) с соответствующей маркировкой проб (А1, А2, ..., С1, С2 и т. д.), что в дальнейшем фигурирует на рисунках. На небольшой глубине пробы отбирали бентометром Леванидова (0,12 м²) [8], глубже — малым дночерпателем Ван-Вина (0,0225 м²) [16]. В месте отбора пробы зондом СМ-4 измеряли скорость течения (V) у дна и визуально оценивали тип грунта (ДО).

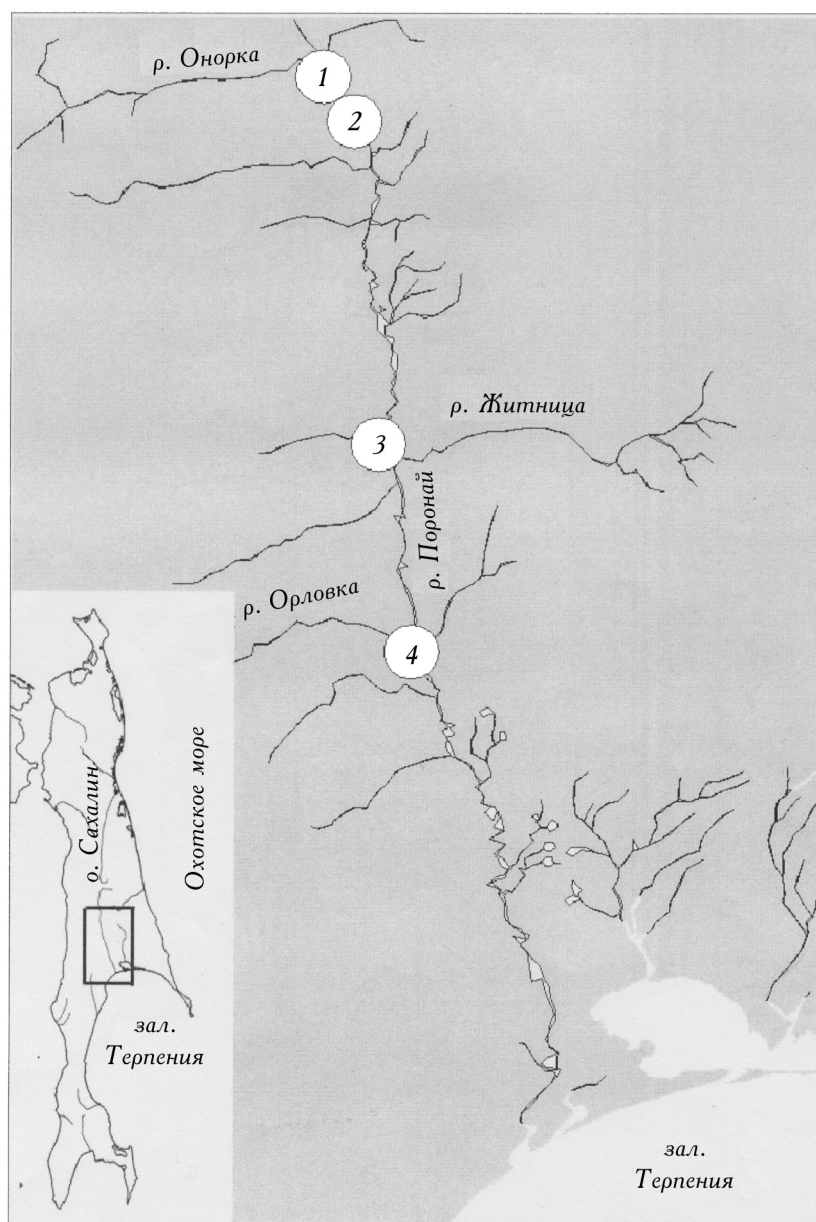
Трофическая характеристика водных беспозвоночных принята по работам В. Я. Леванидова [6] и Т. М. Тиуновой [13]. Использовались стандартные показатели: количество видов (S), численность (N), биомасса (B), частота встречаемости (ЧВ, %). Определяющим при структуризации сообществ был коэффициент относительности (КО), рассчитываемый как произведение относительной средней B (%) на ЧВ (%) [10]. При структуризации сообществ учитывали вклад каждого вида в создание средней общей B , ЧВ и КО при превалировании КО. Вид считается доминирующим, если значение КО попадало в предел 10000—1000. Названия сообществ давались по доминирующим видам.

При выделении сообществ использовали выражаемый в процентах индекс ценотического сходства [11]:

$$C_{xy} = 100 - 0,5\sum(|p_x - p_y|), \quad (1)$$

где p — доля (%) данного вида в общей биомассе соответственно на станциях x и y .

Корреляция рассчитывалась как для абсолютных значений показателей, так и для логарифмированных ($\log N$ или $\log (N+1)$ при наличии нулевых значений). Для приведения типа донных отложений (ДО) к количественному виду была применена шкала соответствия. Определенному типу грунта присваивался порядковый номер от 1 до 8 с увеличением крупности и твердости: ил — 1, глина — 2, мелкий песок — 3, средний песок — 4, крупный песок — 5, галька — 6, гравий — 7, крупный гравий (камни) — 8. Для упрощения анализа участок русла от стремнины до размываемого (обрывистого) берега относился к литодинамической зоне размыва, от стремнины к на-



1. Карта-схема района исследований (обозначения в тексте).

мыльным образованиям (косы, осередки) — к зоне аккумуляции, область стремнины — к зоне транспортировки.

Результаты исследований и их обсуждение

Методологической предпосылкой исследований является положение о том, что геоморфологические и гидродинамические характеристики биото-

пов ритрала лососевых рек определяют тип, трофическую структуру и количественные характеристики донного населения.

Параметры среды на обследованных участках. Река Поронай является одной из крупнейших водных артерий о. Сахалин. Ее длина составляет 350 км, площадь водосбора в районе пос. Красный Октябрь — 6080 км², а осредненный годовой сток — 2,49 млн. м³, максимальный среднемесячный расход воды наблюдается в период весеннего паводка в июне — 279 м³/с, минимальный расход — в апреле — 7,95 м³/с [9].

