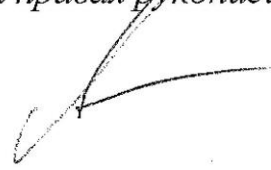


На правах рукописи



Лабай Вячеслав Степанович

**МАКРОБЕНТОС ВНУТРЕННИХ ВОДОЕМОВ ОСТРОВА
САХАЛИН**

Специальность 03.02.10 – гидробиология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Южно-Сахалинск – 2018

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном научном учреждении «Сахалинский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» и Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования «Сахалинский государственный университет»

Научный консультант:

доктор биологических наук **Гебрук Андрей Викторович**

Официальные оппоненты:

Раков Владимир Александрович, доктор биологических наук, главный научный сотрудник Лаборатории морской экотоксикологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Тихоокеанский океанологический институт им. В.И. Ильичева» Дальневосточного отделения Российской академии наук

Жирков Игорь Александрович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник кафедры гидробиологии Биологического факультета Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова»

Буяновский Алексей Ильич, доктор биологических наук, главный научный сотрудник Лаборатории прибрежных экосистем Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии»

Ведущая организация:

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования "Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет"

Защита состоится «19» апреля 2018 г. в 14 ч. 00 мин. на заседании диссертационного совета Д 002.239.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте океанологии им. П. П. Ширшова Российской академии наук по адресу: г. Москва, 117997, Нахимовский пр., 36.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте <http://www.ocean.ru/disser/> Института океанологии им. П. П. Ширшова РАН.

Автореферат разослан « » 2018 г.

Ученый секретарь диссертационного совета
кандидат биологических наук

Щука Татьяна Анатольевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Лагуны и озера о. Сахалин – уникальные водоемы, обладающие значительной практической и научной значимостью. Практическая значимость внутренних водоемов Сахалина до недавнего времени определялась их рыбными запасами: здесь добывают многие виды рыб – тихоокеанских лососей, навагу, корюшек, красноперок, карася, щуку и др. Здесь сосредоточены большие запасы промысловых беспозвоночных – тихоокеанской гигантской устрицы, приморского гребешка, мидии, рудитапеса, корбикулы и др. В оз. Буссе до недавнего времени добывали красную водоросль – анфельцию. Большое значение в последнее время внутренние водоемы приобрели как рекреационные зоны.

С развитием промышленности возрастает роль антропогенной нагрузки на лагуны и озера. На акватории многих лагун ведется нефтеразведочная и нефтедобывающая деятельность.

На их берегах располагаются объекты промышленной инфраструктуры и транспортные объекты. Многие озера стали объектами для интродукции в них ценных видов рыб, вместе с которыми в озерные экосистемы проникли сопутствующие виды. Это приводит к перераспределению связей в экосистемах лагун и озер и, соответственно, к их перестройке.

До недавнего времени бентос водоемов о. Сахалин изучался отрывочно в области познания его видового состава, средних количественных характеристик по биотопам, реже давалась краткая характеристика донных сообществ в летний период. Эти работы ответили на многие вопросы и выявили основные закономерности распределения бентоса, обозначив при этом для последующих исследователей и ряд вопросов, ответов на которые найдено не было.

До сих пор отсутствует достаточно полное описание видового состава макробентоса лагун и озер Сахалина, донных сообществ, локализованных в различных по солености, размерам и происхождению водоемах. Не описаны сезонные изменения макробентоса и отдельных донных сообществ, трофическая структура и продукционные показатели макробентоса.

Отсутствуют описания роли макробентоса в функционировании водных экосистем водоемов Сахалина. Поэтому особую актуальность приобретают работы, выясняющие механизм взаимодействия видов, позволяющий прогнозировать возможные изменения, оценивать их и, если это возможно, предпринимать какие-либо действия, способные смягчить последствия.

Цель диссертационной работы – выявить основные закономерности состава, структуры, продукционных характеристик и изменения макробентоса внутренних водоемов острова Сахалин.

Для достижения этой цели были поставлены следующие **задачи**:

1. Установить видовой состав макробентоса во внутренних водоемах о. Сахалин различного типа, дать его общую характеристику;
2. Охарактеризовать количественное распределение донной фауны, ее отдельных видов, таксономических, трофических групп, биоценозов;
3. Сравнить полученные результаты с данными других съемок, определить сходство и различие в распределении бентоса в разные годы;
4. Выявить сезонную изменчивость видового состава, структуры и количественных показателей макробентоса в водоемах разного типа;
5. Выделить основные факторы среды, наиболее сильно влияющие на бентос и его распределение, выяснить характер воздействия этих факторов;
6. Определить продукционные характеристики макробентоса внутренних водоемов разного типа;
7. Охарактеризовать роль бентосных сообществ в экосистемах внутренних водоемов разного типа;
8. Выявить основные закономерности развития макробентоса лагун и лагунных озер о. Сахалин.

Научная новизна исследования:

Впервые приводится видовой список макробентоса внутренних водоемов о-ва Сахалин. Приводятся карты распределения показателей обилия макробентоса, а также трофических групп и биоценозов для разных типов внутренних водоемов. Описаны закономерности сезонной изменчивости

макробентоса морских лагун, олигогалинных и пресноводных озер разного типа, выявлена роль массовых видов в структуре водных сообществ. Это позволило оценить продукцию донных сообществ, их кормовую значимость для рыб. Описаны изменения, происходящие в макробентосе озер под воздействием естественных и антропогенных факторов. Продемонстрирована нестабильность бентосной экосистемы и ее количественных показателей, которые нарушаются при изменении гидрологического режима или при вселении новых видов, а затем стабилизируются в новой конфигурации. На основании анализа рассматривается комплекс основных факторов, воздействующих на бентос, и выделяются главные: изменение режима солености, температурного режима, выедание рыбами. Впервые описаны трофические взаимодействия и потоки энергии в целом для экосистем водоемов о. Сахалин различного типа.

Основные положения, выносимые на защиту:

Взаимодействие таких факторов, как: соленость воды, периодичность связи с морем и тип водообмена, гидрологический режим, климатическая и географическая изолированность, и, наконец, размер водоема, приводит к формированию в пределах о. Сахалин 6 типов лагунных водоемов, отличающихся по видовому составу и структуре макробентоса: 1) относительно крупные морские полузакрытые лагуны южного Сахалина; 2) небольшие морские полузакрытые лагуны южного Сахалина, имеющие периодическую связь с морем и выраженную вертикальную стратификацию водной толщи; 3) относительно крупные полузакрытые мелководные лагуны северного Сахалина; 4) географически изолированная относительно небольшая морская-солонатоводная лагуна Куэгда на севере острова; 5) закрытые олигогалинные лагунные озера южного Сахалина; 6) отчлененные пресноводные лагунные озера южного Сахалина.

Сообщества макрозообентоса в водоемах различной солености отличаются по выраженности сезонной динамики на литорали и в сублиторали – профундали. С уменьшением размеров водоемов, независимо от

биотопического разнообразия, разнообразие донных сообществ снижается. В малых водоемах (длиной до нескольких сотен метров) по всей площади водоема отмечается единое донное сообщество.

Приливо-отливная литораль морских и солоноватоводных лагун резко отличается по структуре донных сообществ и облику растительности от волновой литорали олигогалинных и пресноводных озер. При уменьшении размеров озер собственно литоральные сообщества исчезают, заменяясь прилежащими сообществами сублиторали и профундали.

В солоноватоводных и олигогалинных лагунах, а также в малых озерах смена сообществ и смена сезонных фаз определяются особенностями биологии малого количества ключевых видов, доминирующих здесь в течение всего года.

Главный фактор, регулирующий количество, распределение и тип донных сообществ – соленость воды в водоеме. Однотипные по солености водоемы характеризуются наличием одинаковых донных сообществ.

Трофическая структура макрозообентоса определяется физическими факторами среды: соленостью воды, наличием и особенностями связи с морем, наличием и выраженностью горизонтального градиента солености, особенностями приливо-отливной динамики. Наибольшие продукционные характеристики отличают водоемы с упрощенными трофическими цепями – солоноватоводные и олигогалинные лагунные озера.

Изменения макробентоса внутренних водоемов о. Сахалин являются обратимым процессом, характеризующимся тождественностью результатов при долговременных и быстрых изменениях.

Достоверность научных результатов обеспечивается:

1. Привлечением к анализу экспедиционных данных, полученных с помощью современного технического оснащения в соответствии с принятыми в российской науке методами.

2. Сравнением полученных результатов измерений с историческими массивами данных.

3. Повторяемостью результатов анализа данных для разных водоемов.

4. Применением современных методов статистического анализа.

Научное и практическое значение исследования. Результаты исследований расширяют представления о структурно-функциональных особенностях лагунно-прибрежных и озерных экосистем и об их современном экологическом состоянии. Полученные данные используются и могут быть использованы при составлении прогнозов, разработке рекомендаций для районирования побережья Сахалина, для анализа кормовой обеспеченности рыб, а также при планировании природоохранных мероприятий. Данные о структуре бентосных сообществ в районе исследования служат основой для многолетнего мониторинга водной биоты при осуществлении хозяйственной деятельности в лагунах и озерах о. Сахалин. Кроме того, они используются и могут быть использованы при проведении экологических экспертиз при строительстве и эксплуатации промышленных объектов и для определения ущерба, наносимого рыбным ресурсам при строительстве и эксплуатации объектов инфраструктуры различных хозяйственных объектов и т.д.

Апробация. Основные положения работы докладывались на Ученых советах СахНИРО, Чтениях памяти Владимира Яковлевича Леванидова (2001, 2003, 2005, 2008, 2011, 2014), научно-практической конференции в г. Южно-Сахалинске (1996), региональной конференции в г. Владивостоке (2001), международных конференциях в г. Томск (2000), г. Южно-Сахалинск (2001, 2011), Чечжу Корея (2009), Токио (2009).

