

УДК 591.524.11(282.257.6.05)

МАКРОЗООБЕНТОС ЭСТУАРИЯ РЕКИ СУСУЯ (ОСТРОВ САХАЛИН): II. ДОННЫЕ СООБЩЕСТВА И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ КЛЮЧЕВЫХ ВИДОВ

© 2025 г. В. С. Лабай, Е. С. Корнеев, Е. В. Абрамова, О. Н. Березова,
А. И. Водопьянова, К. М. Костюченко, О. Б. Шарлай, Т. С. Шпилько

Сахалинский филиал ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии» (СахНИРО), Южно-Сахалинск, Российская Федерация

E-mail: v.labaj@yandex.ru

Поступила в редакцию 09.10.2023; после доработки 28.04.2024;
принята к публикации 12.08.2025.

Сообщества макрозообентоса и их характеристики в эстуариях рек острова Сахалин изучены недостаточно. В большинстве коротких рек Сахалина состав донных сообществ сильно ограничен по сравнению с таковым эстуариев других рек Дальнего Востока России. В сентябре 2022 г. обследован эстуарий реки Сусуя — полноразмерный по сравнению с эстуариями малых рек острова. Цель работы — описать основные закономерности распределения донных сообществ, их структуры, ключевых видов и трофических характеристик макрозообентоса вдоль градиента солёности в полноразмерном эстуарии реки Сусуя на острове Сахалин. Методами кластерного и ординационного анализа выделены донные сообщества эстуария. Описаны основные сообщества и трофическая характеристика, особенности распределения ключевых видов макрозообентоса вдоль русла эстуария реки Сусуя. Приведены главные закономерности распределения сообществ макрозообентоса, ключевых видов и трофических группировок в эстуарии реки Сусуя. Выделены 11 сообществ макрозообентоса, объединённых в пять типов: сообщество переката, ограничивающего эстуарий сверху, сообщества δ-хорогалинной зоны, сообщества средне-эстуарной олигогалинной зоны, сообщества нижеэстуарной полигалинно-мезогалинной зоны и сообщество устья реки. Сообщество уреза воды локализовано в устье реки и полигалинно-мезогалинной зоне. Основные сообщества эстуария реки Сусуя — *Corbicula japonica*, *Macoma balthica* и *Fluviocingula nipponica* + *Macoma balthica*. Основными факторами среды, влияющими на распределение ключевых видов макрозообентоса, являются солёность воды и — в меньшей степени — глубина. Тип грунта не выступает как определяющий фактор.

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

Особенности гидрологических характеристик эстуариев как зон смешения пресной речной и морской воды с выделением полигалинных, мезогалинных (солонатоводных) и олигогалинных (опреснённых) частей [Аладин, 1988; Аладин, Плотников, 2013; Хлебович, 1974, 1989] определяют смену ключевых видов макробентоса и развитие там уникальных донных сообществ. Процессы лавинной седиментации взвешенного и растворённого минерального и органического вещества в зоне действия «маргинального фильтра» приводят к частой смене на ограниченном пространстве эстуария трофических группировок бентоса [Лисицын, 1994]. По этой же причине экосистемы эстуариев отличаются повышенной продуктивностью [Колпаков, 2018, Сафьянов, 1987].

Сообщества макрозообентоса и их характеристики в эстуариях рек острова Сахалин изучены недостаточно [Водотоки острова Сахалин, 2015; Лабай и др., 2022]. В наиболее исследованном эстуарии, эстуарии реки Мануй, типичном для большинства небольших рек острова Сахалин, состав донных сообществ сильно ограничен по сравнению с таковым эстуариев других рек Дальнего Востока России [Лабай и др., 2022].

В сентябре 2022 г. был изучен эстуарий реки Сусуя — полноразмерный по сравнению с эстуариями малых рек острова. Материалы этого исследования легли в основу данной работы.

Цель работы — описать основные закономерности распределения донных сообществ, их структуры, ключевых видов и трофических характеристик макрозообентоса вдоль градиента солёности в полноразмерном эстуарии реки Сусуя на острове Сахалин.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Методы отбора и обработки проб макрозообентоса, а также объём собранных данных описаны нами ранее [Лабай и др., 2024].