Каменисто-гравийно-галечный пережат. Участок реки представлен обширным мелководным пережатом над выходом скалистой платформы. Пережат сложного косога типа [4]. Основная площадь пережата, представляющая собой пологий обращенный против течения склон, выстлана галькой, гравием и крупными камнями, у левого берега образуются мелководные заливчики, также выстланные галькой с незначительной примесью песка и глины. Крутой, обращенный по течению склон, характеризуется перепадом высот 0,3—0,5 м, галечно-каменистый. Глубина достигает 1 м в русле ниже пережата и нескольких сантиметров по основной площади. Вдоль глинистого правого размывного берега проходит узкий фарватер (до 2 м) с глубиной 1 м и более и скоростью течения более 1 м/с. По остальной площади средневзвешенная скорость течения в момент отбора проб составляла 0,46 м/с и варьировала в пределах 0,01—0,67 м/с. Водорослевые обрастания были слабо выражены, биомасса микроводорослей перифитона изменялась от 17 мг/м² (на стремнине) до 115 мг/м² (в слабопроточных заливчиках).

Мелкогалечно-песчаный пережат. Типичный для нижней ритрала р. Поронай тип пережатов — простые поперечные с песчано-галечной выстилкой дна. Перепад высот в начале и в конце пережата составляет более метра. Левый берег подвержен размыву, обрывистый. Правый представлен обширной косой, образованной песчаными (иногда с примесью глины) наносами. Вдоль области пережата располагается осередок (русловой остров) разделяющий пережат на два рукава. Наблюдается смена грунтов, выстилающих дно пережата, от мелкой гальки у размываемого берега до крупного песка на стремнине. К русловому островку и далее до косы в донных отложениях представлены пески различной крупности. Глубина по основной площади пережата достигала 0,4 м при скорости течения до 1,45 м/с (средневзвешенная — 0,88 м/с). Обрастания на гальке выражены слабо, средняя биомасса составляет 32 мг/м².

Плеса. Оба обследованных плеса являлись типичными [4], располагались в излучине основного русла. Стрежень, совпадающая с фарватером, была прижата к вогнутому размываемому берегу. Размывной берег обрывистый, глинистый. Противоположный берег представлен аккумуляционными песчано-глинистыми либо галечно-песчаными косами. Дно на стремнине покрыто крупными камнями и галькой, часто переходящими в песок, у берега на затишных участках — песчано-илистыми отложениями и глиной. Русло типичное корытообразной формы. Глубина на фарватере достигает 1,5—1,7 м. Скорость течения на стремнине — до 1,1—1,7 м/с, к берегам резко снижается и составляет в среднем 0,45—0,93 м/с. Перифитон на гальке и

раковинах жемчужниц был выражен слабо, его средняя биомасса составила 13 мг/м².

Глинистые протоки со спокойным течением — еще один типичный биотоп р. Поронай. Обследованный участок представлен излучиной и наиболее близок по типу русла к плесу. Ширина протоки варьирует от нескольких до 10 м. Вогнутый подмываемый берег обрывистый, глинистый; правый намывной берег представлен аккумулятивной глинистой косой. Дно протоки типичной корытообразной формы. Глубина до 0,8 м. Вдоль узкой стремнины, где скорость течения достигала 0,33 м/сек, дно выстлано песком, резко переходящим в глину. На остальной площади протоки тип донных отложений однообразен — глинистый, дно топкое. Растительность отсутствует. Микроводоросли обрастания обильны на корягах и глинистом дне в зоне слабого течения у края аккумулятивной косы, их биомасса варьировала от 49 до 500 мг/м², при среднем — 219 мг/м².

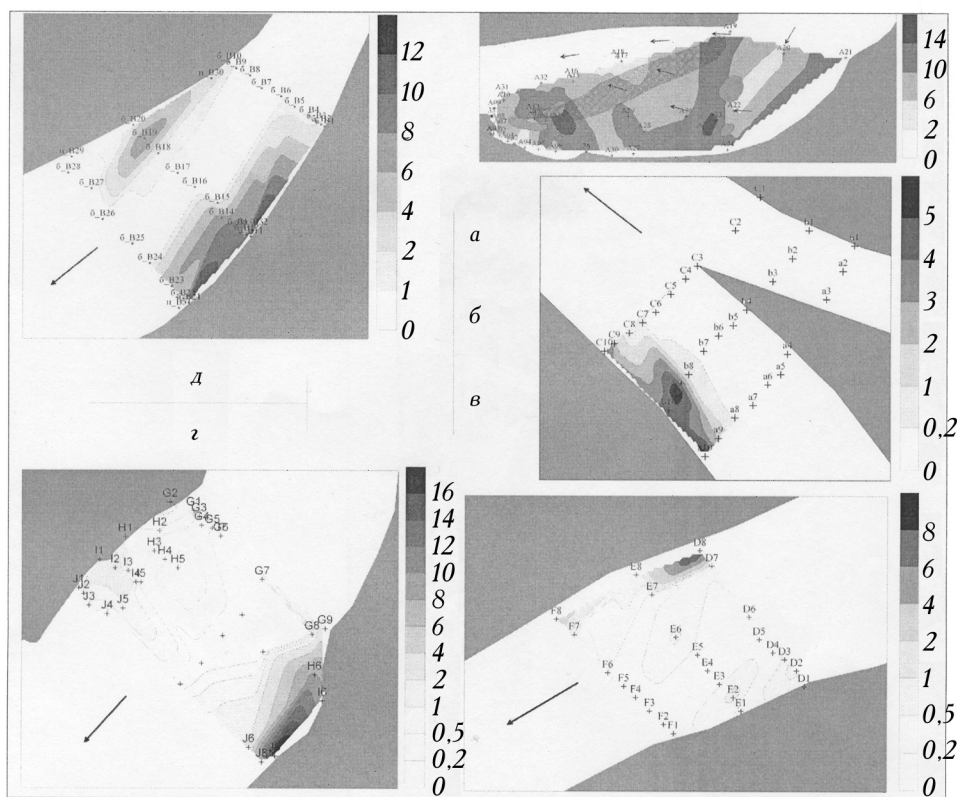
В соответствии с выделенными М. В. Чертопрудом [14, 15] типами донных биотопов, на обследованных участках русла наблюдаются биотопы каменистых грунтов (в этот тип мы включаем всю область каменисто-гравийно-галечного переката и отдельные участки мелкогалечно-песчаного переката и плесов, выстланные галькой и камнями), псаммиты (наиболее представленный тип в нижней ритрале р. Поронай, включает зону транспортировки влекомых песчаных наносов на стремнине мелкогалечно-песчаного переката, плесов и глинистых протоков и зону аккумуляции песчано-илистых наносов вдоль аккумулятивных кос) и пелиты (с некоторой натяжкой сюда можно включить всю область глинистых протоков за исключением стремнины). Как видно, на большинстве обследованных участков, кроме каменисто-гравийно-галечного переката, отмечено несколько типов донных биотопов, что позволяет провести анализ воздействия ряда абиотических факторов, характеризуя русло реки в целом.

