

Научная статья

УДК 574.587(282.257.6)

DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-640-660

EDN: FNQCDV



МАКРОБЕНТОС ЭСТУАРИЯ ТИПИЧНОЙ «ЛОСОСЕВОЙ» РЕКИ ОСТРОВА САХАЛИН (НА ПРИМЕРЕ Р. МАНУЙ)

В.С. Лабай, Е.С. Корнеев, Е.В. Абрамова, А.А. Ушаков, Е.С. Ахмадеева*

Сахалинский филиал ВНИРО (СахНИРО),
693023, г. Южно-Сахалинск, ул. Комсомольская, 196

Аннотация. Описаны видовой состав, структура, количественные показатели, особенности распределения вдоль русла реки, основные сообщества, трофическая характеристика и продукция макробентоса эстуария р. Мануй (о. Сахалин). По гидрологическим характеристикам и показателям макробентоса выделены основные биотопические зоны эстуария: устье, нижнеэстуарная и верхнеэстуарная зоны. Приведены основные закономерности распределения макрозообентоса, его сообществ, трофических группировок и продукции в эстуарии р. Мануй.

Ключевые слова: эстуарий, макрозообентос, донное сообщество, трофическая характеристика, продукция, Сахалин

Для цитирования: Лабай В.С., Корнеев Е.С., Абрамова Е.В. и др. Макробентос эстуария типичной «лососевой» реки острова Сахалин (на примере р. Мануй) // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 3. — С. 640–660. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-640-660. EDN: FNQCDV.

Original article

Macrobenthos in the estuary of a typical «salmon» river of Sakhalin Island (on example of the Manuy River)

Vyacheslav S. Labay*, Egor S. Korneev**, Eugenia V. Abramova***,

Alexander A. Ushakov****, Ekaterina S. Akhmadeeva*****

*, **, ***, *****, ***** Sakhalin branch of VNIRO (SakhNIRO),
196, Komsomolskaya Str., Yuzhno-Sakhalinsk, 693023, Russia

* D.Biol., leading researcher, v.labaj@yandex.ru

** chief specialist, egorich96052@mail.ru

*** senior specialist, evgesha.abramova.76@mail.ru

**** boat captain, Ax0751382gmail.com

***** specialist, katerina1894@bk.ru

Abstract. Species composition, structure, density and biomass of macrobenthos in the estuary of the Manuy River are described, its main communities are defined and their trophic

* Лабай Вячеслав Степанович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, v.labaj@yandex.ru, ORCID 0000-0002-0845-6059; Корнеев Егор Сергеевич, главный специалист, egorich96052@mail.ru, ORCID 0000-0002-7701-9979; Абрамова Евгения Владимировна, старший специалист, evgesha.abramova.76@mail.ru, ORCID 0000-0002-7095-4980; Ушаков Александр Александрович, капитан моторного катера, Ax0751382gmail.com, ORCID 0000-0001-8085-2788; Ахмадеева Екатерина Сергеевна, специалист, katerina1894@bk.ru, ORCID 0000-0001-7274-1826.

© Лабай В.С., Корнеев Е.С., Абрамова Е.В., Ушаков А.А., Ахмадеева Е.С., 2022

characteristics, production, and distribution along the river channel are determined on the materials collected in July 2021. Three main biotopic zones of the estuary are identified by their hydrological features and parameters of macrobenthos: the river mouth, the lower estuary, and the upper estuary. Bilateral structure of salinity with 0.8–5.0 psu in the upper layer and > 27 psu near the bottom was observed in the lower estuary, whereas the upper estuarine zone was filled mostly by oligohaline water (0.8–1.6 psu), with only a thin refugial layer of the seawater (23.1 psu) at the depth of 0.9 m. In total, 24 species of benthic invertebrates and cyclostomes were presented in the macrobenthos. The species richness varied insignificantly across the estuary, from 4 species/section in its upper part to 9 species/section in the lower part, with lowered richness at the border between the lower and the upper estuarine zones, that corresponded to the theory of critical salinity. The density of macrobenthos distribution decreased from the river mouth to the boundary between the lower and upper zones (from 808.0 ± 162.0 ind./m² to 16.0 ± 2.8 ind./m²), then increased sharply in the upper estuary (up to 1384 ± 160 ind./m²). The total biomass had two peaks: in the lower estuary (4.381 ± 0.589 g/m²) and in the upper estuary (up to 28.950 g/m²), with the minimum of 0.076 ± 0.015 g/m² between. The boundary between the meso-, polyhaline lower estuary and the oligohaline upper estuary had the width of several hundred meters. Four benthic communities were identified by various methods of cluster and ordination analysis, regardless of the method: two communities in the upper estuary (communities of *Eogammarus kygi* and *Neomysis awatschensis*), one community in the lower estuary (community of *Hediste japonica*) and the community of *Haustorioides* at the river mouth. Gathering detritivores formed the basis of biomass and macrobenthic production at the river mouth; collecting detritophages — sestonophages were the most significant in the lower estuary; while three key trophic groups were presented in the upper estuary: 1) collecting detritivores — macrogrinders — scavengers, 2) collecting detritivores, and 3) ground feeders — collecting detritivores. Daily production of macrobenthos was low at the river mouth and in the lower part of the lower estuary but increased in its upper part and in the upper estuary.

Keywords: estuary, macrozoobenthos, bottom community, trophic characteristic, production, Sakhalin

For citation: Labay V.S., Korneev E.S., Abramova E.V., Ushakov A.A., Akhmadeeva E.S. Macrobenthos in the estuary of a typical «salmon» river of Sakhalin Island (on example of the Manuy River), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 3, pp. 640–660. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-640-660. EDN: FNQCDV.

Введение

Эстуарий — это полужамкнутый водный объект, являющийся частью устьевой области реки и характеризующийся активными процессами смешения речных и морских вод [Pritchard, 1952; Михайлов и др., 2009]. С биологической точки зрения эстуарии являются экосистемами повышенной продуктивности, местами нагула, нереста и развития многих беспозвоночных и рыб [Сафьянов, 1987; Колпаков, 2018]. Эстуарные экосистемы «лососевых» рек о. Сахалин, как и многих других «лососевых» рек, играют важную роль в жизни анадромных рыб и катадромных беспозвоночных, в первую очередь тихоокеанских лососей. Именно в эстуариях происходит адаптация рыб к пресной воде во время нерестового хода. Здесь же покатники лососей проходят процесс привыкания к морской воде и питанию морскими гидробионтами.

Макрозообентос эстуариев рек о. Сахалин, состав и структура донных сообществ, их количественные характеристики практически не изучены и описаны в небольшом количестве работ [Сафронов и др., 2000; Водотоки..., 2015]. В то же время отмечается рост востребованности знаний о макробентосе эстуариев водотоков о. Сахалин в системе мониторинга речных экосистем и при описании кормовой базы речных икhtiоценов.

Цель работы — описание состава, структуры, количественных характеристик, трофической структуры и продукции, выявление основных закономерностей изменчивости макробентоса в эстуарии типичной «лососевой» реки о. Сахалин.

Материалы и методы

Исследования проводились в эстуарии р. Мануй в июле 2021 г. (рис. 1, табл. 1). Бентосная съемка на каждом из 8 разрезов включала 5 станций (у берегов близ уреза

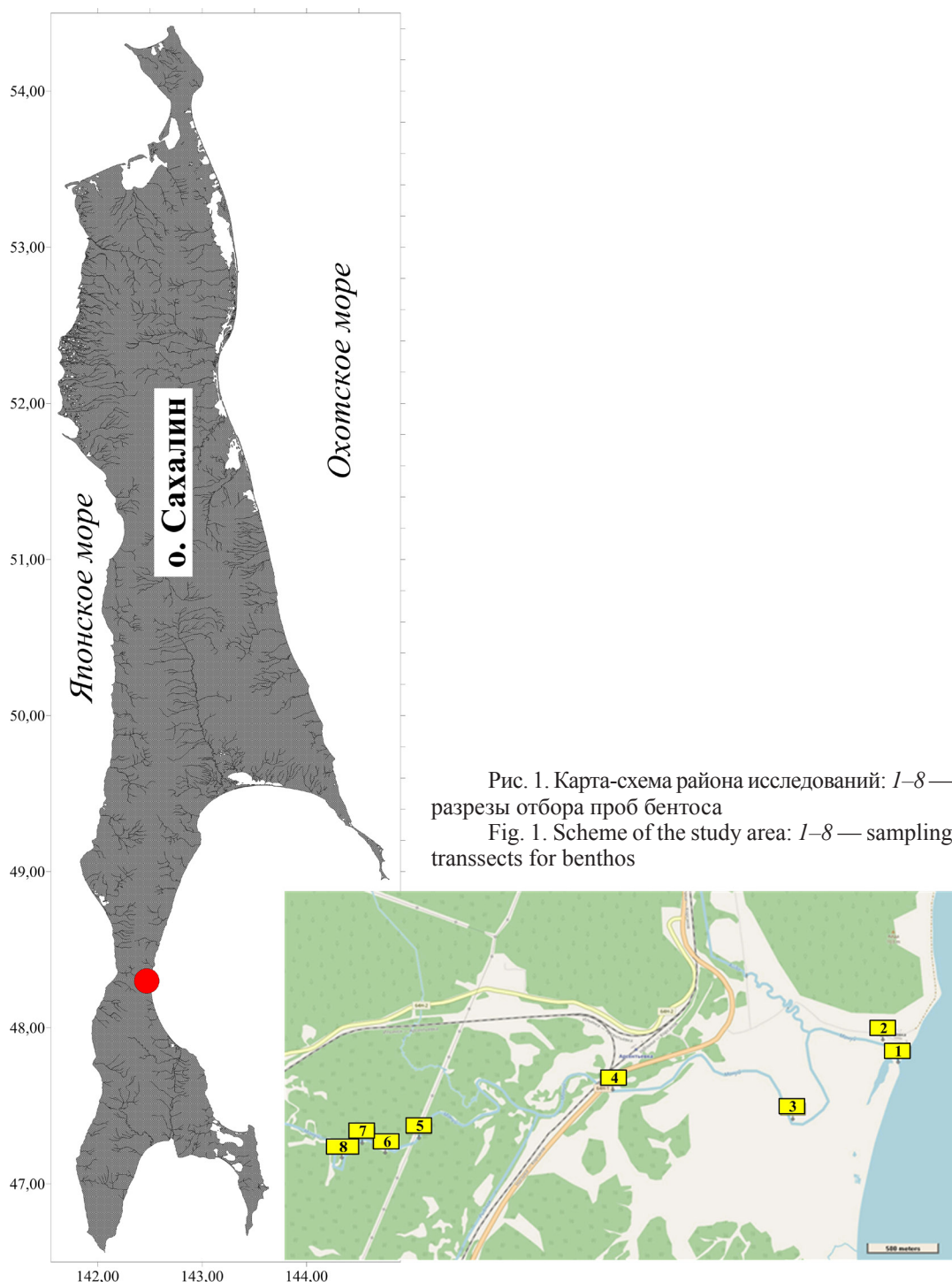


Рис. 1. Карта-схема района исследований: 1–8 — разрезы отбора проб бентоса

Fig. 1. Scheme of the study area: 1–8 — sampling transects for benthos

воды, на фарватере и по сторонам у фарватера). На каждой станции отбирали по 3 пробы. Всего собрано 120 проб макробентоса.