Личный вклад автора. – Планировал и выполнял полевые работы от Южно-Сахалинского государственного педагогического института (ныне – СахГУ) в 1994–1997 гг. и СахНИРО в 1998–2014 гг., результаты которых послужили основой настоящей диссертации;

– Самостоятельно, вместе с другими сотрудниками, обрабатывал пробы макробентоса; провёл видовую идентификацию и определение показателей обилия отдельных таксонов макробентоса, включая высших ракообразных, амфибиотических насекомых (частично), двустворчатых моллюсков, иглокожих и др.;

- Составил полный видовой список макробентоса внутренних водоемов о-ва Сахалин и провел его зоогеографический анализ по фауне высших раков;
- Описал распределение показателей обилия макробентоса в целом, отдельных таксонов и ключевых видов во внутренних водоемах разного типа;
- Выделил основные сообщества макробентоса внутренних водоемов о-ва Сахалин и сделал описание их состава и структуры;
- Описал сезонную изменчивость макробентоса;
- Описал трофическую структуру;
- Рассчитал продукционные показатели макробентоса в разнотипных внутренних водоемах;
- Выделил основные факторы среды, обуславливающие закономерности распределения донных сообществ и изменения их структуры;
- Описал основные механизмы воздействия на развитие макробентоса лагун;
- Выделил основные принципы развития лагунного бентоса;
- Самостоятельно представлял результаты работы на конференциях, публиковал полученные результаты в статьях и научных монографиях.

Публикации соискателя по теме диссертации. Материалы диссертации полностью изложены в работах, опубликованных соискателем. По теме диссертации опубликованы 51 работ, из них 6 монографий с соавторами, включая 17 статей в рецензируемых журналах из списка ВАК и списков Web of Science (WOS), Scopus, 28 работ – в сборниках статей и иных научных изданиях и 13 тезисов докладов.

Благодарности. Автор благодарит д.б.н. О.Г. Кусакина, д.б.н. В.А. Кудряшова и д.б.н. Я.И. Старобогатова, к.б.н. С.Н. Сафронова и Р.К. Сафронову, ставших его наставниками в гидробиологии.

Автор благодарит многочисленных сотрудников СахНИРО и студентов СахГУ, в первую очередь, к.б.н. А.Д. Саматова, к.б.н. В.Д. Никитина, к.б.н. Д.С. Заварзина, к.б.н. Н.В. Печеневу, М.Г. Роготнева, П.В. Полупанова, И.Б.

Пискунова, Е.С. Корнеева, И.А. Атаманову, к.б.н. О.Н. Мухаметову, Т.С. Шпилько, к.б.н. Д.С. Даирову, Л.А. Живоглядову, Н.В. Курилову, Е.А. Абрамову и многих других, принявших участие в сборе и подготовке экспедиционного материала для данной работы.

Автор также сердечно благодарит д.б.н. А.В. Гебрука, д.б.н. В.О. Мокиевского, д.б.н. Е.А. Макаrenchенко и д.б.н. В.В. Богатова за внимательное отношение и полезные советы при подготовке данной работы.

Отдельную благодарность автор выражает жене к.г.н. Ж.Р. Цхай за постоянную поддержку в работе.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из Введения, 7 глав, выводов, списка цитируемой литературы (266 названий), а также видовых списков макрозообентоса лагунных водоемов и пресноводных озер, вынесенных в Приложения. Общий объем диссертации – 487 страниц.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во **Введении** дана общая характеристика работы, в том числе обоснована актуальность темы, определены основная цель исследования и поставленные задачи, указаны основные положения, выносимые на защиту, достоверность полученных результатов, научная и практическая значимость работы, личный вклад автора и апробация полученных результатов.

В **Главе 1** изложена изученность вопроса, изложена ретроспектива исследований макробентоса внутренних водоемов о-ва Сахалин и описаны задачи, решавшиеся исследователями в разные периоды. Описан круг вопросов, не решенных исследователями ранее.

В **Главе 2** приведена характеристика района исследований. В **разделе 2.1** описаны географические и климатические особенности о-ва Сахалин, определяющие разнообразие водной биоты. На территории острова насчитывается 16120 озер общей площадью 1004 км². Подавляющее их большинство является малыми озерами и имеет площадь зеркала менее 0,4 км². По происхождению выделяются озера лагунные, дельтовые, пойменные и

горные. Лагуны сохраняют обмен с морем и имеют соленую либо солоноватую воду (Буссе, Тунайча, Невское, Айнское). Дельтовые озера приурочены к низовьям крупных рек (Лебяжье, Длинное, Свободное) (Онищенко, 1987; Сахалинская область..., 1994). В **разделе 2.2** приводится гидрологическая характеристика внутренних водоемов о-ва Сахалин по литературным и собственным данным. По происхождению озёра о-ва Сахалин делятся на речные (старицы и пойменные озера), приморские (лагуны и лиманы), провальные (карстовые, термокарстовые), завально-запрудные, горные, искусственные (водохранилища, пруды). Большинство крупных озер острова относятся к лагунам или лагунным озерам. По вертикальной стратификации водной толщи и типам сезонных гидрологических процессов внутренние водоемы разделяются на голомиктические, мономиктические, димиктические и меромиктические. К димектическим водоемам на о-ве Сахалин относится большинство относительно глубоких пресноводных озер, в т. ч. пойменные озера. К меромиктическим – большинство олигогалинных, солоноватоводных и морских лагун. По солености (классификация по В.В. Хлебовичу [1989]) лагуны разделяются на: соленые или морские – до 22–26 ‰, (нижняя граница называется β-хорогалинной зоной), солоноватоводные – от 22–26 ‰ до 5–7 ‰ (нижняя граница – α-хорогалинная зона), олигогалинные – от 5–7 ‰ до 0,1–0,01 ‰ и пресноводные – менее 0,1–0,01 ‰. По изолированности от моря лагунные водоемы различаются: полузакрытые – соединенные с морем одним или двумя проливами и с коэффициентом водообмена от 0,1 до 0,3; закрытые (коэффициент водообмена менее 0,1); отчлененные. Наиболее распространены на северо-востоке Сахалина полузакрытые лагуны, соединяющиеся с морем одним, реже – двумя проливами, более углубленными по сравнению с прилегающими участками самой лагуны. Отдельно выделяются лагуны, имеющие временную связь с морем, что приводит к изменению гидрологического режима (опреснению и прогреву поверхностного слоя).

В **Главе 3** описаны материалы и методы исследования. Материалами для настоящей работы послужили сборы гидробиологических экспедиций ЮСГПИ

(1994–1996 гг.) и СахНИРО (1996–2013 гг.), пробы, собранные лично автором и его коллегами в течение 1991 – 2013 гг. из различных водоемов о-ва Сахалин, и накопленные к настоящему времени литературные и архивные данные. Всего исследования охватывают 29 водоемов, на которых было отобрано 3199 проб. На 4 водоемах была проведена сезонная съемка. В **разделе 3.1** описаны методы сбора проб макробентоса. На супралиторали пробы отбирали рамкой площадью 0,04 м² на глубину 0,4–0,5 м. На литорали пробы отбирали бентометром Леванидова с площадью отбора 0,16 (0,12) м² (Леванидов, 1976; Методические..., 2003). На глубине более 1 м исследования проводили с лодки утяжеленным стандартным дночерпателем Петерсена или малым дночерпателем Ван-Вина с площадью захвата 0,025 м². Отбор дночерпательных проб на оз. Тунайча сопровождали сбором бентонектических гидробионтов пробоотборником собственной конструкции с площадью захвата 0,31 м² (Лабай и др., 2004). В **разделе 3.2** изложена методика камеральной обработки проб. В **разделе 3.3** приведены основные статистические показатели, применявшиеся при анализе: индекс видового разнообразия Шеннона-Уивера (I_{BO} , бит/экз.), индекса Пианки $D_2(x, y)$, индекс доминирования Симпсона (I), коэффициент Сёрнсена ($I_{x,y}$, %), индекс сходства ($C_{x,y}$, %), предложенный впервые Я. Чекановским, ABC-метод в математическом выражении (География..., 2002), тест на стандартность видовой структуры, предложенный В.В. Сухановым (2002) – U , агрегированность бентоса C . Для расчета годовой продукции донных гидробионтов в **разделе 3.4** использовался метод расчета для гомотопных бентических животных (Методы..., 1968).

В **Главе 4** описывается видовой состав и биогеографическая характеристика макробентоса внутренних водоемов о-ва Сахалин. **Раздел 4.1** посвящен описанию видового состава макрозообентоса лагун и лагунных озер. Всего в составе макрозообентоса отмечено 636 видов донных гидробионтов (исключая круглоротых и рыб). По отдельным лагунам длина видového списка меняется в значительных пределах – от 25 видов до 237 (Рис. 1).

