

**МАКРОБЕНТОС ГОРНЫХ ОЗЕР ПЛАТО СПАМБЕРГ  
(О-В САХАЛИН)**

**В.С. Лабай, Т.С. Шпилько, Н.В. Курилова, Е.В. Абрамова**

*Сахалинский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, 693016, Россия, Южно-Сахалинск, ул. Комсомольская, 196.*

*E-mail: labay@sakhalniro.ru*

По результатам съемки в июле 2008 г. описаны состав, структура и количественные характеристики макробентоса небольших горных озер плато Спамберг (о-в Сахалин). Приведены основные элементы энергетического баланса макробентоса для озер разного типа.

**MACROBENTHOS OF MOUNTAIN LAKES IN SPUMBERG  
PLATEAU (SAKHALIN ISLAND)**

**V. S. Labay, T. S. Shpilko, N. V. Kurilova, E. V. Abramova**

*Sakhalin Research Institute of Fisheries and Oceanography, 196 Komsomolskaya Str.,  
Yuzhno-Sakhalinsk, 693016, Russia. E-mail: labay@sakhalniro.ru*

The composition, structure, and quantitative characteristics of macrobenthos from small mountain lakes in Spumberg plateau (Sakhalin Island) are described by results of researches in July, 2008. Basic elements of power balance of macrobenthos for different types of lakes are resulted.

Небольшие горные озера, существующие в рамках сложных физических условий, являются уникальными внутренними водными экосистемами. Их особенности, обусловленные колебаниями климата, коротким вегетативным сезоном, неустойчивым термальным режимом, низким содержанием биогенов, с одной стороны, небольшими размерами бассейнов и слабым человеческого влияния, с другой стороны, обуславливают существование относительно упрощенных биологические сообществ. Таким образом эти водоемы являются подходящими объектами для изучения взаимосвязей между их компонентами. Одной из наиболее значимых компонент водного сообщества горных озер является макробентос. На настоящее время макробентос горных озер о-ва Сахалин абсолютно неизучен.

Целью настоящей работы является макробентоса горных озер плато Спамберг (о-в Сахалин) по данным исследований в июле 2008 г.

Основные задачи исследований:

- описание состава, структуры, количественных характеристик и выявление основных закономерностей изменчивости макробентоса по водоемам;
- описание основных биоэнергетических взаимодействий в сообществах бентоса.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКИ

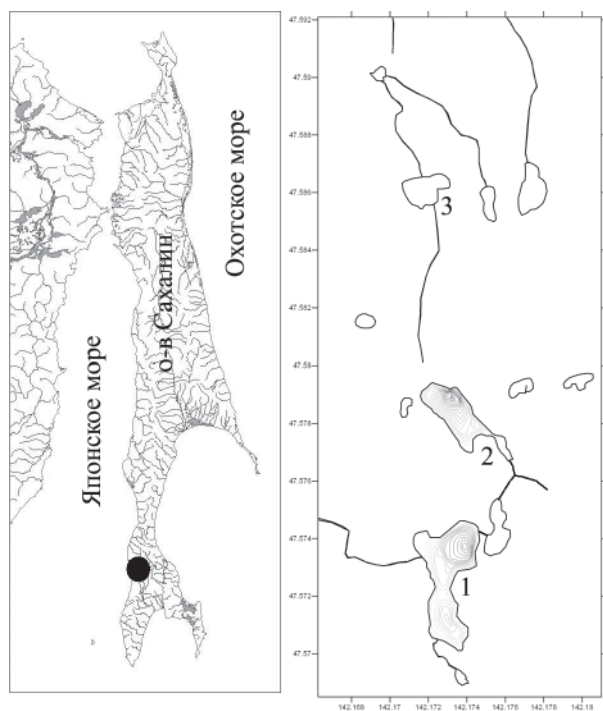


Рис. 1. Карта-схема района исследований: 1) оз. Моховое, 2) оз. Осочное, 3) оз. Безымянное

Исследования проводились на горных озерах плато г. Спамберг в бассейне р. Новоселова с 16 по 29 июля 2008 г. (рис. 1). Количество отобранных проб: оз. Моховое – 24, оз. Осочное – 3 объединенных пробы, Безымянное – 16. В озерах Осочное и Моховое с дискретностью 1 м в наиболее глубоких точках прописан вертикальный профиль изменчивости  $T$  °С и содержания растворенного кислорода (%). Измерения проводились зондом YSI-85. Отбор проб макробентоса осуществлялся на небольшой глубине бентометром Леванидова ( $0,12 \text{ м}^2$ ), глубже – отбирались малым дночерпателем Ван-Вина ( $0,0225 \text{ м}^2$ ). Отобранные пробы промывались, фиксировались 4 % нейтрализованным формалином и этикетировались. Дополнительно, в озерах Осочное и Моховое

собрано по 25 желудков мальмы длиной 11–14 см на анализ питания.

Первичную обработку проб производили сотрудники ФГУП «СахНИРО» Т.С. Шпилько и Н.В. Курилова. Видовое определение организмов бентоса: Н.В. Евсеева (макрофиты); Е.В. Абрамова (олигохеты), В.С. Лабай (макрофиты в полевых условиях, амфибиотические насекомые, пиявки, губки), сотрудник Биолого-почвенного института РАН (г. Владивосток) Е.А. Макаренченко (хируномиды).

Применяемые сокращения:  $S$  – количество видов,  $N$  – плотность,  $B$  – биомасса, частота встречаемости –  $ЧВ$ .