Пробы макробентоса отбирали малым дночерпателем Ван-Вина ($0,025 \text{ м}^2$) [Руководство..., 1983], промывали и фиксировали 4 %-ным формалином и этикетировали.

Параллельно со сбором бентоса мультипараметрическим зондом Horiba U 5000G производили измерение солености (psu) и температуры ($^{\circ}\text{C}$) по всему водному слою.

Таблица 1

Характеристика реки в местах отбора проб макрозообентоса

Table 1

Characteristics of the river in the places of macrozoobenthos sampling

№ разреза	Удаление от устья, км	Глубина, м	Элемент русла
1	0	0,70	Устье
2	0,19	1,60	Эстуарный плес
3	1,56	2,00	
4	3,14	2,50	
5	5,33	0,75	
6	5,60	0,70	Пережат
7	5,80	0,90	Плес
8	5,98	0,55	Пережат

Так как лето 2021 г. на Сахалине было экстремально жарким и безосадочным, что могло вызвать нетипичное проникновение морских вод в эстуарий р. Мануй, в октябре (15.10.2021 г.) произвели повторное измерение солености воды на тех же станциях.

Названия донных гидробионтов приведены в соответствии с сайтом World Register of Marine Species [https://www.marinespecies.org/index.php, дата обращения 16.03.2022 г.].

Для классификационных и ординационных процедур в качестве меры обилия видов использован показатель Q (кал/м² · час), эквивалентный энергетическим затратам на дыхание всех особей i -го вида на удельной площади, или поток энергии через особей i -го вида: $Q = k \cdot B_i^{0,75} \cdot N_i^{0,25}$ [Кучерук, Савилова, 1985; Azovsky et al., 2000], где B_i (г/м²) и N_i (экз./м²) — соответственно удельные биомасса и плотность i -го вида на 1 м². Из обобщенных данных коэффициент k принимается для Polychaeta равным 0,178; для Amphipoda — 0,302; для Cumacea, Isopoda, Mysida, Decapoda — 0,133; для Diptera — 0,189; для Agnatha — 0,115 [Голубков, 2000; Алимов и др., 2013].

Выделение сообществ донных гидробионтов производилось с использованием индекса сходства (C), впервые предложенного Я. Чекановским [Максимович, Погребов, 1986]: $C_{1,2} = 2 \sum (\min x_{1i}, x_{2i}) / (\sum x_{1i} + \sum x_{2i})$, где x_i — относительный поток энергии через особей i -го вида (Q , % от общего Q) на условных станциях соответственно 1 и 2. Бентосные станции относились к единому сообществу при превышении значения индекса 40 %. При этом значении индекса сохраняется условие, когда биомасса или Q доминирующего вида составляет не менее 10 % от общей при частоте встречаемости не менее 100 %. Кластеризация исходных матриц осуществлялась по методу невзвешенных парно-групповых средних (unweighted pair-group average) [Дюран, Оделл, 1977].

Структура донных сообществ описывалась с использованием ряда параметров: число видов (S); удельная численность (плотность) (N , экз./м²); биомасса (B , г/м²); относительная численность вида (N , % от общей численности макрозообентоса); относительная биомасса вида (B , % от общей биомассы); относительный поток энергии через особей вида (Q , % от общего обилия), частота встречаемости ($ЧВ$, %). Структуризацию сообществ выполняли по коэффициенту относительности ($КО$) — произведение относительной средней B (%) или показателя Q (%) каждого вида на частоту его встречаемости $ЧВ$ (%) [Палий, 1961]. Соответственно, значения $КО$ доминирующих видов находились в интервале 1000–10000. Названия сообществ приведены по доминирующим видам.

Для выявления основных закономерностей в распределении бентоса применялось построение ординационного графа методом главных компонент [Калинина, Соловьев, 2003] в программе STATISTICA version 8.

Видовое разнообразие водных сообществ оценивалось с использованием индекса видового разнообразия (энтропийного индекса) Шеннона-Винера (I_{BP} , бит/экз.) [Shannon, 1948].

Размерная структура сообществ (соотношение представленности крупно- и мелкоразмерных организмов) и степени ее нарушенности оценивались АВС-методом (abundance-biomass comparison method) [Warwick, 1986] по АВС-индексу [Meire and

Dereu, 1990]:
$$I_{ABC} = \frac{\sum_{i=1}^n Bc_i - \sum_{i=1}^n Nc_i}{10000}$$
, где Bc_i — кумулятивная биомасса i -го вида, %; Nc_i — кумулятивная плотность i -го вида, %.

Для определения типа питания отдельных видов макрозообентоса использованы способы, описанные ранее [Константинов, 1959; Извекова, 1980; Riisgård, 1991; Vedel, Riisgård, 1993; Nielsen et al., 1995; Kanaya et al., 2008; Macdonald et al., 2010; Toba, Sato, 2013]. Применялась следующая номенклатура трофических группировок по типу питания: Bг — макроизмельчитель, De — грунтофаг, Dt — собирающий детритофаг, Pr — хищник, Sc — падальщик, Su — сестонофаг (фильтратор). Для некоторых видов характерно совмещение нескольких типов питания, что выражалось в смешанной характеристике, например De, Dt или Dt, Su или Dt, Br, Sc.

Продукцию макробентоса ($Pб$) рассчитывали по уравнению $Pб = Pм + Px - Cx$, где $Pм$ — суммарная продукция популяций нехищных животных; Px — суммарная продукция популяций хищников; Cx — суммарный рацион популяций хищников [Методы..., 1968; Заика, 1983].

Продукция отдельных видов макробентоса оценивалась по физиологическому методу расчета [Методы..., 1968; Заика, 1983]. Количество потребленной пищи, или физиологический рацион (C), определялось по балансовому уравнению Г.Г. Винберга [1956]. При оценке физиологического рациона использовали коэффициент u , равный 0,6 для нехищного зообентоса, для облигатных хищников — 0,8 [Комендантов, Орлова, 1990, 2003]. Продукция (P) рассчитывалась по формуле

$$P = R \frac{K_2}{1 - K_2}$$
, где R — энергетические траты популяции на 1 м²; K_2 — коэффициент утилизации пищи на рост [Методические рекомендации..., 1984; Алимов и др., 2013]. K_2 для изопод и амфипод принимался равным 0,5 [Хмелева, 1973], для мизид и креветок — 0,44 [Пастернак, 1972], для водных насекомых — 0,5 [Алимов и др., 2013], для всех остальных организмов — 0,26 [Умнов, Алимов, 1979; Методические рекомендации..., 1984]. $R = aW^b \cdot n \cdot 24$, где W — средняя масса особи в популяции, г; b — показатель степени; a — коэффициент интенсивности дыхания, мгО₂/ч·г; n — средняя плотность популяции; 24 — количество часов в сутках.

Для перевода единиц кислорода и массы в единицы энергии использовали переходные коэффициенты: 3,48 ккал/гО₂, 3,15 мгО₂/мгС, 44,77 Дж/мгС [Алимов и др., 2013].

Результаты и их обсуждение

Параметры среды. Река Мануй впадает в зал. Терпения Охотского моря, имеет длину 37 км, площадь водосбора — 173 км² [Ресурсы..., 1963]. По классификации В.Н. Михайлова с соавторами [2009] эстуарий р. Мануй относится к речным русловым эстуариям с устьевым расширением. Эстуарий реки до участка с пресной водой имеет протяженность почти 6 км (по нашим данным).

Судя по вертикальному распределению солености и температуры воды в эстуарии (рис. 2), морские воды с соленостью более 27 psu проникают через мелководное устье в эстуарный плес, где распространяются вдоль дна, почти не меняя солености, до последнего речного переката. Этот перекат, выложенный по дну крупными аммонитами (так называемый «аммонитовый» перекат), служит физическим барьером, ограничивающим мезо- (солонатоводная) и полигалинную часть эстуария от олигогалинной. Ниже «аммонитового» переката по всей акватории эстуарного плеса отмечается вертикальный градиент солености и температуры. Нижний слой с измененной морской водой (полигалинный), узкий верхний — солонатоводный (мезогалинный). α -хорогалинная граница (5–7 psu) горизонтальная, проходит по изобате около 0,5 м, β -хорогалинная

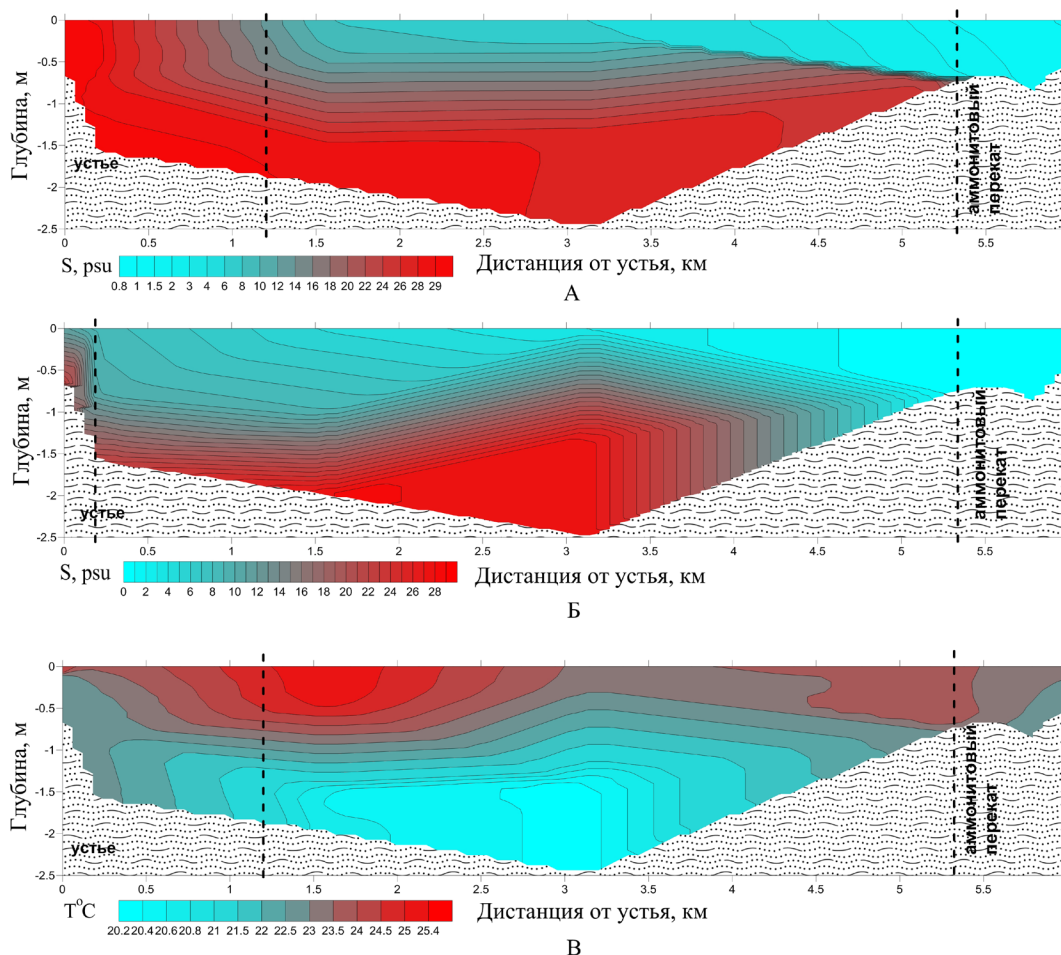


Рис. 2. Вертикальное распределение солёности 24.07.2021 г. (А), 15.10.2021 г. (Б) и температуры воды 24.07.2021 г. (В) вдоль эстуария р. Мануй

Fig. 2. Distribution of salinity on July 24, 2021 (А) and October 15, 2021 (Б); distribution of water temperature on July 24, 2021 (В) along the Manuy River estuary

граница (22–26 psu) нечеткая, локализована в пределах изобат 1,0–1,5 м (границы вод различной солёности приведены по В.В. Хлебовичу [1974]).