Распределение количественных характеристик бентоса. Основу видового состава макробентоса на всех участках формировали амфибиотические насекомые: от 93—90% общего числа видов (перекаты) до 68% (плес). Вклад ручейников, поденок, веснянок и двукрылых на перекатах и плесах изменялся для каждого таксона от 8 до 35% (табл. 1). Только в протоке основу видового богатства создавали двукрылые — 47%. В распределении количественных характеристик на всех участках ритрала отмечены общие закономерности: 1) снижение численности и биомассы от берегов к фарватеру, 2) у подмываемого берега в зоне размыва плотность и биомасса выше, чем у берега в зоне аккумуляции (рис. 2). Наиболее наглядно последняя закономерность прослеживается в протоке, где, несмотря на симметричность распределения вдоль фарватера скорости течения и донных отложений, численность и биомасса были наибольшими у размываемого берега. Наибольшие количественные характеристики отмечены для каменисто-гравийно-галечного переката. На остальных участках наблюдается рост средних значений от мелкогалечно-песчаного переката к протоке.

На каменисто-гравийно-галечном перекате 1 выделенные закономерности отсутствовали. Отмечено возрастание количественных показателей у

1. Количественные характеристики бентоса обследованных участков нижней риграли р. Поронай

Таксоны	Перекаг 1	Перекаг 2	Плес 2	Плес 4	Протока 3
Количество видов					
Всего	52	30	29	40	19
Trichoptera	11	6	4	6	2
Plecoptera	5	6	6	3	0
Ephemeroptera	12	8	8	9	2
Diptera	17	6	7	14	9
Прочие	7	4	4	8	6
		$\frac{N}{B}$			
Trichoptera, %	$\frac{63,9}{79,3}$	$\frac{42,4}{60,6}$	$\frac{9,1}{12,5}$	$\frac{4,6}{15,5}$	$\frac{2,3}{1}$
Plecoptera, %	$\frac{5}{6,9}$	$\frac{13,5}{9,4}$	$\frac{12,9}{5,9}$	$\frac{0,6}{0,3}$	$\frac{0}{0}$
Ephemeroptera, %	$\frac{17,9}{9,4}$	$\frac{29,1}{15,5}$	$\frac{55,5}{39,1}$	$\frac{72,2}{46,5}$	$\frac{75,5}{93,2}$
Diptera, %	$\frac{12,2}{2,8}$	$\frac{10,1}{11,5}$	$\frac{15,5}{10}$	$\frac{10,5}{6,4}$	$\frac{15,9}{3,4}$
Прочие, %	$\frac{0,9}{0,16}$	$\frac{4,8}{3,1}$	$\frac{6,9}{32,6}$	$\frac{12,2}{31,3}$	$\frac{6,4}{2,4}$
Средняя, $\frac{\text{экз} / \text{м}^2}{\text{г} / \text{м}^2}$	$\frac{682 \pm 53}{8,923 \pm 0,706}$	$\frac{121 \pm 41}{0,85 \pm 0,279}$	$\frac{110 \pm 39}{0,714 \pm 0,344}$	$\frac{268 \pm 96}{2,751 \pm 0,657}$	$\frac{293 \pm 46}{3,074 \pm 0,631}$
Средневзвешенная, $\frac{\text{экз} / \text{м}^2}{\text{г} / \text{м}^2}$	$\frac{700}{9,397}$	$\frac{80}{0,61}$	$\frac{83}{0,44}$	$\frac{164}{1,604}$	$\frac{286}{2,837}$



2. Распределение биомассы (г/м²) бентоса: а — перекат 1; б — перекат 2; в — плес 2; г — плес 4; д — протока 3.

островков, опоясывающих по периметру перекат (см. рис. 2). Плотность поселения превышала здесь 900 экз/м². Низкая численность (менее 400 экз/м²) характеризовала участки с относительно спокойным течением. Наиболее значимой группой бентоса являлись ручейники, составлявшие 64% общей численности и почти 80% биомассы (см. табл. 1). Доминантами были три вида сетеплетущих ручейников: *Stenopsyche marmorata* Navas, 1920, *Ceratopsyche nevae* (Kokenati, 1858) и *Arctopsyche amurensis* Martynov, 1934, создававшие почти 70% биомассы бентоса. При переходе к мелкогалечно-песчаному перекаату 2 и далее к плесам и протоке роль ручейников снижалась. На мелкогалечно-песчаном перекаате 2 они оставались преобладающей группой (см. табл. 1). Ключевым видом были ручейники *C. nevae* (46% биомассы). Вероятно, снижение размеров частиц жесткой фации стало лимитирующим фактором при прочих равных условиях. На плесах руководящей группой стали поденки (см. табл. 1). Наиболее значимыми видами на плесе 2 были поденки *Ephemera orientalis* McLachlan, 1875, *Ephemerella aurivilli* Bengtsson, 1908 и болотницы *Hexatoma*, формировавшие совместно 46% биомассы бентоса. Доминантом на плесе 4 были поденки *E. orientalis*. Совместно с пескоройками, болотницами *Hexatoma* и бокоплавами *Gammarus lacustris* Sars, 1863 они формировали 79% биомассы. В протоке роль поденок еще возросла (см. табл. 1). Доминирующим и единственным массовым видом бентоса на обследованном участке были *E. orientalis*.

