

**УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ ОБЪЕКТОВ  
ENVIRONMENTS OF FISHERIES RESOURCES**

Научная статья

УДК 574.58(282.257.3)

DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-355-382

EDN: KFKZJR

**ПЛАНКТОН И БЕНТОС ОЗЕРА БЛАГОДАТНОГО (ОСТРОВ ИТУРУП)  
В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД ГОДА****В.С. Лабай<sup>1</sup>, И.В. Мотылькова<sup>1</sup>, Д.С. Заварзин<sup>1</sup>, А.В. Литвиненко<sup>2</sup>,  
И.А. Атаманова<sup>1</sup>, Е.В. Абрамова<sup>1</sup>, О.Н. Березова<sup>1</sup>, Т.С. Шпилько<sup>1</sup>,  
А.И. Водопьянова<sup>1</sup>, О.Б. Шарлай<sup>1\*</sup>**<sup>1</sup> Сахалинский филиал ВНИРО (СахНИРО),  
693023, г. Южно-Сахалинск, ул. Комсомольская, 196;<sup>2</sup> Сахалинский государственный университет,  
693000, г. Южно-Сахалинск, просп. Коммунистический, 33

**Аннотация.** Описаны структура, количественные показатели, особенности распределения в озере, сезонная изменчивость и основные сообщества фитопланктона, зоопланктона и макрозообентоса оз. Благодатного (о. Итуруп, Курильские острова) в летний период 2021 г. Физиологическим методом рассчитана продукция планктона и макрозообентоса в рассматриваемый период, показаны энергетические связи между компонентами водного сообщества.

**Ключевые слова:** озеро Благодатное, Итуруп, фитопланктон, зоопланктон, макрозообентос, плотность, биомасса, сообщество, продукция

**Для цитирования:** Лабай В.С., Мотылькова И.В., Заварзин Д.С., Литвиненко А.В., Атаманова И.А., Абрамова Е.В., Березова О.Н., Шпилько Т.С., Водопьянова А.И., Шарлай О.Б. Планктон и бентос озера Благодатного (остров Итуруп) в летний период года // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 2. — С. 355–382. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-355-382. EDN: KFKZJR.

---

\* Лабай Вячеслав Степанович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, *v.labaj@yandex.ru*, ORCID 0000-0002-0845-6059; Мотылькова Ирина Викторовна, кандидат биологических наук, ведущий специалист, *surirella@mail.ru*, ORCID 0000-0003-2449-4933; Заварзин Денис Сергеевич, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, *zds@mail@inbox.ru*, ORCID 0009-0007-4764-5139; Литвиненко Анна Владимировна, кандидат биологических наук, доцент, *litvinenko.av@bk.ru*, ORCID 0000-0002-3423-3860; Атаманова Инга Алексеевна, ведущий специалист, *atamanova2021@mail.ru*, ORCID 0009-0004-7474-4042; Абрамова Евгения Владимировна, старший специалист, *evgesha.abramova.76@mail.ru*, ORCID 0000-0002-7095-4980; Березова Ольга Николаевна, старший специалист, *olga.berezova@mail.ru*, ORCID 0009-0001-5656-4599; Шпилько Татьяна Сергеевна, старший специалист, *tat.shpilko@yandex.ru*, ORCID 0009-0000-6598-4985; Водопьянова Алена Игоревна, специалист, *ms.alenochka@mail.ru*, ORCID 0009-0001-8865-8215; Шарлай Оксана Борисовна, специалист, *oksana.sharlay@yandex.ru*, ORCID 0009-0007-1126-238X.

## Plankton and benthos in Lake Blagodatnoye (Iturup Island) in summer

Vyacheslav S. Labay\*<sup>1</sup>, Irina V. Motylkova\*<sup>2</sup>, Denis S. Zavarzin\*<sup>3</sup>,  
Anna V. Litvinenko\*<sup>4</sup>, Inga A. Atamanova\*<sup>5</sup>, Eugenia V. Abramova\*<sup>6</sup>,  
Olga N. Berezova\*<sup>7</sup>, Tatiana S. Shpilko\*<sup>8</sup>, Alena I. Vodop'janova\*<sup>9</sup>,  
Oksana B. Sharlay\*<sup>10</sup>

\*<sup>1-3</sup>, \*<sup>5-10</sup> Sakhalin branch of VNIRO (SakhNIRO),

196, Komsomolskaya Str., Yuzhno-Sakhalinsk, 693023, Russia

\*<sup>4</sup> Sakhalin State University, 33, Kommunistichesky Ave., Yuzhno-Sakhalinsk, 693000, Russia

\*<sup>1</sup> D.Biol., leading researcher, v.labaj@yandex.ru, ORCID 0000-0002-0845-6059

\*<sup>2</sup> Ph.D., leading specialist, surirella@mail.ru, ORCID 0000-0003-2449-4933

\*<sup>3</sup> Ph.D., leading researcher, zdsmail@inbox.ru, ORCID 0009-0007-4764-5139

\*<sup>4</sup> Ph.D., associate professor, litvinenko.av@bk.ru, ORCID 0000-0002-3423-3860

\*<sup>5</sup> leading specialist, atamanova2021@mail.ru, ORCID 0009-0004-7474-4042

\*<sup>6</sup> senior specialist, evgesha.abramova.76@mail.ru, ORCID 0000-0002-7095-4980

\*<sup>7</sup> senior specialist, olga.berezova@mail.ru, ORCID 0009-0001-5656-4599

\*<sup>8</sup> senior specialist, tat.shpilko@yandex.ru, ORCID 0009-0000-6598-4985

\*<sup>9</sup> specialist, ms.alenochk@mail.ru, ORCID 0009-0001-8865-8215

\*<sup>10</sup> specialist, oksana.sharlay@yandex.ru, ORCID 0009-0007-1126-238X

**Abstract.** Lake Blagodatnoye is an oligohaline meromictic reservoir with the two-layer vertical structure — a typical lagoon lake for the southern Far East of Russia. Its upper layer is occupied by fresh water and the lower layer — by brackish water. The greatest warming of water (up to 22 °C) is observed at the lake surface in late July — early August. In total, 274 species are found in phytoplankton of the lake that is the largest number among all surveyed lagoon lakes in the south of Sakhalin-Kuril region. Bacillariophyta form the basis of the phytoplankton species composition (64 % of species). Abundance and biomass of the phytoplankton vary widely from  $1.15 \cdot 10^6$  to  $160.44 \cdot 10^6$  cells/L and from 0.41 to 6.14 g/m<sup>3</sup>, respectively. Several peaks are noted in seasonal dynamics of these indices. Zooplankton in the lake includes 25 species. All these species are typical for lagoon lakes in the south of Sakhalin-Kuril region. Wide variations in abundance and biomass are noted for the zooplankton: from 10550 to 99350 ind./m<sup>3</sup> and from 47.1 to 231.0 mg/m<sup>3</sup>, respectively. Two types of species composition are identified in the summer succession of the phyto- and zooplankton communities. The phytoplankton groups change at the border between June and July, when temperature at the surface passes the value of 14–16 °C. The key species of the early-summer phytoplankton are Cyanobacteria of genera *Aphanocapsa*, *Chroococcus*, *Microcystis*, *Anabaena* and Bacillariophyta of the genus *Asterionella*, whereas *Aulacoseira granulata* and *A. granulata* var. *angutissima* are the most abundant in late summer. For zooplankton, the boundary between the early-summer and late-summer seasons is shifted to middle July when the water temperature rises to 17–18 °C. Rotifera of *Asplanchna priodonta*, Cladocera of *Bosmina* sp., younger copepodites of *Cyclops* and *Eurytemora caspica tethysiana* dominate in early summer, whereas *Bosmina* sp. and juveniles of *Cyclops* — in late summer. Macrozoobenthos in the lake is represented by 25 species of invertebrates. The basis of species diversity is formed by amphibiotic insects. Number of species and total distribution density and biomass of macrozoobenthos mostly declined with the depth: there were 18 species,  $370 \pm 50$  ind./m<sup>2</sup>,  $3.023 \pm 0.459$  g/m<sup>2</sup> in the intertidal zone, 14 species,  $580 \pm 59$  ind./m<sup>2</sup>,  $3.477 \pm 0.447$  g/m<sup>2</sup> in the elittoral zone, and 10 species,  $364 \pm 36$  ind./m<sup>2</sup>,  $2.110 \pm 0.248$  g/m<sup>2</sup> in the profundal zone, and dominant species were changed from Amphipoda *Eogammarus barbatus* in the intertidal zone to Chironomidae *Chironomus dorsalis* in the elittoral zone and to Gastropoda *Cincinna japonica*, Oligochaeta *Lumbriculus variegatus* and Chironomidae *C. dorsalis* in the profundal zone. The phytoplankton production in the coastal zone (depth of 0–3 m) was estimated as 552.86 kcal/m<sup>2</sup> in June-August. Zooplankton consumed only 0.7 % of this production and produced 767 cal/m<sup>2</sup>. The production of non-predatory zoobenthos was 8644 cal/m<sup>2</sup>, with the inputs of 70.2 % for detritus feeders of 70.2 %, 11.8 % for macroalgae feeders, 11.6 % for deposit feeders, 5.8 % for grazers, and 0.6 % for filtered suspension feeders. A part of this production (6.9 %) was transmitted to the feed of carnivorous zoobenthos, so 8286 cal/m<sup>2</sup> of the macrozoobenthos production could be used for fish feeding in the coastal zone. The phytoplankton production in the open waters (depth of 3–9 m) was estimated in 2580 kcal/m<sup>2</sup>. Zooplankton consumed 1.01 % of this production and produced 3578 cal/m<sup>2</sup>. The production of non-predatory zoobenthos in this zone was 6179 cal/m<sup>2</sup>

(detritus feeders 68.1 %, deposit feeders 18.8 %, grazers 6.6 %, macroalgae feeders 3.0 %, and filtered suspension feeders 3.5 %). The portion of 12.7 % of this production was transmitted to the feed of carnivorous zoobenthos. The total macrozoobenthos production in the open waters was 5708 cal/m<sup>2</sup>. The total reserve of food for fish, including zooplankton and benthos, was evaluated in 9286 cal/m<sup>2</sup>.

**Keywords:** Lake Blagodatnoye, Iturup Island, phytoplankton, zooplankton, macrozoobenthos, distribution density, biomass, plankton community, production

**For citation:** Labay V.S., Motylkova I.V., Zavarzin D.S., Litvinenko A.V., Atamanova I.A., Abramova E.V., Berezova O.N., Shpilko T.S., Vodop'janova A.I., Sharlay O.B. Plankton and benthos in Lake Blagodatnoye (Iturup Island) in summer, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 2, pp. 355–382. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-355-382. EDN: KFKZJR.

## Введение

В современной научной литературе давно закрепился термин «лососевая река», однако источник этого термина неизвестен. В.Я. Леванидов [1981] определяет этот термин как горный или предгорный поток с галечно-каменистым ложем и быстро текущей холодной водой. Однако это определение не несет в себе смысловой нагрузки названия «лососевая». В этой же работе автор пишет: «Так называемые лососевые реки для тихоокеанских лососей не только место рождения, в них молодь лососей питается и растет до миграции в океан». Итак, лососевой рекой можно считать водоток, в котором происходит воспроизводство и нагул (или только нагул) хотя бы части возрастных генераций лососей.

По аналогии с понятием «лососевая река» можно ввести термин «лососевое озеро» — это водоем, в котором осуществляется воспроизводство и нагул (или только нагул) лососевых рыб. Здесь следует оговориться: из всего обширного списка лососевых рыб следует учитывать моноцикличные виды, которые оказывают значительное влияние на экосистемы озер, являясь поставщиками большого количества аллохтонного органического вещества, т.е. совершающие массовые нерестовые и покатные миграции, — тихоокеанских лососей (в условиях Дальнего Востока России).

Под новое понятие «лососевое озеро» подходит не так уж много водоемов. На о. Сахалин таковыми являются озера, через которые проходят массовые нерестовые миграции тихоокеанских лососей и в которых осуществляется частичный нагул молоди, но нет нерестилищ этих рыб [Лабай и др., 2014; Водная биота..., 2016]. Лососевые озера вполне обычны на Курильских островах: Лагунное, Ильинское, Валентины, Михайловское, Алигер, Длинное, Песчаное, Серебряное на о. Кунашир [Каев, Ромасенко, 2017], Доброе, Сопочное, Благодатное, Касатка, Красивое, Куйбышевское, Рейдовое на о. Итуруп, Токотан на о. Уруп, Зеркальное, Глухое на о. Парамушир [Рыбы..., 2012]. Есть такие озера на п-ове Камчатка и на Чукотке: Азабачье, Кроноцкое, Нерпичье, Саранное, Толмачевское водохранилище и др. [Куренков, 1977, 1979, 1999; Бугаев, Кириченко, 2008].

Если экосистемы озер о. Сахалин активно изучаются, по результатам этих исследований вышло несколько монографий [Лабай и др., 2010, 2014; Водная биота..., 2016], то исследования экосистем лососевых озер Курильских островов находятся на начальном этапе изучения.

Первые сведения о гидробионтах озер о. Итуруп отражены в работах японских исследований. В публикациях Уэно [Ueno, 1933, 1934] на основе материала, собранного в июле 1932 г., приводятся видовой состав, доминирующие виды фито- и зоопланктона оз. Благодатного (японское название Tosimoe-ko). В обзорной статье Такаюсу с соавторами [Takayasu et al., 1954] по данным комплексных исследований, проведенных в летний период 1933 и 1934 гг., содержатся сведения о видовом составе и количественных показателях фито- и зоопланктона 13 озер (включая оз. Благодатное) о. Итуруп. Позднее в работах Хироси Фукусима [Fukushima, 1955–1958] был представлен сводный список пресноводных микроводорослей Курильских островов, включая о. Итуруп. Сведения

об альгофлоре водоемов и водотоков последнего изложены и в публикациях российских ученых [Барина, 1989; Никулина, 2002]. Сведения о видовом составе донных гидробионтов озер Курильских островов содержатся в работах японских и российских ученых [Miyadi, 1933, 1938a–c; Растительный и животный мир..., 2002]. Данные о количественных характеристиках бентоса и донных сообществах озер Курильских островов в открытой печати отсутствуют. Гидрологический режим оз. Благодатного, некоторые характеристики ихтиоценоза и питание рыб в теплый период года описаны в статье В.С. Лабая с соавторами [2023]. Отдельные характеристики сообщества зоопланктона озера представлены в статье А.В. Литвиненко с соавторами [2021].

В июне-августе 2021 г. на оз. Благодатном о. Итуруп сотрудниками СахНИРО, СахГУ и ООО «Континент» были проведены комплексные гидрологические, гидробиологические и ихтиологические исследования (измерения глубины, температуры воды, солености, рН) на всех планктонных и бентосных станциях, собран зоопланктон и зообентос. Результаты этих исследований положены в основу данной работы.