От «аммонитового» пореката вверх по течению примерно на 400 м до предпоследнего речного пореката простирается олигогалинная зона. В период летней межени солёность воды на этом участке речного русла варьировала в пределах 0,8–1,6 psu. На плесе на глубине 0,9 м отмечен тонкий слой морской воды с солёностью 23,1 psu. В октябре весь верхнеэстуарный участок русла заполняли воды с солёностью не выше 0,1 psu.

В целом по солёности воды в эстуарии р. Мануй выделяются три участка: устьевой полигалинный, нижнеэстуарный с выраженным вертикальным градиентом солёности и верхнеэстуарный олигогалинный. Нижнеэстуарный участок простирается вдоль русла реки почти на 5 км, устьевой и верхнеэстуарный участки имеют длину по несколько сот метров. Полученная схема частично соответствует типизации речных эстуариев, разработанной Н.В. Колпаковым [2018], поскольку сходство с ней по режиму солёности прослеживается только для верхнеэстуарной олигогалинной и устьевой полигалинной зон, а собственно мезогалинной зоны в эстуарии р. Мануй нет из-за выраженного градиента солёности.

Распределение температуры в летний период подтверждает выделение трех участков эстуария. На нижнеэстуарном участке с градиентом солёности отмечается также

вертикальный градиент температуры воды. Наличие двух ядер тепла свидетельствует о влиянии приливо-отливной динамики (рис. 2, В).

Грунт дна в районе устья представлен мелким и средним, на фарватере — крупным песком. В нижнеэстуарной зоне берега реки глинистые или песчано-алевритовые, на фарватере представлены пески различной крупности, реже — дресва. В верхней части эстуария перекаты сложены валунами (аммонитами) либо типичные гравийно-галечные. На плесе берега алевритовые, с увеличением глубины сменяются на мелкие и далее на крупные пески.

Во время съемки в летнюю межень течение было выражено только в устье реки (до 0,3 м/с) и на перекатах в верхней части эстуария (до 0,1 м/с).

Распределение макробентоса. В составе макробентоса эстуария р. Мануй встречено всего 23 вида донных беспозвоночных и личинки ручьевой миноги (табл. 2). Основу видового состава формируют высшие раки (16 видов), из них по разнообразию выделяются амфиподы (12 видов). Моллюски, значимые в эстуариях крупных и среднеразмерных рек Дальнего Востока России [Комендантов, Орлова, 2003; Водотоки..., 2015; Колпаков, 2018], в эстуарии р. Мануй не отмечены вовсе.

Таблица 2

Видовой состав макробентоса эстуария р. Мануй

Table 2

Species composition of macrobenthos in the Manuy River estuary

Таксон	№ разреза							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Тип Annelida								
Класс Polychaeta								
Инфракласс Scolecida								
<i>Capitellidae</i> indet.	–	+	+	–	–	–	+	–
Отряд Phyllodocida								
agg. <i>Eteone flava</i> (Fabricius, 1780)	–	+	+	–	–	–	–	–
<i>Hediste japonica</i> (Izuka, 1908)	+	+	+	+	–	+	+	+
<i>Nephtys neopolybranchia</i> Imajima & Takeda, 1987	–	+	+	–	–	–	–	–
Тип Arthropoda								
Подтип Crustacea								
Класс Malacostraca								
Отряд Cumacea								
<i>Lamprops korroensis</i> Derzhavin, 1923	–	–	–	–	–	–	+	+
Отряд Amphipoda								
<i>Allorchestes malleola</i> Stebbing, 1899	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>Bulychevia ochotensis</i> (Brandt, 1851)	+	–	–	+	+	–	–	–
<i>Cryptodius kelleri</i> (Brüggen, 1907)	–	+	–	–	–	–	–	–
<i>Dogielinotus moskvitini</i> (Derzhavin, 1930)	–	–	–	–	+	–	–	–
<i>Eogammarus kygi</i> (Derzhavin, 1923)	–	–	–	–	+	+	–	+
<i>Eogammarus possjeticus</i> (Tzvetkova, 1967)	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>Haustorioides</i> indet. (juv.)	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>Ischyrocerus</i> indet.	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>Jesogammarus</i> (<i>Annanogammarus</i>) <i>annandalei</i> (Tattersall, 1922)	–	–	+	–	–	–	–	–
<i>Kamaka derzhavini</i> Gurjanova, 1951	+	+	+	–	–	–	–	–
<i>Paramoera</i> indet.	–	–	+	–	–	–	–	–
<i>Wecomedon minusculus</i> (Gurjanova, 1938)	–	–	+	–	–	–	–	–
Отряд Isopoda								
<i>Ianiropsis derjugini</i> Gurjanova, 1933	–	–	–	+	–	–	–	–
Отряд Mysida								
<i>Neomysis awatschensis</i> (Brandt, 1851)	–	–	–	+	+	+	+	+

Таксон	№ разреза							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Отряд Decapoda								
<i>Crangon amurensis</i> Bražnikov, 1907	–	–	+	+	–	+	–	–
Класс Insecta								
Отряд Diptera								
<i>Monodiamesa bathyphila</i> Kieffer (larv.)	–	–	–	–	–	–	+	+
<i>Paratanytarsus austriacus</i> (Kieffer, 1924) (larv.)	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>Dicrotendipes</i> indet. (larv.)	–	–	–	–	–	–	–	+
Тип Chordata								
Класс Petromyzonti								
Отряд Petromyzontiiformes								
<i>Lethenteron reissneri</i> (Dybowski, 1869)	–	–	–	–	–	–	+	–
Всего видов	7	6	9	5	4	4	6	7

Видовое богатство изменяется по разрезам незначительно — от 4 видов на разрезе 5 и 6 до 7 видов в верхней части эстуария на разрезе 8 и до 9 видов в нижней части эстуария на разрезе 3. Снижение видового богатства отмечено на границе верхне- и нижнеэстуарного участков нижней и верхней эстуарных зон, что соответствует положениям теории критической солёности [Хлебович, 1974, 1989].

В устьевой и приустьевой акватории эстуария отмечены как специфические устьевые виды беспозвоночных, так и морские прибрежные виды, занесенные с приливными водами. К первым относятся амфиподы *Haustorioides* indet., *Kamaka derzhavini* [Labay, 2021], ко вторым — полихеты *Eteone flava*, *Nephtys neopolybranchia*, амфиподы *Allorchestes malleola*, *Cryptodius kelleri*, *Eogammarus possjeticus*, *Wecomedon minusculus* и изоподы *Ianiropsis derjugini*.

Типичные представители солоноватоводной фауны Сахалина в нижней части эстуария р. Мануй — полихеты *Hediste japonica*, амфиподы *Dogielinotus moskvitini*, *Jesogammarus annandalei* [Лабай и др., 2014; Водотоки..., 2015; Labay, 2021].

Индикаторами олигогалинной части эстуария являются хирономиды *Monodiamesa bathyphila*, бокоплавы *Eogammarus kygi* и мизиды *Neomysis awatschensis* [Водотоки..., 2015; Labay, 2021], последние также встречаются в солоноватоводной части эстуария.

Отмечается снижение плотности макробентоса от разреза 1 в устье реки к разрезу 5, являющемуся границей между нижним и верхним эстуарием, с 808 ± 162 до $16,0 \pm 2,8$ экз./м² (рис. 3, А). В верхнеэстуарной зоне показатель резко возрастает, достигая максимума (1384 ± 160 экз./м²) на разрезе 8. В устье реки основу показателя (99,0 %) формируют амфиподы. Уже в 190 м выше по течению происходит смена доминирующих групп, основной вклад в общую плотность вносят полихеты (63,9 %), а на долю амфипод приходится 36,1 %. На разрезах нижней части акватории по плотности наиболее значимы полихеты (92,5–96,5 %). Начиная с разреза 5 в верхней олигогалинной части эстуария основу численности формируют ракообразные — амфиподы и мизиды (совместно от 90,6 до 100 %), доля бокоплавов варьирует от 50,9 до 81,5 %. Только на разрезе 7 на плесе с остаточным слоем морской солёности вдоль дна наибольший вклад (81,0 %) принадлежит полихетам.