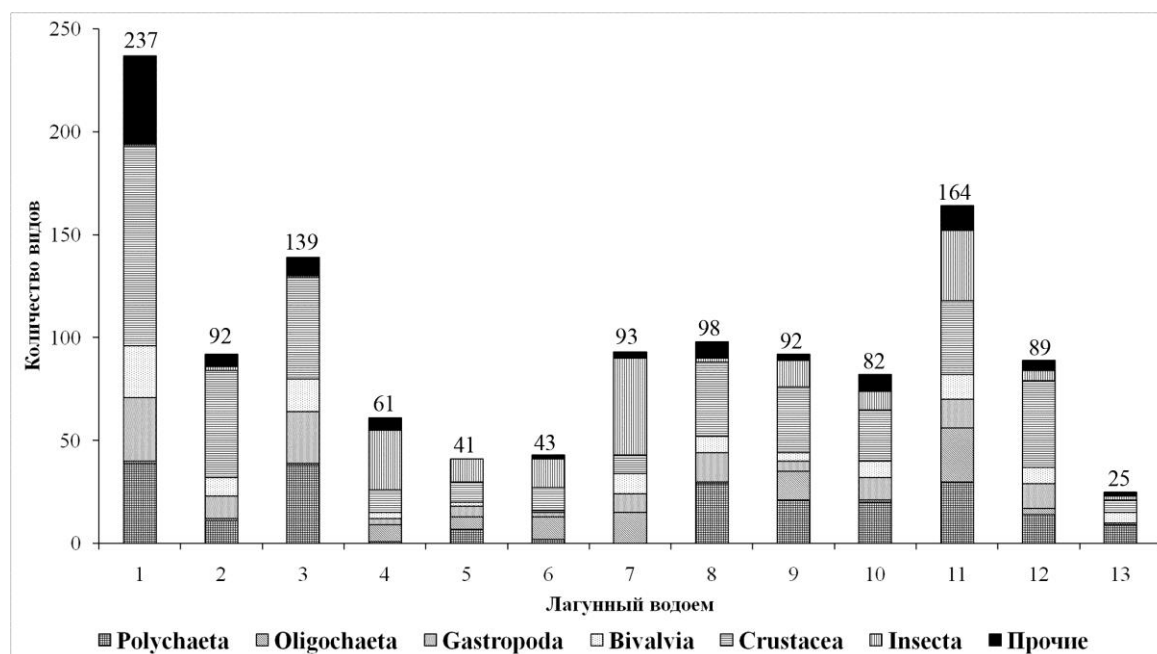


Рис. 1. Представленность различных таксономических групп в видовом составе макрозообентоса лагунных водоемов о. Сахалин: 1) оз. Буссе, 2) оз. Птичье, 3) оз. Изменчивое, 4) оз. Тунайча, 5) оз. Айнское, 6) оз. Невское, 7) Вавайско-Чибисанская система озер, 8) зал. Набилъ, 9) зал. Ныйский, 10) зал. Чайво, 11) зал. Пильтун, 12) зал. Байкал, 13) зал. Куэгда (из: [Лабай, 2015]).

Отмечается несколько причин такой значительной амплитуды длины видового списка: методические, обусловленные морфологией водоемов, их соленостью, типом связи с морем, биогеографические.

Наблюдается снижение видового состава в солоноватых и олигогалинных водах и рост видового разнообразия в морских и пресных водах. Вклад различных экологических (по отношению к солености) групп в формирование видового состава макрозообентоса определяется различиями в гидрологическом режиме сравниваемых лагун.

На графе сходства (Рис. 2) на уровне сходства 35–40% выделяется 6 кластеров: 1) морская полузакрытая лагуна оз. Буссе характеризуется постоянной связью с морем, отсутствием вертикальной стратификации, высокой соленостью воды в течение всего года, имеет общий тепловодный облик донной фауны, отличается высокой долей присутствия морских прибрежных видов; 2) небольшие (3,2–8,2 км²) морские лагуны южного Сахалина оз. Птичье и оз. Изменчивое отличаются общим тепловодным

обликом макрозообентоса, наличием вертикальной стратификации водной толщи и периодической связью с морем, в лагунах такого типа возрастает доля морских-солонатоводных и эвригалинных видов; 3) морские солонатоводные мелководные лагуны северного Сахалина характеризуются наличием общих аркто-бореальных видов; 4) преимущественно солонатоводная лагуна Куэгда (северный Сахалин) географически изолирована от прочих лагун северного Сахалина, имеет относительно небольшие размеры (13,5 км²), что обуславливает сокращение видового разнообразия донных гидробионтов; 5) олигогалинные лагунные озера Тунайча, Айнское и Невское с низким видовым разнообразием, основу состава макрозообентоса в них формируют тепловодные олигогалинно-пресноводные и эвригалинные виды; 6) пресноводные лагунные озера Вавайско-Чибисанской озерной системы.

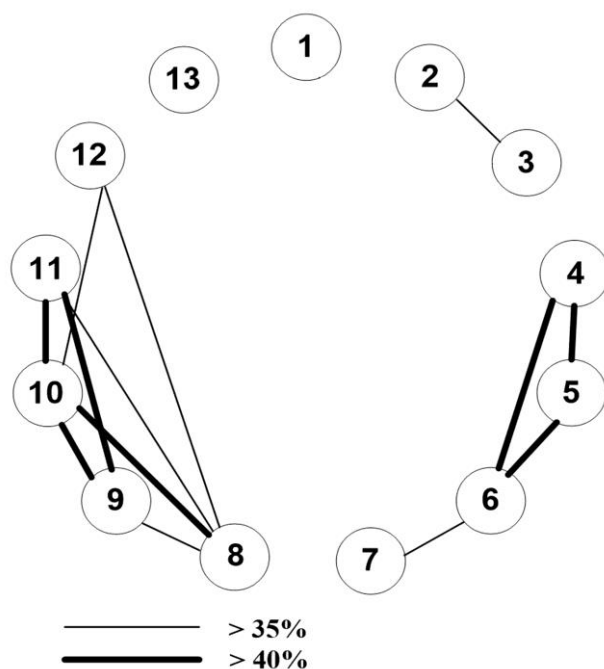


Рис. 2. Граф видового сходства макрозообентоса лагунных водоемов о. Сахалин: нумерация лагун как на рисунке 1 (из: [Лабай, 2015]).

Видовой состав макрозообентоса пресноводных озер нелагунного происхождения по собственным сборам описан в **разделе 4.2**, он включает 182 вида. Различия в видовом составе носят биотопический характер, либо

обусловлены зоогеографическими различиями (озера северного Сахалина, озера бассейна р. Тымь и озера южного Сахалина). Наибольшие отличия характеризуют горные озера плотинного (завального) типа южного Сахалина (оз. Моховое и озеро Безымянное плато Спамберг). В этих водоемах донная фауна имеет преимущественно реофильное происхождение (Лабай и др., 2011).

В разделе 4.3 приводится зоогеографический анализ по фауне высших раков пресных и солоноватых вод о. Сахалин. Распределение видов этой группы определяется многими факторами (см. выше), в результате чего наблюдается два взаимно противоположных процесса: 1) уменьшение видового разнообразия с юга на север, обусловленное концентрацией на юге острова видов японо-хоккайдского происхождения, с одной стороны, и тепловодных солоноватоводных элементов – с другой; 2) убывание видового разнообразия с северо-западной части острова (центр разнообразия палеоамурской фауны) на юг и на восток. Для солоноватоводных высших раков выделено 5 фаунистических районов (Рис. 3): 1 – южный, 2 – южный промежуточный, 3 – северо-восточный, 4 – северо-западный, 5 – Амурский лиман и пр. Невельского.

В распределении малакостракофауны солоноватых вод острова Сахалин наблюдается два малозависимых центра – южный Сахалин с преимущественно тепловодной солоноватоводной фауной, с одной стороны, и Амурский лиман – пр. Невельского со специфической смешанной термофильно-криофильной солоноватоводной фауной – с другой. С удалением от вышеназванных центров наблюдается уменьшение разнообразия видов. Граница между зоогеографическими выделами – Берингийской и Северо-Японской подобластями Тихоокеанской бореальной области – определяется, преимущественно, событиями позднего плейстоцена (регрессией моря и общим похолоданием) и проходит по м. Терпения (восточный берег) и пр. Невельского (западный берег).

По распределению ареалов пресноводных и олигогалинных высших раков выделяется 6 фаунистических районов: 1 – южный, 2 – юго-западный

промежуточный, 3 – юго-восточный промежуточный, 4 – Тымь-Поронайский район, 5 – северо-западный, 6 – северо-восточный (Рис. 4).

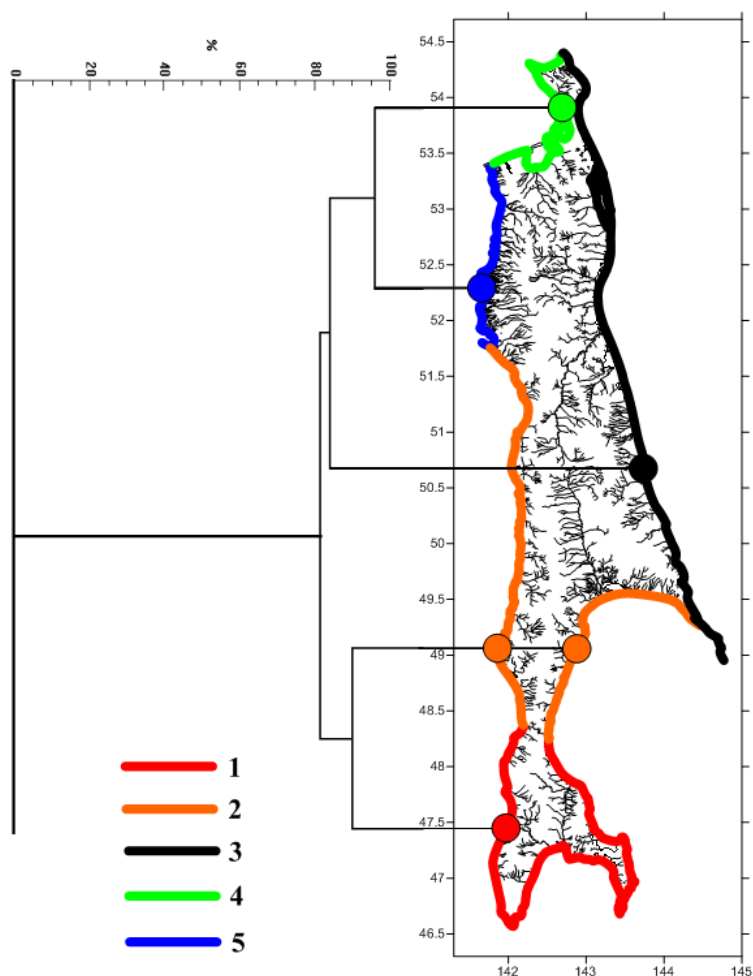


Рис. 3. Дендрограмма фаунистического сходства высших раков (*Malacostraca*) солноватых вод острова Сахалин (коэффициент Сёренсена). Районы: 1 – южный, 2 – южный промежуточный, 3 – северо-восточный, 4 – северо-западный, 5 – Амурский лиман и пр. Невельского.