Влияние факторов среды на количественные характеристики. Логично предположить, что динамика количественных характеристик бентоса в целом по ритрالي, независимо от биоценотической составляющей, обусловлена скоростью течения и/или типом грунта. Однако, только для каменисто-гравийно-галечного переката были обнаружены значимые положительные связи (более 0,5) между количественными показателями бентоса и логарифмированной скоростью течения (табл. 2). Очевидно, что в различных литодинамических зонах связь характеристик бентоса и показателей среды проявляется по-разному. В дальнейшем анализ производился по зоне размыва и зоне аккумуляции отдельно (табл. 3). Фактором, определяющим численность и биомассу бентоса на площадях размыва, является скорость течения. Обнаруженная связь отрицательная и изменяется по участкам: наибольшие отличия характеризуют биотопы основного русла и протоку. Корреляция между скоростью течения и плотностью в протоке слабее. Видовое богатство определяется скоростью течения только в биотопах основного русла. Тип донных отложений практически не влияет на количественные характеристики. На площадях аккумуляции корреляция факторов среды с численностью и биомассой менее значима и проявляется только на плесе 4. Поэтому обнаруженные закономерности нельзя распространить на всю ритраль, как это наблюдается для площадей размыва. Наиболее высокие значения соотношения плотности поселения и биомассы характеризуют песчано-галечный перекат: средняя численность в зоне размыва превышает таковую в зоне транспортировки и аккумуляции в 21 раз, а биомасса — в 46 раз! Для плесов соотношения довольно близки и составляют в среднем 8:1 для плотности и 6:1 — для биомассы. Наименьшие различия наблюдаются для протоки: плотность — 2:1, а биомасса — 3:1. Следовательно, при уменьшении средневзвешенной скорости течения разница в численности и биомассе между литодинамическими участками снижается.

Распределение трофических групп. Фильтрующие коллекторы в нижней ритрале р. Поронай представлены почти исключительно сетеплетущими ручейниками из трех семейств: Stenopsychidae с единственным видом *S. marmorata*, Arctopsychidae — *A. amurensis*, Hydropsychidae с несколькими видами родов *Ceratopsyche* и *Cheumatopsyche* и наибольшей значимостью *C. pevae*. Эта группа была приурочена исключительно к твердым грунтам, где формировала более 60% от общей биомассы. На каменисто-гравийно-галечном перекате 1, где они создавали основу биомассы бентоса, распределение биомассы этой группы довольно близко к таковому в целом для бентоса, но относительная биомасса снижалась по краю фарватера и на затишных участках у внешнего края переката. Это согласуется с выводами С. Л. Кочариной [5] о предпочтительной скорости течения для сетеплетущих ручейников 0,2—0,8 м/с. На остальных участках русла фильтрующие коллекторы были значимы только на выходах галечников и камней (перекат 2 и плесы) или на корягах (протока), что привело к снижению относительной средней биомассы фильтрующих коллекторов до 31% на перекате 2 и 10—11% на плесах и до 1% в глинистой протоке (табл. 4).

На всех остальных выделенных биотопах преобладали подбирающие коллекторы, среди которых наиболее значимы были поденки *E. orientalis* и личинки болотниц рода *Hexatoma*, последние доминировали на стремнине.

2. Корреляционная зависимость между количественными показателями бентоса, скоростью течения и типом грунта на каменисто-гравийно-галечном перекате 1

Факторы	N	B	$\log N$	$\log B$	S	$\log S$
V	0,41	0,29	0,46	0,36	0,35	0,37
$\log V$	0,49	0,52	0,65	0,75	0,52	0,57
ΔO	0,29	0,34	0,27	0,23	0,28	0,26
$\log \Delta O$	0,29	0,35	0,27	0,24	0,29	0,27

3. Корреляционная зависимость между количественными показателями бентоса, скоростью течения и типом грунта на площадях размыва (числитель) и аккумуляции (знаменатель)

Факторы	N	B	$\log (N+1)$	$\log (B+1)$	S	$\log (S+1)$
Перекат и плес (2)						
V	<u>-0,91</u>	<u>-0,78</u>	<u>-0,89</u>	<u>-0,83</u>	<u>-0,94</u>	<u>-0,92</u>
	-0,43	-0,24	-0,28	-0,23	-0,39	-0,33
$\log (V+1)$	<u>-0,91</u>	<u>-0,75</u>	<u>-0,87</u>	<u>-0,8</u>	<u>-0,95</u>	<u>-0,91</u>
	-0,45	-0,26	-0,29	-0,25	-0,41	-0,34
ΔO	<u>0,26</u>	<u>0,32</u>	<u>0,43</u>	<u>0,4</u>	<u>0,3</u>	<u>0,4</u>
	-0,32	-0,11	-0,26	-0,1	-0,19	-0,19
$\log \Delta O$	<u>0,25</u>	<u>0,3</u>	<u>0,41</u>	<u>0,37</u>	<u>0,28</u>	<u>0,37</u>
	-0,31	-0,1	-0,25	-0,09	-0,18	-0,18
Плес 4						
V	<u>-0,62</u>	<u>-0,76</u>	<u>-0,98</u>	<u>-0,93</u>	<u>-0,82</u>	<u>-0,93</u>
	-0,55	-0,48	-0,83	-0,59	-0,71	-0,81
$\log (V+1)$	<u>-0,65</u>	<u>-0,79</u>	<u>-0,97</u>	<u>-0,94</u>	<u>-0,8</u>	<u>-0,9</u>
	-0,56	-0,52	-0,79	-0,61	-0,68	-0,77
ΔO	<u>-0,47</u>	<u>-0,49</u>	<u>-0,49</u>	<u>-0,49</u>	<u>-0,23</u>	<u>-0,34</u>
	-0,63	-0,65	-0,77	-0,72	-0,52	-0,67
$\log \Delta O$	<u>-0,39</u>	<u>-0,44</u>	<u>-0,49</u>	<u>-0,48</u>	<u>-0,2</u>	<u>-0,33</u>
	-0,7	-0,76	-0,72	-0,79	-0,48	-0,61
Протока 3						
V	<u>-0,53</u>	<u>-0,56</u>	<u>-0,49</u>	<u>-0,58</u>	<u>-0,07</u>	<u>-0,66</u>
	-0,49	-0,47	-0,4	-0,59	-0,44	-0,37
$\log (V+1)$	<u>-0,54</u>	<u>-0,57</u>	<u>-0,49</u>	<u>-0,58</u>	<u>-0,07</u>	<u>-0,06</u>
	-0,5	-0,48	-0,41	-0,6	-0,45	-0,38
ΔO	<u>-0,16</u>	<u>-0,2</u>	<u>-0,24</u>	<u>-0,19</u>	<u>-0,26</u>	<u>-0,29</u>
	-0,2	-0,19	-0,17	-0,31	-0,43	-0,42