### АНАЛИТИЧЕСКИЕ ИНДЕКСЫ:

$$I_{BO} = -\sum_i^n \ln N_i$$

• Индекс видового разнообразия Шеннона-Уивера ( $I_{BO}$ , бит/экз.) (География..., 2002), где  $N_i$  – доля  $i$ -го вида в общей  $N$  ( $B$ ).

$I_{x,y} = \frac{2c}{a+b} \times 100$  • Коэффициент Сёрнсена ( $I_{x,y}$ , %) (География..., 2002), где  $c$  – количество общих видов в районах  $x$  и  $y$ ;  $a$  и  $b$  – количество видов в районах  $x$  и  $y$ , соответственно.

$C_{xy} = \sum (MIN p_x, p_y)$  • Индекс сходства ( $C_{x,y}$ , %), предложенный впервые Я. Чекановским (География..., 2002), где  $p$  – доля (%) вида в общей  $B$  на станциях  $x$  и  $y$  соответственно. Кластеризацию исходных матриц осуществляли по методу невзвешенных парно-групповых средних (Дюран, Одел, 1977).

- Определяющая величина при структуризации сообществ – коэффициент относительности ( $KO$ ):  $KO = B(\%) \times ЧВ(\%)$  (Палий, 1961), ограниченный величиной 10000. Форма считалась доминирующей, если  $KO$  попадало в предел 10000–1000; характерной 1-го порядка – 1000–100; характерной 2-го порядка – 100–10; второстепенной 1-го порядка – 10–1; второстепенной 2-го порядка – менее 1.

$I_{ABC} = \frac{\sum_{i=1}^n Bc_i - \sum_{i=1}^n Nc_i}{10000}$  • Зрелость сообщества в ряду сукцессионных изменений определялась АВС-методом (География..., 2002), где  $Bc_i$  – кумулятивная биомасса  $i$ -го вида;  $Nc_i$  – кумулятивная численность  $i$ -го вида.

#### РАСЧЕТ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БАЛАНСА:

Метод расчета для гомотопных бентических животных (Методы..., 1968). Для оценки суточного баланса популяций рассчитывали следующие величины (кал/м<sup>2</sup>•сут.): экологический рацион ( $S$ ) для двустворчатых моллюсков, или количество взвеси, осажженной в процессе фильтрации из толщи воды; траты на обмен ( $R$ ); величину ( $A$ ) ассимилированной энергии ( $A = P + R$ , где  $P$  – продукция); физиологический рацион, или количество потребленной пищи ( $C$ ) по балансовому уравнению Г. Г. Винберга (1956): ( $C = (P + R)/u$ , где  $u$  – коэффициент усвояемости пищи). Для мирного зообентоса использовался  $u$  равный 0,6, для облигатных хищников – 0,8 (Комендантов, Орлова, 2003).

Экологический рацион ( $S$ ) определяли по уравнению зависимости скорости фильтрации от массы тела моллюсков:  $F = mW^n$ , где  $W$  – средняя масса особи в популяции (г);  $F$  – скорость фильтрации (мл/ч•экз.);  $n$  – показатель степени;  $m$  – коэффициент интенсивности фильтрации (мл/ч•г) (Алимов, 1989). Для вычисления количества суточной фильтрации вида на 1 м<sup>2</sup>  $F$  умножали на 12 (среднее время активности в течение суток [Алимов, 1981]), среднюю плотность популяции на 1 м<sup>2</sup> и концентрацию взвешенной органики в воде (условно принята, как биомасса фитопланктона плюс его суточная продукция).

Энергетические траты популяции на 1 м<sup>2</sup> оценивали по уравнению:  $R = aW^b$ , где  $W$  – средняя масса особи в популяции (г);  $R$  – скорость потребления кислорода (мгО<sub>2</sub>/ч•г);  $b$  – показатель степени;  $a$  – коэффициент интенсивности дыхания (мгО<sub>2</sub>/ч•г); и умножали на 24. Для перевода единиц кислорода и массы в единицы энергии использовали переходные коэффициенты: 3,48 ккал/гО<sub>2</sub>, 3,15 мгО<sub>2</sub>/мгС, 44,77 Дж/мгС (Методические..., 1974).

Продукция ( $P$ ) приближенно оценивалась физиологическим методом:  $P = R(K_2/(1 - K_2))$ , где  $K_2$  – коэффициент утилизации пищи на рост (Алимов, 1981, 1989). За  $K_2$  брали среднюю величину для бентосных организмов – 0,26 (Алимов, 1989, Комендантов, Орлова, 2003).

Продукцию биоценоза ( $P_b$ ) рассчитывали по равенству:  $P_b = P_m + P_x - C_x$ , где  $P_m$  – суммарная продукция популяций мирных животных;  $P_x$  – суммарная продукция популяций хищников;  $C_x$  – суммарный рацион популяций хищников (Алимов, 1989).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В районе г. Спамберга находятся 18 озер: Спасения, Скрытное, Осочное, Моховое, Моржовое и др. Они располагаются в 18 км на юго-восток от пос. Новоселово на обширном плато с западной стороны г. Спамберга. Общая площадь озер – 1100 га, высота над у. м. – до 800 м (Пичугин и др., 2008). Вся система озер разделяется на две группы. Первую формируют озера, входящие в единую речную сеть р. Новоселова: озера Осочное, Скрытное, Моховое. Во вторую входят озера, соединенные общей сетью ручьев, но не имеющие стока в какую-либо речную систему: Безымянное, Моржовое и др.