В распределении малакостракофауны пресных и олигогалинных вод острова Сахалин также наблюдается два малозависимых центра – южный Сахалин с преимущественно хоккайдо-сахалинской пресноводной фауной, с одной стороны, и северо-западный Сахалин со специфической палеоамурской фауной – с другой. Слабую связь с выделенными центрами имели юго-западный, юго-восточный, Тымь-Поронайский и северо-восточный районы, что подчеркивает их переходное значение. Граница между зоогеографическими выделами – Орелианской и Анивской провинциями – проходит по м. Терпения,

Тымь-Поронайскому объединенному речному бассейну и пр. Невельского. При этом значимая для наземной фауны и флоры «линия Шмидта» (Биогеография..., 2007) для фауны высших раков пресных и олигогалинных вод четко не выделяется, «размываясь» в Тымь-Поронайском бассейне.

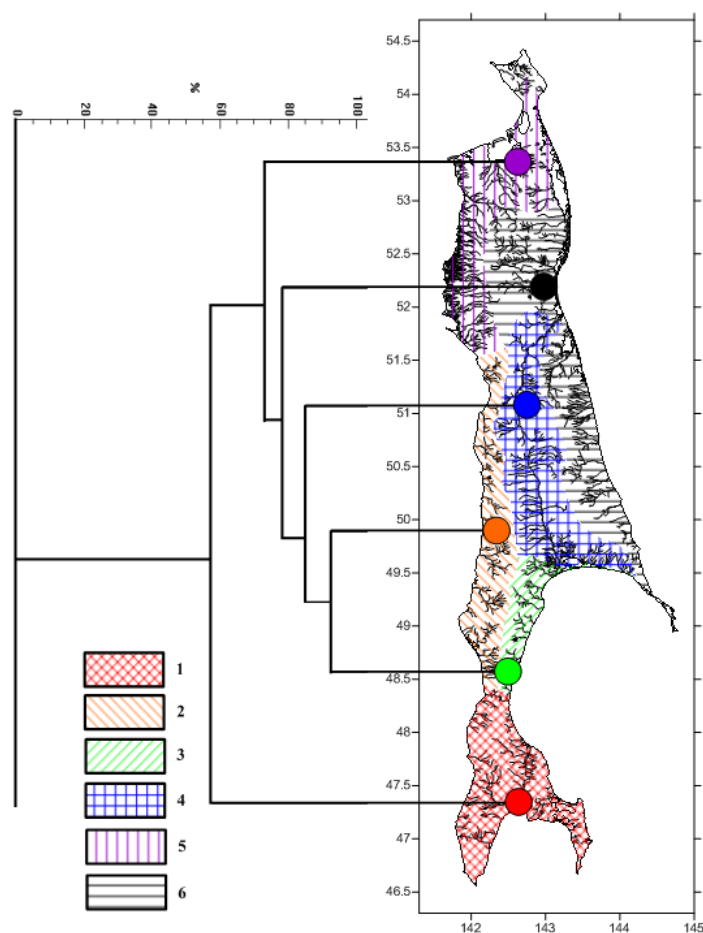


Рис. 4. Дендрограмма фаунистического сходства пресноводных и олигогалинных высших раков (*Malacostraca*) острова Сахалин (коэффициент Сёрнсена). Районы: 1 – южный, 2 – юго-западный промежуточный, 3 – юго-восточный промежуточный, 4 – Тымь-Поронайский, 5 – северо-западный, 6 – северо-восточный.

В **Главе 5** описывается состав и структура донных сообществ различных водоемов о-ва Сахалин. Морские полузакрытые лагуны отличаются наибольшим разнообразием донных сообществ, которое определяется биотопическим разнообразием. В полузакрытых лагунах южного Сахалина (оз. Буссе, Изменчивое, Птичье) смена сообществ макрозообентоса происходит с

нарастанием глубин. Параллельно наблюдается уменьшение количества биоценозов и расширение занимаемого ими пространства.

Прибрежный, хорошо прогреваемый участок лагун, занят сообществами с доминированием тепловодных видов моллюсков, характерных для низкобореальных и субтропических акваторий дальневосточных морей. Центральную часть лагун с заиленными грунтами и менее прогретыми водами занимает сообщество *Macoma calcarea*. Модель Мотомуры-Уиттерека (цит. по [Суханов, 2002]) действует не только внутри отдельных сообществ, но и для отдельных водоемов, где доминантами в захвате кормового ресурса являются не отдельные виды, а прибрежные мелководные сообщества. Наблюдается четкое разделение сообществ макробентоса на литорально-верхнесублиторальные (до глубины 1–3 м), верхнесублиторальные сообщества и сообщества профундали. При учете макрофитов все сообщества приобретают сезонный характер, обусловленный особенностями вегетирования доминирующих в них видов.

Изучение сезонной изменчивости донных сообществ в небольшой полузакрытой лагуне оз. Птичье показало, что сообщества макрозообентоса на литорали и в верхней сублиторали наблюдаются в течение всего периода наблюдений (постоянные), а сообщества макрозообентоса профундали являются сезонными.

При открытой протоке озеро функционирует как нормальная лагуна. При закрытой протоке формируется собственный распресненный слой толщиной до 2 м. В этот период вся акватория озера попадает в область действия «маргинального фильтра», что приводит к оседанию большей части взвешенного органического вещества в акватории лагуны. Действие маргинального фильтра обуславливает развитие специфических донных сообществ с преобладанием фильтраторов (преимущественно двустворчатых моллюсков) на литорали и верхнем горизонте сублиторали, и сообществ детритофагов глубже.

Структурированность сообществ макробентоса обнаруживает тенденцию к уменьшению показателя с ростом вертикального диапазона существования сообществ. Чем уже диапазон воздействия фактора, тем выше структурированность донного сообщества.

В солоноватоводных лагунах северо-восточного Сахалина общий биономический облик переходной лагунно-морской литорали характеризуется значительным видовым богатством (более 60 видов), которое существенно уменьшается в условиях нефтяного и лесосплавного загрязнения. Фонообразующими видами здесь являются морские травы *Zostera marina* Linnaeus, 1753, *Z. japonica* Ascherson & Graebner, 1907, двустворчатые моллюски *Macoma balthica* (Linnaeus, 1758) (= *Limecola balthica* (Linnaeus, 1758)), и *Liocyma fluctuosa* (Gould, 1841). Закрытая лагунная разновидность литорали характеризуется меньшим видовым богатством, с минимумом в загрязненных нефтью акваториях.

Вертикальная поясность в распределении донных сообществ характерна лишь для наиболее глубоководных участков северо-восточных лагун – лагунных проливов. В целом же лагуны мелководны и их акватория оккупирована сообществами типичными для нижнего горизонта литорали. На фарватере лагун в зоне влияния морских вод и сильных приливо-отливных течений на песчаном грунте в диапазоне глубин 2,5–8 м наблюдается сообщество с преобладанием двустворчатых моллюсков *L. fluctuosa*, а при увеличении детритонакопления на песчано-илистых грунтах – полимиксное сообщество *Liocyma fluctuosa* + *Macoma balthica*. Дно участков лагун, окаймленных переходной лагунно-морской разновидностью литорали, занято сообществом *Zostera marina* + *Z. japonica* + *Macoma balthica*. На мелководных участках *Z. marina* постепенно замещается *Z. japonica*. Дно участков лагун, окаймленных закрытой лагунной литоралью, занято сообществом *Zostera japonica* + *Z. marina*, среди характерных видов которого выделяются *M. balthica*, *L. fluctuosa*. Близ устьев рек это сообщество замещается сообществами с преобладанием рдестов *Potamogeton perfoliatus* L. и *P. filiformis* Pers.

В лагуне с выраженным горизонтальным градиентом солености (зал. Пильтун) выделяются три типа сообществ: 1) морские эвригалинные, солоноватоводные (*Zostera japonica*, *Macoma balthica*), 2) олигогалинные (*Corbicula japonica*) и пресноводные (*Potamogeton perfoliatus* + *Kamaka kuthae*, *Potamogeton perfoliatus*). Наблюдается скорее дискретное, чем континуальное распределение сообществ макрозообентоса.

Большинство видов демонстрирует слабую пространственную сопряженность, но более выраженную связь с абиотическими факторами среды: характером грунта и соленостью. Лагунные сообщества макрозообентоса могут быть охарактеризованы как типичные "физически контролируемые" в смысле Сэндерса (Sanders, 1968, 1969).

В приливо-отливных полузакрытых лагунах (зал. Ныйский) при приливе морские воды занимают более половины акватории лагуны, а при отливе вся она заполнена распресненной водой с соленостью менее 16 ‰. В силу указанных различий, а также большого числа эстуарных участков здесь отмечается значительное количество различных типов солоноватоводных сообществ и их вариаций. Относительно четкого разделения донных сообществ на преимущественно пресноводные и солоноватоводные не наблюдается. Основными являются солоноватоводные сообщества *Zostera japonica*, *Macoma balthica* и *Zostera marina*. Распределение бентоса в солоноватоводных лагунах южного Сахалина аналогично таковому для лагун северной части острова.

В олигогалинных водоемах разнообразие донных сообществ резко снижается. В оз. Тунайча все описанные сообщества делятся на два типа – сублиторальный (*Corbicula japonica*) и элиторальный (с превалированием бентонектических ракообразных *Palaemon paucidens* De Naan, 1844 и *Eogammarus kygi* (Derzhavin, 1923)). Наблюдается смена зимней и летней формации сообществ: весной и осенью происходит концентрация численности и биомассы в центрах обилия (на глубине 2–3 м и на глубине максимального распространения промывных песков); летом – некоторое рассредоточение показателей обилия, а, следовательно, и самих гидробионтов по смежным

изобатам. Наиболее устойчивое состояние сообщества макрозообентоса и его максимальные количественные показатели характеризуют осенний период.