В распределении общей биомассы вдоль эстуария также отмечаются два пика (рис. 3, Б). Первый приурочен к области нижнего эстуария на разрезе 4 ($4,381 \pm 0,589$ г/м²), второй отмечен в верхнеэстуарной зоне (до $28,950$ г/м² на разрезе 7). Область критически низкой биомассы $0,076 \pm 0,015$ г/м² приходится на разрез 5. В устье реки по биомассе наиболее значимы амфиподы (98,1 %). Выше по течению происходит смена доминирующих групп, и в нижнем эстуарии на разрезах 2–4 основной вклад в общую плотность вносят полихеты (82,5–90,3 %). Начиная с разреза 5 в верхней олигогалинной

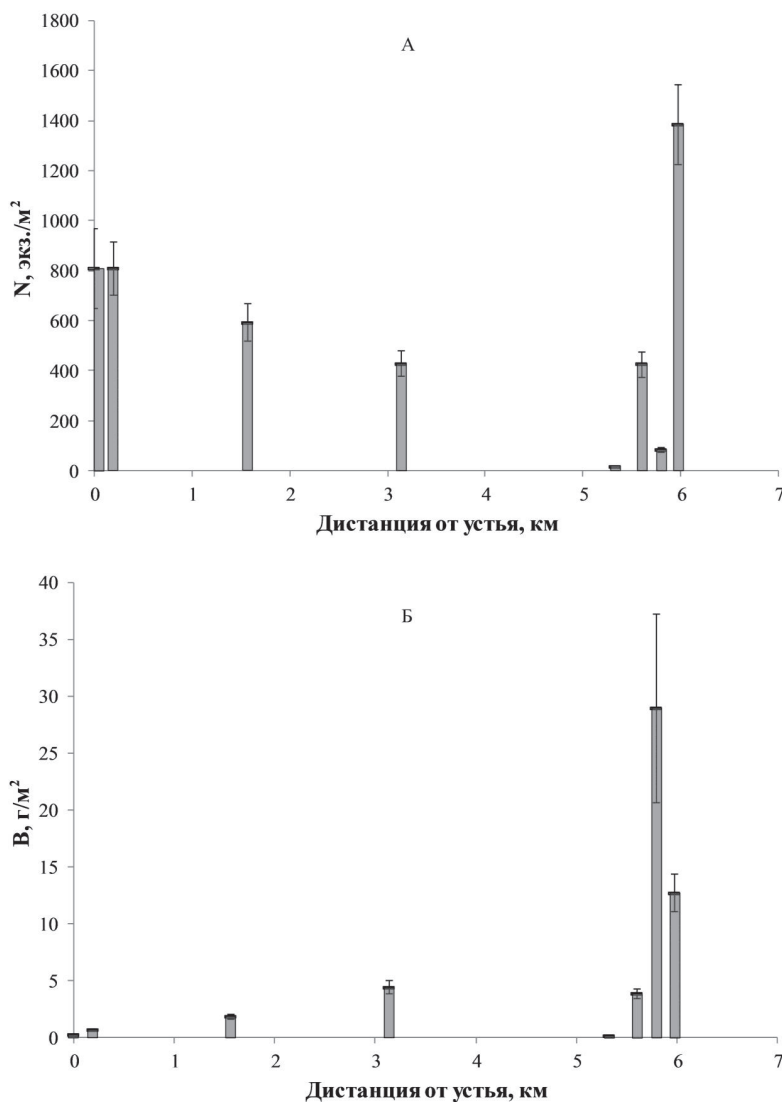


Рис. 3. Изменчивость плотности (А) и биомассы (Б) макробентоса вдоль эстуария р. Мануй
Fig. 3. Distribution of macrobenthos density (А) and biomass (Б) along the Manuy River estuary

части эстуария основу показателя формируют ракообразные — амфиподы и мизиды (совместно от 77,5 до 100 %), на разрезе 7 на песчано-илистых грунтах плеса — личинки миног (99,2 %).

Расположение критических для макробентоса участков эстуария оценивается по распределению вдоль оси эстуария значений индекса Шеннона-Винера (рис. 4, А). При типичной структуре донных сообществ с высокой концентрацией биомассы в нескольких ключевых видах значения I_{BP} по плотности всегда выше, чем по биомассе. В критических точках, являющихся граничными при переходе от одного типа сообществ к другому, соотношение значений I_{BP} меняется на противоположное. В эстуарии р. Мануй отклонения от стандартного соотношения индексов характеризуют устье (разрез 1) и разрез 6 («аммонитовый» пережат). Аналогичная картина отмечается в распределении значений ABC -индекса (рис. 4, Б): на разрезах 1 и 6 значения индекса имеют отрицательные величины.

Если положение нижней критической (граничной) точки по разрезу 1 закономерно и показывает границу между нижеэстуарной зоной и морским прибре-

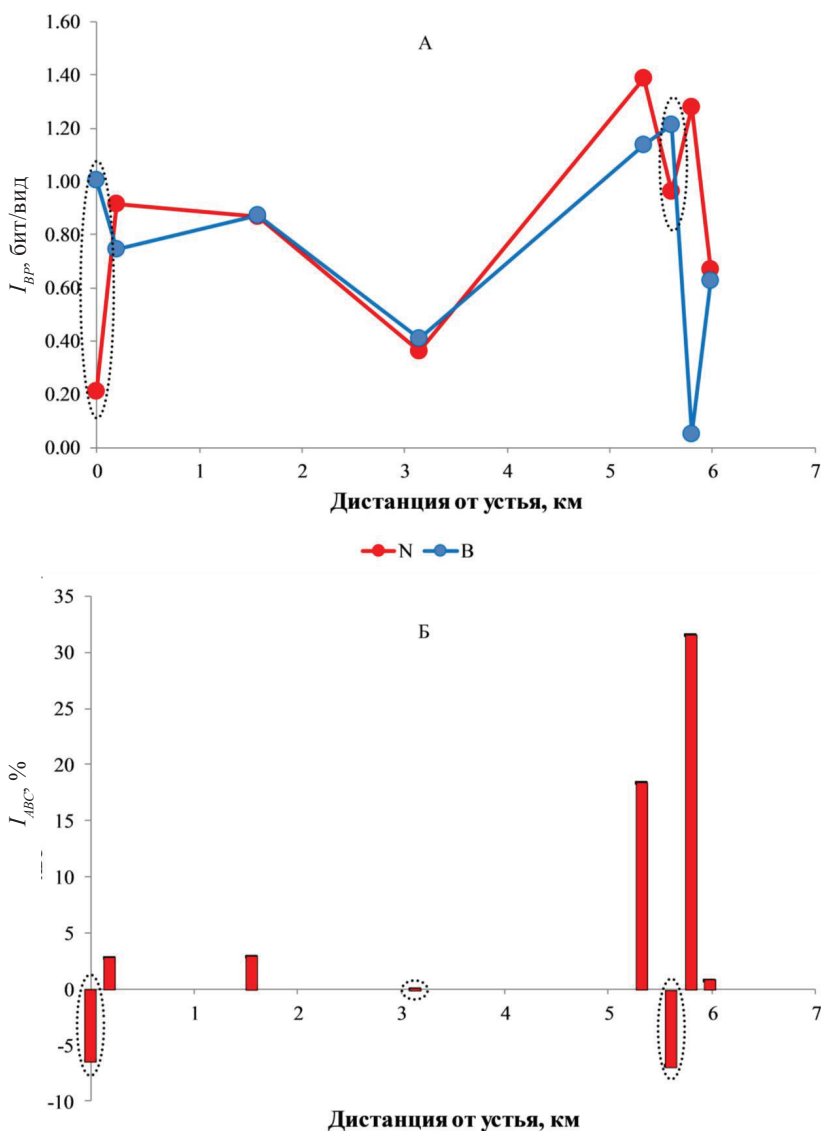


Рис. 4. Изменчивость индекса видового разнообразия I_{BP} (А) и ABC -индекса I_{ABC} (Б) вдоль эстуария р. Мануй, *пунктиром* выделены случаи нетипичного соотношения (А) или отрицательных значений (Б) индексов

Fig. 4. Variations of the Shannon-Wiener diversity index I_{BP} (А) and ABC -index I_{ABC} (Б) along the estuary of Manuy River; cases of atypical ratio (А) or negative values (Б) of the indices are shown by *dotted ovals*

жем, то верхняя критическая точка (разрез 6) расположена на 200 м выше, чем она индексируется по значениям общей плотности и биомассы (разрез 5). Таким образом, граница между мезо-, полигалинной нижнеэстуарной зоной и олигогалинной верхнеэстуарной зоной по биологическим показателям растянута на несколько сот метров.

Основные сообщества. На дендрограмме сходства станций по структуре макробентоса на уровне более 40 % выделено 5 кластеров, соответствующих основным донным сообществам эстуария (рис. 5). Кластер, объединяющий станции 2 и 26, можно исключить из анализа, так как на этих станциях доминировали крупные наземные бокоплавы *Bulychevia ochotensis*, случайно оказавшиеся в воде.

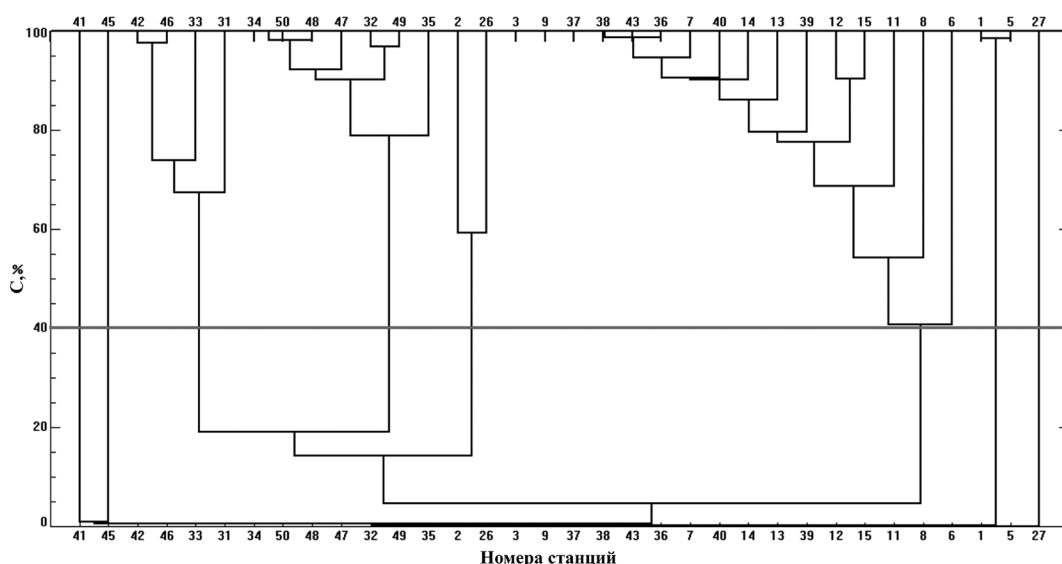


Рис. 5. Дендрограмма ценотического сходства станций макрозообентоса

Fig. 5. Dendrogram of cenotic similarity between the macrozoobenthos stations

Первый кластер (42–31) соответствует донному сообществу с доминированием мизид *N. awatschensis* (84,2 % от общей биомассы бентоса). Выделенное сообщество приурочено к олигогалинной верхнеэстуарной зоне (табл. 3, рис. 6). Этой же зоне соответствует второй кластер (34–35), идентифицированный как сообщество *E. kygi*, в котором на долю доминанта приходится 88,9 % общей биомассы. Оба сообщества характеризуются довольно близкими условиями среды (табл. 3). Первое сообщество приурочено к побережью вдоль размывного обрывистого берега и к зоне фарватера, второе оккупирует мелководья с преимущественно жесткими грунтами. Сообщество *E. kygi* типично для нижней ритрали и верхнеэстуарной зоны малых и средних рек о. Сахалин [Живоглядова и др., 2012; Водотоки..., 2015].