Для выделения донных сообществ и для ординационных построений как мера обилия видов использован показатель Q (кал·м⁻²·ч⁻¹), который эквивалентен энергетическим затратам всех особей i -го вида на дыхание [Виленкин, Виленина, 1979]:

$$Q = k \cdot B_i^{0,75} \cdot N_i^{0,25},$$

где B_i (г·м⁻²) и N_i (экз·м⁻²) — удельная биомасса и плотность i -го вида на 1 м² соответственно.

Коэффициент k принимается для Polychaeta равным 0,178; для Oligochaeta — 0,115; для Gastropoda — 0,126; для Bivalvia — 0,089; для Amphipoda — 0,302; для Cumacea, Isopoda, Mysida и Decapoda — 0,133; для Diptera — 0,189; для Agnatha — 0,115 [Алимов и др., 2013; Голубков, 2000].

Кластеризация бентических станций при описании сообществ донных гидробионтов проведена по индексу сходства, введённому Я. Чекановским [Czekanowski, 1909; Sørensen, 1948]:

$$C_{1,2} = 2 \sum (MIN_{x_{1i}, x_{2i}}) / (\sum x_{1i} + \sum x_{2i}),$$

где x_{1i} и x_{2i} — величина обилия i -го вида (Q) на условных станциях 1 и 2 соответственно.

Бентические станции объединяли в сообщество при значении индекса выше 40 %. Это значение соответствует условию, что биомасса или Q вида-доминанта составляет не менее 10 % общей при частоте встречаемости 100 %. Кластеризацию исходных матриц выполняли методом невзвешенных парно-групповых средних (unweighted pair group method with arithmetic mean) [Дюран, Одделл, 1977].

Для описания донных сообществ использованы следующие параметры: число видов (S), удельная численность (плотность) (N , экз·м⁻²), биомасса (B , г·м⁻²), относительная численность вида (N , % общей численности макрозообентоса), относительная биомасса вида (B , % общей биомассы макрозообентоса), частота встречаемости (ЧВ, %). Структура сообществ описана с применением индекса плотности [Броцкая, Зенкевич, 1939] или коэффициента относительности [Кузнецов, 1963]:

$$КО = B \cdot ЧВ,$$

где B — относительная биомасса (%) или Q (%);

ЧВ — частота встречаемости (%).

При структуризации сообществ учитывали долю каждого вида (формы) в средней общей биомассе макрозообентоса, ЧВ и КО. Вид считали доминирующим, если значение КО находилось

в интервале от 1000 до 10 000. Донные сообщества названы по доминирующим видам.

Описание основных закономерностей распределения бентоса выполнено с применением ординационных графов, построенных методом главных компонент [Калинина, Соловьев, 2003] в программе Statistica v. 8.

Для сравнительных процедур использованы индекс видового разнообразия (энтропийный индекс) Шеннона (I , бит·вид⁻¹) [Shannon, 1948; Shannon, Weaver, 1949], отдельно для плотности (I_N) и биомассы (I_B), и АВС-метод (abundance/biomass comparison method) [Warwick, 1986] по АВС-индексу [Meire, Dereu, 1990].

Тип питания отдельных видов макрозообентоса определён по литературным данным [Извекова, 1980; Константинов, 1959; Kanaya et al., 2008; Macdonald et al., 2010; Nielsen et al., 1995; Riisgård, 1991; Toba, Sato, 2013; Vedel, Riisgård, 1993]. По типу питания применена номенклатура наименований: Br — макроизмельчитель; De — грунтоед; Dt — собирающий детритофаг; Gr — скобильщик; Pr — хищник; Sc — падальщик; Sp — сосущий паразит; Su — сестонофаг (фильтратор). Для некоторых видов характерно совмещение нескольких типов питания, что отражено в смешанной характеристике, например Dt, Br, Sc, или Dt, Su, или De, Su.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Основные сообщества. В соответствии с дендрограммой сходства бентических станций выделены 8 кластеров (при условии объединения ст. 34 с кластером 29–14) и 3 отдельных станции, сопоставимых с донными сообществами (рис. 1).