### Материалы и методы

Комплексные гидрологические и гидробиологические исследования проводились на оз. Благодатном о. Итуруп (в районе муниципального образования «Курильский городской округ» Сахалинской области) с июня по август 2021 г. включительно. В ходе работ в соответствии со схемой исследований (рис. 1) еженедельно произведены гидрологические измерения (температуры, солености воды, концентрации растворенного кислорода, рН), отобраны пробы фитопланктона, зоопланктона и макробентоса (однократно). Общее количество проб и координаты станций показаны в табл. 1 и 2.

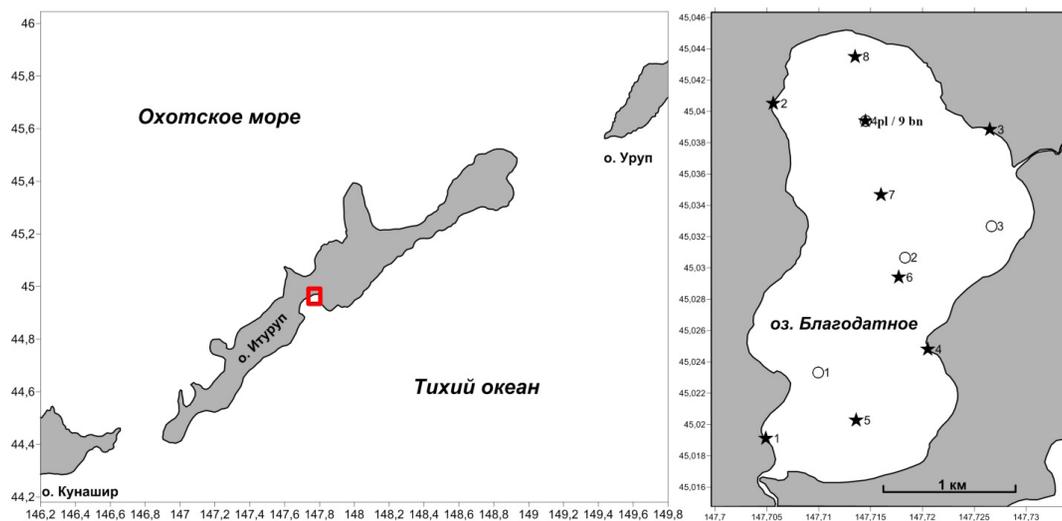


Рис. 1. Карта-схема района исследований, *кружками* обозначены станции отбора проб планктона, *звездочками* — станции отбора проб макробентоса

Fig. 1. Scheme of the study area, *circles* — plankton samplings, *stars* — macrozoobenthos samplings

С помощью зондов OxyGuard Henty Polaris и Hanna HI98304 параллельно отбору проб планктона произведены измерения температуры воды ( $^{\circ}\text{C}$ ), солености (psu), рН и концентрации растворенного кислорода ( $\text{мл}/\text{дм}^3$ ).

Пробы *фитопланктона* отбирали батометром Паталаса со среднего горизонта на каждой станции в литровые пластиковые емкости. Консервацию фитопланктонных проб производили раствором Утермеля. Пробы концентрировали методом обратной фильтрации через нуклеопоровые лавсановые фильтры диаметром пор 3  $\mu\text{м}$  [Радченко и др., 2010]. При идентификации видов использовали световой микроскоп Leica DM LS2.

Таблица 1  
Объем собранного гидрологического и гидробиологического материала в 2021 г., пробы

Amount of collected materials, 2021, samples

Дата	Гидрологические измерения	Фитопланктон	Зоопланктон	Зообентос
05–06.06	13 станций	4	4	27
19.06	4 станции	4	4	–
26.06	4 станции	4	4	–
15.07	4 станции	4	4	–
21.07	4 станции	4	4	–
28.07	4 станции	4	4	–
05.08	4 станции	4	4	–
15.08	4 станции	4	4	–
Всего	41 станция	32	32	27

Таблица 2

Координаты (WGS-84: Decimal Degree System) станций отбора проб

Table 2

List of the sampling stations coordinates (WGS-84: Decimal Degree System)

№ станции, компонент биоты	С.ш.	В.д.
1, бентос	45,0191	147,7049
2, бентос	45,0405	147,7056
3, бентос	45,038833	147,7265
4, бентос	45,0248	147,7205
5, бентос	45,020273	147,713614
6, бентос	45,0294	147,7177
7, бентос	45,034667	147,716
8, бентос	45,0435	147,7135
9, бентос	45,03938	147,714515
1, планктон	45,023321	147,709944
2, планктон	45,030667	147,718333
3, планктон	45,032667	147,726667
4, планктон	45,03938	147,714515

Подсчет клеток проводили в камере Нажотта объемом 0,05 мл при увеличении  $\times 320$ . Учитывались как планктонные, так и бентосные формы микроводорослей. К видам, формирующим доминантный комплекс, относили те, численность или биомасса которых равнялась или превышала 20 % от общей численности или биомассы [Коновалова, 1984].

Пробы зоопланктона отбирали тотальным обловом слоя от дна до поверхности сетью Джели с диаметром входного отверстия 18 см и номинальным размером отверстий газа 100 мкм [Руководство..., 1983]. На мелководье количественные пробы брали путем зачерпывания 100 л воды и процеживания ее через планктонную сеть. Спуск сетей проводили на скорости 0,5 м/с, подъем — 1,0 м/с. Отобранные пробы фиксировались 4 %-ным раствором нейтрализованного формалина. Обработку проводили стандартным счетным методом [Свирская, 1987]. Коэффициенты недолова для сетей не применяли. При работе с пробами использовали микроскопы Olympus BX51 и Olympus SZX10. Вес организмов определяли по имеющимся в литературе таблицам средних масс и формулам линейной зависимости между длиной и массой [Уломский, 1952; Мордухай-Болтовской, 1954; Брагинский, 1957; Боруцкий, 1960; Балущкина, Винберг, 1979а, б], при отсутствии данных — по номограммам Л.Л. Численко [1968].

Отбор проб макрозообентоса в сублиторали производился с помощью малого дночерпателя Ван-Вина (0,025 м<sup>2</sup>), на литорали использовали складной бентометр (0,12 м<sup>2</sup>) [Руководство..., 1983; Методические рекомендации..., 2003]. На каждой стан-

ции отбирали по три пробы. Пробы промывались на сите с ячейей  $1 \times 1$  мм. Фиксацию отфильтрованных гидробионтов производили 4 %-ным раствором нейтрализованного формалина. Обработку проб осуществляли под бинокулярным микроскопом Carl Zeiss Stemi-2000C. Определяли видовой состав, численность и биомассу каждого вида. Организмы бентоса взвешивали на электронных весах с точностью до 0,1 мг.

Для количественной характеристики биоты применялись следующие параметры: количество видов/длина видового списка (S); плотность (N); биомасса (B); относительная биомасса; частота встречаемости (ЧВ). Определяющим при структуризации сообществ был коэффициент относительности (КО), рассчитываемый как произведение относительной средней биомассы на частоту встречаемости [Палий, 1961] и имеющий четкое ограничение максимально возможной величиной 10000. Вид считался доминирующим при КО, равном 10000–1000; характерным 1-го порядка — 1000–100; характерным 2-го порядка — 100–10; второстепенным 1-го порядка — 10–1; второстепенным 2-го порядка — менее 1.

Для сравнительных процедур использовались индекс видового разнообразия (энтропийный индекс) Шеннона (H, бит/экз.) [Shannon, 1948; Shannon, Weaver, 1949], отдельно для плотности ( $H_N$ ) и биомассы ( $H_B$ ) ABC-метод (abundance-biomass comparison method) [Warwick, 1986] по ABC-индексу ( $I_{ABC}$ , %) [Meire and Dereu, 1990].

Кластеризация станций при описании сообществ гидробионтов производилась по индексу сходства, впервые введенному Чекановским [Czekanowski, 1909; Sørensen, 1948]:  $C_{1,2} = 2 \sum (MINx_{i1}, x_{i2}) / (\sum x_{i1} + \sum x_{i2})$ , где  $x_i$  — величина обилия  $i$ -го вида ( $N$  или  $B$ ) на условных станциях соответственно 1 и 2. Станции объединялись в единое сообщество при превышении значения индекса 40 %. Это значение соответствует условию, что  $N$  или  $B$  вида-доминанта составляет не менее 10 % от общей при частоте встречаемости 100 %. Кластеризацию исходных матриц выполняли методом невзвешенных парно-групповых средних (unweighted pair-group average) [Дюран, Одел, 1977].

Энергетические траты видов зоопланктона и макрозообентоса оценивали по степенному уравнению зависимости дыхания от массы:  $R = aW^b$ , где  $R$  — скорость потребления кислорода, мг $O_2$ /ч·г;  $W$  — средняя масса особи в популяции, г;  $b$  — показатель степени;  $a$  — коэффициент интенсивности дыхания, или траты на обмен в единицу времени особью массой, равной единице, мг $O_2$ /ч·г. Полученную величину умножали на 24 (количество часов в сутках). Для перевода единиц кислорода и массы в единицы энергии использовали переходные коэффициенты: 3,48 ккал/г $O_2$ , 3,15 мг $O_2$ /мгС, 44,77 Дж/мгС [Алимов, 1989]. Продукция ( $P$ ) приближенно оценивалась физиологическим методом:  $P = R(K_2/(1 - K_2))$ , где  $K_2$  — коэффициент утилизации пищи на рост [Умнов, Алимов, 1979; Методические рекомендации..., 1984]. Значение  $K_2$  для ветвистоусых рачков равно 0,3–0,4, для веслоногих раков, в зависимости от продолжительности развития, — 0,1–0,3 [Умнов, Алимов, 1979]. Для всех остальных организмов зоопланктона брали среднюю величину 0,26 [Умнов, Алимов, 1979; Методические рекомендации..., 1984]. Для изопод и амфипод  $K_2$  принимался равным 0,50 [Хмелева, 1973], для мизид — 0,44 [Пастернак, 1972]. Для всех остальных бентосных организмов использовалась средняя величина 0,5. Продукцию биоценоза ( $P_6$ ) рассчитывали по равенству:  $P_6 = P_m + P_x - C_x$ , где  $P_m$  — суммарная  $P$  популяций мирных животных;  $P_x$  — суммарная  $P$  популяций хищников;  $C_x$  — суммарный рацион популяций хищников [Алимов, 1989]. Величину ассимилированной энергии для всех основных видов и групп рассчитывали по формуле  $A = P + R$ , где  $A$  — ассимилированная энергия, кал/м $^2$ ;  $P$  — продукция, кал/м $^2$ ;  $R$  — траты на обмен, кал/м $^2$ . Физиологический рацион, или количество потребленной пищи ( $C$ ), определяли по балансовому уравнению Г.Г. Винберга [1956]  $C = (P + R)/u$ , где  $C$  — физиологический рацион, кал/м $^2$ ;  $u$  — коэффициент усвояемости пищи;  $R$  — траты на обмен, кал/м $^2$ . При оценке физиологического рациона для мирного зообентоса использовали  $u$ , равный 0,6, для облигатных хищников — 0,8 [Комендантов, Орлова, 1990, 2003].

Определение типа питания отдельных видов макрозообентоса выполнено по работам А.С. Константинова [1959], Э.И. Извековой [1980], Макдоналда с соавторами [Macdonald et al., 2010]. По типу питания применена номенклатура наименований: Br — макроизмельчитель, De — грунтофаг, Dt — собирающий детритофаг, Gr — соскребатель, Pr — хищник, Sp — сосущий паразит, Su — сестонофаг (фильтратор). Для некоторых видов характерно совмещение нескольких типов питания, что выразилось в смешанной характеристике, например Dt, Gr, Su или Dt, Pr.

### Результаты и их обсуждение

**Краткая характеристика района исследований.** Озеро Благодатное расположено на о. Итуруп и соединено протокой (р. Благодатная) с зал. Касатка. Река Корсунь является самым крупным бассейновым водотоком озера. Площадь озера равна 4 км<sup>2</sup>, длина — 3 км, ширина — 2 км. Водосборная площадь составляет 75,6 км<sup>2</sup> [Ресурсы..., 1964; Южные Курильские острова, 1992]. Глубина озера достигает 19,0 м [Макоедов и др., 2011\*], по другим данным — 15,7 м [Южные Курильские острова, 1992]. В наших исследованиях максимальная зарегистрированная глубина составила 10,4 м. Берега озера с северной и восточной сторон сложены галечниками, с западной и южной — выражены песчаные косы, близ истока р. Благодатной наблюдаются илистые отложения (собственные данные). Озеро имеет корытообразную форму с крутым и узким глинистым (часто с песком) подводным склоном и обширной пологой илисто-песчаной профундалью.

Озеро Благодатное является меромиктическим водоемом и имеет двухслойную структуру вод. Верхний слой толщиной около 2 м с соленостью от 0 до 1,1 psu. Нижний слой в пределах изобат 2,0–10,4 м олигогалинный — 3,3–6,3 psu (в среднем — 5,1 psu). Температура воды возрастала от 13,5–13,8 °С в первой-второй декадах июня до 22,2 °С в конце июля (рис. 2). На протяжении августа температура воды снизилась до 18,3 °С в середине августа. Концентрация растворенного кислорода составляла 12,0–13,4 мг/дм<sup>3</sup> в слое воды 0–2 м, 4,7–5,8 дм<sup>3</sup> — в слое 2–7 м и 3,26–3,9 мг/дм<sup>3</sup> — в придонном слое профундали. Водородный показатель воды в верхнем слое составлял 5,73–7,75, глубже 2 м рН варьировался от нормального до слегка щелочного в пределах 7,3–9,1.

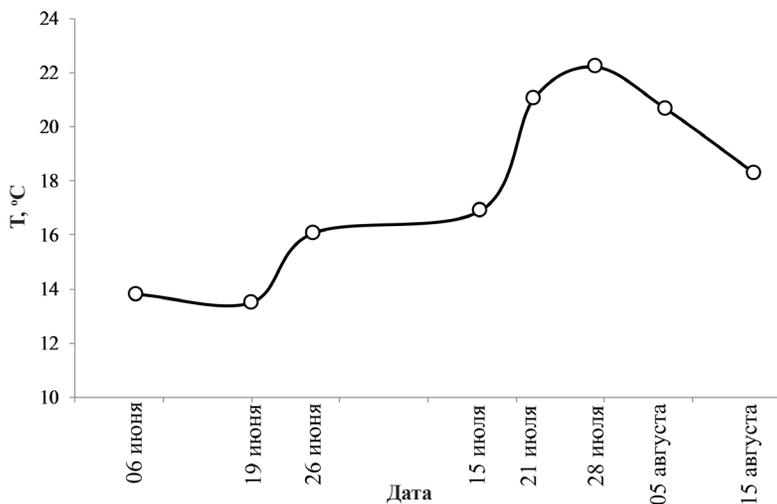


Рис. 2. Динамика температуры (Т, °С) поверхностного слоя воды в оз. Благодатном в летний сезон 2021 г.