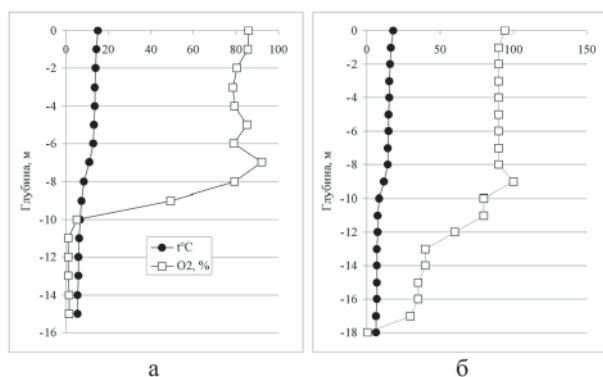


Рис. 2. Вертикальный профиль температуры воды и концентрации растворенного кислорода: а) оз. Моховое (19 июля 2008 г.), б) оз. Осочное (21 июля 2008 г.)

Наблюдается двухслойная стратификация вод. 19 июля 2008 г. граница между слоями пролегла на глубине 9–10 м (рис. 2а). Нижний слой характеризовался низкой температурой (5,5–6,6 °С) и низкой концентрацией растворенного кислорода (1–5 %). Верхний слой был более прогрет (11,2–13,8 °С) и насыщен кислородом (79–92,3 %).

Оз. Осочное находится на высоте 690 м, размеры – 686×300 м, площадь – 42947 м<sup>2</sup>, глубина – 18 м. В статье М.Ю. Пичугина с соавторами [2008] неправильно указана глубина 12 м). Озеро бессточное, на северо-востоке озера с внешней стороны «плотины» наблюдается исток ручья, очевидно, фильтрующегося из котловины озера и впадающего в оз. Безымянное. Рельеф дна каньонного типа. Грунт дна в прибрежье каменисто-песчаный, гравийный либо каменисто-глыбовый, на глубине – отложения ила, черного и темно-синего цвета. Отмеченная двухслойная стратификация, по сравнению с оз. Моховое, выражена слабее. 21 июля 2008 г. граница между слоями пролегла на глубине 10 м (рис. 2б). Нижний слой имел температуру 6,6–8,6 °С и возрастающую концентрацию растворенного кислорода

Оз. Моховое расположено на высоте 684 м над у. м., размеры – 920 × 320 м, площадь – 62979 м<sup>2</sup>, глубина – 15 м. В северо-восточной части озеро небольшим ручьем соединяется с оз. Скрытное и далее с оз. Осочное. Грунт – наносы обломочного материала с небольшим количеством ила. На глубине более 2 м превалирует серый ил. От 7 м и глубже дна покрыто жидкими илами. Озеро питают впадающие в него ручьи, стабильный сток обеспечивается по руч. Ястребок в р. Новоселова.

(0,4–80 %). Верхний слой был более прогрет (11,5–18,2 °С) и насыщен кислородом (90–100%).

Оз. Безымянное расположено на высоте около 630 м, длина озера – 196 м, ширина – 120 м, площадь – 16105 м<sup>2</sup>. Озеро безрыбное, эвтрофицированное. Дно покрыто серым илом. У берега иногда образуется осочная наплавина. Основу водной растительности формирует вахта трехлистная, образующая у берега поля до глубины 0,5 м. Из озера вытекает ручей, который соединяет его с расположенным ниже безымянным озером, которое, в свою очередь, является бессточным.

В составе макробентоса горных озер обнаружено 57 видов, из них 49 встречено в пробах макробентоса, прочие – в питании мальмы из озер Моховое и Осочное и в стоке из оз. Безымянное. Отличительная особенность описываемых озер – полное отсутствие в них высших раков (см. приложение). Обнаружено несколько новых для Сахалина видов, в т.ч. личинки ручейников *Molanna angustata* Curtis, 1834, которые ранее к востоку от Урала не встречались и личинки поденок *Leptophlebia strandii* Eaton, 1901 массовых в питании мальмы из оз. Осочное. Неопределенными являются мелкие брюхоногие и двустворчатые моллюски.

Изменчивость показателей обилия макробентоса по озерам показана в табл. 1. По биомассе в целом преобладают высшие растения. В биомассе зообентоса наиболее значимы (в зависимости от типа озера) брюхоногие моллюски, олигохеты и вислоккрылки (оз. Моховое), ручейники и малощетинковые черви (оз. Осочное) либо двукрылые и вислоккрылки (оз. Безымянное). Наблюдается закономерность: в рыбных озерах (Моховое и Осочное: населены мальмой) в зообентосе значительную роль играют олигохеты, в безрыбном оз. Безымянное (основные хищники – вислоккрылки, жуки и стрекозы) роль червей крайне мала, а наиболее значимой группой мирного бентоса были хирономиды.

В оз. Моховое обнаружено 39 видов макробентоса, из них 32 – в пробах бентической съемки. Визуально в озере выделяется несколько основных биотопов, описанных ниже.