Продолжение табл. 3

Факторы	<i>N</i>	<i>B</i>	log (<i>N</i> +1)	log (<i>B</i> +1)	<i>S</i>	log (<i>S</i> +1)
log ΔO	<u>-0,16</u> -0,2	<u>-0,23</u> -0,18	<u>-0,24</u> -0,17	<u>-0,24</u> -0,3	<u>-0,25</u> -0,44	<u>-0,28</u> -0,43
В целом по участкам 2—4						
<i>V</i>	<u>-0,47</u> -0,4	<u>-0,55</u> -0,31	<u>-0,84</u> -0,61	<u>-0,68</u> -0,39	<u>-0,38</u> -0,5	<u>-0,58</u> -0,59
log (<i>V</i> +1)	<u>-0,48</u> -0,41	<u>-0,56</u> -0,33	<u>-0,82</u> -0,59	<u>-0,68</u> -0,4	<u>-0,35</u> -0,48	<u>-0,53</u> -0,54
ΔO	<u>-0,23</u> -0,54	<u>-0,3</u> -0,34	<u>-0,48</u> -0,62	<u>-0,3</u> -0,38	<u>-0,11</u> -0,24	<u>-0,25</u> -0,37
log ΔO	<u>-0,23</u> -0,6	<u>-0,33</u> -0,36	<u>-0,47</u> -0,62	<u>-0,36</u> -0,41	<u>0,08</u> -0,23	<u>-0,13</u> -0,34

4. Биомасса (%) трофических групп макробентоса

Таксоны	Перекат 1	Перекат 2	Плес 2	Плес 4	Протока 3
Макроизмельчители	1,5	3,4	1,3	6,6	1,6
Микроизмельчители	0,2	11,2	3,8	4,6	0,0
Подбирающие коллекторы	19,1	49,3	49,3	77,2	97,3
Соскребатели	4,8	4,8	2,7	0,4	0,0
Фильтрующие коллекторы	62,3	30,8	9,8	10,6	1,1
Хищники	12,1	0,0	33,1	0,6	0,0

На песчаных грунтах основу биомассы создавали личинки миног *Lethentogon*, а на узкой полосе гальки вдоль размываемого берега среди них наиболее значимы были поденки *E. aurivilli* и *Ameletus montanus* Imanishi, 1930. Относительная биомасса подбирающих коллекторов возрастала от переката 1 к перекату 2 и далее к плесам и глинистой протоке по мере увеличения представленности песчаных и глинистых грунтов (см. табл. 4). На всех участках реки абсолютная биомасса подбирающих коллекторов возрастала от стремнины к берегам, с наибольшими значениями у размываемых обрывистых берегов. Относительная биомасса этой трофической группы, напротив, была наиболее высока на стремнине переката 2, плесов и глинистой протоки, где достигала почти 100% от общей биомассы.

Измельчители листового опада и древесного детрита представлены небольшой группой видов. Биомасса макроизмельчителей почти полностью формируется одним видом — бокоплавами *G. lacustris*, которые были отмечены преимущественно на плесах у уреза воды, как у размываемого, так и аккумуля-

мулятивного берегов в скоплениях листового опада. Относительная биомасса этой группы невелика и не обнаруживает каких-либо зависимостей от литодинамического режима или типа участка (см. табл. 4). Среди микроизмельчителей на перекатах наиболее значимы веснянки *Diura* sp., *Skwala pusilla* Klapalek, 1912 и *Taeniopterix* sp., а на плесах — ручейники рода *Hydatophylax*. Веснянки были приурочены преимущественно к размываемому берегу, а ручейники преобладали в узкой полосе вдоль аккумулятивного берега, индицируя зону накопления древесного и растительного детрита. В протоке представители этой трофической группы не были обнаружены вовсе.

Соскребатели были малозначимы в трофической структуре бентоса, их относительная биомасса падала от перекатов к плесам от 5 до 0,4%, по мере снижения представленности жестких субстратов с водорослевыми обрастаниями, и в глинистой протоке, несмотря на значительную биомассу перифитона, эта группа отсутствовала (см. табл. 4). Среди соскребателей наиболее значимы были поденки рода *Baetis* и ручейники *Apatanya crymophila* MacLachlan, 1880 и *Brachycentrus americanus* Banks, 1899. На всех участках ритрала они придерживались преимущественно размываемого берега.

Хищный бентос представлен веснянками *Kamimuria* и стрекозами *Ophiogomphus obscurus* Bartenef, 1930. Эти виды не создавали значительных скоплений ни на одном из обследованных участков, но за счет больших линейных размеров и массы тела на отдельных станциях их биомасса была довольно велика, что предопределило высокую долю от общей биомассы бентоса на перекате 1 и плесе 2.