Fig. 2. Dynamics of temperature (Т, °С) in the upper layer of Lake Blagodatnoye in the summer 2021

\* Макоедов А.Н., Леман В.Н., Микодина Е.В. и др. Рыбоводно-биологическое обоснование строительства лососевого рыболовного завода на озере Благодатное (о. Итуруп) : отчет о НИР / ВНИРО. М., 2011. 90 с.

**Фитопланктон.** Видовой состав фитопланктона разнообразен и включает 274 вида и внутривидовых таксона водорослей и цианобактерий из 8 отделов: Bacillariophyta, Charophyta, Chlorophyta, Cryptista (Cryptophyta), Miozoa (Dinophyta), Euglenozoa (Euglenophyta), Ochrophyta (Chrysophyta), Cyanobacteria. Таксономический список с эколого-географической характеристикой видов водорослей представлен в статье Т.В. Никулиной и И.В. Мотыльковой [2023]. Ведущими группами по количеству видов являются диатомовые (64 % от общего количества видов), зеленые микроводоросли (16 %) и цианобактерии (13 %), что характерно для многих озерных экосистем умеренной зоны [Сиделев, Бабаназарова, 2008].

Среди всех обследованных лагунных озер Сахалино-Курильского региона оз. Благодатное имеет наибольший видовой список — 274 вида против 110 видов в летнем фитопланктоне оз. Тунайча, 175 видов — в озерах Вавайско-Чибисанской системы и 203 видов в оз. Невском [Лабай и др., 2010, 2014; Водная биота..., 2016], хотя оз. Благодатное обладает наименьшей площадью акватории и наименьшим биотопическим разнообразием, расположено на относительно небольшом о. Итуруп (по сравнению с о. Сахалин), что должно было привести к сокращению длины видového списка за счет островного изоляционизма. Данный факт требует отдельного осмысления в будущем.

Плотность фитопланктона по станциям за весь период наблюдений варьировала в пределах 1,15–160,44 млн кл./дм<sup>3</sup>, биомасса — 0,41–6,14 г/м<sup>3</sup>. Минимальные значения плотности отмечены 21 июля на станции 4, биомассы — в это же время на станции 3. Максимальные показатели, за счет вегетации колониальных цианобактерий *Aphanocapsa planctonica* (G.M.Sm.) Komárek & Anagn., *Microcystis pulverea* (H.C. Wood) Forti и диатомовых *Aulacoseira granulata* (Ehrenb.) Simonsen 1979 и *A. granulata* var. *angutissima* (O.F. Müller) Simonsen, 1979 наблюдались 15 июля на станции 4. Средняя плотность фитопланктона за теплый период составила 23,58 млн кл./дм<sup>3</sup>, биомасса — 2,49 г/м<sup>3</sup>.

Динамика плотности микроводорослей, как и биомассы, характеризуется чередой пиков, непрерывно сменяющих друг друга. Флюктуации плотности и биомассы фитопланктона, обусловленные переходным периодом исследований от биологической весны к лету и естественной сменой сообществ, в значительной степени определялись развитием цианобактерий и диатомовых водорослей. Во все периоды преобладали мелкие виды, размеры клеток которых не превышали 30 мкм. На высоком уровне развития фитопланктон находился 15 июля, 28 июля и 15 августа. Основу его численности в это время формировали колониальные цианобактерии, биомассы — диатомовые водоросли (до 92 %) (рис. 3).

Кластеризацией по индексу ценотического сходства на рассматриваемом отрезке времени выделены две фитопланктонные группировки. Смена группировок происходит между июнем и июлем, приурочена к резкому подъему температуры воды в озере с 14 до 16 °С (рис. 4).

В первой группировке, развивающейся в июне, основу плотности составляли колониальные цианобактерии родов *Aphanocapsa*, *Chroococcus*, *Microcystis*. По биомассе доминировали нитчатые цианобактерии р. *Anabaena* и колониальные диатомовые водоросли р. *Asterionella*. Видовой состав в этот период формировали 134 вида из семи отделов (охрофитовые, динофитовые, эвгленовые, криптофитовые, зеленые, диатомовые и цианобактерии), среди которых преобладали диатомовые (69 % от общего количества видов в первый период). Средняя плотность фитопланктона составляла 23,43 млн кл./дм<sup>3</sup>, средняя биомасса — 1,61 г/м<sup>3</sup>.

Во второй группировке, наблюдаемой с 15 июля по 15 августа, видовой состав за счет увеличения количества видов цианобактерий (на 12 видов), зеленых (на 14) и диатомовых водорослей (на 34) на 60 видовых и внутривидовых таксонов больше, чем в предшествующий период. Биомасса, основу которой составляли *A. granulata* и *A. granulata* var. *angutissima*, возросла почти в два раза, индекс видového разнообразия по биомассе снизился почти в два раза. Плотность, за счет мелкоклеточных колониальных цианобактерий *Aphanocapsa*, *Chroococcus*, *Microcystis*, осталась практически неизменной (табл. 3).

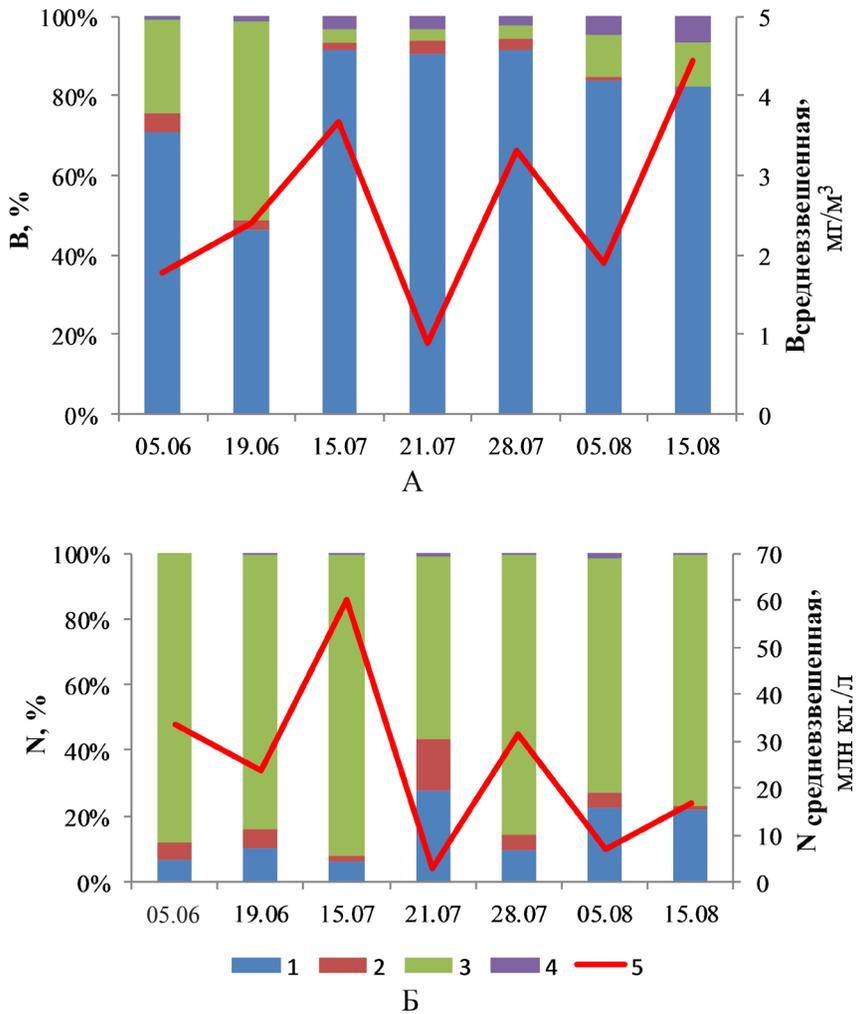


Рис. 3. Биомасса (А) и плотность (Б) основных отделов фитопланктона в оз. Благодатном летом 2021 г: 1 — диатомовые, 2 — зеленые, 3 — цианобактерии, 4 — прочие, 5 — средневзвешенная В (А), средневзвешенная N (Б)

Fig. 3. Biomass (А) and abundance (Б) of the main phyla of phytoplankton in Lake Blagodatnoye in the summer 2021: 1 — Bacillariophyta, 2 — Chlorophyta, 3 — Cyanobacteria, 4 — other, 5 — weighted average biomass (А), weighted average abundance (Б)

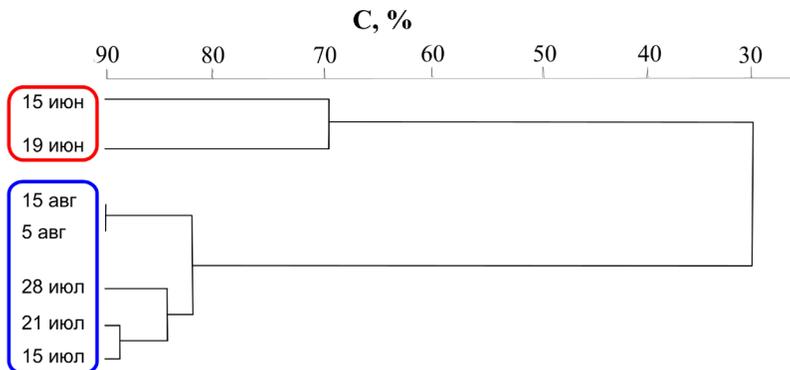


Рис. 4. Дендрограмма ценотического сходства (С, %) по плотности сезонных группировок фитопланктона в оз. Благодатном в 2021 г.

Fig. 4. Dendrogram of coenotic similarity (С, %) for species composition of phytoplankton in Lake Blagodatnoye in 2021, by taxonomic groups abundance

Таблица 3  
Характеристика сезонных фитопланктонных комплексов оз. Благодатного в 2021 г.  
Table 3  
Characteristics of seasonal phytoplankton complexes in Lake Blagodatnoye in 2021

Название группировки	Период	Количественные показатели					Доминирующие отделы	Доминирующие виды
		S	N, млн кл./дм <sup>3</sup>	B, г/м <sup>3</sup>	H <sub>N</sub>	H <sub>B</sub>		
<i>Anabaena</i> sp. + <i>Asterionella formosa</i>	15–19.06	134	23,4	1,61	2,07	2,38	Сyanobacteria (85 % (N)); Bacillariophyta (64 % (B))	<i>Anabaena</i> sp. (28 % (N)); <i>A. formosa</i> (28 % (B))
<i>Aulacoseira granulata</i> + <i>A. granulata</i> var. <i>angutissima</i>	15.07–15.08	194	23,6	2,83	2,39	1,32	Сyanobacteria (85 % (N)), Bacillariophyta (11 % (N), 87 % (B))	<i>A. granulata</i> + <i>A. granulata</i> var. <i>angutissima</i> (78 % (B))

**Зоопланктон.** Всего в составе зоопланктона озера отмечены 25 видов из четырех крупных таксонов ранга тип/класс (табл. 4). Выявлено по сравнению с более ранними исследованиями [Ueno, 1934] появление типичных для олигогалинных вод Сахалина и

Таблица 4  
Видовой состав зоопланктона оз. Благодатного  
Table 4  
Species composition of zooplankton in Lake Blagodatnoye

№ п/п	Таксон	Вид, форма	30.07.1932*	05.06–15.08.2021
1	Ciliata	<i>Vorticella campanula</i> Ehrenberg, 1831	+++	+
2	Rotifera	<i>Keratella cochlearis cochlearis</i> (Gosse, 1851)	++++	+
3		<i>Keratella irregularis</i> (Lauterborn, 1898)	–	+
4		<i>Conochilus unicornis</i> Rousselet, 1892	+	+
5		<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse, 1850	+	+
6		<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg, 1832	+	+
7		<i>Synchaeta stylata</i> Wierzejski, 1893	+	+
8		<i>Polyarthra</i> sp.	+++++	+
9		<i>Ploesoma truncatum</i> (Levander, 1894)	+	+
10		<i>Filinia terminalis</i> (Plate, 1886)	–	+
11		<i>Trichotria pocillum</i> (Müller, 1766)	–	+
12		Cladocera	<i>Bosmina (Eubosmina)</i> sp.	+++++
13	<i>Diaphanosoma</i> sp.		–	+
14	<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller, 1776) s.lato		–	+
15	<i>Coronatella rectangula</i> (G.O. Sars, 1862)		–	+
16	<i>Alona guttata</i> G.O. Sars, 1862		–	+
17	<i>Leydigia leydigi</i> (Schödler, 1863)		–	+
18	<i>Monospilus dispar</i> G.O. Sars, 1862		–	+
19	<i>Leptodora kindtii</i> (Focke, 1844) s.str.		+	+
20	Copepoda	<i>Eurytemora caspica tethysiana</i> Sukhikh, Zavarzin & Alekseev, 2023	–	+
21		<i>Sinocalanus tenellus</i> (Kikuchi K., 1928)	–	+
22		<i>Ergasilus</i> sp.	–	+
23		<i>Acanthocyclops</i> sp. (cop)	–	+
24		<i>Cyclops</i> sp. (cop)	+	+
25		Harpacticoida indet	–	+

- \* По Ueno [1934].  
\*\* Как *Vorticella campanulata*.  
\*\*\* Как *Anuraea cochlearis*.  
\*\*\*\* Как *Polyarthra platyptera*.  
\*\*\*\*\* Как *Bosmina coregoni*.

прилегающих территорий копепоид, таких как *Sinocalanus tenellus*, *Eurytemora caspica tethysiana*. В отсутствие наблюдений мы предполагаем, что изменения могут быть связаны как с эволюцией озера, так и с возможной периодической сменой солености в соединенном короткой протокой с морем водоеме (например, периоды замытой и размытой протоки). Планктофауна озера не уникальна — все обнаруженные виды обычны в лагунных озерах о. Сахалин, а группировка видов из пресноводно-олигогалинных коловраток пресноводного происхождения и солоноватоводных каляноид морского происхождения типична для олигогалинных вод. Общее количество обнаруженных видов также находится в пределах среднего для лагунных озер Сахалино-Курильского региона — 25 видов против 28 в сообществе летнего зоопланктона оз. Тунайча, 14 видов в оз. Невском и 40 видов в озерах Вавайско-Чибисанской системы [Борущкий, Богословский, 1964; Лабай и др., 2010, 2014; Водная биота..., 2016].

Большая часть видов относится к эупланктонным формам, в небольшом количестве встречены мейобентические (*Alona*, *Coronatella*, *Leydigia*, *Monospilus*) хидориды и гарпактикоиды, хидорусы и эвритеморы могут как обитать в открытой пелагиали, так и перемещаться по поверхности растений. По количеству видов преобладали коловратки. В структуре зоопланктонного сообщества — компоненты мелкой фракции.

Состав и показатели обилия зоопланктона значительно варьировали в течение теплого периода, что обусловлено переходным периодом от биологической весны к лету и естественной сменой сообществ. Плотность и биомасса с июня по август заметно менялись соответственно от 10550 до 99350 экз./м<sup>3</sup> и от 47,1 до 231,0 мг/м<sup>3</sup>, без ярко выраженной привязки к температуре (рис. 5, 6). Максимум плотности во второй половине июня обусловлен массовым развитием науплиев эвритеморы, наибольшая биомасса во второй половине июля соотносится с развитием ветвистых рачков *Bosmina*.