Третий кластер (3–6) объединяет станции, локализованные в нижнеэстуарной зоне, частично отмечен в верхнеэстуарной зоне на плесе в слое высокой солености воды и в устье реки (рис. 5, 6). На этих станциях доминировали полихеты *H. japonica*, формировавшие 84,8 % от общей биомассы бентоса (табл. 3). Данное сообщество отмечено во всем диапазоне обследованных глубин — от литорали до фарватера, преимущественно на мелкозернистых грунтах. Определяющим фактором в распространении данного сообщества выступает соленость воды, которая должна быть выше α -хорогалинной границы в мезо- и полигалинных водах. Данное сообщество является основным в эстуариях рек о. Сахалин [Сафронов и др., 2000; Водотоки..., 2015].

Только в устье реки на литорали обнаружено сообщество с преобладанием неидентифицированной молодежи амфипод рода *Haustorioides* (кластер 1, 5). Сообщество отмечалось на небольшой глубине — до 0,15 м, на промывных песках устьевого переката в зоне действия высоких (до 0,3 м/с) скоростей течения, с одной стороны, и значительного волнового воздействия прилива — с другой. Доля доминирующего вида от общей биомассы составляла 97,8 % (табл. 3, рис. 6). Особенность данного сообщества — крайне скудный видовой состав, который включал всего 3 вида донных гидробионтов.

Таким образом, в пределах эстуарной зоны р. Мануй выделяются три типа донных сообществ: сообщества верхнеэстуарной зоны (*N. awatschensis*, *E. kygi*), единое сообщество нижнеэстуарной зоны (*H. japonica*) и сообщество литорали устья реки (*Haustorioides*). Факторами, лимитирующими локализацию выделенных сообществ, являются режим солености (для сообществ верхнеэстуарной и нижнеэстуарной зон) и высокая гидродинамическая активность (для сообщества устья реки).

Количественные характеристики донных сообществ эстуария р. Мануй
Abundance of macrobenthos in bottom communities of the Manuy River estuary

Сообщество (по доминанту)	<i>Haustorioides</i> indet.	<i>Hediste japonica</i>	<i>Eogammarus</i> <i>kygi</i>	<i>Neomysis</i> <i>awatschensis</i>
Глубина, м	0,10–0,15	0,2–2,5	0,2–0,7	0,15–0,90
Тип грунта	Крупный и мелкий песок	От алевроита до крупного песка	От мелкого песка до валунов	От мелкого песка с глиной до валунов
Соленость, psu	28,4–30,1	5,9–29,8	0,8–1,6	1,2–1,6
Биотоп	Устье, у берега	Преимущественно нижний эстуарий, с заходом в устье и в верхний эстуарий	Верхний эстуарий	Верхний эстуарий
S , видов	3	13	7	5
N , экз./м ²	1970 ± 268	580 ± 74	1080 ± 135	375 ± 47
B , г/м ²	0,362 ± 0,047	2,220 ± 0,344	9,476 ± 1,344	4,077 ± 0,576
B доминанты, %	97,8	84,8	88,9	84,2
B отдельных групп, %	Amphipoda	98,6	88,9	2,0
	Cumacea	0	0,02	0
	Decapoda	0	8,2	10,6
	Isopoda	0	0,2	0
	Mysida	0	1,0	84,2
	Diptera	0	0,3	0,9
	Polychaeta	1,4	88,1	2,4
I_{BO} бит/вид	N	0,06	0,99	0,47
	B	0,12	0,66	0,66
I_{ABC} , %	–0,5	4,6	1,1	–1,5

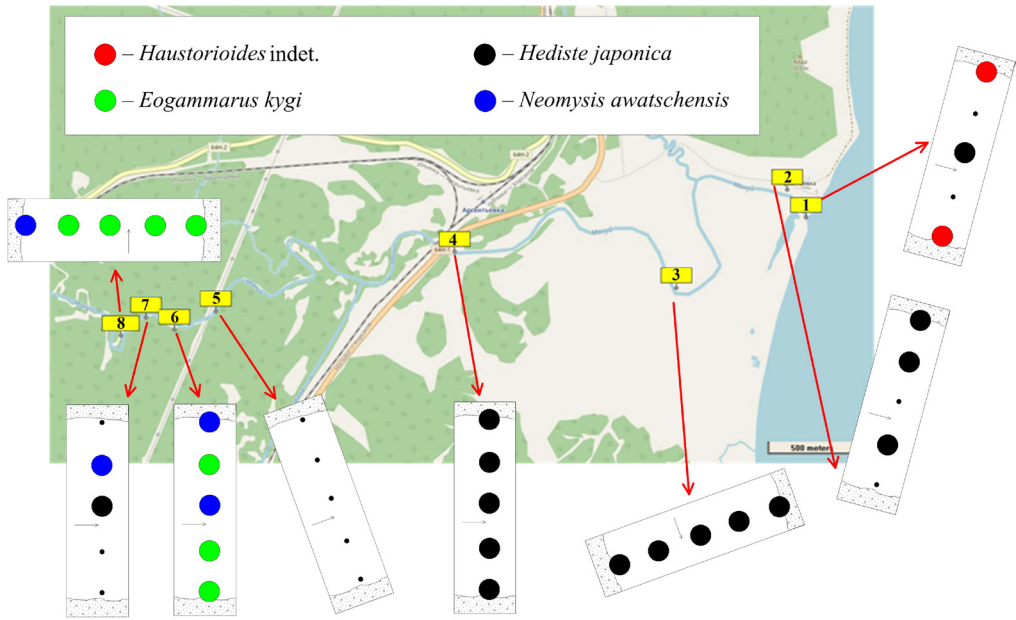


Рис. 6. Распределение основных сообществ макробентоса в эстуарии р. Мануй (точками обозначены станции, не вошедшие в выделенные сообщества)

Fig. 6. Distribution of the main macrobenthos communities in the Manuy River estuary (dots indicate the stations outside the selected communities)

При ординационном анализе структуры макробентоса на станциях методом главных компонент (рис. 7) выделяются 4 основных совокупности станций. Первая из них, объединяющая станции 31, 33, 42, 46, отличается доминированием мизид

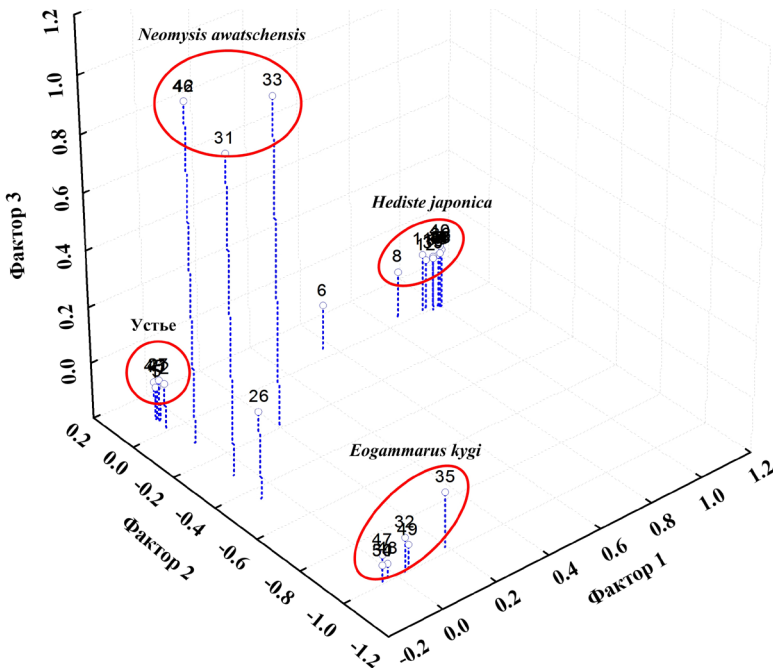


Рис. 7. Ординационный плот сходства станций бентоса, полученный методом главных компонент: цифры — номера станций

Fig. 7. Ordination plot of similarity between the benthic stations determined by the main components method: numbers — station numbers

N. awatschensis и ассоциируется с донным сообществом *N. awatschensis*, описанным выше. Вторая совокупность, включающая станции 32, 34, 35, 47, 48, 49, 50, соответствует донному сообществу *E. kygi*. К третьей выделенной совокупности относятся все оставшиеся станции, кроме станций устьевого разреза и станций 2 и 26. Эта совокупность станций соответствует донному сообществу *H. japonica*. Станции устьевого разреза обособлены в единую совокупность, не соответствующую оставшемуся сообществу *Haustorioides*. Прочие станции являются переходными между обособленными выделениями. Таким образом, полученная картина в целом подтверждает разделение сообществ бентоса на верхнеэстуарные, нижеэстуарные и устьевые.

На ординационном плоте, показывающем сходство в распространении массовых видов бентоса, показателей обилия макробентоса в целом и известных абиотических факторов, все виды объединяются в две группы: 1) группа видов нижеэстуарной зоны и устья и 2) группа видов верхнеэстуарной зоны (рис. 8). Обособлен от остальных видов песчаный шримс *Crangon amurensis*, представленный в пробах

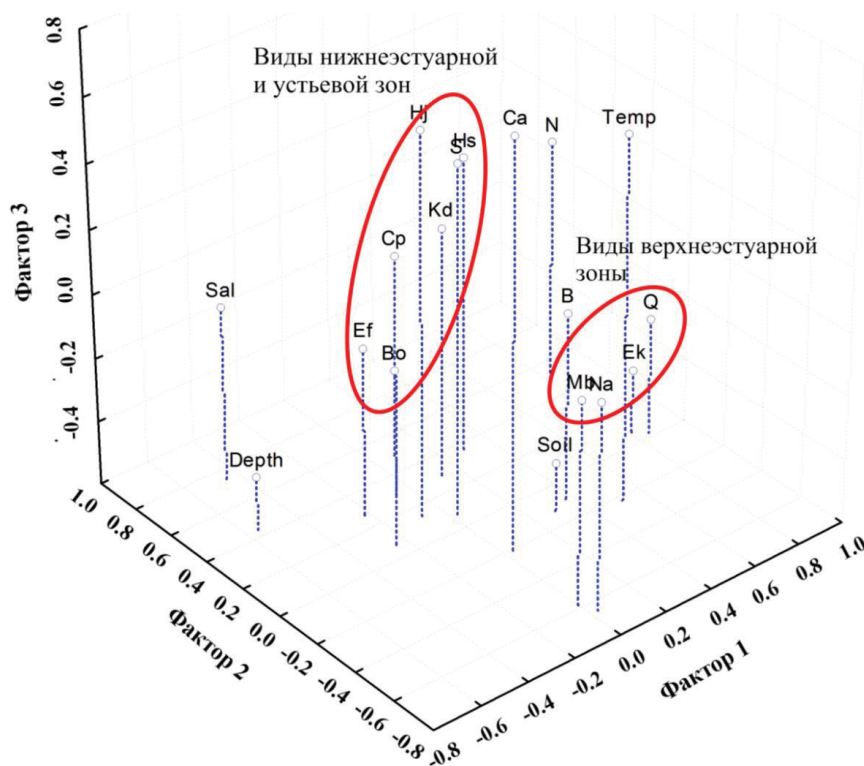


Рис. 8. Ординационный плот сходства массовых видов макробентоса, показателей обилия макробентоса и известных факторов среды, полученный методом главных компонент: *Bo* — *Bulychevia ochotensis*, *Ek* — *Eogammarus kygi*, *Hs* — *Haustorioides* indet., *Kd* — *Kamaka derzhavini*, *Ca* — *Crangon amurensis*, *Na* — *Neomysis awatschensis*, *Mb* — *Monodiamesa bathyphila*, *Cp* — *Capitellidae*, *Ef* — *Eteone flava*, *Hj* — *Hediste japonica*, *Sal* — соленость воды, *Temp* — температура воды, *Depth* — глубина, *Soil* — тип грунта, *S* — количество видов, *N* — плотность, *B* — биомасса, *Q* — эквивалент энергетических затрат бентоса на дыхание