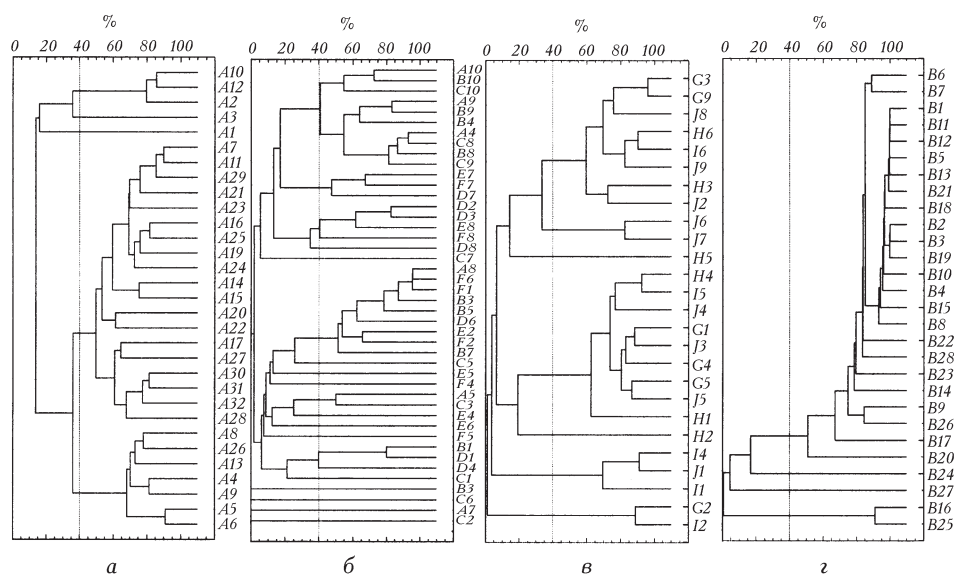
Таким образом, при переходе от переката 1 к перекату 2 и далее к песчано-галечному плесу (2, 4) и глинистой протоке 3 наблюдается постепенная смена трофического облика донного сообщества от малоподвижных фильтрующих коллекторов к подбирающим коллекторам. Следовательно, преобладающий тип донных отложений формирует в нижней ритрала трофическую структуру сообществ: на жестких грунтах различной крупности развиваются фильтрующие коллекторы, по мере падения крупности частиц и увеличения их подвижности возрастает доля подбирающих коллекторов. Полученный вывод совпадает с данными М. В. Чертопруда (2006).

Влияние факторов среды на трофические характеристики. Определим наличие связи между представленностью трофических групп бентоса и параметрами среды (скорость течения, тип грунта). Для анализа привлекались только наиболее встречаемые трофические группы: на перекатах — фильтрующие коллекторы, подбирающие коллекторы и соскребатели; на плесах — подбирающие коллекторы и соскребатели, в протоке — подбирающие коллекторы. В целом по всем обследованным участкам значимой связи между параметрами среды и долевой представленностью трофических групп бентоса не обнаружено. Анализ по литодинамическим зонам показал для зоны размыва наличие значимой положительной связи между типом грунта и относительной биомассой фильтрующих коллекторов ($\log(B+1) = 0,53$). Для зоны аккумуляции никаких значимых связей ни с одной трофической группой бентоса обнаружено не было. Следующим шагом было определение связи между биомассой трофических групп и представленностью жест-

кой фракции (камни, гравий, галька) и песчано-глинисто-илистых осадков (%) отдельно. Фильтрующие коллекторы показали значимую положительную корреляцию с представленностью жесткой фракции (0,57 для абсолютной биомассы и 0,67 для логарифма показателя) и значимую отрицательную связь с долей песчано-илистых осадков (соответственно $-0,58$ и $-0,67$). На жестких грунтах проявилась зависимость биомассы фильтрующих коллекторов от скорости течения — положительная и равная 0,61 (для логарифма). Еще одной группой, зависящей от типа грунта, являлись соскребатели, их биомасса отрицательно коррелирует с представленностью песчано-илистых осадков ($-0,5$ и $-0,54$ для абсолютных значений и логарифма, соответственно).

На плесах и в протоке в зоне размыва обнаружена значимая отрицательная корреляция между скоростью течения и биомассой подбирающих коллекторов: от $-0,59$ в протоке до $-0,96$ на плесе 4. Обнаруженная связь закономерна и объясняется ростом количества осаждаемого детрита при снижении скорости течения. В зоне аккумуляции такая связь проявляется только в протоке.

Основные сообщества. На основе дендрограмм сходства выделено 7 основных для метаритрали сообществ бентоса (рис. 3, табл. 5). Первое из выделенных сообществ — *Ceratopsyche nevae* + *Stenopsyche marmorata* + *Arcatopsyche amurensis* (рис. 3, а: А7—А28, табл. 5: 1), занимает основную часть переката 1 на течении на крупнообломочных грунтах с оптимумом скорости течения, рассчитанным по правилу среднее $\pm 0,67\sigma$, равным 0,3—0,63 м/с. На мелком галечнике (перекат 2) оно сменяется близким с доминантой *S. nevae* (рис. 3, б: А10—С9, табл. 5: 2), которое локализовано преимущественно в зоне размыва: оптимум скорости течения — 0,6—1,1 м/с, биомасса была ниже. Сообщество *Stenopsyche marmorata* + *Ephemera orientalis* отмечено в зоне размыва на границе зоны перекаат — плес, на затишных участках перекаатов или на плесовой стремнине на крупнообломочных грунтах (рис. 3, а: А8—А6; рис. 3, в: J6—J7, табл. 5: 3). Оно является переходным и отмечено при оптимуме скорости течения 0,15—0,34 м/с. Средняя биомасса составляла более 5 г/м². Поденки *E. aurivilli* и ручейники *A. cymophila* преобладают в одноименном сообществе жестких грунтов плесов (рис. 3, б: E7—D7, табл. 5: 6). Данное сообщество простирается узкой полосой вдоль подмываемого берега на гравии при небольшой скорости течения. Сообщество *Ephemera orientalis* является основным для метаритрали (рис. 3, а: А10—А3; рис. 3, б: D2—D8; рис. 3, в: G3—J2; рис. 3, г: B6—B20, табл. 5: 4). Оно локализовано как на перекатах, так и на плесах и в протоке при широком спектре донных отложений — от галечно-гравийного до песчано-глинистого, как в зоне размыва, так и в зоне аккумуляции, с наибольшими численностью и биомассой в зоне размыва. Скорость течения изменялась от 0,01 до 0,57 м/с, при оптимуме 0,11—0,28 м/с. Биомасса изменялась от 2,94 г/м² на плесе 2 до $5,78 \pm 0,37$ г/м² на плесе 4. Следующая группа сообществ существует в условиях транспортировки и аккумуляции песчаных грунтов: *Hexatoma* (рис. 3, б: А8—В7; рис. 3, в: H4—H1; рис. 3, г: B16—B25, табл. 5: 5) и *Lethenteron* (рис. 3, в: I4—I1, табл. 5: 7). Первое обычно на песках от стремнины до прибрежья у аккумуляционных кос при широком диапазоне скорости течения: оптимум 0,22—0,75 м/с. Биомасса не превышала 0,5 г/м². Второе



3. Дендрограммы ценотического сходства бентосных станций различных участков нижней ритрали р. Поронай: а — перекат; б — перекат и плес 2; в — плес 4; г — протока 3.