Заросли хвоща распространены в прибрежье на глубине до 0,7 м. Грунт дна – крупный песок, режа, с примесью мелкой гальки и камней. Отмечено 25 видов донных и придонных гидробионтов. Наибольшим разнообразием видов обладали

Таблица 1

**Показатели обилия макробентоса обследованных озер плато г. Спамберг в июле 2008 г.**

Параметр	оз. Моховое*	оз. Осочное**	оз. Безымянное*
S	39	23	32
N, экз./м <sup>2</sup>	175	372	3115
B, г/м <sup>2</sup>	748	12,9	87
Vphyto, г/м <sup>2</sup>	746	8,4	70
Vzoo, г/м <sup>2</sup>	1,73	4,443	16,376
Доминанты	<i>Potamogeton richardsonii</i> + <i>Equisetum</i>	<i>Potamogeton perfoliatus</i> + <i>Limnephilus rhombicus</i>	<i>Menyanthes trifoliata</i>
Доминанты зообентос	<i>Gastropoda indet.</i>	<i>Limnephilus rhombicus</i>	<i>Pseudochironomus prasinatus</i>

\* – средневзвешенные по озеру показатели.

\*\* – прибрежье.

Таблица 2

## Показатели обилия макробентоса прибрежных зарослей хвоща оз. Моховое

Группа	S	N, экз./м <sup>2</sup>	N, %	B, г/м <sup>2</sup>	B, %	Bзоо, %
Trichoptera	3	6	0,4	0,308	0,1	7,2
Plecoptera	1	3	0,2	0,003	0,0	0,1
Oligochaeta	4	517	35,9	1,236	0,4	29,0
Odonata	1	1	0,1	0,001	0,0	0,0
Megaloptera	1	69	4,8	0,362	0,1	8,5
Hydracarina	3	18	1,2	0,022	0,0	0,5
Gastropoda	1	107	7,5	0,262	0,1	6,2
Equisetacea	1	0	0,0	343,750	98,8	–
Ephemeroptera	1	1	0,1	0,001	0,0	0,0
Diptera	5	371	25,8	0,526	0,2	12,4
Coleoptera	1	1	0,1	0,002	0,0	0,0
Cyanophyta	1	0	0,0	0,011	0,0	–
Bivalvia	1	343	23,8	1,429	0,4	33,6
Amphibia	1	1	0,1	0,105	0,0	2,5
Всего	25	1438	100,0	348,018	100,0	100,0

амфибиотические насекомые и олигохеты. По биомассе наиболее значимы хвощи, а среди зообентоса – двустворчатые моллюски, олигохеты и двукрылые (табл. 2). Средняя плотность макробентоса обследованного участка составила  $1438 \pm 165$  экз./м<sup>2</sup>, биомасса –  $348 \pm 34$  г/м<sup>2</sup>, биомасса зообентоса –  $4,257$  г/м<sup>2</sup>. Доминирующими видами зообентоса являлись неопределенные двустворчатые моллюски-шаровки, олигохеты *Lumbriculus variegatus* (O.F. Müller), хирономиды *Pseudochironomus prasinatus* Staeger (совместно – 56,5 % общей биомассы) при субдоминанте вислоккрылок *Sialis frequens* Okamoto, неопределенных до вида брюхоногих моллюсков (катушки), малощетинковых червей *Spirosperma apapillatus* (Lastockin et Sokolskaya) и ручейников *Dicosmoecus jozankeanus* (Matsumura) (совместно – 34,7 % общей биомассы зообентоса).

В открытом прибрежье на глыбах, булыжнике и гравии (иногда с корневищами вахты трехлистной) роль водной растительности гораздо ниже. Встречены 22 вида макробентоса. Наибольшим разнообразием видов обладали амфибиотические насекомые и малощетинковые черви. По биомассе наиболее значимы олигохеты, вислоккрылки и ручейники (табл. 3). Средняя плотность макробентоса составила  $294 \pm 37$  экз./м<sup>2</sup>, биомасса –  $1,501 \pm 0,152$  г/м<sup>2</sup>, биомасса зообентоса –  $1,470$  г/м<sup>2</sup>. Доминирующими видами являлись олигохеты *L. variegatus* и вислоккрылки *S. frequens* (интегрально – 46,9 % общей биомассы) при субдоминанте неопределенных брюхоногих моллюсков и двустворчатых моллюсков-шаровок, веснянок *Nemoura* и ручейников *D. jozankeanus* и *Polycentropus* cf. *flavomaculatus* Pictet (совместно – 37,3 % зообиомассы).

В зарослях рдестов на глубине 1,5–4 м дно укрыто серыми илами с большим количеством несгнивших остатков рдестов. Собственно донная фауна здесь редка, основу животного населения представляют организмы обитающие на рдестах (табл. 4). Единственным видом, встреченным во всех пробах, был доминирующий рдест *Potamogeton richardsonii* (Benn.) Rydb. (99,5 % общей биомассы). Субдоминант – эпифитный вид сине-зеленых водорослей *Tolypotrix distorta* (Fl. Dan.) Kütz

Таблица 3

**Показатели обилия макробентоса открытого побережья оз. Моховое**

Группа	S	N, экз./м <sup>2</sup>	N, %	B, г/м <sup>2</sup>	B, %	Взоо, %
Trichoptera	2	8	2,8	0,233	15,5	15,8
Plecoptera	1	18	6,0	0,039	2,6	2,7
Oligochaeta	3	119	40,4	0,461	30,7	31,4
Odonata	1	11	3,9	0,015	1,0	1,0
Megaloptera	1	28	9,6	0,336	22,4	22,9
Hydracarina	2	10	3,5	0,011	0,7	0,7
Gastropoda	1	8	2,8	0,125	8,3	8,5
Ephemeroptera	1	1	0,4	0,007	0,5	0,5
Diptera	6	42	14,2	0,068	4,5	4,6
Coleoptera	1	1	0,4	0,013	0,8	0,9
Cyanophyta	1	0	0,0	0,031	2,1	–
Bivalvia	1	47	16,0	0,163	10,8	11,1
Bacillariophyta	1	0	0,0	0,000	0,0	–
Всего	22	294	100,0	1,501	100,0	100,0

Таблица 4.