Fig. 8. Ordination plot of similarity between the benthic stations with accounting of the mass species similarity, macrobenthos abundance, and environmental factors determined by the main components method: *Bo* — *Bulychevia ochotensis*, *Ek* — *Eogammarus kygi*, *Hs* — *Haustorioides* indet., *Kd* — *Kamaka derzhavini*, *Ca* — *Crangon amurensis*, *Na* — *Neomysis awatschensis*, *Mb* — *Monodiamesa bathyphila*, *Cp* — *Capitellidae*, *Ef* — *Eteone flava*, *Hj* — *Hediste japonica*, *Sal* — salinity, *Temp* — water temperature, *S* — number of species, *N* — density, *B* — biomass, *Q* — equivalent of the energy costs of benthos for respiration

как в нижней, так и в верхней частях эстуария. Несмотря на такое разделение по эстуарным зонам, обусловленное наличием α -хорогалинной границы, ни один из видов не оказался сопряженным с фактором солёности, так как не был отмечен во всем диапазоне солёности. Такое же отсутствие сопряженности отмечено для остальных факторов среды.

Трофическая характеристика. Из 10 трофических групп основу биомассы макрозообентоса по отдельным разрезам формируют всего несколько групп (рис. 9). Макроизмельчители представлены почти исключительно амфиподами *B. ochotensis*, которые были значимы на устьевом разрезе (29,0 % от общей биомассы) и на разрезе 5 в 5,33 км выше устья (53,9 %). Более обширной трофической группой являлись собирающие детритофаги, к которым относились полихеты *Capitellidae*, различные виды бокоплавов, мизиды *N. awatschensis*, изопода *I. derjugini*, песчаный шримс *C. amurensis* и личинки хирономид. Значение детритофагов было большим по всем участкам реки: в устье реки (61,2 %), в нижеэстуарной зоне (8,4–26,2 %), в вышеэстуарной зоне (16,2–41,7 % без учета миног). Группа со смешанным типом питания собирающие детритофаги — сестонофаги (Dt, Su) включает единственный вид — полихету *H. japonica*, которая создавала основу биомассы макробентоса в нижеэстуарной зоне (72,8–90,3 %), где по типу донных отложений отмечаются активные седиментационные процессы. Еще одна группа со смешанным типом питания, собирающие детритофаги — макроизмельчители — падальщики (Dt, Br, Sc), также представлена единственным видом — амфиподой *E. kygi*, наиболее значима в вышеэстуарной зоне на перекатах (44,9–77,9 %). К грунтофагам — собирающим детритофагам (De, Dt) — относятся только миноги *Lethenteron reissneri*, которые на плесе в вышеэстуарной зоне формировали 99,2 % общей биомассы макробентоса. Все остальные трофические группы были малозначимы. Среди них группу хищников формировали заносимые с приливом из морского побережья амфиподы *Cr. kelleri* и частично полихеты *N. neopolybranchia* со смешанной характеристикой Dt, Pr.

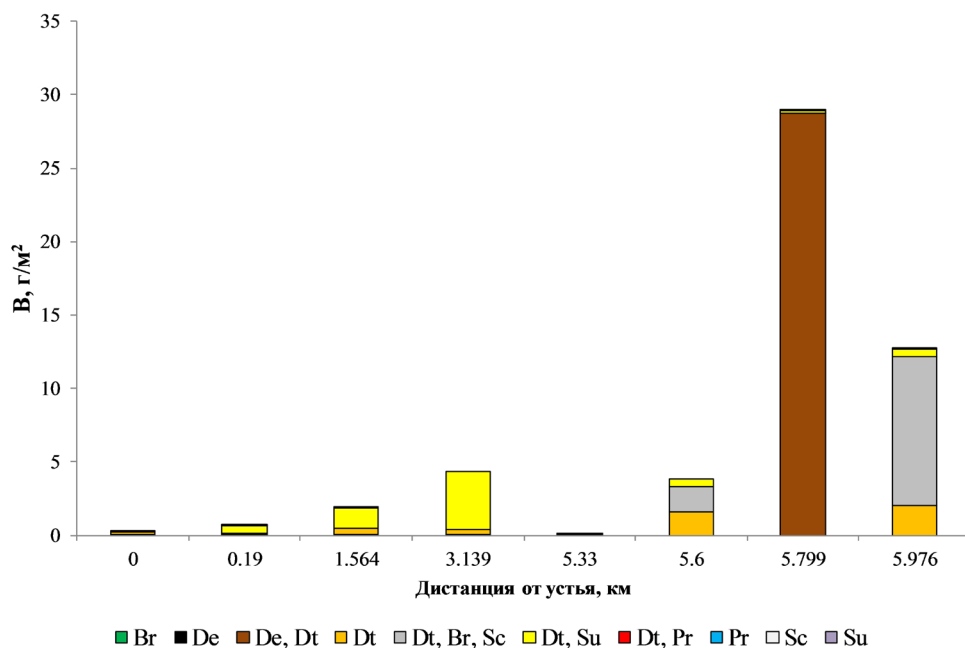


Рис. 9. Изменчивость биомассы (B , г/м²) трофических групп макробентоса вдоль эстуария р. Мануй

Fig. 9. Variations of biomass for macrobenthos trophic groups (B , g/m²) along the Manuy River estuary

По распределению биомассы трофических групп четко выделяется устье реки, где наиболее значимы собирающие детритофаги и макроизмельчители, нижнеэстуарная зона с преобладанием смешанной группы собирающие детритофаги — сестонофаги и верхнеэстуарная зона, где на перекатах превалировали представители смешанной группы собирающие детритофаги — макроизмельчители — падальщики и собирающие детритофаги, а на плесах — грунтофаги — собирающие детритофаги (см. рис. 9).

Закономерно, что вклад перечисленных трофических групп макробентоса наиболее значим при формировании общей суточной продукции макробентоса вдоль речного эстуария (рис. 10). По значениям продукции речной эстуарий также разделяется на две зоны: нижнеэстуарную (включая устье реки) и верхнеэстуарную. В каждой из выделенных зон наблюдается рост продукции от станций, расположенных ниже по течению, к станциям верхнего течения. Максимум суточной продукции в нижнеэстуарной зоне приходится на разрез 4 — 247,6 кал/м²; в верхнеэстуарной зоне — на разрез 8 — 453,2 кал/м². Граница между выделенными зонами приходится на разрез 5 в 5,33 км выше устья с минимальной суточной продукцией макробентоса — 2,9 кал/м².

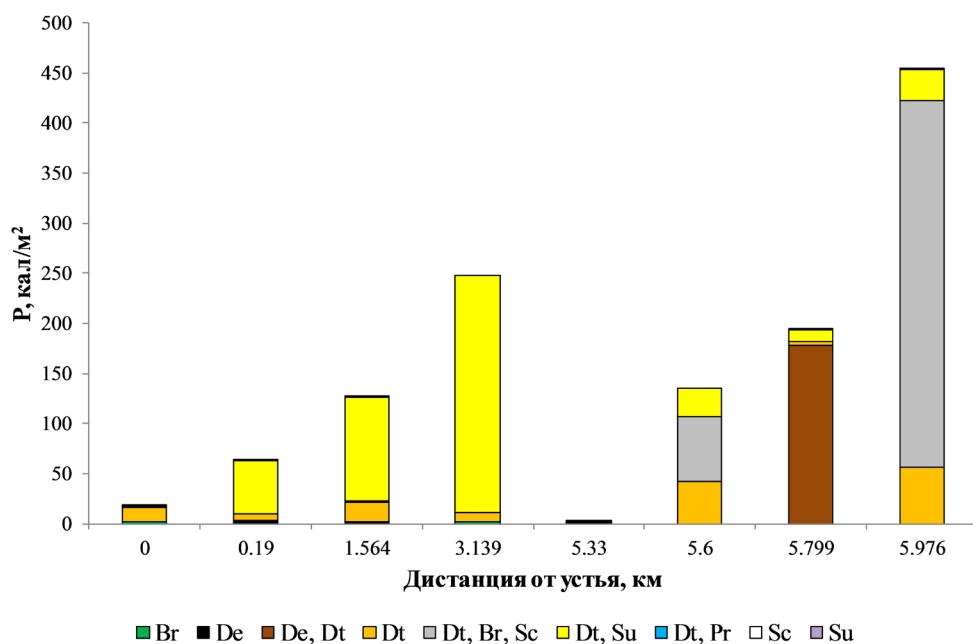


Рис. 10. Изменчивость продукции (P , кал/м²) макробентоса и составляющих его трофических групп вдоль эстуария р. Мануй

Fig. 10. Variations of production for macrobenthos and its trophic groups (P , cal/m²) along the Manuy River estuary

В устье реки основу суточной продукции (79,9 %) формируют собирающие детритофаги, в нижнеэстуарной зоне — собирающие детритофаги — сестонофаги (81,8–95,5 %), на перекатах верхнеэстуарной зоны — собирающие детритофаги — макроизмельчители — падальщики (47,3–80,8 %) и собирающие детритофаги (12,5–31,6 %), на плесе — грунтофаги — собирающие детритофаги (91,9 %).

Заключение

В эстуарии типичной для юго-восточного Сахалина р. Мануй по гидрологическим характеристикам, распределению макробентоса и донных сообществ по руслу водотока четко выделяются три зоны: устьевая, нижнеэстуарная и верхнеэстуарная. В нижнеэстуарной зоне на всем ее протяжении отмечается вертикальный градиент солености от 0,8–5,0 psu в верхнем слое воды до более 27 psu у дна. Верхнеэстуарная

зона заполнена олигогалинными водами с соленостью 0,8–1,6 psu, только на плесе на глубине 0,9 м отмечен тонкий слой морской воды с соленостью 23,1 psu.