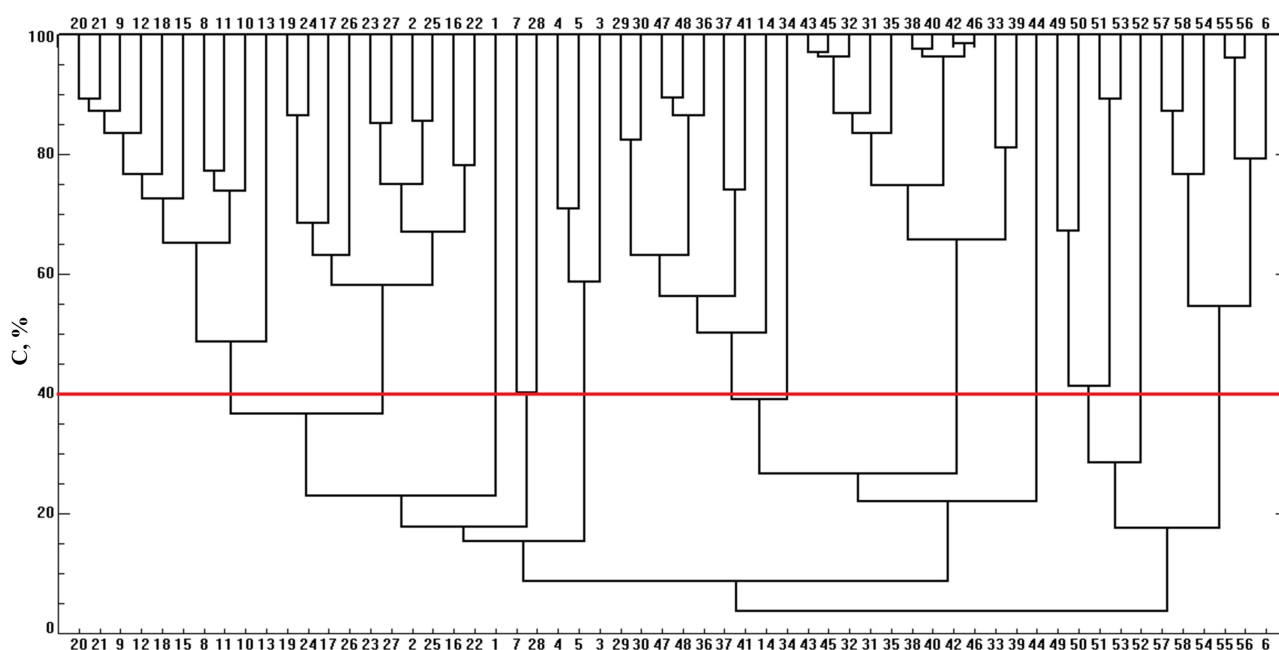


Рис. 1. Дендрограмма ценотического сходства станций макрозообентоса

Fig. 1. Dendrogram of the similarity for macrozoobenthos sampled at various stations

Кластер 4, 5, 3, (6) выделяет донное сообщество с доминированием кистеносного прибрежного краба *Hemigrapsus takanoi* Asakura & Watanabe, 2005 (74,5 % общей биомассы). Субдоминантами в этом сообществе выступают гастропода *Fluviocingula nipponica* Kuroda & Habe, 1954 и двустворчатый моллюск *Macoma balthica* (Linnaeus, 1758) (совместно 10,4 % общей биомассы). Сообщество локализовано в полигалинной устьевой зоне (табл. 1, рис. 2). Нижнеэстуарной полигалинно-мезогалинной зоне соответствует второй кластер, 20, 21, 9, 12, 18, 15, 8, 11, 10, 13,

идентифицированный как сообщество *Fluviocingula nipponica* + *Macoma balthica* (на долю преобладающих видов приходится 79,5 % общей биомассы). В нём в качестве субдоминант выступают полихеты *Hediste japonica* (Izuka, 1908) и Capitellidae indet. (совместно 4,7 % общей биомассы). Сообщество локализовано в прибрежных зарослях zostеры — субстрата для гастропод *F. nipponica*. Оба сообщества являются скорее прибрежными, чем эстуарными: преобладающие в них виды массовы на прибрежных мелководьях Южного Сахалина [Голиков и др., 1985].