В мелководном оз. Невское в сублиторали отмечено донное сообщество *Corbicula japonica*; к илистой профундали приурочено сообщество *Chironomus* gr. *plumosus*; к песчано-илистой литорали – сообщества *Glyptotendipes gripekoveni* и *Glyptotendipes gripekoveni* + *Tubifex lastockini*. Определяющими параметрами в распределении макрозообентоса являются глубина, характер грунта и гидрологический режим (соленость и толщина ледового покрова).

В пресноводных лагунных озерах генетически связанных с морем возрастает разнообразие донных сообществ, отмечается отчетливая вертикальная зональность макробентоса. В литоральных сообществах преобладают камыш *Scirpus tabernaemontani* Gmel., тростник *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. и вагильные ракообразные *E. kygi*, *P. paucidens* и *Gnorimosphaeroma kurilensis* Kussakin, 1974. В сублиторали среди зообентоса доминируют личинки насекомых *Glyptotendipes* gr. *gripekoveni*, *Ephemera sachalinensis*, малощетинковые черви *Limnodrilus profundicola*, *Rhyacodrilus coccineus*, двустворчатые моллюски *Euglesa subinflata* и *Kunashiria haconensis*. В профундали отмечаются донные сообщества *Chironomus* gr. *plumosus*, *Limnodrilus claparedeanus* и *Cincinna klucharevae*.

Отличительной особенностью таких озер является наличие пояса «ригидной» растительности. Несмотря на значительную разницу в видовом составе и количественных характеристиках макрозообентоса в различных биотопах литорали, наблюдаются и общие закономерности. Летом значительно возрастает роль пресноводных креветок и малощетинковых червей, весной и осенью наиболее велика роль двукрылых.

Сезонная изменчивость показателей обилия и смена доминант по периодам сближают зообентос на глубине 1 м с зообентосом озерной литорали. Определяющими факторами здесь являются волновое воздействие и эрозионное действие ледового покрова. Несмотря на различие в характере грунта, в пределах изобат 2–6 м наблюдается сходная структура зообентоса и

близкая динамика показателей обилия. Следовательно, макрозообентос по вертикали разделяется на два типа: мелководный – от уреза воды до изобаты 1 м и сублиторальный – от глубины 2 м до профундали.

В наиболее крупном пресноводном озере северного Сахалина – оз. Сладкое – выделяется 7 донных сообществ, существование которых определяется биотопическим разнообразием. Основную роль в определении типа сообществ играют тип донных отложений, глубина (литораль, сублитораль, профундаль), морфология озера (вершина озера, средняя часть озера, плес, узкие заливы). Последний фактор, скорее всего, объясняется особенностями распределения температуры воды, pH, растворенного кислорода. Существует жесткая приуроченность донных сообществ в ординатах глубины и типа грунта. Наиболее жестко ориентированными являются сообщества литорали, песчаных грунтов верхней сублиторали (*Euglesa* cf. *miyadai* + *Oligochaeta*), и черных илов профундали (*Macropelopia paranebulosa*). Сообщество *Oligochaeta* распадается на два. Первое характеризует пески и галечно-щебнистые грунты литорали, второе – мелкие пески и серые илы сублиторали.

Малые песчаные озера северного Сахалина характеризуют незначительные изменения в структуре донного сообщества в различных биотопах. На всех биотопах отмечено одно и то же донное сообщество с доминантой олигохет, водяных осликов *Asellus levanidovororum* Henry & Magniez, 1995 и двустворчатых моллюсков *Euglesa inflata* (Mori, 1938).

Состав макробентоса горных озер формируется ограниченным числом видов. Отмечается упрощенная структура донных сообществ. Среди зообентоса значительную роль играют лимнофильные группы и виды: губки, брюхоногие и двустворчатые моллюски, вислоккрылки, специфичные виды хирономид, личинки стрекоз и жуков и др. В биомассе зообентоса наиболее значимы ручейники и малощетинковые черви (озера на ранней стадии сукцессии), брюхоногие моллюски, малощетинковые черви и вислоккрылки (средние стадии сукцессии), либо двукрылые и вислоккрылки (поздняя сукцессионная стадия). В

рыбных озерах в макрозообентосе значительная роль принадлежит малощетинковым червям, в безрыбных наиболее значимой группой мирного бентоса являлись двукрылые – личинки хирономид.

В пойменных озерах видовое разнообразие и разнообразие донных сообществ зависят как от разнообразия биотопов, так и от размеров водоема. В крупных пойменных озерах (например, озеро р. Тымь близ п. Чир-Унвд) выделяется 7 донных сообществ, приурочено к различным видам растительности (заросли хвоща, элеохариса, осоки, рдестов), в профундали отмечается два сообщества. В небольших пойменных озерах (пойменное озеро р. Лютога) разнообразие донных сообществ снижается до одного-двух. Смена сообществ и смена сезонных фаз определяются особенностями биологии малого количества ключевых видов, доминирующих в течение всего года. Выделяется три сезонных фазы: зимняя, весенне-раннелетняя и позднелетне-осенняя. Смена фаз осуществляется под влиянием сезонных явлений: весенний паводок, летняя межень, становление ледового покрова и заход на нагул рыб из основного русла реки. Реакция водной экосистемы на нагульный заход рыб является адаптационной, а не катастрофической.

Количество представленных в водоеме донных сообществ и их тип определяется несколькими закономерностями:

1) В лагунных водоемах наибольшее разнообразие донных сообществ характеризует морские лагуны и пресноводные лагунные озера. Минимальное – солноватоводные и олигогалинные водоемы, в которых в сублиторали и профундали по всей акватории регистрируется единое донное сообщество. Разработанное в теории хорогалиникума правило сокращения видового разнообразия в зонах критической солености (Хлебович, 1989), применимо и на уровне сообществ.

2) За пределами солноватоводной и олигогалинной зон, большее разнообразие донных сообществ отличает водоемы с большей площадью. Например, в оз. Буссе количество донных сообществ в 4–10 раз выше, чем в озерах Изменчивое

и Птичьё. В оз. Сладкое количество сообществ в 4 раза выше, чем в малом безымянном озере близ п. Москальво.

3) В близких по размерам и солености водоемах разнообразие донных сообществ всегда выше в тех, которые имеют более изрезанную береговую линию и большую глубину – т. е. характеризуются более высоким морфологическим разнообразием. Обнаруженная закономерность не работает для солоноватоводных водоемов.

4) Отмечается рост количества донных биоценозов с севера на юг (географо-климатический фактор).

Отмечается ряд донных сообществ, проявляющихся во всех водоемах с определенным типом солености. Во всех пресноводных озерах (кроме горных) в профундали на илах присутствует сообщество с доминантой личинок хирономид *Chironomus* gr. *plumosus*. В сублиторали олигогалинных лагунных озер локализовано сообщество *Corbicula japonica*. На литорали олигогалинных и пресноводных лагунных озер – сообщества с доминантой ракообразных: *E. kygi*, *Gnorimosphaeroma* и *P. paucidens*. В сублиторали и на литорали солоноватоводных лагун – сообщество *Macoma balthica*. В морских лагунах южного Сахалина в верхней сублиторали – сообщество *Arcuatula senhousia*.

В морских лагунах и пресноводных озерах возрастает количество специфичных донных сообществ, существование которых определяется оригинальными условиями обитания и связью с сопредельными экосистемами (прилегающим морским побережьем для морских лагун и с бассейновыми водотоками и наземными экосистемами – для пресноводных озер).

Глава 6 описывает изменения макробентоса под влиянием естественных и антропогенных воздействий. В **разделе 6.1** показано, как в результате прекращения водообмена с морем изменились состав и структура макрозообентоса лагунного оз. Изменчивое. Сокращение видового состава, связанное преимущественно с исчезновением холодноводных широкобореальных видов, сопровождалось почти двукратным увеличением плотности донных гидробионтов при почти неизменной биомассе. На

описываемом этапе сукцессии озера изменения вызваны более быстрым и значительным прогревом воды и разрушением температурной стратификации, наблюдавшейся до замыкания протоки. Наряду с уменьшением числа сообществ, упрощается их структура. На литорали сообщества морского типа с преобладанием двустворчатых моллюсков сменяются единым озерным сообществом *Eogammarus tiuschovi* + *Gnorimosphaeroma ovatum*. В сублиторали мелководное и тепловодное сублиторальное сообщество *Arcuatula senhousia* распространяется на всю акваторию, замещая наблюдавшиеся там ранее сообщества *Macoma calcarea* и *Scoloplos armiger*. Следовательно, термический фактор определяет изменчивость бентоса на начальных этапах сукцессии лагун.

Изменение состава и структуры макробентоса при уменьшении солености воды в оз. Тунайча от более 6 ‰ до 2,2–2,4 ‰ показано в **разделе 6.2**. Отмечается значительное увеличение общей биомассы (более чем в три раза), связанное со значительным ростом биомассы доминирующего вида – корбикулы. Параллельно росла биомасса видов и групп, связанных с олигогалинными и пресными водами: ракообразных, хирономид и брюхоногих моллюсков (в 3–10 раз). Типично солоноватоводные виды – *Potamocorbula amurensis* и *M. balthica* – характеризуются падением биомассы в 9–80 раз и находятся на грани исчезновения из состава донной биоты.