было отмечено только на плесе 4 на аккумулятивных песках при скорости течения до 0,27 м/с.

Очевидно, наблюдается дихотомия сообществ. Исходным и наиболее представленным сообществом, существующим в широком диапазоне скорости течения и типов грунтов, является сообщество *Ephemera orientalis*. От него отходят две ветви. Первая — сообщества зоны размыва: *Stenopsyche marmorata* + *Ephemera orientalis* и далее к *Ceratopsyche nevae* и *Ceratopsyche nevae* + *Stenopsyche marmorata* + *Arctopsyche amurensis* по мере увеличения крупности донных отложений на перекатах или к *Ephemerella aurivilli* + *Apatanya cymophila* на плесах. Вторая ветвь — сообщества, адаптированные к существованию в зоне транспортировки (*Hexatoma*), и далее — к зоне аккумуляции при снижении скорости течения (*Lethenteron*). Следовательно, тип сообществ в метаритрали р. Поронай определяется литодинамическим режимом, типом грунтов и скоростью течения. Роль литодинамического режима ранее не учитывалась, хотя она определяет наряду с донными отложениями облик донного сообщества и его осредненные количественные характеристики.

Заключение

Основными факторами среды, определяющими структуру и количественные характеристики бентоса нижней ритрали среднеразмерных лососевых водотоков Дальнего Востока являются скорость течения в придонном слое, тип грунта и литодинамический режим.

5. Некоторые характеристики основных сообществ бентоса мегатриали р. Поронай

Сообщества	Станции	S	N, экз/м ²	B, г/м ²	В доминант, %	Индексы видового обилия, бит/вид	ДОО	V, м/сек
1	1	39	795 ± 75	10,24 ± 0,96	71,8	0,89	6, 7, 8	0,13—1
2	2	24	340 ± 46	2,48 ± 0,32	47,3	0,77	5, 6	0,25—1,3
3	1	31	551 ± 55	9,04 ± 0,89	70,2	0,69	4, 5, 6, 7	0,1—0,33
	4	10	242	5,646	80	0,57	7	0,4—0,5
4	1	20	392	3,431	59,5	0,66	6, 7	0,01—0,14
	2	27	388	2,94	31,5	0,80	2, 3, 4, 5, 6	0,05—0,3
	4	24	798 ± 58	5,78 ± 0,37	69,8	0,47	1, 2, 3, 4, 5, 6	0,02—0,57
	3	19	327 ± 38	3,58 ± 0,47	93,3	0,17	1, 3, 4,	0,05—0,33
5	2	8	37 ± 2	0,2 ± 0,01	72	0,35	3, 4, 5	0,05—1,45
	4	13	59 ± 3	0,49 ± 0,3	77,5	0,36	3, 4, 5, 6	0,05—0,8
	3	2	111	0,091	97,6	0,05	2, 3, 4, 5	0,2—0,25
6	2	9	78	0,117	68,7	0,68	8	0,05—0,2
7	4	9	128	5,091	89,4	0,21	3, 4, 5	0,05—0,27

Тип грунта формирует трофическую структуру сообществ. На жестких малоподвижных грунтах развиваются сообщества с преобладанием фильтрующих коллекторов, по мере падения величины частиц и увеличения их подвижности возрастает доля подбирающих коллекторов. Отмечается превышение значений плотности и биомассы в зоне размыва над таковыми в зоне осаждения. На площадях аккумуляции численность и биомасса слабо коррелируют со скоростью течения и типом донных отложений, а в зоне размыва отмечена значимая отрицательная корреляция между логарифмированными плотностью, биомассой, количеством видов и скоростью течения. Каменисто-гравийно-галечный перекал резко отличается по обнаруженным зависимостям от прочей ритралы. Здесь выявлены положительные зависимости плотности и биомассы с $\log V$.

Зависимость количественных характеристик бентоса от типа грунта и скорости течения определяется представленностью основных трофических групп — фильтрующих коллекторов, соскребателей и подбирающих коллекторов. Биомасса фильтраторов определяется как типом донных отложений (представленностью каменисто-гравийно-галечниковой фракции), так и скоростью течения. Биомасса соскребателей зависит от типа грунта (отрицательная зависимость от представленности песчано-илистой фракции), но не лимитируется скоростью течения. Подбирающие коллекторы, наоборот, проявляют отрицательную связь со скоростью течения, но не контролируются типом грунта.

Литодинамический режим участка реки (размыв, транспортировка или аккумуляция) определяет развитие донного сообщества (в широком смысле) по ветвям наблюдающейся дихотомии либо сообщества зоны размыва либо сообщества зоны транспортировки и далее — зоны аккумуляции.

**

Описано структуру, кількісні показники і основні угруповання макробентосу нижньої ритралі р. Поронай. Наводиться аналіз впливу на бентос швидкості течії, складу донних опадів та літодинамічного режиму. Швидкість течії визначає кількісні характеристики, а тип ґрунту, разом зі швидкістю течії — трофічну подоби бентосу. Показано, що розвиток типів донних угруповань є адаптацією до літодинамічного режиму.

**

A structure and quantitative characteristics and basic communities of macrobenthos of the Poronay river metarithral are described. The influence of current velocity, bottom sediments composition, and lithodynamic regime on benthos has been analyzed. The stream velocity determine quantitative characteristics, the bottom sediments composition and the stream velocity jointly define trophical image of the benthos. We show that development of types of the bottom communities is their adaptation to the lithodynamic regime.