**Показатели обилия макробентоса зарослей рдестов оз. Моховое**

Группа	S	N, экз./м <sup>2</sup>	N, %	B, г/м <sup>2</sup>	B, %	Взоо, %
Trichoptera	1	6	4,0	0,128	0,0	3,9
Oligochaeta	2	28	20,0	0,468	0,0	14,3
Megaloptera	1	6	4,0	0,417	0,0	12,7
Magnoliophyta	1	0	0,0	1744,989	99,5	–
Hydracarina	3	28	20,0	0,029	0,0	0,9
Gastropoda	1	17	12,0	2,072	0,1	63,1
Diptera	1	22	16,0	0,041	0,0	1,3
Сyanophyta	1	0	0,0	5,406	0,3	–
Bivalvia	1	33	24,0	0,126	0,0	3,8
Всего	12	139	100,0	1753,676	100,0	100,0

Таблица 5

**Показатели обилия макробентоса скалисто-каменистого побережья оз. Осочное**

Группа	S	N, экз./м <sup>2</sup>	N, %	B, г/м <sup>2</sup>	B, %	Взоо, %
Trichoptera	3	39	10,4	2,883	22,4	64,9
Oligochaeta	3	117	31,3	0,545	4,2	12,3
Odonata	1	6	1,5	0,408	3,2	9,2
Megaloptera	1	28	7,5	0,278	2,2	6,3
Magnoliophyta	1	0	0,0	8,417	65,5	–
Hydracarina	3	22	6,0	0,026	0,2	0,6
Gastropoda	1	19	5,2	0,210	1,6	4,7
Ephemeroptera	2	6	1,5	0,014	0,1	0,3
Diptera	1	136	36,6	0,079	0,6	1,8
Всего	16	372	100,0	12,859	100,0	100,0

(0,3 %). Среди зообентоса наиболее значимы неопределенные гастроподы (катушки) (63,1 % общей биомассы зообентоса).

Дночерпательные пробы на изобатах 5–10 м на жидких илах и на глубине около 15 м также на жидких илах оказались безрезультативными без донных организмов.

В оз. Осочное пробы бентоса отбирались только в скалисто-каменистом прибрежье, которое охватывает все озеро по периметру до глубины 0,7 м. К сожалению, из-за нехватки времени не удалось отобрать пробы в сублиторали. Поэтому описание донной биоты озера весьма неполное. Всего встречено 23 вида донных беспозвоночных, из них 16 – в бентосных пробах. Половину видового списка формировали амфибиотические насекомые, среди которых наиболее разнообразны ручейники (табл. 5). Наиболее значимый по биомассе вид – рдесты *Potamogeton perfoliatus* L. (65,5 % общей биомассы). Среди зообентоса основу биомассы создавали ручейники (64,9 %) с доминантой *Limnephilus rhombicus* L. (57,5 %). В группу субдоминант входили еще 5 видов: олигохеты *L. variegatus*, неопределенные брюхоногие моллюски (катушки), стрекозы *Somatochlora exuberata* Bartenef, вислоккрылки *S. frequens* и ручейники *D. jozankeanus* (совместно – 33,4 % биомассы зообентоса).

В оз. Безымянное обнаружено 32 вида, что соответствует длине видового списка макробентоса из оз. Моховое. Визуально выделяется два основных биотопа: прибрежные заросли «жесткой» растительности, представленной, преимущественно, вахтой трехлистной и неопределенным видом осок, и открытая акватория.

Прибрежные заросли вахты трехлистной распространены в прибрежье до глубины 0,5 м. Грунт дна представлен заиленным песком. Состав макробентоса включает 28 видов. Среди встреченных групп наибольшим разнообразием видов обладали амфибиотические насекомые (16 видов), среди которых наиболее значимы были двукрылые и стрекозы. По биомассе доминировали цветковые растения, а среди зообентоса – вислоккрылки, жуки и двукрылые; по плотности – двукрылые (табл. 6). Интегральные показатели обилия:  $880 \pm 88$  экз./м<sup>2</sup>,  $2511 \pm 251$  г/м<sup>2</sup>, биомасса зообентоса –  $5,081$  г/м<sup>2</sup>. В донном сообществе превалировала вахта трехлистная *Menyanthes trifoliata* L. (93,4 % общей биомассы) при субдоминанте неопределенного вида осок (6,4 %). Доминирующими видами зообентоса являлись вислоккрылки *S. frequens*, жуки *Dytiscus circumcinctus* Ahreus, хирономиды *P. prasinatus* (совместно – 63,4 % общей биомассы) при субдоминанте неопределенных двустворчатых моллюсков шаровок, стрекоз *Aeschna viridis* Eversmann и поденок *Ameletus montanus* Imanishi (совместно формировали 18,5 % общей биомассы зообентоса).

В открытой акватории на серых илах на глубине более 0,7 м роль водных растений существенно ниже. Встречены 15 видов макробентоса. По биомассе наиболее значимы высшие растения с низкой ЧВ, представленные *Batrachium yezoense* (Nakai) Kitam. Среди зообентоса основную роль играли вислоккрылки и двукрылые (табл. 7). Средняя плотность макробентоса  $3161 \pm 311$  экз./м<sup>2</sup>, биомасса –  $37,3 \pm 6,2$  г/м<sup>2</sup>, биомасса зообентоса –  $16,6$  г/м<sup>2</sup>. Доминировали хирономиды *P. prasinatus* и вислоккрылки *S. frequens* (совместно – 60,7 % общей биомассы зообентоса) при субдоминанте неопределенных гастропод (катушки) и двустворчатых моллюсков-шаровок (совместно – 16,0 %).