Вселение в пресноводные лагунные озера Вавайской системы крупного вида двустворчатых моллюсков *K. haconensis* привело к изменениям количественных характеристик и в структуре макрозообентоса (**раздел 6.3**). Без учета кунаширий наблюдается уменьшение, как численности зообентоса, так и его биомассы на илистых грунтах – примерно в 4 раза. На песчаных грунтах уменьшение плотности почти не сопровождалось падением биомассы. Ранее, при отсутствии в озерной системе фильтраторов, органический сестон оседал на дне, создавая условия для накопления илов и развития фауны грунтофагов, к которым относится значительная часть преобладающих в профундали червей, хирономид и мелких моллюсков. *K. haconensis* перехватывается значительная часть сестона, что влечет уменьшение показателей обилия грунтофагов–

детритофагов. Таким образом, бурное развитие кунаширий значительно затормаживает процессы накопления органики и эвтрофикации.

Трофическая структура водоемов и продукция донных сообществ описаны в **главе 7**. По трофической структуре (рис. 5) выделяются морские лагуны, градиентные и солоноватоводные лагуны, крупные олигогалинные и пресноводные лагунные озера, прочие пресноводные озера.

В лагунах и лагунных озерах трофическая структура макрозообентоса определяется физическими факторами среды: соленостью воды, наличием и особенностями связи с морем, наличием и выраженностью горизонтального градиента солености, особенностями приливо-отливной динамики. В собственно пресноводных водоемах, кроме физических, контрольными выступают биологические факторы среды: наличие или отсутствие рыбного населения, наличие и тип пояса водной растительности и др.

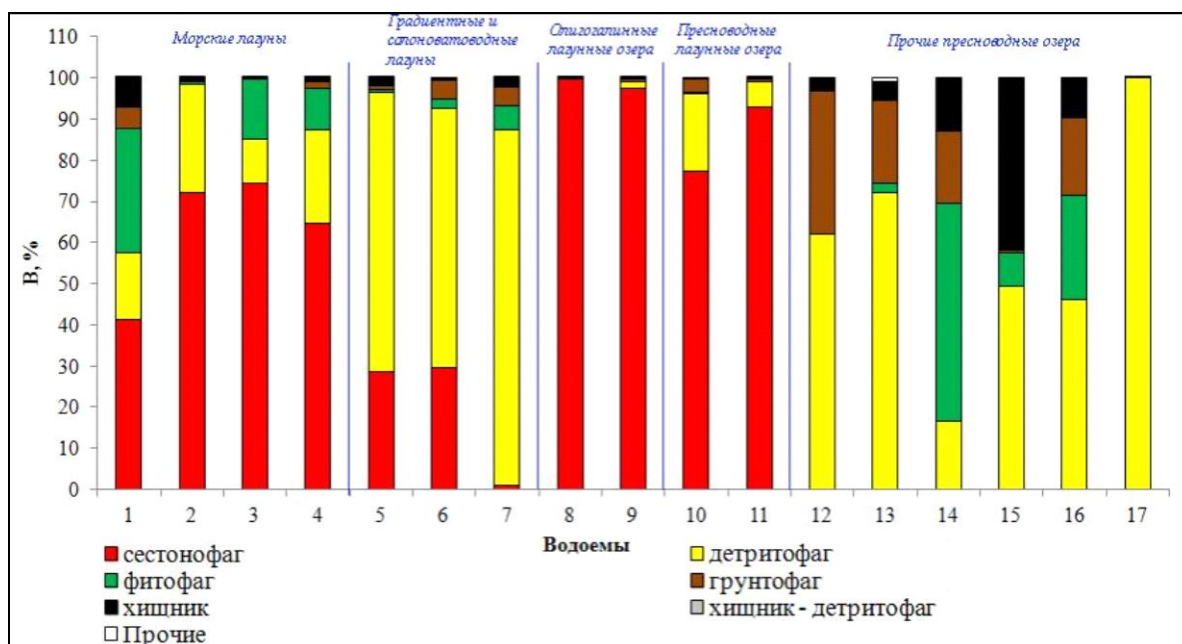


Рис. 5. Сравнение трофической структуры макрозообентоса некоторых водоемов о. Сахалин: 1 – оз. Изменчивое (открытая протока), 2 – оз. Изменчивое (закрытая протока), 3 – оз. Птичьё (осреднение по сезонам), 4 – зал. Байкал, 5 – зал. Куэгда, 6 – зал. Пильтун, 7 – зал. Ныйский, 8 – оз. Тунайча, 9 – оз. Невское, 10 – Вавайские озера, 11 – Чибисанские озера, 12 – оз. Сладкое, 13 – озеро б/н близ п. Москальво, 14 – оз. Моховое (горное), 15 – оз. Безымьянное (горное), 16 – пойменное оз. р. Тымь, 17 – пойменное оз. р. Лютога

Отмечается резкий рост удельной продукции от морских лагун к солоноватоводным и олигогалинным и затем – снижение показателя в пресноводных озерах, максимум отмечен в олигогалинном оз. Тунайча (табл. 1). Минимальное значение характеризует горные олигогалинные озера. Максимальные значения Р/В коэффициента отличают небольшие пресноводные озера, где основу бентоса формируют быстрорастущие организмы (личинки хирономид, ракообразные, малощетинковые черви и др.). Минимальные значения – олигогалинные лагунные озера. Абсолютное значение Р/В-коэффициента в целом определяется вкладом в общую биомассу и продукцию медленно растущих крупных двустворчатых моллюсков. Чем больше их представленность, тем меньше Р/В коэффициент.

Табл. 1. Продукционные характеристики макрозообентоса некоторых водоемов о. Сахалин

Лагуна / Озеро	оз. Птичье (осредненное по сезонам)	оз. Тунайча	Вавайские озера	озера плато Спамберг		пойменное оз. р. Лютога	
				оз. Моховое	оз. Безымянное	Литораль	Профундаль
Р, ккал/м ² (сутки) по R ²⁰	227	2443	116	15.49	59.30	64.7	226.1
Р, ккал/м ² (год)	37.8	241	28.9	–	–	11.2	21.1
Р, г/м ² (год)	120.1	773.3	58.44	–	–	14.0	32.4
Р/В	2.01	0.81	1.2	–	–	5.2	2.6

Изменения макробентоса в ходе сукцессии лагунных водоемов о-ва Сахалин анализируется в **главе 8**. В условиях отсутствия значимого антропогенного загрязнения развитие донного населения определяется двумя основными причинами: 1) смена гидрологического режима и 2) изменение видового состава при вселении новых видов. Смена гидрологического режима обычно обусловлено изменением связи с морем. Основными факторами, определяющими развитие бентоса при изменении связи с морем, являются соленость, приливной режим и температура.

На литорали наибольшая биомасса бентоса характеризует пресноводные лагунные озера (основу биомассы формирует надводная «ригидная»

растительность) и водоемы с соленостью в β -хорогалинной зоне (формируется зообентосом). В сублиторали большая биомасса отмечается в олигогалинных озерах и в лагунах β -хорогалинной зоны, в которых она формируется преимущественно двустворчатыми моллюсками и морскими травами.

В лагунных водоемах с ограниченной связью с морем существование донных сообществ обусловлено почти исключительно автохтонной органикой. Высокие продукционные показатели солоноватоводных и морских лагун в значительной мере обусловлены притоком аллохтонного вещества (Лабай, 2011; Сезонная..., 2011).

Изменения типа донных сообществ в процессе убывания связи с морем (по превалирующим в сублиторали двустворчатым моллюскам) образует ряд: устрично-гребешковые (морская соленость) \rightarrow макомовые (солоноватоводный) \rightarrow корбикульные (олигогалинный) \rightarrow кунашириевые (пресноводный).

На литорали солоноватоводных и морских лагун основу биомассы формируют двустворчатые моллюски, преимущественно *M. balthica* и *P. amurensis*, что обусловлено приливными процессами, которые в зимний период не позволяют ледовому покрову лечь на дно, и создают условия для существования моллюсков. При потере связи с морем и исчезновении приливной динамики, тип литоральных сообществ с преобладанием моллюсков сменяется озерным типом сообществ волновой литорали, в которых преобладают вагильные ракообразные.

Изменения, отмеченные в макрозообентосе оз. Изменчивое, после прекращения связи с морем (см. раздел 6.1) показали, что роль термофактора в формировании состава и структуры лагунного населения не менее значима, чем роль солености. Вселение новых видов приводит к изменению структуры донного сообщества и, как следствие, изменению общей биомассы бентоса и трофического статуса лагунных водоемов (см. раздел 6.3).

К развитию бентоса лагун применимы два основных принципа: 1) тождественность конечного результата при долговременных и быстрых (катастрофических) изменениях; 2) обратимость процессов.

В **Выводах** сформулированы основные результаты диссертационной работы: 1. По материалам обработки бентосных проб, собранных в 1994–2013 гг. в съемках на лагунах и лагунных озерах о-ва Сахалин, было идентифицировано 676 видов беспозвоночных. Видовое разнообразие макробентоса лагун о. Сахалин контролируется физическими факторами. Взаимодействие таких факторов, как: соленость воды, периодичность связи с морем и тип водообмена, гидрологический режим, климатическая и географическая изолированность, и, наконец, размер водоема, приводит к формированию в пределах о. Сахалин 6 типов лагунных водоемов, отличающихся по видовому составу и структуре макробентоса: 1) относительно крупные морские полузакрытые лагуны южного Сахалина (оз. Буссе); 2) небольшие морские полузакрытые лагуны южного Сахалина, имеющие периодическую связь с морем и выраженную вертикальную стратификацию водной толщи (озера Изменчивое и Птичьё); 3) относительно крупные полузакрытые мелководные лагуны северного Сахалина; 4) географически изолированная относительно небольшая морская-солонатоводная лагуна Куэгда на севере острова; 5) закрытые олигогалинные лагунные озера южного Сахалина (озера Тунайча, Айнское и Невское); 6) отчлененные пресноводные лагунные озера южного Сахалина (озера Вавайско-Чибисанской системы).