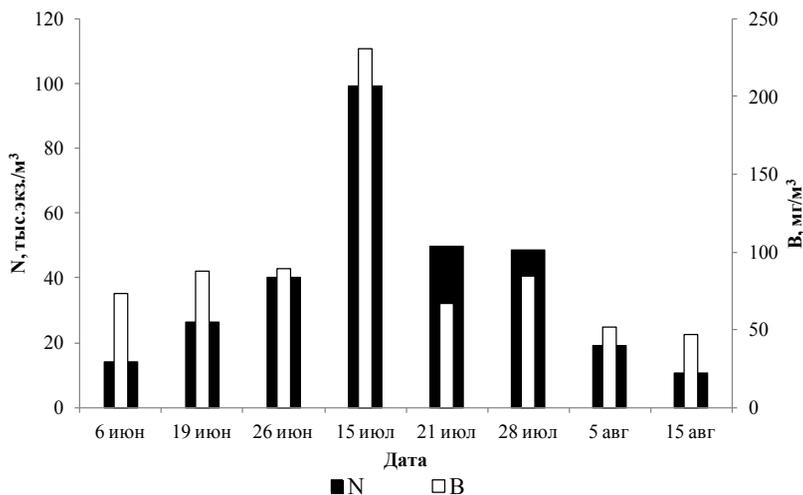


Рис. 5. Сезонная динамика количественных показателей зоопланктона оз. Благодатного в 2021 г.  
Fig. 5. Seasonal dynamics of zooplankton abundance and biomass in Lake Blagodatnoye in 2021

В течение всего рассматриваемого периода преобладал мирный планктон (более 63 % биомассы зоопланктона). Роль эврифагов (в основном *Asplanchna*, *Eurytemora* и *Cyclopoidea*) была наиболее значимой в первую половину июля. Облигатные хищники были представлены клadoцерами *Leptodora kindtii*, их роль невелика и заметна только в июле-августе (рис. 7).

Кластеризацией по индексу ценотического сходства за весь период исследований выделены две сезонные группировки. Смена группировок происходила между первой и второй декадами июля при температуре поверхностного слоя 17–18 °С (рис. 8).

Первая сезонная группировка охватывает временной период с начала июня по середину июля. В сообществе зоопланктона доминируют хищные коловратки *Asplanchna*

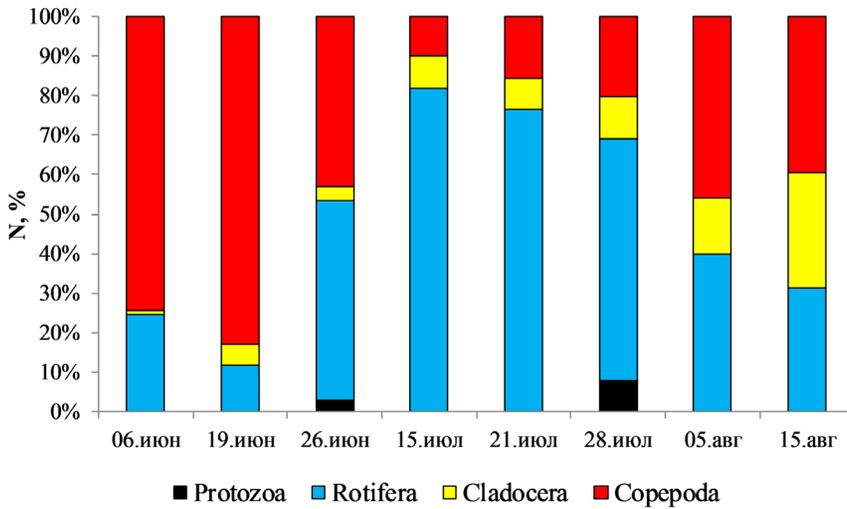
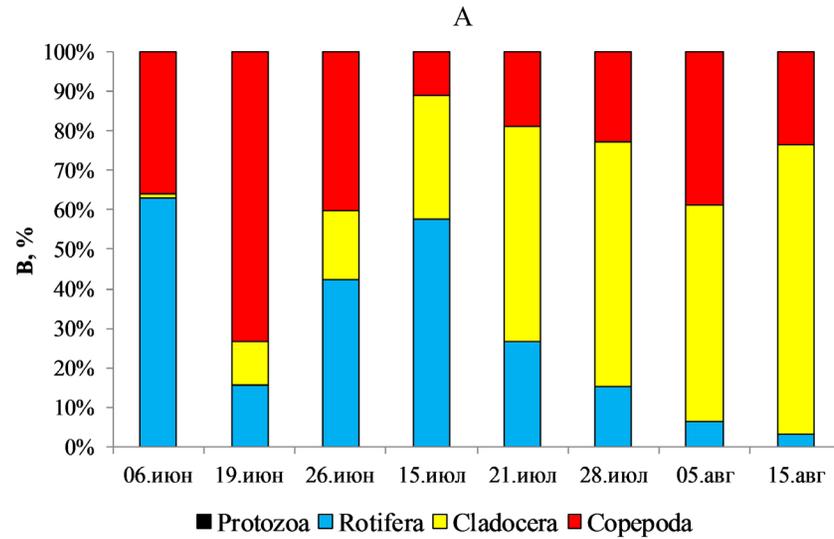


Рис. 6. Сезонная динамика относительной плотности (А) и биомассы (Б) основных групп зоопланктона в оз. Благодатном летом 2021 г.

Fig. 6. Seasonal dynamics of relative abundance (А) and biomass (Б) for the main groups of zooplankton in Lake Blagodatnoye in 2021



Б

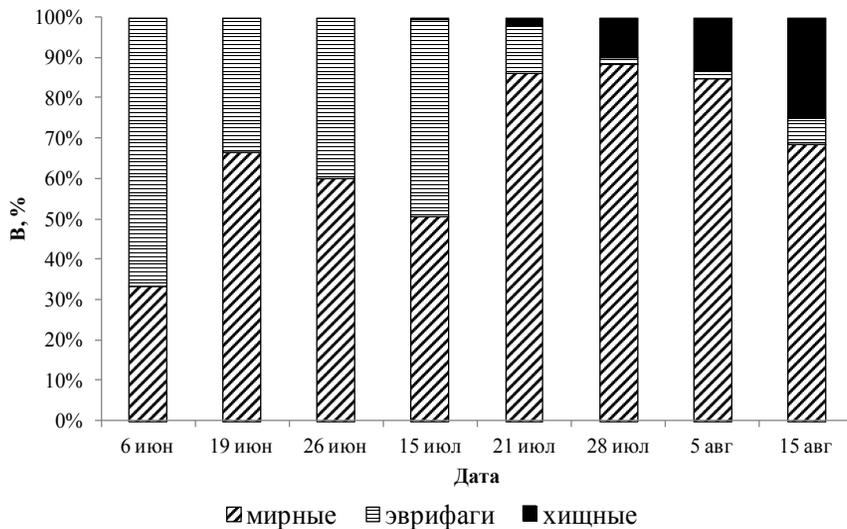


Рис. 7. Соотношение трофических групп зоопланктона по биомассе в оз. Благодатном в 2021 г.

Fig. 7. Ratio of zooplankton trophic groups in Lake Blagodatnoye in 2021, by biomass

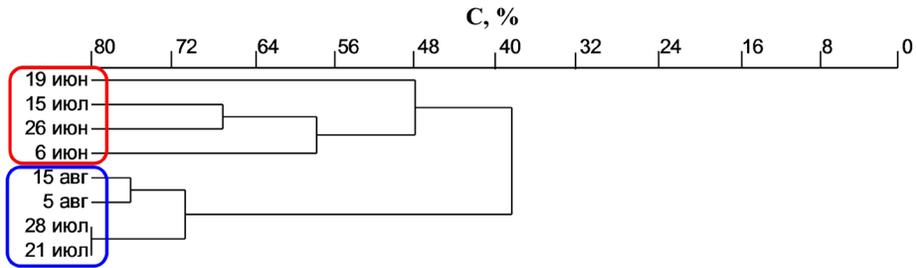


Рис. 8. Дендрограмма ценотического сходства (С, %) по биомассе сезонных группировок зоопланктона в оз. Благодатном в 2021 г.

Fig. 8. Dendrogram of coenotic similarity (C, %) for species composition of phytoplankton in Lake Blagodatnoye in 2021, by taxonomic groups biomass

*priodonta*, ветвистоусые раки р. *Bosmina* (*Eubosmina*) sp., младшие копеподиты циклопов и темориды *E. caspica tethysiana* (табл. 5). В группу характерных видов I порядка попали коловратки *Keratella cochlearis* (с некоторой примесью *K. irregularis*) и *Euchlanis dilatata*, науплии эвритеморы и циклопов. Показатели плотности и биомассы находились на высоком уровне. Общую биомассу зоопланктона определяли коловратки при несколько меньшем вкладе копепод и кладоцер.

Таблица 5

Количественные характеристики сезонных группировок зоопланктона оз. Благодатного в 2021 г.

Table 5

Quantitative parameters for seasonal groupings of zooplankton in Lake Blagodatnoye in 2021

Параметр	6 июня — 15 июля	21 июля — 15 августа
T, °C (поверхностный слой)	13,5–16,9	18,3–22,2
S	24	20
N, экз./м <sup>3</sup>	44931 ± 5077	31955 ± 3363
B, мг/м <sup>3</sup>	120,2 ± 12,5	62,4 ± 6,1
Доминанты	<i>Asplanchna priodonta</i> , <i>Bosmina</i> ( <i>Eubosmina</i> ) sp., <i>Cyclopoida</i> indet., cop., <i>Eurytemora caspica tethysiana</i>	<i>Bosmina</i> ( <i>Eubosmina</i> ) sp., <i>Cyclopoida</i> indet., cop.
B доминант, %	84,5	62,7
B, %	Ciliata	0,001
	Rotifera	47,9
	Copepoda	31,5
	Cladocera	20,6
H <sub>N</sub> , бит/вид	1,88	1,98
H <sub>B</sub> , бит/вид	1,78	1,77

Вторая сезонная группировка (с середины июля по середину августа) отличалась резким снижением показателей обилия и доминированием босмин и молоди циклопов (табл. 5). К группе характерных видов I порядка относятся хищные кладоцеры *L. kindtii*, коловратки *K. cochlearis* и *K. irregularis*, *Ploesoma truncatum*, *A. priodonta*, науплии циклопид, темориды *E. caspica tethysiana* (как копеподиты, так и науплии). Снижение общей биомассы сопровождалось уменьшением биомассы коловраток и копепод при росте значимости кладоцер.

Изменения в структуре зоопланктона можно охарактеризовать как переход от весенне-летнего типа сообществ с преобладанием коловраток к летнему с превалированием рачкового компонента, который типичен для олигогалинных озер о. Сахалин. Аналогичный переход от летне-весеннего к летнему типу сообществ зоопланктона от фазы *Keratella*–*Sinocalanus* к фазе *Sinocalanus*–*Eurytemora* в близком по гидрологии оз. Тунайча происходит при температуре воды в миксолимнионе 15–17 °C [Лабай и др., 2014; Водная биота..., 2016].

**Макрозообентос.** В составе макрозообентоса оз. Благодатного в июне 2021 г. зарегистрированы 25 видов донных беспозвоночных из 11 таксономических групп разного порядка (табл. 6). По сравнению с прочими олигогалинными водоемами юга Дальнего Востока России отмечается значительное сокращение видового состава, что обусловлено островным изоляционизмом [Ушаков, 1948; Ключарева и др., 1964; Волова, 1974; Волова, Козьменко, 1984; Кафанов, 1984; Табунков и др., 1988; Иванков и

Таблица 6

Видовой состав макрозообентоса оз. Благодатного в июне 2021 г.

Table 6

Species composition of macrozoobenthos in Lake Blagodatnoye in June 2021

№ п/п	Таксон
	Тип Nematoda
1	Nematoda indet.
	Тип Annelida
	Класс Clitellata
	Подкласс Oligochaeta
2	<i>Lumbriculus variegatus</i> O.F. Muller, 1773
3	<i>Paranais litoralis</i> (Müller, 1780)
4	<i>Specaria josinae</i> Vejdovsky, 1883
5	<i>Tubifex tubifex</i> (Müller, 1773)
	Подкласс Hirudinea
6	Hirudinea indet.
	Тип Mollusca
	Класс Gastropoda
7	<i>Anisus iturupensis</i> (Prozorova et Starobogatov, 1997)
8	<i>Anisus</i> sp.
9	<i>Cincinna japonica</i> (Martens, 1877)
10	<i>Lymnaea zarenkovi</i> (Kruglov et Starobogatov, 1989)
	Класс Bivalvia
11	<i>Euglesa</i> sp.
	Тип Arthropoda
	Подтип Crustacea
	Класс Malacostraca
	Отряд Amphipoda
12	<i>Eogammarus barbatus</i> (Tzvetkova, 1965)
	Отряд Isopoda
13	<i>Gnorimosphaeroma kurilense</i> Kussakin, 1974
	Отряд Tanaidacea
14	<i>Sinelobus stanfordi</i> (Richardson, 1901)
	Отряд Mysida
15	<i>Neomysis awatschensis</i> (Brandt, 1851)
	Класс Hexapoda
	Отряд Trichoptera
16	<i>Goera</i> indet. (larv.)
	Отряд Diptera
17	<i>Chironomus (Lobochironomus) dorsalis</i> Meigen, 1818 (larv.)
18	<i>Cricotopus</i> gr. <i>sylvestris</i> (larv.)
19	<i>Demicryptochironomus (Irmakia) fastigatus</i> Townes (larv.)
20	<i>Dicrotendipes pulsus</i> (Walker, 1856)
21	<i>Glyptotendipes</i> gr. <i>paripes</i> Edw. (larv.)
22	<i>Orthocladius (Orthocladius) defensus</i> Makar. et Macar. (larv.)
23	<i>Polypedilum (Tripodura) scalaenum</i> Schrank (larv.)
24	<i>Procladius</i> gr. <i>choreus</i> (larv.)
25	<i>Tanytarsus</i> indet. (larv.)

др., 1999; Печенева и др., 2002; Кафанов и др., 2003; Лабай, 2011, 2015; Лабай и др., 2013, 2014; Водная биота..., 2016]. Для сравнения, в оз. Тунайча длина видового списка макрозообентоса составляет 61 вид, в оз. Айнском — 41 вид, в оз. Невском — 43 вида, в Вавайско-Чибисанской системе озер — 93 вида. Подтверждением этому выводу служит сокращение видового богатства за счет гомотопных водных гидробионтов — ракообразных, моллюсков и аннелид, в то время как амфибиотические насекомые в целом составляют основу видового списка — 10 видов из 25.