Таблица 6  
Показатели обилия макробентоса прибрежных зарослей *Menyanthes trifoliata*  
оз. Безымянное

Группа	S	N, экз./м <sup>2</sup>	N, %	B, г/м <sup>2</sup>	B, %	Взоо, %
Trichoptera	2	2	0,2	0,172	0,0	3,4
Spongia	1	0	0,0	0,001	0,0	0,0
Oligochaeta	1	2	0,2	0,004	0,0	0,1
Odonata	3	6	0,7	0,540	0,0	10,6
Megaloptera	1	106	12,1	1,277	0,1	25,1
Magnoliophyta	2	0	0,0	2505,354	99,8	–
Hydracarina	3	18	2,0	0,023	0,0	0,5
Hirudinea	1	1	0,1	0,086	0,0	1,7
Gastropoda	1	13	1,4	0,079	0,0	1,5
Ephemeroptera	1	26	3,0	0,130	0,0	2,6
Diptera	7	592	67,2	1,015	0,0	20,0
Coleoptera	2	9	1,1	0,971	0,0	19,1
Cyanophyta	1	0	0,0	0,139	0,0	–
Bivalvia	1	104	11,8	0,336	0,0	6,6
Amphibia	1	1	0,1	0,446	0,0	8,8
Всего	28	880	100,0	2510,574	100,0	100,0

Таблица 7  
Показатели обилия макробентоса открытой акватории оз. Безымянное

Группа	S	N, экз./м <sup>2</sup>	N, %	B, г/м <sup>2</sup>	B, %	Взоо, %
Spongia	1	0	0,0	0,008	0,0	0,1
Oligochaeta	2	111	3,5	0,102	0,3	0,6
Megaloptera	1	211	6,7	4,982	13,4	30,0
Magnoliophyta	1	0	0,0	20,500	55,1	–
Hydracarina	2	22	0,7	0,024	0,1	0,1
Gastropoda	1	94	3,0	1,015	2,7	6,1
Diptera	4	2383	75,4	5,307	14,3	32,0
Cyanophyta	1	0	0,0	0,128	0,3	–
Bivalvia	1	333	10,5	1,639	4,4	9,9
Amphibia	1	6	0,2	3,528	9,5	21,2
Всего	15	3161	100,0	37,234	100,0	100,0

Из трех обследованных озер можно выстроить эволюционную цепочку, характерную для горных озер плато г. Спамберг: молодые озера (оз. Осочное) > промежуточный тип (оз. Моховое) > старые озера (оз. Безымянное). Эволюционные признаки этих озер отражены в табл. 8. Сообщества озер характеризуются превалянием лимнофильных видов; видовой список включает не более 30 видов; по мере старения водоема возрастает роль хирономид и вислокрылок при параллельном снижении стабильности сообщества (АВС) – наблюдается активная сукцессионная перестройка; индексы видового разнообразия по численности характеризуются средними значениями (1,14–2,28), индексы видового разнообразия по

Таблица 8

## Эволюционные признаки горных озер плато г. Спамберг

Признак	оз. Осочное	оз. Моховое	оз. Безымянное
Относительный возраст	молодое	промежуточный	старое
Глубина, м	18	15,5	2–3
Тип грунта в прибрежье	Скалы, камни	Скалы, камни, гравий, крупный песок	Заиленный песок
Наличие наплавин	–	+	+
Пояс ригидной растительности	–	Хвощ	Вахта трехлистная, осока
Пояс погруженной растительности	<i>Potamogeton perfoliatus</i>	<i>Potamogeton richardsonii</i>	–
Преобладающие группы зообентоса	Trichoptera	Gastropoda, Oligochaeta	Diptera, Megaloptera

биомассе средневисокие (1,58–2,11); биомасса доминант укладывается в пределы 50–60 %.

## ОСНОВНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БАЛАНСА ОЗЕР

Небольшие горные озера условно можно считать изолированными системами. Основу энергии биоценоза в них формирует автохтонное органическое вещество, формируемое продуцентами I порядка: микроводоросли фитопланктона и перифитона, макрофиты. Расчет приведен по двум типам озер. К первому типу относится оз. Моховое, имеющее выраженный гипolimнион, консументами высшего порядка в нем являются рыбы – южная мальма. Второй тип представлен оз. Безымянное с относительно небольшой глубиной; консументы высшего порядка в нем – различные виды хищных насекомых.

*Оз. Моховое.* Годовой продукцией водных макрофитов принято считать их максимальную биомассу (Алимов, 1989), годовой P/B-коэффициент составляет 1,2 (Руководство..., 1983). Средневзвешенная биомасса равна 744,2 г/м<sup>2</sup>, продукция – 893 г/м<sup>2</sup>, продукция в сухой органике – 58,604 г/м<sup>2</sup> или 257,421 ккал/м<sup>2</sup>. При продолжительности безледного периода на высоте 700 м в 150 дней получаем среднесуточную продукцию макрофитов равную 1,716 ккал/м<sup>2</sup>.