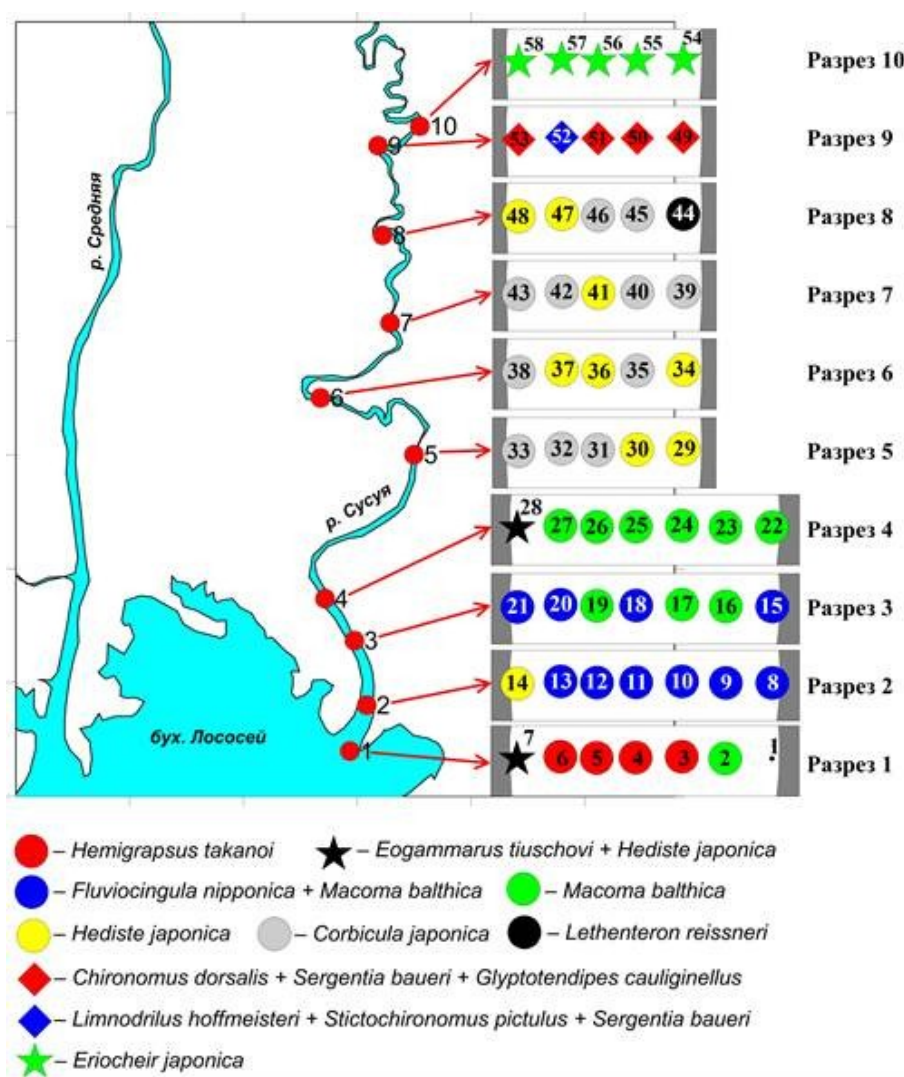


Рис. 2. Распределение сообществ макробентоса в эстуарии реки Сусуя

Fig. 2. Location of the major macrobenthic communities in the Susuya River estuary

Разрез 4 в нижней части эстуария, полностью заполненной мезогалинными водами, оккупирует сообщество *Macoma balthica*, которое выделено по кластеру 19, 24, 17, 26, 23, 27, 2, 25, 16, 22 (см. рис. 2). Это сообщество частично проникает на разрез 3, также оно выявлено на литорали устьевого разреза. Доминирующий вид формирует 84,4 % общей биомассы. Ещё 5,5 % приходится на долю субдоминант — гастроподы *F. nipponica* и полихеты *H. japonica*. Описываемое сообщество типично для солоноватых и морских лагун острова Сахалин, иногда его регистрируют в морском побережье [Голиков и др., 1985; Кафанов и др., 2003; Лабай, 2009; Лабай и др., 2016]. В речных эстуариях острова оно отмечено впервые.