По числу видов наиболее разнообразны двукрылые насекомые, ракообразные в целом, брюхоногие моллюски и малощетинковые черви, прочие группы представлены одним видом. Осредненные показатели обилия: плотность —  $409 \pm 45$  экз./м<sup>2</sup>, биомасса —  $2,846 \pm 0,388$  г/м<sup>2</sup>. Основу общей плотности формируют олигохеты (34,3%), ракообразные в целом (29,9%; бокоплавы — 21,9%) и двукрылые (20,2%). Наибольший вклад в общую биомассу характеризует ракообразных в целом (46,9%; бокоплавы — 40,8%), двукрылых (24,8%), гастропод (13,7%) и олигохет (10,8%). Доминирующим видом бентоса по озеру являются бокоплавы *Eogammarus barbatus* (40,8% общей биомассы). Еще пять субдоминантных видов — олигохеты *Lumbriculus variegatus*, личинки хирономид *Chironomus (Lobochironomus) dorsalis*, брюхоногие моллюски *Cincinna japonica*, изоподы *Gnorimosphaeroma kurilense* и двустворчатые моллюски *Euglesa* sp. — создают 47,8% общей биомассы.

На волновой озерной литорали (до глубины 0,5 м) на песках, гальке и крупной гальке обитают 18 видов макрозообентоса (табл. 7). Осредненные показатели обилия

Таблица 7

Количественные характеристики макрозообентоса оз. Благодатного

Table 7

Quantitative parameters of macrozoobenthos in Lake Blagodatnoye

Группа	S	N, экз./м <sup>2</sup>	N, %	B, г/м <sup>2</sup>	B, %
<b>Волновая озерная литораль до глубины 0,5 м; H<sub>N</sub> = 1,83, H<sub>B</sub> = 1,03; I<sub>ABC</sub> = 12,2 %</b>					
Amphipoda	1	171	46,20	2,248	74,4
Gastropoda	3	5	1,27	0,275	9,1
Isopoda	1	43	11,69	0,218	7,2
Oligochaeta	4	99	26,76	0,206	6,8
Diptera	6	45	12,11	0,037	1,2
Trichoptera	1	1	0,28	0,024	0,8
Bivalvia	1	5	1,41	0,011	0,4
Hirudinea	1	1	0,28	0,004	0,1
Всего по волновой литорали	18	370	100	3,023	100
<b>Элитораль; H<sub>N</sub> = 2,21, H<sub>B</sub> = 1,32; I<sub>ABC</sub> = 19,0 %</b>					
Diptera	5	213	36,78	2,382	68,50
Gastropoda	3	60	10,34	0,359	10,30
Oligochaeta	2	187	32,18	0,351	10,10
Bivalvia	1	73	12,64	0,236	6,80
Isopoda	1	33	5,75	0,143	4,10
Amphipoda	1	7	1,15	0,005	0,10
Tanaidacea	1	7	1,15	0,001	0,04
Всего по элиторали	14	580	100	3,477	100
<b>Профундаль; H<sub>N</sub> = 1,69, H<sub>B</sub> = 1,59; I<sub>ABC</sub> = 11,5 %</b>					
Diptera	3	62	17,07	0,778	36,9
Gastropoda	1	53	14,63	0,611	29,0
Oligochaeta	2	182	50,01	0,456	21,6
Bivalvia	1	53	14,63	0,121	5,7
Mysida	1	4	1,22	0,102	4,8
Nematoda	1	4	1,22	0,031	1,5
Isopoda	1	4	1,22	0,012	0,5
Всего по профундали	10	362	100	2,111	100

составили: плотность —  $370 \pm 50$  экз./м<sup>2</sup>, биомасса —  $3,023 \pm 0,459$  г/м<sup>2</sup>. Основу общей плотности формировали ракообразные в целом, олигохеты и двукрылые. Наибольший вклад в общую биомассу характеризовал ракообразных в целом, преимущественно амфипод. Доминировали амфиподы *E. barbatus* (74,4 % от общей биомассы). Субдоминантные виды (характерные I порядка), изоподы *G. kurilense* и олигохеты *L. variegatus*, совместно формировали 12,3 % от общей биомассы.

С ростом глубины до 0,5–5,0 м на элиторали в составе макрозообентоса отмечены 14 видов с интегральной средней плотностью  $580 \pm 59$  экз./м<sup>2</sup> и биомассой  $3,477 \pm 0,447$  г/м<sup>2</sup> (табл. 7). Наиболее значимый вклад по плотности имеют двукрылые и олигохеты. Основу общей биомассы формируют двукрылые. Доминантами в донном сообществе являются личинки хирономид *C. dorsalis* (65,5 % общей биомассы). Субдоминанты — олигохеты *L. variegatus*, двустворчатые моллюски *Euglesa* sp., брюхоногие моллюски *Lymnaea zarenkovi* и изоподы *G. kurilense* — совокупно формируют еще 27,2 % общей биомассы.

При увеличении глубины более 5 м грунт дна сменяется на илисто-песчаный. Длина видового списка сократилась до 10 видов, что во многом обусловлено влиянием солености в зоне  $\alpha$ -хорогалиникума [Хлебович, 1974]. Средняя интегральная плотность составляет  $364 \pm 36$  экз./м<sup>2</sup>, биомасса —  $2,110 \pm 0,248$  г/м<sup>2</sup> (табл. 7). Основу общей плотности формируют олигохеты, двукрылые, брюхоногие и двустворчатые моллюски. Наибольший вклад в общую биомассу вносят двукрылые, гастроподы и олигохеты. Отмечена полидоминанта брюхоногих моллюсков *C. japonica*, олигохет *L. variegatus* и хирономид *C. dorsalis*, которые совместно формируют 83,5 % общей биомассы. На долю субдоминант — двустворчатых моллюсков *Euglesa* sp. и хирономид *Procladius* gr. *choreus* — пришлось еще 9,4 % общей биомассы.

Сообщества макрозообентоса, обнаруженные в оз. Благодатном, вполне обычны в пресноводных и олигогалинных озерах южного Сахалина [Лабай и др., 2010; Водная биота..., 2016].

Сообщество макрозообентоса элиторали является переходным между сообществом литорали и профундали, на что указывают высокие значения индекса видового разнообразия (более 2 бит/вид, против менее 2 бит/вид на литорали и в профундали).

**Продукция планктона и бентоса.** Для фитопланктона оз. Благодатного соотношение Р/В неизвестно. По данным разных авторов суточная продукция в летний период для мезотрофных озер бореальной зоны России составляет 0,05–0,50 мгС/дм<sup>3</sup> · сут, медиана — 0,275 мгС/дм<sup>3</sup> · сут, или 2942,51 кал/м<sup>3</sup> · сут [Гутельмахер, 1986; Неверова-Дзиопак, Цветкова, 2020]. Средняя биомасса фитопланктона мезотрофных озер изменяется в пределах 1–3 мг/дм<sup>3</sup> [Милюс, Кываск, 1979; Трифонова, 1979], в медиане — 2 мг/дм<sup>3</sup>, или 10500 кал/м<sup>3</sup>. Отсюда суточный Р/В-коэффициент равен 0,28. В целом за теплый период (92 дня) расчетная величина совокупной продукции фитопланктона в 1 м<sup>3</sup> составляет 70,2 г/м<sup>3</sup>, или 368573 кал/м<sup>3</sup> (368,6 ккал/м<sup>3</sup>).

Продукция зоопланктона изменялась от 0,82 кал/м<sup>3</sup> · сут в начале июня до 12,39 кал/м<sup>3</sup> · сут в конце июля (рис. 9); максимум обусловлен массовым развитием босмин. Суточный Р/В-коэффициент в среднем за рассматриваемый период составил 0,12. В целом за теплый период (92 дня) совокупная продукция зоопланктона равна 511,2 кал/м<sup>3</sup>. Продукция мирного зоопланктона превышала продукцию хищного в соотношении 2,5–23,6 (в среднем — 11,6). Наибольшее соотношение (16,8–23,6) отмечается во второй половине июля — начале августа.

Расчет продукции макрозообентоса проведен для литорали, элиторали и профундали в соответствии с температурными поправками.

На литорали в летний период (92 дня) продукция мирного зообентоса составляет 8871 кал/м<sup>2</sup>. Из них 73,9 % приходится на макроизмельчителей — собирающих детритофагов (бокоплавы *E. barbatus*), 9,1 % — на микроизмельчителей (изоподы *G. kurilense*). Третье место в производстве продукции (9,0 %) принадлежит грунтофагам (олигохеты). Прочие трофические группы значительного вклада в общую продукцию

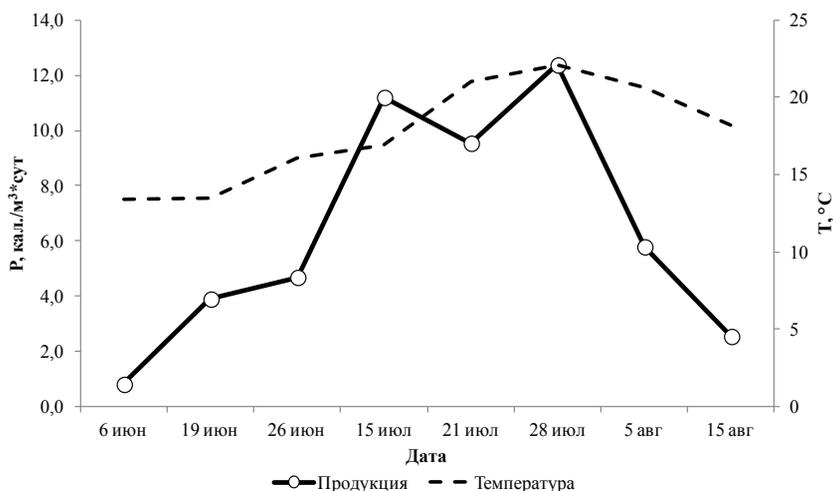


Рис. 9. Динамика продукции ( $P$ , кал/м<sup>3</sup> · сут) зоопланктона и температуры воды ( $T$ , °C) в оз. Благодатном в 2021 г.

Fig. 9. Dynamics of zooplankton production ( $P$ , cal/m<sup>3</sup>day) and water temperature ( $T$ , °C) in Lake Blagodatnoye in 2021

не имеют. Суммарный рацион хищных донных гидробионтов составляет 1,3 % общей продукции мирного зообентоса. В целом за летний период продукция макрозообентоса составила 95,671 кал/м<sup>2</sup> · сут, или 8802 кал/м<sup>2</sup> (табл. 8).

На элиторали совокупная продукция макрозообентоса несколько сократилась. Продукция мирного зообентоса — 8599 кал/м<sup>2</sup>, в том числе 75,5 % приходится на собирающих детритофагов (ряд видов хирономид, клешненоносные раки, шаровки), 12,1 % — на грунтофагов (малощетинковые черви), 5,6 % принадлежит соскребателям (брюхоногие моллюски). Роль микроизмельчителей ниже — 4,6 %. Доля хищного бентоса равна 8,5 % от общей продукции мирных гидробионтов. Суммарно продукция за летний период составила 8183 кал/м<sup>2</sup> (88,95 кал/м<sup>2</sup> · сут) (табл. 8).

В профундали отмечено дальнейшее уменьшение продукции: 49,9 % продукции мирного бентоса относится к собирающим детритофагам (ряд видов хирономид, мизиды, шаровки), 27,1 % — к грунтофагам (малощетинковые черви), 20,8 % принадлежит группе со смешанными характеристиками (детритофаги — соскребатели — фильтраторы), представленной брюхоногим моллюском *S. japonica*. Рацион хищных донных гидробионтов равен 20,7 % от интегральной продукции мирного зообентоса. В целом продукция макрозообентоса за летний период равна 4077 кал/м<sup>2</sup> (44,311 кал/м<sup>2</sup> · сут) (табл. 8).

В прибрежной части озера на изобатах 0–3 м продукция фитопланктона за летний период равна 552860 кал/м<sup>2</sup> (табл. 9). Зоопланктон потребляет всего 0,7 % продукции фитопланктона. Продукция мирного зоопланктона за этот же период составляет 1117 кал/м<sup>2</sup>. Из этой величины 46,3 % уходит на рацион хищного зоопланктона. Совокупная продукция зоопланктона составляет 767 кал/м<sup>2</sup>. В макрозообентосе на питание соскребателей (различные виды брюхоногих моллюсков и ручейники) переходит 1667 кал/м<sup>2</sup> продукции фитоперифитона. Детритофагами (в сумме, включая долю в составных группах: частично амфиподы, клешненоносные ослики, личинки хирономид, частично брюхоногие моллюски и ручейники) потребляется 20241 кал/м<sup>2</sup> осаждаемой детритной органики. Грунтофаги (малощетинковые черви) утилизируют 3329 кал/м<sup>2</sup> органического вещества, захороненного в грунте. Сестонофаги используют еще 169 кал/м<sup>2</sup> продукции фитопланктона (0,031 %). Измельчители грубой органики (амфиподы и изоподы) потребляют 3410 кал/м<sup>2</sup>. В целом за период июнь–август продукция мирного зообентоса составляет 8644 кал/м<sup>2</sup>: 70,2 % — детритофаги, 11,8 % — измельчители, 11,6 % — грунтофаги, 5,8 % — соскребатели и 0,6 % — сестонофаги. Из общей продукции мирного

Таблица 8  
 Расчет продукции макрозообентоса оз. Благодатного в летний период 2021 г. (92 дня),  
 кал/м<sup>2</sup>

Table 8

Calculation of macrozoobenthos production in Lake Blagodatnoye in summer 2021  
 (cal/m<sup>2</sup> per 92 days)

Трофическая характеристика	Элементы энергетического баланса уравнения			
	R	P	A	C
<b>Волновая озерная литораль до глубины 0,5 м</b>				
Мирный бентос				
Br, Dt	6559,3	6559,3	13118,5	21864,2
De	796,7	796,7	1593,4	2655,6
Dt	254,3	254,3	508,5	847,6
Dt, Gr, Su	80,0	80,0	160,0	266,6
Dt, Pr	33,1	33,1	66,2	110,3
Gr	243,8	243,8	487,6	812,7
Gr, Dt	93,4	93,4	186,7	311,2
mBr	809,3	809,3	1618,6	2697,7
Su	1,5	1,5	2,9	4,9
Всего мирный бентос		8871		29571
Хищный бентос				
Dt, Pr	33,1	33,1	66,2	82,8
Sp	13,2	13,2	26,4	33,0
Всего хищный бентос		46,3		115,8
Всего по литорали		8802		
<b>Элитораль (0,5–5,0 м)</b>				
Мирный бентос				
–	0,0	0,0	0,0	0,0
Br, Dt	20,5	20,5	40,9	68,2
De	1039,1	1039,1	2078,1	3463,5
Dt	6493,3	6493,3	12986,7	21644,4
Dt, Gr, Su	165,2	165,2	330,4	550,6
Gr	481,5	481,5	963,0	1604,9
mBr	399,4	399,4	798,9	1331,4
Всего мирный бентос		8599		28663
Хищный бентос				
Pr	277,0	277,0	554,1	692,6
Всего хищный бентос		277		693
Всего по элиторали		8183		
<b>Профундаль</b>				
Мирный бентос				
–	65,7	65,7	131,3	218,8
Br, Dt	0,0	0,0	0,0	0,0
De	1240,1	1240,1	2480,2	4133,7
Dt	2289,2	2289,2	4578,4	7630,7
Dt, Gr, Su	952,1	952,1	1904,1	3173,6
Gr	0,0	0,0	0,0	0,0
mBr	36,5	36,5	73,0	121,7
Всего мирный бентос		4584		15278
Хищный бентос				
Pr	337,9	337,9	675,9	844,8
Всего хищный бентос		338		845
Всего по профундали		4077		