Видовой состав макробентоса ограничен — 23 вида беспозвоночных и личинки миноги. Отмечено снижение общей плотности макробентоса в устье и нижеэстуарной зоне от станций, расположенных ниже по течению, к верхним и обратная изменчивость биомассы. В вышеэстуарной зоне на плесах наблюдалось увеличение плотности при снижении биомассы.

Выявленная зональность эстуарной зоны проявляется в смене ключевых групп и видов макробентоса. В устье реки главной группой являются амфиподы, в нижеэстуарной зоне — полихеты с доминантой *H. japonica*, в вышеэстуарной — амфиподы *E. kygi*, мизиды *N. awatschensis* и миноги *L. reissneri*. Граница между выше- и нижеэстуарной зонами по показателям обилия макробентоса и структурным индексам имеет протяженность несколько сот метров.

Влияние солености лимитирует разнообразие донных сообществ, их всего четыре. К вышеэстуарной зоне приурочены сообщество *E. kygi* и сообщество *N. awatschensis*. На всем протяжении нижеэстуарной зоны отмечено одно сообщество *H. japonica*, которое в устье реки сменяется сообществом *Haustorioides*.

Разделение эстуария на три зоны проявляется и при анализе распределения трофических групп макробентоса вдоль русла по биомассе и по продукции. Основу биомассы и продукции в устье реки формируют собирающие детритофаги, в нижеэстуарной зоне — собирающие детритофаги — сестонофаги, а в вышеэстуарной зоне значимы три группы: собирающие детритофаги, собирающие детритофаги — макроизмельчители — падальщики, а также грунтофаги — собирающие детритофаги.

Особенностью распределения суточной продукции макробентоса вдоль русла является приуроченность ее максимальных значений к верхней части каждой из выделенных эстуарных зон.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы благодарны коллегам, участвовавшим в сборе материала. Также выражают искреннюю благодарность анонимным рецензентам за их конструктивную критику, позволившую улучшить эту статью.

The authors are grateful to the colleagues who collected the materials for the paper and sincerely gratitude anonymous reviewers for their constructive criticism that improved the manuscript.

Финансирование работы (FUNDING)

Государственное задание № 076-00002-21-00 на 2021 г. и на плановый период 2022 и 2023 гг.

State task № 076-00002-21-00 for 2021 and for the planning period of 2022 and 2023.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены. Отсутствует потенциальный конфликт интересов в принадлежности данных.

All applicable international, national and/or institutional guidelines for care and use of animals were implemented. No potential conflict of interest was reported by the authors.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

В.С. Лабай, Е.С. Корнеев — сбор и анализ данных, написание статьи; Е.В. Абрамова — анализ данных; А.А. Ушаков, Е.С. Ахмадеева — сбор данных.

V.S. Labay and E.S. Korneev — data collection and analysis, text writing; E.V. Abramova — data analysis; A.A. Ushakov and E.S. Akhmadeeva — data collection.

Список литературы

- Алимов А.Ф., Богатов В.В., Голубков С.М.** Продукционная гидробиология : моногр. — СПб. : Наука, 2013. — 342 с.
- Винберг Г.Г.** О зависимости интенсивности обмена у членистоногих от величины тела // Уч. зап. Белорус. ун-та. — 1956. — Вып. 26, сер. биол. — С. 243–254.
- Водотоки острова Сахалин: жизнь в текучей воде** : моногр. / В.С. Лабай, Л.А. Живоглядова, А.В. Полтева и др. — Южно-Сахалинск : Сахалин. обл. краевед. музей, 2015. — 236 с.
- Голубков С.М.** Функциональная экология личинок амфибиотических насекомых : моногр. — СПб. : ЗИН РАН, 2000. — 294 с. (Тр. ЗИН РАН, т. 284.)
- Дюран Б., Оделл П.** Кластерный анализ : моногр. : пер. с англ. — М. : Статистика, 1977. — 128 с.
- Живоглядова Л.А., Даирова Д.С., Лабай В.С.** Состав, структура и сезонная динамика макрозообентоса рек восточного Сахалина // Изв. ТИНРО. — 2012. — Т. 171. — С. 199–209.
- Занка В.Е.** Сравнительная продуктивность гидробионтов : моногр. — Киев : Наук. думка, 1983. — 209 с.
- Извекова Э.И.** Питание // Бентос Уччинского водохранилища. — М. : Наука, 1980. — С. 72–101. (Тр. ВГБО АН СССР, т. 23.)
- Калинина В.Н., Соловьев В.И.** Введение в многомерный статистический анализ : учеб. пособие. — М. : ГУУ, 2003. — 66 с.
- Колпаков Н.В.** Эстуарные экосистемы северо-западной части Японского моря: структурно-функциональная организация и биоресурсы : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2018. — 428 с.
- Комендантов А.Ю., Орлова М.И.** Дальнейшее изучение макрозообентоса реки Гладкой (залив Посыета, Японское море) // Тр. ЗИН АН СССР. — 1990. — Т. 218. — С. 161–174.
- Комендантов А.Ю., Орлова М.И.** Экология эстуарных двустворчатых моллюсков и полихет южного Приморья : Тр. ЗИН РАН. Сер. Исследования фауны морей. — 2003. — Вып. 52(60). — 164 с.
- Константинов А.С.** Питание личинок хирономид и некоторые пути повышения кормности водоемов // Тр. 6-го совещ. по проблемам биологии внутренних вод. — М. ; Л., 1959. — С. 260–269.
- Кучерук Н.В., Савилова Т.А.** Количественная и экологическая характеристика донной фауны шельфа и верхнего района североперуанского апвеллинга // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1985. — Т. 90, вып. 6. — С. 70–79.
- Лабай В.С., Атаманова И.А., Заварзин Д.С. и др.** Водоемы острова Сахалин: от лагун к озерам : моногр. — Южно-Сахалинск : Сахалин. обл. краевед. музей, 2014. — 208 с.
- Максимович Н.В., Погребов В.Б.** Анализ количественных гидробиологических материалов : учеб. пособие. — Л. : ЛГУ, 1986. — 97 с.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция** / ред. Г.Г. Винберг и Г.М. Лаврентьева. — Л. : ГОСНИОРХ, 1984. — 33 с.
- Методы определения продукции водных животных (методическое руководство и материалы)** / под ред. Г.Г. Винберга. — Минск : Выш. шк., 1968. — 248 с.
- Михайлов В.Н., Горин С.Л., Михайлова М.В.** Новый подход к выделению и типизации эстуариев // Вестн. МГУ. Сер. 5. География. — 2009. — № 5. — С. 3–12.
- Палий В.Ф.** О количественных показателях при обработке фаунистических материалов // Зоол. журн. — 1961. — Т. 40, вып. 1. — С. 3–6.
- Пастернак А.Ф.** Усвояемость пищи и коэффициент использования энергии усвоенной пищи на рост япономорской мизиды *Neomysis mirabilis* (Czerniavsky) // Энергетические аспекты роста и обмена водных животных : мат-лы симпоз. — Киев : Наук. думка, 1972. — С. 169.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Гидрологическая изученность** / под ред. И.С. Быкадорова. — Т. 18 : Дальний Восток, вып. 2[3] : Приморье. — Л. : Гидрометеиздат, 1963. — 83 с.
- Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений** / под ред. В.А. Абакумова. — Л. : Гидрометеиздат, 1983. — 239 с.
- Сафронов С.Н., Литенко Н.Л., Пешеходько В.М. и др.** Эколого-биоценотическая характеристика и качество вод внутренних водоемов острова Сахалин // Чтения памяти В.В. Станчинского. — Смоленск : Смоленск. гос. пед. ун-т, 2000. — Вып. 3. — С. 321–328.
- Сафьянов Г.А.** Эстуарии : моногр. — М. : Мысль, 1987. — 189 с.
- Умнов А.А., Алимов А.Ф.** Соотношение продукции с общим потоком энергии через популяцию // Общие основы изучения водных экосистем. — Л. : Наука, 1979. — С. 133–139.

Хлебович В.В. Критическая соленость биологических процессов : моногр. — Л. : Наука, 1974. — 235 с.

Хлебович В.В. Критическая соленость и хорогалиникум: современный анализ понятий // Биология солоноватых и гипергалинных вод. — Л. : ЗИН АН СССР, 1989. — С. 5–11.

Хмелева Н.Н. Биология и энергетический баланс морских равноногих ракообразных : моногр. — Киев : Наук. думка, 1973. — 183 с.

Azovsky A.I., Chertoprud M.V., Kucheruk N.V. et al. Fractal properties of spatial distribution of intertidal benthic communities // Mar. Biol. — 2000. — Vol. 136(3). — P. 581–590. DOI: 10.1007/s002270050718.

Kanaya G., Takagi Sh., Kikuchi E. Spatial dietary variations in *Laternula marilina* (Bivalvia) and *Hediste* spp. (Polychaeta) along environmental gradients in two brackish lagoons // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 2008. — Vol. 359. — P. 133–144. DOI: 10.3354/meps07356.

Labay V.S. Malacostraca (Arthropoda: Crustacea) of fresh and brackish waters of Sakhalin Island: The interaction of faunas of different origins // Recent Advances in Freshwater Crustacean Biodiversity and Conservation. — CRC Press, 2021. — P. 19–66.

Macdonald T.A., Burd B.J., Macdonald V.I., van Roodselaar A. Taxonomic and feeding guild classification for the marine benthic macroinvertebrates of the Strait of Georgia, British Columbia : Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. — 2010. — № 2874. — 62 p.

Meire P.M. and Dereu J. Use of the abundance/biomass comparison method for detecting environmental stress: some considerations based on intertidal macrozoobenthos and bird communities // J. Appl. Ecol. — 1990. — Vol. 27, № 1. — P. 210–223.

Nielsen A.M., Eriksen N.T., Lonsmann Iversen J.J., Riisgård H.U. Feeding, growth and respiration in the polychaetes *Nereis diversicolor* (facultative filter-feeder) and *N. virens* (omnivorous) — a comparative study // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 1995. — Vol. 125. — P. 149–158.

Pritchard D.W. Estuarine Hydrography // Advances in Geophysics. — 1952. — Vol. 1. — P. 243–280.

Riisgård H.U. Suspension feeding in the polychaete *Nereis diversicolor* // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 1991. — Vol. 70. — P. 29–37. DOI: 10.3354/meps070029.

Shannon C.E. A Mathematical Theory of Communication // The Bell System Technical Journal. — 1948. — Vol. 27. — P. 379–423, 623–656.

Toba Y., Sato M. Filter-feeding behavior of three Asian *Hediste* species (Polychaeta: Nereididae) // Plankton and Benthos Research. — 2013. — Vol. 8, Iss. 4. — P. 159–165. DOI: 10.3800/pbr.8.159.

Vedel A., Riisgård H.U. Filter-feeding in the polychaete *Nereis diversicolor*: growth and bioenergetics // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 1993. — Vol. 100. — P. 145–152.