Таблица 1. Показатели обилия макробентоса донных сообществ эстуария реки Суэя
Table 1. Indicators of macrobenthic abundance in bottom communities of the Susuya River estuary

Параметр	Сообщество (по доминанту)										
	—	<i>Eogammarus tiuschovi</i> + <i>Hediste japonica</i>	<i>Hemigrapsus takanoi</i>	<i>Fluviocingula nipponica</i> + <i>Macoma balthica</i>	<i>Macoma balthica</i>	<i>Hediste japonica</i>	<i>Corbicula japonica</i>	<i>Lethenteron reissneri</i>	<i>Chironomus dorsalis</i> + <i>Sergentia baueri</i> + <i>Glyptotendipes cauliginellus</i>	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> + <i>Stictochironomus pictulus</i> + <i>Sergentia baueri</i>	<i>Eriocheir japonica</i>
Номера станций	1	7, 28	4, 5, 3, 6	20, 21, 9, 12, 18, 15, 8, 11, 10, 13	19, 24, 17, 26, 23, 27, 2, 25, 16, 22	29, 30, 47, 48, 36, 37, 41, 14, 34	43, 45, 32, 31, 35, 38, 40, 42, 46, 33, 39	44	49, 50, 51, 53	52	57, 58, 54, 55, 56
Глубина, м	0,12	0,15–0,4	0,25–0,75	0,1–2	0,5–2,1	0,15–2	0,25–1,8	0,2	0,3–1,6	1,3	0,08–0,15
Тип грунта	мелкий песок, чёрный и серый ил	от алевроита до гальки с песком	мелкий песок с примесью алевроита и гальки	чёрный ил, часто с примесью алевроита и мелкого песка	чёрный ил	чёрный ил, алевроит, песок, глина, галька	крупный песок, галька, ил	чёрный ил	алевроит, детрит	алевроит, детрит	галька, гравий, песок
Солёность, PSU	15,2	15,2–24,8	15,2–22,3	18,1–21,7	21,7–25	3,8–11,7	0,6–11,7	0,6	0,1	0,1	0,1
Биотоп	устье	устье, нижняя часть эстуария (урез воды)	устье	нижняя часть эстуария	нижняя часть эстуария	средняя часть эстуария	средняя часть эстуария	верхняя часть эстуария	верхняя часть эстуария	верхняя часть эстуария	верхняя часть эстуария, перекат
Число видов (S)	12	19	27	27	27	23	24	11	12	7	20
Удельная числен- ность (N), экз.·м ⁻²	350	1870 ± 243	419 ± 57	5745 ± 776	2134 ± 297	1253 ± 163	1206 ± 134	1787	2940 ± 334	2040	3529 ± 336
Биомасса (B), г·м ⁻²	0,145	3,27 ± 0,42	6,25 ± 0,98	41,9 ± 4,88	35,1 ± 4,41	17,0 ± 2,69	357 ± 62,6	149,6	3,08 ± 0,293	1,051	23,4 ± 2,78
Биомасса (B) доминанты, %	—	58,4	74,5	79,5	88,4	24,8	98,7	88,4	86,2	77,5	91,7
Биомасса (B) отдельных групп, %	OI	0	0,1	0	0,1	0,5	0,02	0,03	0,6	6,0	37,7
	Po	16,3	25,4	1,8	5,0	2,6	26,2	0,8	9,4	0,5	7,4
	Ga	23,3	7,6	11,4	59,6	7,5	11,4	0,3	0	0	0
	Bi	28,5	0,2	5,5	25,8	88,8	37,7	98,7	0	0	0,002
	Am	9,8	44,9	2,2	1,4	0,3	0,4	0,02	0	0	0,4
	Is	2,1	5,5	0,7	0,4	0,04	0,9	0,04	0	0	0,003
	My	0	1,9	0,01	0,5	0,01	0,3	0,002	0	0,6	0,02
	De	0	13,8	78,3	7,2	0,1	22,4	0,2	1,0	0	91,7
	Di	0	0,1	0	0,003	0,01	0,1	0,01	0,6	93,0	54,9
I, бит·вид ⁻¹	I _N	0,64	1,72	2,20	1,75	1,91	1,86	1,92	1,32	1,40	1,46
	I _B	2,15	1,87	1,12	1,47	0,57	1,65	0,09	0,45	1,40	1,59
I _{ABC} , %	17,9	5,8	33,2	14,6	22,6	13,5	19,0	31,2	15,4	7,7	11,8