Таблица 9

Элементы балансового равенства планктонного и бентосного сообщества оз. Благодатного в летний период 2021 г. (92 дня), ккал/м<sup>2</sup>

Table 9

Elements of balance equality for production of the planktonic and benthic communities in Lake Blagodatnoye in summer 2021 (kcal/m<sup>2</sup> per 92 days)

Компонент биоты	Глубина 0–3 м		Глубина 3–9 м	
	Р	С	Р	С
<b>Фитопланктон</b>	<b>552,86</b>	–	<b>2580</b>	–
<b>Зоопланктон</b>				
Мирный зоопланктон	1,117	4,04	5,211	26,186
Хищный зоопланктон	0,167	0,517	0,780	2,413
<b>Всего зоопланктон</b>	<b>0,767</b>	–	<b>3,578</b>	–
<b>Зообентос</b>				
Мирный зообентос				
Br, Dt	1,110	3,701	0,008	0,027
De	0,999	3,329	1,163	3,876
Dt	5,453	18,178	3,950	13,205
Dt, Gr, Su	0,151	0,503	0,644	2,147
Dt, Pr	0,006	0,018	0	0
Gr	0,442	1,473	0,193	0,642
Gr, Dt	0,016	0,052	0	0
mBr	0,468	1,559	0,182	0,607
Su	0,0002	0,001	0	0
Виды с неизвестной трофической характеристикой	0,0000	0,000	0,039	0,131
Всего мирный бентос	8,644	28,814	6,179	20,636
Хищный зообентос	0,239	0,596	0,314	0,785
<b>Всего зообентос</b>	<b>8,286</b>	–	<b>5,708</b>	–

зообентоса на питание хищного зообентоса переходит 6,9 % общей продукции мирного зообентоса. При ассимиляции этой энергии образуется 239 ккал/м<sup>2</sup> продукции хищных беспозвоночных. Интегрально резерв продукции зоопланктона и зообентоса, который может быть направлен на питание прибрежных рыб, равен 9053 ккал/м<sup>2</sup>.

Для открытой акватории озера над изобатами 3–9 м продукция фитопланктона составляет 2580 ккал/м<sup>2</sup> (табл. 9). Зоопланктон потребляет 26186 ккал/м<sup>2</sup> или всего 1,01 % продукции фитопланктона. Остальная продукция фитопланктона потребляется донными сестонофагами, оседает на дно для дальнейшего участия в детритной цепи питания и частично выносится через протоку в море (неустановленная величина). Продукция мирного зоопланктона равна 5211 ккал/м<sup>2</sup>, 46,3 % этой величины уходит на рацион хищного зоопланктона. Суммарная продукция зоопланктона составляет 3578 ккал/м<sup>2</sup>. В макрозообентосе детритофагами (в сумме, включая долю в составных группах: частично амфиподы, клешненосные ослики, личинки хирономид, частично брюхоногие моллюски) потребляется 14066 ккал/м<sup>2</sup> осаждаемой органики. Грунтофаги (малощетинковые черви) утилизируют еще 3876 ккал/м<sup>2</sup> органического вещества грунта. На питание соскребателей (различные виды брюхоногих моллюсков) переходит 1358 ккал/м<sup>2</sup> продукции фитоперифитона. Сестонофаги используют еще 716 ккал/м<sup>2</sup> продукции фитопланктона (0,028 %). Измельчители грубой органики (амфиподы и изоподы) потребляют 621 ккал/м<sup>2</sup>. В целом за лето продукция мирного зообентоса равна 6179 ккал/м<sup>2</sup>: 68,1 % — детритофаги, 18,8 % — грунтофаги, 6,6 % — соскребатели, 3,0 % — измельчители и 3,5 % — сестонофаги. На питание хищного зообентоса используется 12,7 % общей продукции мирного зообентоса. Продукция хищных беспозвоночных равна 314 ккал/м<sup>2</sup>. Продукция макрозообентоса в целом, которую можно принять за кормовую для питания рыб-бентофагов, составляет 5708 ккал/м<sup>2</sup>. Суммарный резерв

кормовых организмов зоопланктона и бентоса для рыб (суммированная продукция) равен 9286 кал/м<sup>2</sup>.

### Заключение

Озеро Благодатное является типичным для юга Дальнего Востока России олигогалинным меромиктическим водоемом с двухслойной вертикальной структурой. Верхний слой пресноводно-олигогалинный, нижний — олигогалинно-солонатоводный. Наибольший прогрев воды до 22 °С в поверхностном слое приурочен ко второй половине июля — началу августа.

Фитопланктон озера формируют 274 вида с преобладанием диатомовых водорослей (64 %), что является наибольшей величиной среди всех обследованных лагунных озер юга Сахалино-Курильского региона. Плотность и биомасса фитопланктона изменяются в широких пределах — соответственно от 1,15 до 160,44 млн кл./дм<sup>3</sup> и от 0,41 до 6,14 г/м<sup>3</sup>. В динамике плотности и биомассы микроводорослей наблюдается череда пиков.

Видовой состав зоопланктона включает 25 видов, типичных для лагунных озер южной части Сахалино-Курильского региона. Наблюдалась широкая изменчивость плотности и биомассы — соответственно от 10550 до 99350 экз./м<sup>3</sup> и от 47,1 до 231,0 мг/м<sup>3</sup>.

По изменчивости структуры в фито- и зоопланктоне выделяются по две сезонные группировки. В фитопланктоне смена группировок отмечается на границе июня и июля при переходе через температуру поверхностного слоя 14–16 °С. Ключевыми видами раннелетней группировки являются цианобактерии родов *Aphanocapsa*, *Chroococcus*, *Microcystis*, *Anabaena* и диатомовые водоросли р. *Asterionella*. Во второй летней группировке наиболее значимы *A. granulata* и *A. granulata angustissima*. В зоопланктоне граница между раннелетней и позднелетней группировками сдвинута на середину июля и характеризуется температурой воды 17–18 °С. В раннелетней группировке доминируют коловратки *A. priodonta*, кладоцеры *Bosmina* sp., младшие копеподиты циклопов и *E. caspica tethysiana*. В позднелетней группировке доминантами являются *Bosmina* sp. и молодь циклопов.

Макрозообентос озера объединяет 25 видов беспозвоночных, основу видового разнообразия которых формируют амфибиотические насекомые. Отмечается изменение видового разнообразия, плотности и биомассы от волновой литорали (18 видов, 370 ± 50 экз./м<sup>2</sup>, 3,023 ± 0,459 г/м<sup>2</sup>) к элиторали (14 видов, 580 ± 59 экз./м<sup>2</sup>, 3,477 ± ± 0,447 г/м<sup>2</sup>) и далее к профундали (10 видов, 364 ± 36 экз./м<sup>2</sup>, 2,110 ± 0,248 г/м<sup>2</sup>). Состав доминант изменяется от амфипод *E. barbatus* на литорали до хирономид *C. dorsalis* на элиторали и до гастропод *C. japonica*, олигохет *L. variegatus* и хирономид *C. dorsalis* в профундали.

В интервале глубин 0–3 м за период июнь–август продукция фитопланктона составляет 552860 кал/м<sup>2</sup>. Зоопланктон потребляет всего 0,7 % продукции фитопланктона. Продукция зоопланктона равна 767 кал/м<sup>2</sup>. Продукция мирного зообентоса составляет 8644 кал/м<sup>2</sup>: 70,2 % — детритофаги, 11,8 % — измельчители, 11,6 % — грунтофаги, 5,8 % — соскребатели и 0,6 % — сестонофаги. Из общей продукции мирного зообентоса на питание хищного зообентоса переходит 6,9 %. В целом на питание рыб-бентофагов выделяется «резервная» продукция макрозообентоса, равная 8286 кал/м<sup>2</sup>.

В открытой акватории озера над изобатами 3–9 м продукция фитопланктона составляет 2580 ккал/м<sup>2</sup>. Зоопланктон выедает 1,01 % продукции фитопланктона. Продукция зоопланктона составляет 3578 кал/м<sup>2</sup>. Продукция мирного зообентоса составляет 6179 кал/м<sup>2</sup>: 68,1 % — детритофаги, 18,8 % — грунтофаги, 6,6 % — соскребатели, 3,0 % — измельчители и 3,5 % — сестонофаги. Из общей продукции мирного зообентоса на питание хищного зообентоса переходит 12,7 %. Продукция макрозообентоса в целом составляет 5708 кал/м<sup>2</sup>. Суммарный резерв кормовых организмов зоопланктона и бентоса для рыб (суммированная продукция) равен 9286 кал/м<sup>2</sup>.

### **Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)**

Авторы искренне благодарны сотрудникам ООО «Континент» и студентам Сахалинского государственного университета, принимавшим участие в отборе проб и измерении гидрологических показателей на оз. Благодатном в 2021 г.

The authors are sincerely grateful to staff of Continent Ltd. and students of Sakhalin State University who took part in sampling and assisted in hydrological measurements on Lake Blagodatnoye in 2021.

### **Финансирование работы (FUNDING)**

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study had no sponsorship.

### **Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)**

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

The article does not contain any studies involving animals in the experiments performed by any of the authors.

The authors declare that they have no conflict of interest.

### **Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)**

В.С. Лабай разработал программу исследований, осуществлял общее руководство, участвовал в обработке проб бентоса, полученных данных и в написании статьи. И.В. Мотылькова и Д.С. Заварзин обрабатывали пробы планктона, принимали участие в анализе данных и написании статьи. А.В. Литвиненко на ряде этапов руководила сбором проб, участвовала в анализе данных и написании статьи. И.А. Атаманова руководила отбором проб на начальном этапе исследований и участвовала в написании статьи. Е.В. Абрамова, О.Н. Березова, Т.С. Шпилко, А.И. Водопьянова и О.Б. Шарлай принимали участие в обработке проб бентоса. Все авторы обсуждали полученные результаты.

V.S. Labay developed the research program, provided general management, took part in processing the benthos samples, the data analysis and writing and illustrating the text; I.V. Motylkova and D.S. Zavarzin processed the samples of plankton and took part in the data analysis and writing and illustrating the text; A.V. Litvinenko supervised the samples collection and took part in the data analysis and writing and illustrating the text; I.A. Atamanova supervised the sampling at the initial stage and took part in writing and illustrating the text; E.V. Abramova, O.N. Berezova, T.S. Shpilko, A.I. Vodopyanova, and O.B. Sharlay participated in processing the benthos samples. Results of the study were discussed by all authors jointly.

### **Список литературы**

**Алимов А.Ф.** Введение в продукционную гидробиологию : моногр. — Л. : Гидрометеоздат, 1989. — 152 с.

**Балушкина Е.В., Винберг Г.Г.** Зависимость между длиной и массой тел планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. — Л. : ЗИН АН СССР, 1979а. — С. 58–79.

**Балушкина Е.В., Винберг Г.Г.** Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных // Общие основы изучения водных экосистем. — Л. : Наука, 1979б. — С. 169–172.

**Барнинова С.С.** Пресноводные диатомовые водоросли Курильских островов // Систематика и экология речных организмов. — Владивосток : ДВО АН СССР, 1989. — С. 138–141.

**Боруцкий Е.В.** Определитель свободноживущих пресноводных веслоногих раков СССР и сопредельных стран по фрагментам в кишечниках рыб. — М. : АН СССР, 1960. — 218 с.

- Боруцкий Е.В., Богословский А.С.** Зоопланктон озер Южного Сахалина // Озера Южного Сахалина и их ихтиофауна. — М. : МГУ, 1964. — С. 97–140.
- Брагинский Л.П.** Размерно-весовая характеристика руководящих форм прудового зоопланктона // Вопр. ихтиол. — 1957. — Вып. 9. — С. 188–191.
- Бугаев В.Ф., Кириченко В.Е.** Нагульно-нерестовые озера азиатской нерки (включая некоторые другие водоемы ареала) : моногр. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2008. — 280 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.
- Водная биота озера Тунайча (южный Сахалин) и условия ее существования** / Коллектив авторов; под ред. В.С. Лабая. — Южно-Сахалинск : СахНИРО, 2016. — 240 с.
- Волова Г.Н.** Макрозообентос солоноватых водоемов Южного Приморья (Японское море) // Гидробиол. журн. — 1974. — Т. 10, № 6. — С. 32–37.
- Волова Г.Н., Козьменко В.Б.** Бентос лагуны Чайво (о. Сахалин) // Фауна и экология морских организмов. — Владивосток : ДВГУ, 1984. — С. 125–136. Деп. в ВИНТИ № 3651-84.
- Гутельмахер Б.Л.** Метаболизм планктона как единого целого. Трофометаболические взаимодействия зоо-и фитопланктона : моногр. — Л. : Наука, 1986. — 155 с.
- Дюран Б., Оделл П.** Кластерный анализ : моногр. : пер. с англ. — М. : Статистика, 1977. — 128 с.
- Иванков В.Н., Андреева В.В., Тяпкина Н.В. и др.** Биология и кормовая база тихоокеанских лососей в ранний морской период жизни : моногр. — Владивосток : ДВГУ, 1999. — 260 с.
- Извекова Э.И.** Питание // Бентос Учинского водохранилища. — М. : Наука, 1980. — С. 72–101. (Тр. ВГБО АН СССР, т. 23.)
- Каев А.М., Ромасенко Л.В.** Горбуша и кета острова Кунашир (структура популяций, воспроизводство, промысел) : моногр. — Южно-Сахалинск : СахГУ, 2017. — 124 с.
- Кафанов А.И.** Бентос лагун северо-восточного Сахалина // Итоги исследований по вопросам рационального использования и охраны биологических ресурсов Сахалина и Курильских островов : тез. докл. 2-й науч.-практ. конф. — Южно-Сахалинск : Геогр. об-во СССР, 1984. — С. 147–150.
- Кафанов А.И., Лабай В.С., Печенева Н.В.** Биота и сообщества макробентоса лагун северо-восточного Сахалина : моногр. — Южно-Сахалинск : СахНИРО, 2003. — 176 с.
- Ключарева О.А., Коренева Т.А., Сокольская Н.Л., Старобогатов Я.И.** Донные беспозвоночные озер Южного Сахалина // Озера южного Сахалина и их ихтиофауна. — М. : МГУ, 1964. — С. 169–189.
- Комендантов А.Ю., Орлова М.И.** Дальнейшее изучение макрозообентоса реки Гладкой (залив Посьета, 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.
- Коновалова Г.В.** Структура планктонного фитоценоза залива Восток Японского моря // Биол. моря. — 1984. — Т. 10, № 1. — С. 13–23.
- 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.
- Куренков С.И.** Две репродуктивно изолированные группы жилой нерки *Oncorhynchus nerka kannerlyi* (Suckley) Кроноцкого озера // Вопр. ихтиол. — 1977. — Т. 17, № 4. — С. 597–606.
- Куренков С.И.** Популяционная структура кокани Кроноцкого озера : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М. : МГУ, 1979. — 22 с.
- Куренков С.И.** Результаты интродукции кокани в озера Камчатки // Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки : докл. обл. науч.-практ. конф. — Петропавловск-Камчатский : Камчат. печат. двор, 1999. — С. 139–141.
- Лабай В.С.** Видовой состав макрозообентоса лагун о. Сахалин // Изв. ТИНРО. — 2015. — Т. 183. — С. 125–144. DOI: 10.26428/1606-9919-2015-183-125-144.
- Лабай В.С.** Состав и распределение макрозообентоса в озере Невское (остров Сахалин) // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях : Тр. СахНИРО. — 2011. — Т. 12. — С. 152–166.
- 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.
- Лабай В.С., Даирова Д.С., Курилова Н.В., Шпилько Т.С.** Макробентос залива Байкал (остров Сахалин) // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях : Тр. СахНИРО. — 2013. — Т. 14. — С. 211–236.