В донном сообществе оз. Моховое основная роль в утилизации и трансформации энергии и вещества принадлежит детритофагам (олигохеты, ряд амфибиотических насекомых) и фитофагам (гастроподы, ручейники и др.) (табл. 9). Общая продукция пастбищных организмов составляет 54,3 % общей продукции макрозообентоса или 49,4 % продукции мирного бентоса. Детритофаги формируют 50,6 % продукции мирного макробентоса. Существует два пути поступления детритного органического вещества на дно. Первый обусловлен потоком детрита из пелагиали от отмирающего фитопланктона, второй – с берега и из зарослей макрофитов. Роль хищников (стрекозы, клещи, хищные хирономиды рода *Procladius*, и личинки вислокрылок *S. frequens*) в общей продукции зообентоса не очень велика – 5,5 %. Наличие комменсалов III порядка – южной мальмы – регулирует плотность хищных беспозвоночных.

Таблица 9

## Расчетная оценка потоков энергии в сообществах макрозообентоса оз. Моховое и Безымянное (за сутки, при температуре 20°C)

Вид или группа	N, экз./м <sup>2</sup>	R = aW <sup>b</sup>		Источник (мг О * ч / г)	Элементы энергетического баланса, кал/м <sup>2</sup>				
		W, г	a		b	R	P	A	C
<b>Оз. Моховое</b>									
Мирный зообентос									
<i>Bivalvia</i>	40,72	0,1630	0,089	0,75	Алимов, 1981: <i>Bivalvia</i>	4,816	1,692	6,509	10,848
<i>Pseudochironomus prasinatus</i>	34,57	0,0527	0,189	0,75		4,210	1,479	5,689	9,481
<i>Glyptotendipes</i> aff. <i>sau-lignellus</i>	1,74	0,0044	0,189	0,75	Алимов, 1989: Chironomidae	0,311	0,109	0,420	0,700
прочие мирные хирономиды	0,77	0,0002	0,189	0,75		0,029	0,010	0,040	0,066
<i>Oligochaeta</i>	54,40	0,3042	0,115	0,75	Алимов, 1989: Oligochaeta	10,684	3,754	14,437	24,062
<i>Dicosmoecus jozankeanus</i>	2,49	0,0793	0,263	0,818	Голубков, 2000: Trichoptera	3,261	3,261	6,522	10,870
<i>Polycentropus</i> cf. <i>flavomaculatus</i>	0,34	0,0021	0,263	0,818	Голубков, 2000: Trichoptera	0,116	0,116	0,231	0,386
<i>Sialis frequens</i>	4,29	0,1069	0,189	0,75	Тот же: Ephemeroptera	4,248	1,492	5,740	9,567
<i>Nemoura</i> indet. (larv.)	1,06	0,0021	0,227	0,767	Голубков, 2000: Plecoptera	0,170	0,060	0,229	0,382
Прочие мирные насекомые	0,55	0,0057	0,263	0,818	Голубков, 2000	0,289	0,101	0,390	0,650
<i>Gastropoda</i>	15,02	0,8791	0,095	0,75	Алимов, 1989: Gastropoda	14,180	4,982	19,162	31,937
<b>Всего мирных</b>							<b>17,1</b>		<b>98,9</b>
<b><i>Bivalvia</i></b>							<b>1,7</b>		<b>10,8</b>
<b>Прочие</b>							<b>15,4</b>		<b>88,1</b>
Хищный зообентос									
хищные хирономиды	0,85	0,0008	0,189	0,75	Алимов, 1989: Chironomidae	0,073	0,025	0,098	0,123
<i>Sialis frequens</i>	4,29	0,1069	0,189	0,75	Голубков, 2000	0,850	0,668	1,517	1,896
<i>Epitheca bimaculata</i>	0,62	0,0008	0,159	0,904	Голубков, 2000	0,004	0,004	0,008	0,010
<i>Hydracarina</i>	13,22	0,0143	0,125	0,759		0,154	0,154	0,309	0,386
<b>Всего хищных</b>							<b>0,851</b>		<b>2,414</b>
<b>P сообщества</b>							<b>15,494</b>		

окончание таблицы 9

Вид или группа	N, экз./м <sup>2</sup>	R = aW <sup>b</sup>			Источник (мг О * ч / г)	Элементы энергетического баланса, кал/м <sup>2</sup>				
		W, г	a	b		R	P	A	C	
<b>Оз. Безымянное</b>										
Мирный зообентос										
<i>Bivalvia</i>	328,8	1,613	0,089	0,75	Алимов, 1981: пресноводные <i>Bivalvia</i>	45,299	15,916	61,215	102,025	
<i>Pseudochironomus prasinatus</i>	2270,8	5,020	0,189	0,75	Алимов, 1989: Chironomidae	365,459	128,405	493,863	823,106	
<i>Glyptotendipes</i> aff. <i>cauliginellus</i>	49,1	0,184	0,189	0,75		11,737	4,124	15,861	26,436	
прочие мирные хирономиды	11,1	0,005	0,189	0,75		0,501	0,176	0,676	1,127	
<i>Sialis frequens</i>	104,5	2,454	0,189	0,75	–	98,958	34,769	133,728	222,879	
<i>Oligochaeta</i>	108,9	0,100	0,115	0,75	Алимов, 1989: Oligochaeta	5,528	1,942	7,471	12,451	
прочие мирные насекомые	16,9	0,019	0,263	0,818	Голубков, 2000	1,411	0,496	1,907	3,178	
Gastropoda	92,8	0,996	0,095	0,75	Алимов, 1989: Gastropoda	24,558	8,628	33,186	55,311	
Прочие	1,0	0,008	0,089	0,75		0,202	0,071	0,274	0,456	
<b>Всего мирных</b>							<b>194,5</b>		<b>1246,5</b>	
<b>Bivalvia</b>							<b>15,9</b>		<b>102,0</b>	
<b>Прочие</b>							<b>178,5</b>		<b>1144,5</b>	
Хищный зообентос										
хищные хирономиды	0,2	0,0002	0,189	0,75	Алимов, 1989: Chironomidae	0,018	0,006	0,025	0,031	
<i>Sialis frequens</i>	104,5	2,454	0,189	0,75	–	98,958	34,769	133,728	167,160	
<i>Dytiscus circumcinctus</i>	0,2	0,019	0,189	0,75	–	0,524	0,184	0,709	0,886	
Odonata	0,1	0,011	0,159	0,904	Голубков, 2000: Odonata	0,181	0,064	0,245	0,307	
Hirudinea	0,0	0,002	0,115	0,75	Алимов, 1989: Oligochaeta	0,031	0,011	0,042	0,052	
Hydracarina	22,1	0,024	0,125	0,759	Алимов, 1989:	1,316	0,462	1,778	2,222	
<b>Всего хищных</b>							<b>35,497</b>		<b>170,657</b>	
<b>P</b> сообщества							<b>59,296</b>			