Warwick R.M. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities // Mar. Biol. — 1986. — Vol. 92, Iss. 4. — P. 557–562. DOI: 10.1007/BF00392515.

References

Alimov, A.F., Bogatov, V.V., and Golubkov, S.M., *Produksionnaya gidrobiologiya* (Production Hydrobiology), St. Petersburg, 2013.

Vinberg, G.G., On the dependence of the intensity of metabolism in arthropods on the size of the body, *Uch. Zap. Belorus. Univ.*, 1956, no. 26, Ser. Biol., pp. 243–254.

Labay, V.S., Zhivoglyadova, L.A., Polteva, A.V., Motyl'kova, I.V., Konovalova, N.V., Zavarzin, D.S., Baranchuk-Chervonnyi, L.N., Kordyukov, A.V., Dairova, D.S., Nikitin, V.D., Zavarzina, N.K., and Safronov, S.N., *Vodotoki ostrova Sakhalin: zhizn' v tekuchei vode* (Watercourses of Sakhalin Island: Life in the Running Water), Yuzhno-Sakhalinsk: Sakhalin. Obl. Kraevedcheskii Muz., 2015.

Golubkov, S.M., *Funktsional'naya ekologiya lichinok amfibioteskikh nasekomykh* (Functional Ecology of Larvae of Amphibiotic Insects), St. Petersburg: Zool. Inst., Ross. Akad. Nauk, 2000.

Duran, B. and Odell, P., *Cluster Analysis: A Survey*, Berlin: Springer-Verlag, 1974.

Zhivoglyadova, L.A., Dairova, D.S., and Labay, V.S., Composition, structure, and seasonal dynamics of macrozoobenthos from the rivers of east Sakhalin, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2012, vol. 171, pp. 199–209.

Zaika, V.E., *Sravnitel'naya produktivnost' gidrobiontov* (Comparative Productivity of Aquatic Organisms), Kiev: Naukova Dumka, 1983.

Izvekova, E.I., Nutrition, in *Bentos Uchinskogo vodokhranilishcha*, Moskva: Nauka, 1980, pp. 72–101.

Kalinina, V.N. and Solovyev, V.I., *Vvedenie v mnogomernyi statisticheskii analiz* (Introduction to Multivariate Statistical Analysis), Moscow: Gos. Univ. Upr., 2003.

Kolpakov, N.V., *Estuarnye ekosistemy severo-zapadnoi chasti Yaponskogo morya: strukturno-funktsional'naya organizatsiya i bioresursy* (Estuarine Ecosystems of the Northwestern Sea of Japan: Structural and Functional Organization and Bioresources), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2018.

Komendantov, A.Yu. and Orlova, M.I., Further study of the macrozoobenthos of the Gladkaya River (Posyet Bay, Sea of Japan), *Tr. Zool. Inst., Akad. Nauk SSSR*, 1990, vol. 218, pp. 161–174.

Komendantov, A.Yu. and Orlova, M.I., Ecology of estuary bivalves and polychaetes of southern Primorye, *Tr. Zool. Inst., Ross. Akad. Nauk, Ser. Issledovaniya fauny morey*, 2003, no. 52(60).

Konstantinov, A.S., Nutrition of Chironomid larvae and some ways of the increase of food animals in water bodies, in *Tr. 6-go soveshch. po problemam biologii vnutrennikh vod* (Tr. 6th meeting. on problems of biology of inland waters), Moskva; Leningrad, 1959, pp. 260–269.

Kucheruk, N.V. and Savilova, T.A., Quantitative and ecological characteristics of the benthic fauna of the shelf and upper area of the North Peruvian upwelling, *Byull. Mosk. O-va. Ispyt. Prir., Otd. Biol.*, 1985, vol. 90, no. 6, pp. 70–79.

Labay, V.S., Atamanova, I.A., Zavarzin, D.S., Motylkova, I.V., Moukhametova, O.N., and Nikitin, V.D., *Vodoyemy ostrova Sakhalin: ot lagun k ozeram* (Reservoirs of Sakhalin Island: from lagoons to lakes), Yuzhno-Sakhalinsk: Sakhalin. Obl. Kraevedcheskii Muz., 2014.

Maksimovich, N.V. and Pogrebov, V.B., *Analiz kolichestvennykh gidrobiologicheskikh materialov* (Analysis of Quantitative Hydrobiological Materials), Leningrad: Leningrad. Gos. Univ., 1986.

Metodicheskiye rekomendatsii po sboru i obrabotke materialov pri gidrobiologicheskikh issledovaniyakh na presnovodnykh vodoyemakh. Zooplankton i yego produktsiya (Methodical recommendations for the collection and processing of materials for hydrobiological research in freshwater reservoirs. Zooplankton and its products), Vinberg, G.G., Lavrentieva, G.M., eds, Leningrad: GosNIORKh, 1984.

Metody opredeleniya produktsii vodnykh zhivotnykh (metodicheskoye rukovodstvo i materialy) (Methods for determining the production of aquatic animals (methodological guidance and materials)), Vinberg, G.G., ed., Minsk: Vysshaya Shkola, 1968.

Mikhailov, V.N., Gorin, S.L., and Mikhailova, M.V., A new approach to the identification and typification of estuaries, *Vestn. Mosk. Gos. Univ., Ser. 5. Geografiya*, 2009, no. 5, pp. 3–12.

Palii, V.F., On quantitative indicators in processing of faunistic materials, *Zool. Zh.*, 1961, vol. 40, no. 1, pp. 3–6.

Pasternak, A.F., Digestibility of food and the coefficient of use of the energy of digested food on the growth of the Japanese mysid *Neomysis mirabilis* (Czerniavsky), in *Mater. simpoz. "Energeticheskiye aspekty rosta i obmena vodnykh zhivotnykh"* (Mater. Symp. "Energy aspects of growth and metabolism of aquatic animals: materials of the symposium"), Kiev: Naukova Dumka, 1972, p. 169.

Resursy poverkhnostnykh vod SSSR. Gidrologicheskaya izuchennost'. T. 18: Dal'niy Vostok, vyp. 2(3): Primor'ye (Surface Water Resources of the USSR, Hydrological study, vol. 18: Far East, Iss. 2(3): Primorye), Bykadorova, I.S., ed., Leningrad: Gidrometeoizdat, 1963.

Rukovodstvo po metodam gidrobiologicheskogo analiza poverkhnostnykh vod i donnykh otlozhenij (Guide to methods of hydrobiological analysis of surface water and bottom sediments), Abakumov, V.A., ed., Leningrad: Gidrometeoizdat, 1983.

Safronov, S.N., Litenko, N.L., Peshekhod'ko, V.M., Labay, V.S., Stepanova, T.G., and Kalganova, T.N., Ecological and biocenotic characteristics and water quality of inland waters on Sakhalin Island, in *Chteniya pamyati professora V.V. Stanchinskogo* (Readings in the Memory of Professor V.V. Stanchinsky), Smolensk: Smolensk. Gos. Pedagog. Univ., 2000, vol. 3, pp. 321–328.

Safyanov, G.A., *Estuarii* (Estuaries), Moscow: Mysl', 1987.

Umnov, A.A. and Alimov, A.F., Correlation of production with the total energy flow through the population, in *Obshchiye osnovy izucheniya vodnykh ekosistem* (General Bases for the Study of Aquatic Ecosystems), Leningrad: Nauka, 1979, pp. 133–139.

Khlebovich, V.V., *Kriticheskaya solenost' biologicheskikh protsessov* (Critical Salinity of Biological Processes), Leningrad: Nauka, 1974.

Khlebovich, V.V., Critical salinity and horohalinicum: modern analysis of concepts, in *Biologiya solonovatykh i gipergalinnykh vod* (Biology of brackish and hyperhaline waters), Leningrad: Zool. Inst., Akad. Nauk SSSR, 1989, pp. 5–11.

Khmeleva, N.N., *Biologiya i energeticheskiy balans morskikh ravnonogikh rakoobraznykh* (Biology and energy balance of marine isopods), Kiev: Naukova Dumka, 1973.

Azovsky, A.I., Chertoprud, M.V., Kucheruk, N.V., Rybnikov, P.V., and Sapozhnikov, F.V., Fractal properties of spatial distribution of intertidal benthic communities, *Mar. Biol.*, 2000, vol. 136, no. 3, pp. 581–590. doi 10.1007/s002270050718

Kanaya, G., Takagi, Sh., and Kikuchi, E., Spatial dietary variations in *Laternula marilina* (Bivalva) and *Hediste* spp. (Polychaeta) along environmental gradients in two brackish lagoons, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2008, vol. 359, pp. 133–144. doi 10.3354/meps07356

Labay, V.S., Malacostraca (Arthropoda: Crustacea) of fresh and brackish waters of Sakhalin Island: The interaction of faunas of different origins, *Recent Advances in Freshwater Crustacean Biodiversity and Conservation*, CRC Press, 2021, pp. 19–66.

Macdonald, T.A., Burd B.J., Macdonald V.I. and van Roodselaar A., Taxonomic and feeding guild classification for the marine benthic macroinvertebrates of the Strait of Georgia, British Columbia, *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*, 2010, no. 2874.

Meire, P.M., and Dereu, J., Use of the abundance/biomass comparison method for detecting environmental stress: some considerations based on intertidal macrozoobenthos and bird communities, *J. Appl. Ecol.*, 1990, vol. 27, no. 1, pp. 210–223.

Nielsen, A.M., Eriksen, N.T., Lonsmann Iversen, J.J., and Riisgård, H.U., Feeding, growth and respiration in the polychaetes *Nereis diversicolor* (facultative filter-feeder) and *N. virens* (omnivorous) — a comparative study, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1995, vol. 125, pp. 149–158.

Pritchard, D.W., Estuarine Hydrography, *Advances in Geophysics*, 1952, vol. 1, pp. 243–280.

Riisgård, H.U., Suspension feeding in the polychaete *Nereis diversicolor*, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1991, vol. 70, pp. 29–37. doi 10.3354/meps070029

Shannon, C.E., A Mathematical Theory of Communication, *The Bell System Technical Journal*, 1948, vol. 27, pp. 379–423, 623–656.

Toba, Y. and Sato, M., Filter-feeding behavior of three Asian *Hediste* species (Polychaeta: Nereididae), *Plankton and Benthos Research*, 2013, vol. 8, no. 4, pp. 159–165. doi 10.3800/pbr.8.159

Vedel, A. and Riisgård, H.U., Filter-feeding in the polychaete *Nereis diversicolor*: growth and bioenergetics, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1993, vol. 100, pp. 145–152.

Warwick, R.M., A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities, *Mar. Biol.*, 1986, vol. 92, no. 4, pp. 557–562. doi 10.1007/BF00392515

Поступила в редакцию 19.05.2022 г.

После доработки 6.07.2022 г.

Принята к публикации 1.09.2022 г.

*The article was submitted 19.05.2022; approved after reviewing 6.07.2022;
accepted for publication 1.09.2022*