**Лабай В.С., Заварзин Д.С., Ившина Э.Р., Литвиненко А.В.** Питание рыб озера Благодатное (о-в Итуруп, Курильские острова) в летний период // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — 2023. — Вып. 10. — С. 97–113. DOI: 10.25221/levanidov.10.10.

**Лабай В.С., Заварзин Д.С., Мухаметова О.Н. и др.** Планктон и бентос озер Вавайской системы (южный Сахалин) и условия их обитания : моногр. — Южно-Сахалинск : СахНИРО, 2010. — 216 с.

**Леванидов В.Я.** Экосистемы лососевых рек Дальнего Востока // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1981. — С. 3–21.

**Литвиненко А.В., Заварзин Д.С., Гринберг Е.В.** Условия подращивания молоди тихоокеанских лососей в озерах о. Итуруп // Балтийский морской форум : мат-лы 9-го Междунар. Балтийского форума. — Калининград : БГАРФ, 2021. — Т. 3. — С. 97–107.

**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.

**Методические рекомендации по сбору и определению зообентоса при гидробиологических исследованиях водотоков Дальнего Востока России: методическое пособие** / отв. ред. Т.М. Тиунова. — М. : ВНИРО, 2003. — 95 с.

**Милиус А.Ю., Кываск В.О.** О количественных показателях фитопланктона как индикаторах трофности // Изучение и освоение водоемов Прибалтики и Белоруссии : тез. докл. 2-й науч. конф. — Рига : Зинатне, 1979. — С. 132–134.

**Мордухай-Болтовской Ф.Д.** Материалы по среднему весу водных беспозвоночных бассейна Дона // Труды проблемных и тематических совещаний, вып. 2 : Проблемы гидробиологии внутренних вод. — М. ; Л. : АН СССР, 1954. — С. 223–241.

**Неверова-Дзюпак Е., Цветкова Л.И.** Оценка трофического состояния поверхностных вод : моногр. — СПб. : СПбГАСУ, 2020. — 176 с.

**Никулина Т.В.** Пресноводные водоросли // Растительный и животный мир Курильских островов. — Владивосток : Дальнаука, 2002. — С. 21–34.

**Никулина Т.В., Мотылькова И.В.** Видовой состав фитопланктона оз. Благодатное (о-в Итуруп, Курильские острова, Россия) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — 2023. — Вып. 10. — С. 182–201. DOI: 10.25221/levanidov.10.16.

**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.

**Печенева Н.В., Лабай В.С., Кафанов А.И.** Донные сообщества лагуны Ныйво (северо-восточный Сахалин) // Биол. моря. — 2002. — Т. 28, № 4. — С. 254–261.

**Радченко И.Г., Капков В.И., Федоров В.Д.** Практическое руководство по сбору и анализу морского фитопланктона. — М. : Мордвинцев, 2010. — 60 с.

**Растительный и животный мир Курильских островов** : мат-лы Междунар. Курильского проекта / отв. ред. С.Ю. Стороженко. — Владивосток : Дальнаука, 2002. — 160 с.

**Ресурсы поверхностных вод СССР. Гидрологическая изученность. Сахалин и Курилы** / под ред. И.Ф. Даниловой. — Л. : Гидрометеиздат, 1964. — Т. 18, вып. 3. — 124 с.

**Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений** / под ред. В.А. Абакумова. — Л. : Гидрометеиздат, 1983. — 239 с.

**Рыбы Курильских островов** / под ред. О.Ф. Гриценко. — М. : ВНИРО, 2012. — 384 с.

**Свирская Н.Л.** Методические указания по исследованию зоопланктона для определения состояния фоновых пресноводных экосистем. — М. : Гидрометеиздат, 1987. — 25 с.

**Сиделев С.И., Бабаназарова О.В.** Структура фитопланктона высокоэвтрофного озера Неро // Изв. Оренбургского государственного аграрного университета. — 2008. — № 4. — С. 187–190.

**Табунков В.Д., Аверинцев В.Г., Сиренко Б.И., Шереметевский А.И.** Состав и структура донного населения лагун Набилы и Пильтун (северо-восточный Сахалин) // Биота и сообщества дальневосточных морей: лагуны и заливы Камчатки и Сахалина. — Владивосток : ДВО АН СССР, 1988. — С. 7–30.

**Трифорова И.С.** Состав и продуктивность фитопланктона разнотипных озер Карельского перешейка : моногр. — Л. : Наука, 1979. — 168 с.

- Уломский С.Н.** К вопросу о методике определения видовой биомассы планктона // Изв. ВНИОРХ. — 1952. — Т. 30. — С. 108–118.
- 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.
- Ушаков П.В.** Фауна беспозвоночных Амурского лимана и соседних опресненных участков Сахалинского залива // Памяти акад. С.А. Зернова. — М. ; Л. : АН СССР, 1948. — С. 175–191.
- Хлебович В.В.** Критическая соленость биологических процессов : моногр. — Л. : Наука, 1974. — 235 с.
- Хмелева Н.Н.** Биология и энергетический баланс морских равноногих ракообразных : моногр. — Киев : Наук. думка, 1973. — 183 с.
- Численко Л.Л.** Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела : моногр. — Л. : Наука, 1968. — 106 с.
- Южные Курильские острова (природно-экономический очерк)** / Л.М. Алексеева, В.В. Белашко, Г.В. Воронов и др. — Южно-Сахалинск, 1992. — 156 с.
- Czekanowski J.** Zur Differential Diagnose der Neandertalgruppe // Korrespondenz-Blatt der Deutschen Gesellschaft für Anthropologie, Ethnologie und Urgeschichte. — 1909. — Vol. 40. — P. 44–47.
- Fukushima H.** A list of Japanese freshwater algae. Including the marine species of blue-green algae and fossil diatoms 1 // Journal of the Yokohama Municipal University Series C. — 1955. — Vol. 42. — P. 1–26.
- Fukushima H.A.** A list of Japanese freshwater algae. Including the marine species of blue-green algae and fossil diatoms 2 // Journal of the Yokohama Municipal University Series C. — 1956. — Vol. 46. — P. 1–12.
- Fukushima H.A.** A list of Japanese freshwater algae. Including the marine species of blue-green algae and fossil diatoms 3 // Journal of the Yokohama Municipal University Series C. — 1957. — Vol. 71. — P. 1–24.
- Fukushima H.A.** A list of Japanese freshwater algae. Including the marine species of blue-green algae and fossil diatoms 4 // Journal of the Yokohama Municipal University Series C. — 1958. — Vol. 98. — P. 1–20.
- Macdonald T.A., Burd B.J., Macdonald V.I., van Roodseelaar 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.
- Miyadi D.** Bottom fauna of the lakes in Kunasiri-sima of the South Kurile Islands // Sonderdruck aus international revue der gesamten hydrobiologie und hydrographie. — 1938a. — Bd 37. — P. 125–163.
- Miyadi D.** Ecological studies on marine relics and landlocked animals in inland waters of Nippon // The Philippine Journal of Science. — 1938b. — Vol. 65, № 3. — P. 239–249.
- Miyadi D.** Inland water fauna of Kunasiri-zima, South Kurile Islands // Japanese Journal of Limnology. — 1938c. — Vol. 8, № 3–4. — P. 172–187.
- Miyadi D.** Studies on the bottom fauna of Japanese lakes. XI. Lakes of Etorohu-Sima surveyed at the expense of the Keimei-kwai Fund // Japanese Journal of Zoology. — 1933. — Vol. 5, № 2. — P. 171–187.
- Shannon C.E.** A Mathematical Theory of Communication // The Bell System Technical Journal. — 1948. — Vol. 27, Iss. 3. — P. 379–423. DOI: 10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x.
- Shannon C.E., Weaver W.** The Mathematical Theory of Communication. — Urbana, IL : Univ. of Illinois Press, 1949. — 117 p.
- Sørensen T.** A Method of Establishing Groups of Equal Amplitude in Plant Sociology Based on Similarity of Species and Its Application to Analyses of the Vegetation on Danish Commons // Kongelige Danske Videnskabernes Selskab. Biol. krifter. — 1948. — Bd. 5, № 4. — P. 1–34.
- Takayasu M., Kondo K., Ohigashi S., Watari S.** Limnological studies on the Lakes of Etorup Island // Sci. Rep. Hokkaido Fish Hatchery. — 1954. — Vol. 9, № 1, 2. — P. 1–85.
- Ueno M.** Cladocera of Iturup // Proceedings of the Imperial Academy. — 1933. — Vol. 9. — P. 68–71.
- Ueno M.** Plankton of the lakes of the island of Etorofu (Iturup) // Transactions of the Sapporo Natural History Society. — 1934. — Vol. 13, № 3. — P. 298–312.
- 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., Vvedeniye v produktionnyu gidrobiologiyu** (Introduction to production hydrobiology), Leningrad: Gidrometeoizdat, 1989.
- Balushkina, E.V. and Vinberg, G.G.,** The relationship between the length and body mass of planktonic crustaceans, in *Ekspperimental'nyye i polevyye issledovaniya biologicheskikh osnov produk-*

*tivnosti ozer* (Experimental and field studies of the biological basis of lake productivity), Leningrad: Zool. Inst., Akad. Nauk SSSR, 1979, pp. 58–79.

**Balushkina, E.V. and Vinberg, G.G.**, The relationship between body weight and length in planktonic animals, in *Obshchiye osnovy izucheniya vodnykh ekosistem* (General foundations of the study of aquatic ecosystems), Leningrad: Nauka, 1979, pp. 169–172.

**Barinova, S.S.**, Freshwater diatoms of the Kuril Islands, in *Sistematika i ekologiya rechnykh organizmov* (Systematics and ecology of river organisms), Vladivostok: Dal'nevost. Otd., Akad. Nauk SSSR, 1989, pp. 138–141.

**Borutskiy, Ye.V.**, *Opredelitel' svobodnozhivushchikh presnovodnykh veslonogikh rakov SSSR i sopedel'nykh stran po fragmentam v kishchnikakh ryb* (Key to free-living freshwater copepods of the USSR and neighboring countries based on fragments in the intestines of fish), Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1960.

**Borutsky, E.V. and Bogoslovsky, A.S.**, Zooplankton of lakes of Southern Sakhalin, in *Ozera Yuzhnogo Sakhalina i ikh ikhtiofauna* (Lakes of Southern Sakhalin and their ichthyofauna), Moscow: Mosk. Gos. Univ., 1964, pp. 97–140.

**Braginsky, L.P.**, Size and weight characteristics of the leading forms of pond zooplankton, *Vopr. Ikhtiol.*, 1957, no. 9, pp. 188–191.

**Bugaev, V.F. and Kirichenko, V.E.**, *Nagul'no-nerestovyye ozera aziatskoy nerki (vkhlyuchaya nekotoryye drugiye vodoyemy areala)* (Feeding and Spawning Lakes for Asian Sockeye Salmon Stocks (Including Several Additional Water Bodies in the Range), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2008.

**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.

*Vodnaya biota ozera Tunaycha (yuzhnyy Sakhalin) i usloviya yeye sushchestvovaniya* (Aquatic biota of Lake Tunaicha (southern Sakhalin) and the conditions of its existence) / team of authors; Labay, V.S., ed., Yuzhno-Sakhalinsk: SakhNIRO, 2016.

**Volova, G.N.**, Macrozoobenthos of brackish water bodies of Southern Primorye (Sea of Japan), *Gidrobiol. Zh.*, 1974, vol. 10, no. 6, pp. 32–37.

**Volova, G.N. and Kozmenko, V.B.**, Benthos of Chayvo Lagoon (Sakhalin Island), in *Fauna i ekologiya morskikh organizmov* (Fauna and ecology of marine organisms), Available from VINITI, Vladivostok: Dal'nevost. Gos. Univ., 1984, pp. 125–136, no. 3651–84.

**Gutelmacher, B.L.**, *Metabolizm planktona kak yedinogo tselogo. Trofometabolicheskiye vzaimodeystviya zoo-i fitoplanktona* (Metabolism of plankton as a whole. Trophometabolic interactions of zoo- and phytoplankton), Leningrad: Nauka, 1986.

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

**Ivankov, V.N., Andreyeva, V.V., Tyapkina, N.V., Rukhlov, F.N., and Fadeyeva, N.P.**, *Biologiya i kormovaya baza tikhookeanskikh lososey v ranniy morskoy period zhizni* (Biology and food supply of Pacific salmon in the early marine period of life), Vladivostok: Dal'nevost. Gos. Univ., 1999.

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

**Kaev, A.M. and Romasenko, L.V.**, *Gorbusha i keta ostrova Kunashir (struktura populyatsii, vosproizvodstvo, promysel)* (Pink and Chum salmon of Kunashir Island (Population structure, Reproduction, and Fishing), Yuzhno-Sakhalinsk: Sakhalin. Gos. Univ., 2017.

**Kafanov, A.I.**, Benthos of lagoons of northeastern Sakhalin, in *Tezisy dokl. 2-y nauchno-prakt. konf. "Itogi issledovaniy po voprosam ratsional'nogo ispol'zovaniya i okhrany biologicheskikh resursov Sakhalina i Kuril'skikh ostrovov"* (Proc. II Sci.-Pract. Conf. "Results of research on the rational use and protection of biological resources of Sakhalin and the Kuril Islands"), Yuzhno-Sakhalinsk: Geogr. ob-vo SSSR, 1984, pp. 147–150.