2. Распределение видовых группировок и донных сообществ определяется горизонтальными и вертикальными градиентами физических факторов, в первую очередь: солености, температуры воды и концентрации растворенного кислорода. Стандартно в относительно крупных и средних по размеру водоемах выделяются сообщества литорали, верхней сублиторали и профундали. В случае существования вертикальных соленостных и термоградиентов в сублиторали может наблюдаться вертикальное разделение на два–три типа сообществ. Исчезновение термического градиента приводит к снижению разнообразия донных сообществ. В пресноводных водоемах большую роль приобретают биологически обусловленные факторы: наличие или отсутствие рыбного населения, наличие, тип и выраженность водной

растительности и др. Минимизация количества отмеченных сообществ, независимо от проявления прочих факторов, отмечается в лагунных водоемах солоноватоводного и олигогалинного типов. С уменьшением размеров водоемов, независимо от биотопического разнообразия, разнообразие донных сообществ снижается. В малых водоемах (длиной до нескольких сотен метров) по всей площади водоема отмечается единое донное сообщество.

3. Существование литоральных сообществ в морских и солоноватоводных лагунах определяется приливо-отливной динамикой, а в олигогалинных и пресноводных водоемах волнением, стонно-нагонными явлениями и эрозионным воздействием ледового покрова в зимний период. Это обуславливает преобладание малоподвижных двустворчатых и брюхоногих моллюсков в лагунной литорали. В озерной литорали отмечается доминирование вагильных ракообразных. Другим признаком озерной неприливной литорали является наличие пояса «жесткой» надводной растительности (камыш *Scirpus*, тростник *Phragmites* и др.). При уменьшении размеров озер собственно литоральные сообщества исчезают, заменяясь прилежащими сообществами сублиторали и профундали.

4. В морских и солоноватоводных лагунах сообщества литорали и верхней сублиторали с преобладанием водной растительности характеризуются сезонной приуроченностью. Сообщества макрозообентоса на литорали и в верхней сублиторали наблюдаются в течение всего периода наблюдений (постоянные), а сообщества макрозообентоса профундали являются сезонными. В олигогалинных и пресноводных лагунах озерах сообщества макрозообентоса литорали и верхней сублиторали являются сезонными, а сообщества нижней сублиторали и профундали – постоянными.

5. В пойменных озерах смена сообществ и смена сезонных фаз определяются особенностями биологии малого количества ключевых видов, доминирующих здесь в течение всего года. В сезонном развитии донной экосистемы выделяется три фазы: зимняя, весенне-раннелетняя и позднелетне-осенняя. Смена фаз осуществляется под влиянием сезонных явлений: весенний

паводок, летняя межень, становление ледового покрова и заход на нагул рыб из основного русла реки. Реакция водной экосистемы на нагульный заход рыб является адаптационной, а не катастрофической.

6. Донные сообщества сублиторали лагун и крупных пресноводных озер характеризуются доминированием двустворчатых моллюсков; донные сообщества профундали морских и солоноватоводных лагун отличаются преобладанием многощетинковых червей, реже – двустворчатых и брюхоногих моллюсков, в профундали пресноводных озер преобладают личинки хирономид и малощетинковые черви. Смена типа донных сообществ в процессе убывания связи с морем по преобладающим двустворчатым моллюскам образует ряд: устрично-гребешковые (морские) → макомовые (солоноватоводный) → корбикульные (олигогалинный) → кунашириевые (пресноводный).

7. Отмечается ряд донных сообществ, проявляющихся во всех водоемах с определенным типом солености. Во всех пресноводных озерах (кроме горных) в профундали на илах присутствует сообщество с доминантой личинок хирономид *Chironomus gr. plumosus*. Во всех олигогалинных лагунных озерах или на олигогалинных участках «градиентных» лагун в сублиторали локализовано сообщество *Corbicula japonica*. На литорали олигогалинных и пресноводных лагунных озер обязательно представлены сообщества с доминантой ракообразных: *Eogammarus kygi*, *Gnorimosphaeroma* и *Palaemon paucidens*, последние два представлены только в водоемах южного Сахалина. В сублиторали и на литорали всех солоноватоводных лагун и на солоноватоводных участках «градиентных» лагун распространено сообщество *Macoma balthica*. В морских лагунах южного Сахалина в верхней сублиторали всегда отмечается донное сообщество *Arcuatula senhousia*.

8. В лагунах и лагунных озерах трофическая структура макрозообентоса определяется физическими факторами среды: соленостью воды, наличием и особенностями связи с морем, наличием и выраженностью горизонтального градиента солености, особенностями приливо-отливной динамики. В собственно пресноводных среднеразмерных и мелких водоемах, кроме

физических, контрольными выступают биологические факторы среды: наличие или отсутствие рыбного населения, наличие и тип пояса макрофитов и др.

9. Отмечается резкий рост удельной продукции от морских лагун к солоноватоводным и олигогалинным и затем – снижение показателя в пресноводных озерах, максимум отмечен в олигогалинном оз. Тунайча. Минимальное значение характеризует горные олигогалинные озера.

10. P/B коэффициент макрозообентоса водоемов различного типа на о. Сахалин находился в пределах 0,81–5,2. Максимальные значения коэффициента характеризуют небольшие пресноводные озера. Минимальные значения – олигогалинные лагунные озера. Абсолютное значение P/B-коэффициента в целом по макрозообентосу определяется вкладом в общую биомассу и продукцию медленно растущих крупных двустворчатых моллюсков. Чем больше их представленность, тем меньше P/B коэффициент.

11. В морских лагунах потоки органического вещества и энергии от низших к высшим трофическим уровням проходят по сложным схемам, сочетающим в разной мере фильтрационный, детритный и пастбищный пути. При переходе к солоноватоводным водоемам трофическая схема максимально упрощается и почти вся энергия проводится по детритному пути. В олигогалинных и крупных пресноводных озерах наблюдается сочетание фильтрационного (сестонофагия) и детритного путей, при значительном преобладании первого. В среднеразмерных и малых пресноводных водоемах почти полностью исчезает поток органического вещества и энергии через сестонофагов; наблюдается сочетание в разных вариантах пастбищного и детритного путей утилизации кормового ресурса.

12. Основные факторы, определяющие развитие лагунного бентоса: 1) изменение режима солености; 2) изменение приливного режима; 3) изменение температурного режима; 4) вселение новых видов. Основные механизмы воздействия: 1) изменение связи с морем; 2) интродуцентная деятельность человека. Основные принципы: 1) тождественность конечного результата при долговременных и быстрых изменениях; 2) обратимость процессов.

СПИСОК РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Список опубликованных монографий по теме диссертации

1. Кафанов А.И., **Лабай В.С.**, Печенева Н.В. Биота и сообщества макробентоса лагун северо-восточного Сахалин. – Ю-Сах: СахНИРО, 2003. – 176 с.
2. **Лабай В.С.**, Заварзин Д.С., Мухаметова О.Н. и др. Планктон и бентос озер Вавайской системы (южный Сахалин) и условия их обитания. – Ю-Сах.: СахНИРО, 2010. – 216 с.
3. **Лабай В.С.**, Атаманова И.А., Заварзин Д.С. и др. Водоемы острова Сахалин. – Южно-Сахалинск: Государственное бюджетное учреждение культуры «Сахалинский областной краеведческий музей», 2014. – 208 с.
4. **Лабай В.С.**, Живоглядова Л.А., Полтева А.В. и др. Водотоки острова Сахалин: жизнь в текучей воде. – Южно-Сахалинск: Сахалинский обл. краеведческий музей, 2015. – 236 с.
5. **Labay V.S.** Review of amphipods of the *Melita* group (Amphipoda: Melitidae) from the coastal waters of Sakhalin Island (Far East of Russia). III. Genera *Abludomelita* Karaman, 1981 and *Melita* Leach, 1814. // *Zootaxa*. – 2016. – Vol. 4156(1). – 73 p.
6. Водная биота озера Тунайча (южный Сахалин) и условия ее существования / Коллектив авторов; под ред. **В.С. Лабая**. – Южно-Сахалинск: СахНИРО, 2016. – 240 с.

Список опубликованных статей по теме диссертации в журналах РИНЦ

1. **Лабай В. С.** *Sternomoera moneronensis* sp. n. (Amphipoda, Eusiridae) из пресных вод острова Монерон // Зоологический журнал. – 1997. – Т. 76, № 6. – С. 754–758.
2. **Лабай В. С.**, Шульга О. П. The new species and a new subspecies of large *Bivalvia* (Unionidae) from fresh waters of Sakhalin Island // *Rutenica*. – 1999. – Vol. 9(1). – Pp. 77–80.
3. **Labay V.S.** Three species of the genus *Pseudocrangonyx* Akatsuka et Komai, 1922 (Crustacea: Amphipoda) from subterranean fresh waters of the Island of Sakhalin // *Arthropoda Selecta*. – 2002. – Vol. 10, № 4. – P. 289–296.
4. **Лабай В. С.**, Печенева Н. В. Сравнительная характеристика распределения, состава и структуры пресноводного зообентоса лагун Пильтун и Ныйский залив (северо-восточный Сахалин) // Чтения памяти В. Я. Леванидова. – 2001. – Вып. 1. – С. 55–64.
5. Печенева Н. В., **Лабай В. С.**, Кафанов А. И. Донные сообщества лагуны Ныйво (северо-восточный Сахалин) // Биология моря. – 2002. – Т. 28, № 4. – С. 254–261.
6. **Лабай В. С.**, Заварзин Д. С., Мотылькова И. В., Коновалова Н. В. Корбикула *Corbicula japonica* (Bivalvia) озера Тунайча: условия обитания, некоторые аспекты биологии и морфологии вида // Чтения памяти В. Я. Леванидова. – 2003. – Вып. 2. – С. 143–152.

7. **Лабай В. С.**, Ни. Н. К., Роготнев М. Г. Некоторые аспекты питания мелкочешуйной красноперки *Tribolodon brandti* (Dybowski) озера Тунайча (остров Сахалин) // Чтения памяти В. Я. Леванидова. – 2003. – Вып. 2. – С. 444–453.