**

1. Богатов В. В. Комбинированная концепция функционирования речных экосистем // Вестн. ДВО РАН. — 1995. — № 3. — С. 51—61.
2. Богатов В. В. Основные итоги изучения структурно-функциональной организации пресноводных экосистем Дальнего Востока России // Чтения

- памяти В. Я. Леванидова. — Владивосток: Дальнаука, 2003. — Вып. 2. — С. 5—11.
3. *Богатов В. В.* Экология речных сообществ Российского Дальнего Востока. — Владивосток: Дальнаука, 1994. — 218 с.
 4. *Кондратьев Н. Е., Попов И. В., Смищенко Б. Ф.* Основы гидроморфологической теории руслового процесса. — Л.: Гидрометеиздат, 1982. — 272 с.
 5. *Кочарина С. Л.* Особенности микрораспределения и продукция популяций личинок трех видов сетеплетущих ручейников на участке плес-перекат метаритрали р. Кедровая в весенне-летний период // Чтения памяти В. Я. Леванидова. — Владивосток: Дальнаука, 2001. — Вып. 1. — С. 38—54.
 6. *Леванидов В. Я.* Экосистемы лососевых рек Дальнего Востока // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. — С. 3—21.
 7. *Лесников Л. А.* Влияние перемещения грунтов на рыбохозяйственные водоемы // Тр. ГосНИОРХ. — 1986. — Вып. 255. — С. 3—10.
 8. *Методические рекомендации по сбору и определению зообентоса при гидробиологических исследованиях водотоков Дальнего Востока России: Методическое пособие.* — М.: ВНИРО, 2003. — 95 с.
 9. *Многолетние данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши.* — Л.: Гидрометеиздат, 1987. — Т. 1: РСФСР, вып. 22: Бассейны рек Сахалинской области. — 228 с. — (Государственный водный кадастр).
 10. *Палий В. Ф.* О количественных показателях при обработке фаунистических материалов // Зоол. журн. — 1961. — Т. 40, вып. 1. — С. 3—6.
 11. *Песенко Ю. А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях — М.: Наука, 1982. — 288 с.
 12. *Туунова Т. М.* Продольное распределение личинок поденок (Ephemeroptera) в пределах структурной единицы плес — перекат реки Кедровая (Южное Приморье) // Чтения памяти В. Я. Леванидова. — Владивосток: Дальнаука, 2003. — Вып. 2. — С. 35—44.
 13. *Туунова Т. М.* Трофическая структура сообществ беспозвоночных в экосистемах лососевых рек юга Дальнего Востока // Экология. — 2006. — № 6. — С. 457—463.
 14. *Чертопруг М. В.* Анализ жизненных форм реофильного макробентоса: новый подход к классификации сообществ // Журн. общ. биологии. — 2006. — Т. 67, № 3. — С. 190—197.
 15. *Чертопруг М. В.* Структурная изменчивость литореофильных сообществ макробентоса // Там же. — 2007. — Т. 68, № 6. — С. 424—434.
 16. *Эллиотт Дж., Дрейк С., Тулмет П.* Выбор пробоотборника для бентосных макробеспозвоночных в глубоких реках // Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям: Труды II сов.-англ. семинара. — Л.: Гидрометеиздат, 1981. — С. 230—245.
 17. *Boyero L., Bailey R.* Organization of macroinvertebrate communities at a hierarchy of spatial scales in a tropical stream // Hydrobiol. — 2001. — Vol. 463, N 1—3. — P. 219—225.

18. *Ciutti F., Cappeletti C., Monauni C., Siligardi M.* Influenza della composizione granulometrica del substrato sulla comunità dei macroinvertebrati in condizioni di seminaturalità // Riv. Idrobiol. — 2001. — Vol. 40, N 2—3. — P. 1—25.
19. *Danhey R., Ringler N., Ruby R.* Hydraulic and geomorphic influence on macroinvertebrate distribution in the headwaters of a small watershed // J. Freshwater Ecol. — 1999. — Vol. 14, N 1. — P. 79—91.
20. *Illies J., Botoșaneanu L.* Problems et Methods de la Classification et de la Zonation Ecologique des eaux courants, consederees surtout do point de vue Faunistique // Mitt. Intern. Verein. Theor. Angew. Limnol. — 1963. — N 12. — P. 213—223.
21. *Kani T.* Stream classification // Physiol. and Ecol. — 1981. — P. 113—118.
22. *Minshall G. W.* Aquatic insect-substratum relationships // The Ecol. of Aquatic Insects / Ed. by V. A. Resh, D. M. Rosenberg. — 1984. — P. 358—400.
23. *Smith H., Wood P. J.* Flow permanence and macroinvertebrate community variability in limestone spring systems // Hydrobiol. — 2002. — Vol. 487, N 1. — P. 45—58.
24. *Sommer T. R., Harrel W. C., Mueller S. A., Tom B. & other.* Effects of low variation on channel and floodplain biota and habitats of the Sacramento River, California, USA // Aquat. Conserv.: Mar. and Freshwater Ecosyst. — 2004. — Vol. 14, N 3. — P. 247—261.
25. *Takemon Y.* Management of biodiversity in aquatic ecosystems: dynamic aspects of habitat complexity in stream ecosystems // Biodiversity: an ecological perspective. — New York Inc.: Springer-Verl., 1997. — P. 259—275.
26. *Takemon Y., Hirayama Y., Tanida K.* Species composition of hyporheos in a bar-island of a Japanese mountain stream // Jap. J. Limnol. 1999. — N 60. P. 413—416.
27. *Takemon Y., Kozu A., Imai Y., Avlyush S. et al.* Longitudinal patterns of benthos community in relation to habitat structure and trophic sources in the Tuul River, Mongolia // North Amer. Benthol. Soc. 55th Annual Meeting, 2007. — P. 150.
28. *Vassilev Y., Uzunov Y.* Comparative density and biomass of the bottom invertebrate communities in consequent running and stagnant aquatic microhabitats along the Iskar River in South-West Bulgaria // Acta zool. Bulg. — 2004. — Vol. 56, N 1. — P. 93—103.
29. *Verdonshot P.* Hydrology and substrates: Determinants of oligochaete distribution in lowland streams (The Netherlands) // Hydrobiol. — 2001. — Vol. 463, N 1—3. — P. 249—262.

Сахалинский научно-исследовательский
институт рыбного хозяйства и
океанографии, Южно-Сахалинск

Поступила 22.09.08