**Kafanov, A.I., Labai, V.S., and Pecheneva, N.V.**, *Biota i soobshchestva makrobentosa lagun severo-vostochnogo Sakhalina* (Biota and Macrozoobenthos Communities in Lagoons of Northeastern Sakhalin), Yuzhno-Sakhalinsk: SakhNIRO, 2003.

**Klyuchareva, O.A., Koreneva, T.A., Sokolskaya, N.L., and Starobogatov, Ya.I.**, Bottom invertebrates of lakes of Southern Sakhalin, in *Ozera Yuzhnogo Sakhalina i ikh ikhtiofauna* (Lakes of Southern Sakhalin and their ichthyofauna), Moscow: Moscow Gos. Univ., 1964, pp. 169–189.

**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).

**Konovalova, G.V.**, Structure of plankton phytocenosis of the East Bay of the Sea of Japan, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1984, vol. 10, no. 1, pp. 13–23.

**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. 6<sup>th</sup> meeting. on problems of biology of inland waters), Moscow; Leningrad, 1959, pp. 260–269.

**Kurenkov, S.I.**, Two reproductively isolated groups of the non-anadromous sockeye *Oncorhynchus nerka* kennerlyj (Suckley) from Lake Kronotsk, *Vopr. Ikhtiol.*, 1977, vol. 17, no. 4, pp. 597–606.

**Kurenkov, S.I.**, Population structure of kokanee of Kronotsky Lake, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Moscow: Mosk. Gos. Univ., 1979.

**Kurenkov, S.I.**, Results of the introduction of kokanee into the lakes of Kamchatka, in *Dokl. obl. nauch.-prakt. konf. "Problemy okhrany i ratsional'nogo ispol'zovaniya bioresursov Kamchatki"* (Report region scientific-practical conf. "Problems of protection and rational use of biological resources of Kamchatka"), Petropavlovsk-Kamchatskiy: Kamchat. pechat. dvor, 1999, pp. 139–141.

**Labay, V.S.**, Species composition of macrozoobenthos in lagoons of Sakhalin Island, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 183, pp. 125–144. doi 10.26428/1606-9919-2015-183-125-144

**Labay, V.S.**, Composition and distribution of macrozoobenthos in Lake Nevskoye (Sakhalin Island), in *Biologiya, sostoyaniye zapasov i usloviya obitaniya gidrobiontov v Sakhalino-Kuril'skom regione i sopredel'nykh akvatoriyakh* (Biology, Status of Stocks, and Condition of Habitat of Aquatic Organisms in the Sakhalin-Kuril Region and Adjacent Waters), *Tr. Sakhalin. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2011, vol. 12, pp. 152–166.

**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.

**Labay, V.S., Dairova, D.S., Kurilova, N.V., and Shpilko, T.S.**, Macrozoobenthos of Baikal Bay (Sakhalin Island), in *Biologiya, sostoyaniye zapasov i usloviya obitaniya gidrobiontov v Sakhalino-Kuril'skom regione i sopredel'nykh akvatoriyakh* (Biology, Status of Stocks, and Condition of Habitat of Aquatic Organisms in the Sakhalin-Kuril Region and Adjacent Waters), *Tr. Sakhalin. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 14, pp. 211–236.

**Labay, V.S., Zavarzin, D.S., Ivshina, E.R., and Litvinenko, A.V.**, Fish feeding in Lake Blagodatnoe (Iturup Island, Kuril Islands) in summer, in *Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings*, 2023, vol. 10, pp. 97–113. doi 10.25221/levanidov.10.10

**Labay, V.S., Zavarzin, D.S., Mukhametova, O.N., Konovalova, N.V., Motylkova, I.V., and Polupanov, P.V.**, *Plankton i bentos ozer Vavayskoy sistemy (yuzhnyy Sakhalin) i usloviya ikh obitaniya* (Plankton and benthos of the lakes of the Vavai system (southern Sakhalin) and their habitat conditions), Yuzhno-Sakhalinsk: SakhNIRO, 2016.

**Levanidov, V.Ya.**, Ecosystems of salmon rivers of the Far East, in *Bespozvonochnyye zhivotnyye v ekosistemakh lososevykh rek Dal'nego Vostoka* (Invertebrate animals in the ecosystems of salmon rivers of the Far East), Vladivostok: Dal'nevost. Nauchn. Tsentr, Akad. Nauk SSSR, 1981, pp. 3–21.

**Litvinenko, A.V., Zavarzin, D.S., and Grinberg, E.V.**, Conditions for rearing juvenile Pacific salmon in the lakes of the island. Iturup, in *Mat-ly 9-go Mezhdunar. Baltiyskogo foruma "Baltiyskiy morskoy forum"* (Materials of the 9<sup>th</sup> International Baltic Forum "Baltic Maritime Forum"), Kaliningrad: Baltiyskaya gosudarstvennaya akademiya rybopromyslovogo flota, 2021, vol. 3, pp. 97–107.

*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.

*Metodicheskiye rekomendatsii po sboru i opredeleniyu zoobentosa pri gidrobiologicheskikh issledovaniyakh vodotokov Dal'nego Vostoka Rossii: metodicheskoye posobiye* (Methodological recommendations for the collection and determination of zoobenthos during hydrobiological studies of watercourses of the Russian Far East: methodological manual), Tiunova, T.M., ed., Moscow: VNIRO, 2003.

**Milius, A.Yu. and Kyvask, V.O.**, On quantitative indicators of phytoplankton as indicators of trophicity, in *Tezisy dokl. 2-yy nauch. konf. "Izucheniye i osvoyeniye vodoyemov Pribaltiki i Belorussii"* (Proc. 2<sup>nd</sup> Sci. Conf. "Study and development of water bodies of the Baltic states and Belarus"), Riga : Zinatne, 1979, pp. 132–134.

**Mordukhai-Boltovskoy, F.D.**, Materials on the average weight of aquatic invertebrates of the Don basin, in *Trudy problemnykh i tematicheskikh soveshchaniy, vyp. 2 : Problemy gidrobiologii*

*vnutrennikh vod* (Proceedings of problem and thematic meetings, vol. 2: Problems of hydrobiology of inland waters), Moscow; Leningrad: Akad. Nauk SSSR, 1954, pp 223–241.

**Neverova-Dziopak, Ye. and Tsvetkova, L.I.**, *Otsenka troficheskogo sostoyaniya poverkhnostnykh vod* (Assessment of the trophic state of surface waters), St. Petersburg: Sankt-Peterburgskiy gosudarstvennyy arkhitekturno-stroitel'nyy universitet, 2020.

**Nikulina, T.V.**, Freshwater algae, in *Rastitel'nyy i zhivotnyy mir Kuril'skikh ostrovov (materialy Mezhdunarodnogo Kuril'skogo proyekta)*, Vladivostok: Dal'nauka, 2002, pp. 21–34.

**Nikulina, T.V. and Motylkova, I.V.**, Species composition of phytoplankton in lake. Blagodatnoye (Iturup Island, Kuril Islands, Russia), in *Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings*, 2023, vol. 10, pp. 182–201. doi 10.25221/levanidov.10.16

**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.

**Pecheneva, N.V., Labay, V.S., and Kafanov, A.I.**, Bottom communities of Nyivo Lagoon (northeastern Sakhalin), *Russ. J. Mar. Biol.*, 2002, vol. 28, no. 4, pp. 254–261.

**Radchenko, I.G., Kapkov, V.I., and Fedorov, V.D.**, *Prakticheskoye rukovodstvo po sboru i analizu morskogo fitoplanktona* (A practical guide to the collection and analysis of marine phytoplankton), Moscow: Mordvintsev, 2010.

*Rastitel'nyy i zhivotnyy mir Kuril'skikh ostrovov* (Flora and fauna of the Kuril Islands), Storozhenko, S.Yu., ed., Vladivostok: Dal'nauka, 2002.

*Resursy poverkhnostnykh vod SSSR. Gidrologicheskaya izuchennost'. Sakhalin i Kurily* (Surface water resources of the USSR. Hydrological knowledge. Sakhalin and the Kuril Islands), Danilova, I.F., ed., Leningrad: Gidrometeoizdat, 1964, vol. 18, no. 3.

*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.

*Ryby Kuril'skikh ostrovov* (Fishes of the Kuril Islands), Gritsenko, O.F., ed., Moscow: VNIRO, 2012.

**Svirskaya, N.L.**, *Metodicheskiye ukazaniya po issledovaniyu zooplanktona dlya opredeleniya sostoyaniya fonovykh presnovodnykh ekosistem* (Guidelines for the study of zooplankton to determine the state of background freshwater ecosystems), Moscow: Gidrometeoizdat, 1987.

**Sidelyov, S.I. and Babanazarova, O.V.**, The phytoplankton structure of the highly eutrophic Nero lake, *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2008, no. 4, pp. 187–190.

**Tabunkov, V.D., Averintsev, V.G., Sirenko, B.I. and Sheremetevsky, A.I.**, Composition and structure of the bottom population of the Nabil and Piltun lagoons (north-eastern Sakhalin), in *Biota i soobshchestva dal'nevostochnykh morey: laguny i zalivy Kamchatki i Sakhalina* (Biota and communities of the Far Eastern seas: lagoons and bays of Kamchatka and Sakhalin), Vladivostok: Dal'nevost. Otd., Akad. Nauk. SSSR, 1988, pp. 7–30.

**Trifonova, I.S.**, *Sostav i produktivnost' fitoplanktona raznotipnykh ozer Karel'skogo peresheyka* (Composition and productivity of phytoplankton in different types of lakes of the Karelian Isthmus), Leningrad: Nauka, 1979.

**Ulomsky, S.N.**, On the issue of methods for determining plankton species biomass, *Izv. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Ozern. Rechn. Rybn. Khoz.*, 1952, vol. 30, pp. 108–118.

**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.

**Ushakov, P.V.**, Invertebrate fauna of the Amur Estuary and neighboring desalinated areas of the Sakhalin Bay, in *Pamyati akademika S.A. Zernova* (In memory of Academician S.A. Zernov), Moscow, Leningrad: Akad. Nauk SSSR, 1948, pp. 175–191.

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

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

**Chislenko, L.L.**, *Nomogrammy dlya opredeleniya vesa vodnykh organizmov po razmeram i forme tela* (Nomograms for determining the weight of aquatic organisms by size and body shape), Leningrad: Nauka, 1968.

**Alekseeva, L.M., Belashko, V.V., Voronov, G.A., Golubev, V.A., Danchenko, V.Ya., Zlobin, T.K., Kim, Chun Un, Kozynyuk, V.M., Korablev, A.N., Melky, V.A., Nadsadin, A.S., Pavlova, G.N., Pashko, V.F., Piskunov, B.N., Pishchalnik, V.M., Sergeev, K.F., Fedorov, V.P., and Shubin, A.O.,** *Yuzhnyye Kuril'skiye ostrova (prirodno-ekonomicheskij ocherk)* (Southern Kuril Islands (natural and economic essay)), Yuzhno-Sakhalinsk, 1992.

**Czekanowski, J.,** Zur Differential Diagnose der Neandertalgruppe, *Korrespondenz-Blatt der Deutschen Gesellschaft für Anthropologie, Ethnologie und Urgeschichte*, 1909, vol. 40, pp. 44–47.

**Fukushima, H.A.,** A list of Japanese freshwater algae. Including the marine species of blue-green algae and fossil diatoms 1, *Journal of the Yokohama Municipal University Series C*, 1955, vol. 42, pp. 1–26.

**Fukushima, H.A.,** A list of Japanese freshwater algae. Including the marine species of blue-green algae and fossil diatoms 2, *Journal of the Yokohama Municipal University Series C*, 1956, vol. 46, pp. 1–12.

**Fukushima, H.A.,** A list of Japanese freshwater algae. Including the marine species of blue-green algae and fossil diatoms 3, *Journal of the Yokohama Municipal University Series C*, 1957, vol. 71, pp. 1–24.

**Fukushima, H.A.,** A list of Japanese freshwater algae. Including the marine species of blue-green algae and fossil diatoms 4, *Journal of the Yokohama Municipal University Series C*, 1958, vol. 98, pp. 1–20.

**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.

**Miyadi, D.,** Bottom fauna of the lakes in Kunasiri-sima of the South Kurile Islands, *Sonderdruck aus international revue der gesamten hydrobiologie und hydrographie*, 1938, Bd 37, pp. 125–163.

**Miyadi, D.,** Ecological studies on marine relics and landlocked animals in inland waters of Nippon, *The Philippine Journal of Science*, 1938, vol. 65, no. 3, pp. 239–249.

**Miyadi, D.,** Inland water fauna of Kunasiri-zima, South Kurile Islands, *Japanese Journal of Limnology*, 1938, vol. 8, no. 3–4, pp. 172–187.

**Miyadi, D.,** Studies on the bottom fauna of Japanese lakes. XI. Lakes of Etorohu-Sima surveyed at the expense of the Keimei-kwai Fund, *Japanese Journal of Zoology*, 1933, vol. 5, no. 2, pp. 171–187.

**Shannon, C.E.,** A Mathematical Theory of Communication, *The Bell System Technical Journal*, 1948, vol. 27, no. 3, pp. 379–423. doi 10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x

**Shannon, C.E. and Weaver, W.,** *The Mathematical Theory of Communication*, Urbana, IL: Univ. of Illinois Press, 1949.

**Sørensen, T.A.,** Method of Establishing Groups of Equal Amplitude in Plant Sociology Based on Similarity of Species and Its Application to Analyses of the Vegetation on Danish Common, *Kongelige Danske Videnskabernes Selskab. Biol. Krifter*, 1948, Bd. 5, no. 4, pp. 1–34.

**Takayasu, M., Kondo, K., Ohigashi, S., and Watari, S.,** Limnological studies on the Lakes of Etorup Island, *Sci. Rep. Hokkaido Fish Hatchery*, 1954, vol. 9, № 1, 2, pp. 1–85.

**Ueno, M.,** Cladocera of Iturup, *Proceedings of the Imperial Academy*, 1933, vol. 9, pp. 68–71.

**Ueno, M.,** Plankton of the lakes of the island of Etorofu (Iturup), *Transactions of the Sapporo Natural History Society*, 1934, vol. 13, no. 3, pp. 298–312.

**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

**Makoyedov, A.N., Leman, V.N., Mikodina, Ye.V., Smirnov, B.P., Tochilina, T.G., Presnyakov, A.V., and Frenkel', S.Z.,** *Otchet Nauchno-Issled. Rab. "Rybovodno-biologicheskoye obosnovaniye stroitel'stva lososovogo rybovodnogo zavoda na ozere Blagodatnoye (o. Iturup)"* (Res. Rep. "Fishery-biological justification for the construction of a salmon fish hatchery on Lake Blagodatnoye (Iturup Island)"), Available from VNIRO, 2011, Moscow.

Поступила в редакцию 1.03.2024 г.

После доработки 6.05.2024 г.

Принята к публикации 5.06.2024 г.

*The article was submitted 1.03.2024; approved after reviewing 6.05.2024; accepted for publication 5.06.2024*