Оз. Безымянное. Средневзвешенная биомасса макрофитов равна 70,197 г/м<sup>2</sup>, продукция – 84 г/м<sup>2</sup>, продукция в сухой органике – 5,528 г/м<sup>2</sup> или 24,282 ккал/м<sup>2</sup>, среднесуточная продукция – 0,162 ккал/м<sup>2</sup>.

В озере основная роль в утилизации и трансформации энергии и вещества также принадлежит детритофагам (двустворчатые моллюски, ряд амфибиотических насекомых, олигохеты) (табл. 9). Общая продукция детритофагов составляет 95,6 % продукции мирного бентоса. Доля пастбищных беспозвоночных – 4,4 %. Хищники: 1) облигатные хищники – пиявки, стрекозы, личинки жуков *D. circumcinctus*, клещи, хищные хирономиды рода *Procladius*, 2) вислокрылки *S. frequens* со смешанным типом питания. Роль хищников в общей продукции зообентоса очень велика – 59,9 %. Отсутствие комменсалов III порядка – рыб – не позволяет регулировать плотность хищных беспозвоночных и они потребляют 88 % продукции мирного бентоса.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Состав макробентоса горных озер плато Спамберг формируется ограниченным числом видов. Формируется упрощенная структура донного сообщества с превалированием одного-двух видов макрофитов и нескольких видов зообентоса. Среди зообентоса значительную роль играют лимнофильные группы и виды: губки, брюхоногие и двустворчатые моллюски, вислокрылки, специфичные виды хирономид (*Glyptotendipes* aff. *cauliginellus* Kieff., *Procladius*, *Psectrocladius* gr. *bisetus* Goetghebuer, *Pseudochironomus prasinatus* и др.), личинки стрекоз и жуков и др. В биомассе зообентоса наиболее значимы (в зависимости от типа озера) ручейники и малощетинковые черви (озера на ранней стадии сукцессии) брюхоногие моллюски, малощетинковые черви и вислокрылки (средние стадии сукцессии), либо двукрылые и вислокрылки (поздняя сукцессионная стадия). В рыбных озерах в макрозообентосе значительная роль принадлежит малощетинковым червям, в безрыбных наиболее значимой группой мирного бентоса являлись двукрылые – личинки хирономид.

Трофические цепи бентоса озер упрощенные, из них исключены сестонофаги-фильтраторы. На ранних стадиях сукцессии при наличии консументов III порядка (рыбы) донное сообщество организуется по пастбищно-детритному трофическому типу. На поздних стадиях развития наблюдается упрощение трофических цепей и преобладающим становится детритопотребляющий трофический тип.

### ЛИТЕРАТУРА

- Алимов А.Ф. 1981. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л. 97 с.  
Алимов А.Ф. 1989. Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеиздат. 152 с.  
Винберг Г.Г. 1956. О зависимости обмена у членистоногих от величины тела // Учен. зап. Белорусского ун-та. Сер. биол. Вып. 26. С. 25–31.  
География и мониторинг биоразнообразия. 2002. М.: изд-во Научного и методического центра. 432 с.  
Голубков С.М. 2000. Функциональная экология личинок амфибиотических насекомых. – С-Птб.: Зоол. Ин-т РАН. 294 с.  
Дюран Б., Одел П. 1977. Кластерный анализ. М.: Статистика. 128 с.

- Комендантов А.Ю., Орлова М.И. 2003.** Экология эстуарных двустворчатых моллюсков и полихет южного Приморья. Сер.: Исследования фауны морей. Вып. 52 (60). СПб. 164 с.
- Методы определения продукции водных животных (методическое руководство и материалы). 1968.** Минск: Вышэйша школа. 248 с.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. 1984.** – Л.: ГОСНИОРХ. 33 с.
- Палий В.Ф. 1961.** О количественных показателях при обработке фаунистических материалов // Зоол. ж. Т. 40, вып. 1. С. 3–6.
- Пичугин М.Ю., Гриценко О.Ф., Осинев А.Г. 2008.** О морфологическом разнообразии южной мальмы *Salvelinus malma krascheninnikovi* из водоемов Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 48, № 3. С. 337–360.
- Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. 1983.** Л.: Гидрометеиздат. 239 с.