8. **Лабай В. С.** *Paracleistostoma cristatum* De Man, 1895 (Crustacea: Decapoda) – новый для России вид краба из эстуарных вод южного Сахалина // Биология моря. – 2004. – Т. 30, № 1. – С. 72–75.

9. **Лабай В. С.**, Роготнев М. Г., Шпилько Т. С. Вертикальное распределение и сезонная динамика макрозообентоса на полигоне озера Тунайча (Южный Сахалин) // Иссл. водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. – 2004. – Вып. 7. – С. 111 – 121.

10. **Лабай В. С.**, Роготнев М. Г. Состав, структура и сезонная динамика макробентоса озера Тунайча (южный Сахалин) // Чтения памяти В. Я. Леванидова. – 2005. – Вып. 3. – С. 62–94.

11. Роготнев М. Г., **Лабай В. С.**, Заварзина Н. К. Сравнительная характеристика питания некоторых массовых прибрежных рыб озера Тунайча (юго-восточный Сахалин) // Чтения памяти В. Я. Леванидова. – 2005. – Вып. 3. – С. 566–576.

12. **Лабай В. С.** Состав и структура макробентоса озер Вавайской системы (южный Сахалин) // Чтения памяти В. Я. Леванидова. – 2008. – Вып. 4. – С. 224–238.

13. **Лабай В. С.** Реакция макрозообентоса лагунного озера Изменчивое (остров Сахалин) на прекращение водообмена с морем // Биология моря. – 2009. – Т. 35, № 3. – С. 167–174.

14. **Лабай В. С.**, Шпилько Т. С., Курилова Н. В., Абрамова Е. В. Макробентос горных озер плато Спамберг (о-в Сахалин) // Чтения памяти В. Я. Леванидова. – 2011. – Вып. 5. – С. 275–288.

15. **Лабай В. С.** Эволюция бентоса прибрежных лагун острова Сахалин: причины и следствия // Чтения памяти В. Я. Леванидова. – 2011. – Вып. 5. – С. 265–274.

16. **Лабай В. С.** Сезонная динамика макробентоса пойменного озера р. Лютога (Южный Сахалин) // Чтения памяти В. Я. Леванидова. – 2014. – Вып. 6. – С. 360–368.

17. **Лабай В. С.**, Лабай С. В. Суточные вертикальные миграции высших ракообразных (Crustacea: Malacostraca) в лагунном озере Птичье (Южный Сахалин) // Чтения памяти В. Я. Леванидова. – 2014. – Вып. 6. – С. 369–379.

18. **Лабай В. С.** Видовой состав макрозообентоса лагун о. Сахалин // Изв. ТИНРО. – 2015. – Т. 183. – С. 125–144.

19. **Лабай В. С.** Макрозообентос малых равнинных озер острова Сахалин // Изв. ТИНРО. – 2015. – Т. 183. – С. 145–155.

20. **Лабай В. С.**, Курилова Н. В., Шпилько Т. С. Сезонная изменчивость макрозообентоса в лагуне с периодической связью с морем (озеро Птичье, южный Сахалин) // Зоологический журнал. – 2016. – Т. 95., № 5. – 524–539.

**Список опубликованных статей по теме диссертации в иностранных
журналах индексируемых аналитическими базами данных Web of Science,
Scopus**

1. Живоглядова Л.А., **Лабай В.С.** Некоторые особенности биологии и систематики Сахалинского речного рака *Cambaroides sachalinensis* озер северного Сахалина // Гидробиологический журнал. – 2002. – Т. 38, № 3. – С. 35–44.

2. **Labay V.S.** A new species of *Melita* Leach (Amphipoda: Melitidae) from oligosaline waters of Russian Far East // Zootaxa. – 2003. – Vol. 356. – 1–8.

3. **Labay V.S.** *Paracleistostoma cristatum* De Man, 1895 (Crustacea: Decapoda), a crab species new for the fauna of Russia from the Estuarine Waters of the South Sakhalin // Russian Journal of Marine Biology. – 2004. – V. 30, № 1. – С. 56–60.

4. **Labay V.S.** Response of macrozoobenthos of lagoon lake Izmenchivoye (Sakhalin Island) to the discontinuance of water exchange with the sea // Russian Journal of Marine Biology. – 2009. – V. 35, № 4. – С. 279–287.

5. Kawai T., **Labay V.S.** Supplemental information on the taxonomy, synonymy, and distribution of *Cambaroides japonicus* (Decapoda, Cambaridae) // New frontiers in crustacean biology. – Koninklijke Brill NV, Leiden, 2011. – P. 275–284. (CRM 015)

6. Kawai T., **Labay V.S.**, Filipova L. Taxonomic re-examination of *Cambaroides* (Decapoda: Cambaridae) with a re-description of *C. schrenckii* from Sakhalin Island Russia and phylogenetic discussion of the Asian cambarids based on morphological characteristics // Journal of Crustacean biology. – 2013. – V. 33 (5). – P. 702–717.

7. **Labay V.S.**, Kurilova N.V., Shpilko T.S. Seasonal variability of macrozoobenthos in a lagoon having a periodic connection with the sea (Ptich'e Lake, southern Sakhalin) // Biological bulletin. – 2016. – Vol. 43, No. 9. – Pp. 145–159.

Список опубликованных статей по теме диссертации в прочих изданиях

1. **Лабай В.С.** К фауне высших раков пресных поверхностных вод северо-западного Сахалина // Тр. СахНИРО. – 1996. – Т. 1. – С. 65–76.

2. **Лабай В.С.** Атлас-определитель высших ракообразных пресных и солоноватых вод острова Сахалин // Тр. СахНИРО. – 1999. – Т. 2. – С. 59–73.

3. Ивлева И.В., **Лабай В.С.**, Расщепкина Е.В. и др. Сообщества макрозообентоса озера Сладкое // Тр. СахНИРО. – 1999. – Т. 2. – С. 95–99.

4. **Лабай В.С.**, Латковская Е.М., Печенева Н.В., Красавцев В.Б. Особенности структурной организации макрозообентоса в лагуне с выраженным градиентом абиотических факторов // Фундаментальные проблемы воды и водных ресурсов на рубеже третьего тысячелетия. Материалы Межд. науч. конференции 3–7 сентября 2000 г. – Томск, 2000. – С. 539–544.

5. Сафронов С.Н., Литенко Н.Л., Пешеходько В.М., **Лабай В.С.** и др. Эколого-биоценотическая характеристика и качество вод внутренних водоемов острова Сахалин // Чтения памяти профессора В.В. Станчинского. – 2000. – Вып. 3. – С. 321–327.
6. **Лабай В.С.** Некоторые характеристики популяции *Kamaka kuthae* Derzhavin, 1923 (Amphipoda Corophiidae) из лагуны Пильтун // Тр. СахНИРО. – 2002. – Т. 4. – С. 277–283.
7. Саматов А.Д., **Лабай В.С.**, Мотылькова И.В. и др. Краткая характеристика водной биоты оз. Тунайча (Южный Сахалин) в летний период // Тр. СахНИРО. – 2002. – Т. 4. – С. 258–269.
8. **Лабай В.С.** Фауна высших раков (Crustacea, Malacostraca) пресных и солоноватых вод острова Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин. Материалы международного сахалинского проекта. Часть 2. – Владивосток: Дальнаука, 2005. – С. 64–87.
9. **Лабай В.С.** *Sternomoera yezoensis* Ueno, 1933 (Crustacea, Amphipoda) – новый для России вид из пресных вод южного Сахалина // Тр. СахНИРО. – 2003. – Т. 5. – С. 99–105.
10. Печенева Н.В., **Лабай В.С.** Макрозообентос лагунного озера Изменчивое (юго-восточный Сахалин) // Тр. СахНИРО. – 2006. – Т. 8. – С. 67–88.
11. **Лабай В.С.**, Чижиков С. О. Сравнительный анализ параметров роста некоторых крупных двустворчатых моллюсков (*Bivalvia*) из пресных и солоноватых вод о. Сахалин // Тр. СахНИРО. – 2008. – Т. 10. – С. 147–156.
12. **Лабай В.С.** Зоогеографический очерк фауны высших раков (Crustacea Malacostraca) пресных и солоноватых вод острова Сахалин // Тр. СахНИРО. – 2011. – Т. 12 – С. 131–151.
13. **Лабай В.С.** Состав и распределение макрозообентоса в озере Невское (остров Сахалин) // Труды СахНИРО. – 2011. – Т. 12 – С. 1–15.
14. **Labay V.S.** 5.4. Conservation biology of freshwater decapods in Sakhalin and Kuril Islands // Crayfishes, shrimps and crabs. 2011. Printed in Japan. 419–434. [In Japanese]
15. **Лабай В.С.**, Даирова Д.С., Заварзин Д.С. и др. Исследования пресноводных экосистем лабораторией гидробиологии СахНИРО // Тр. СахНИРО. – 2012. – Т. 13. – С. 152–160.
16. **Лабай В.С.**, Заварзин Д.С., Коновалова Н.В. и др. Результаты комплексного исследования планктона и бентоса лагун южного Сахалина // Тр. СахНИРО. – 2013. – Т. 14. – С. 153–179.
17. **Лабай В.С.**, Даирова Д.С., Курилова Н.В., Шпилько Т.С. Макробентос залива Байкал (остров Сахалин) // Тр. СахНИРО. – 2013. – Т. 14. – С. 211–236.
18. T. Kawai, Gi-Sik Min, E. Baravanshchikov, **V. Labay**, Hyun Sook Ko. 15. Asia // Freshwater crayfish : a global overview. – Boca Raton : CRC Press, Taylor & Francis Group, 2016. – Pp. 313–368.

Опубликованы также 13 тезисов докладов на конференциях.