Примечание: OI — Oligochaeta; Po — Polychaeta; Ga — Gastropoda; Bi — Bivalvia; Am — Amphipoda; Is — Isopoda; My — Mysida; De — Decapoda; Di — Diptera; Ag — Agnatha.

Note: OI, Oligochaeta; Po, Polychaeta; Ga, Gastropoda; Bi, Bivalvia; Am, Amphipoda; Is, Isopoda; My, Mysida; De, Decapoda; Di, Diptera; Ag, Agnatha.

Сообщество *Eogammarus tiuschovi* (Derzhavin, 1927) + *Hediste japonica* отмечено на литоральных ст. 7 и 28 в устье и на нижнем участке эстуария (см. рис. 2). При доле доминирующих видов в 58,4 % общей биомассы это сообщество характеризуется длинным списком субдоминант (6 видов, 38,3 % общей биомассы), среди которых песчаный шримс *Crangon amurensis* Bražnikov, 1907, изопода *Gnorimosphaeroma ovatum* (Gurjanova, 1933), амфипода *Ampithoe lacertosa* Spence Bate, 1858, мизиды *Neomysis awatschensis* (Brandt, 1851), полихета Capitellidae indet. и гастропода *Assiminea lutea* A. Adams, 1861. На ст. 1, также входящей в суперкластер станций устья — нижнего участка эстуария, доминирующие виды не выделены.

На разрезах 5–8 среднеэстуарной зоны локализовано всего два донных сообщества (см. рис. 2). Первое из них выделено по кластеру 29, 30, 47, 48, 36, 37, 41, 14, 34. В сообществе доминируют полихеты *H. japonica* (24,8 %). Близкое сообщество с преобладанием этого же вида полихет типично для эстуариев рек острова Сахалин [Водотоки острова Сахалин, 2015; Лабай и др., 2022], но в эстуарии реки Сусуя описываемое сообщество кардинально отличается по структуре. В список субдоминант здесь входят двустворчатый моллюск *Corbicula japonica* Prime, 1864, краб-привидение *Deiratonotus cristatum* (De Man, 1895) и гастропода *As. lutea* (совместно 65,8 % общей биомассы). Данное сообщество отмечено во всём диапазоне обследованной глубины, от литорали до фарватера, преимущественно на мелкозернистых песках и илах. Определяющий фактор в его распространении — солёность воды, которая находится в интервале между α - и δ -хорогалинными границами. Второе сообщество ассоциируется с кластером 43, 45, 32, 31, 35, 38, 40, 42, 46, 33, 39 и характеризуется доминированием двустворчатого моллюска *C. japonica* (98,7 % общей биомассы), а также отсутствием субдоминант. Оно локализовано в интервале глубины 0,25–1,8 м преимущественно на крупном песке с галькой и илом. Данное сообщество типично для олигогалинных участков лагун и лагунных озёр острова Сахалин, Японии и Приморья, где существует при оптимуме солёности воды от 1,2 до 2,5 PSU [Водная биота озера Тунайча, 2016; Водоёмы острова Сахалин, 2014; Кафанов и др., 2003; Явнов, Раков, 2002; Baba et al., 1999]. В речных эстуариях острова Сахалин и Дальнего Востока в целом этот вид обитает в широком диапазоне солёности от почти 0 (практически пресная вода) до 18 PSU [Водотоки острова Сахалин, 2015; Явнов, Раков, 2002]. В эстуарии реки Сусуя корбикула характеризуется первым типом распределения по солёности — в олигогалинной среднеэстуарной зоне.

На ст. 44 в среднеэстуарной олигогалинной зоне у берега отмечено доминирование мидии *Lethenteron reissneri* (Dybowski, 1869). Данное сообщество — локальное — типично для олигогалинной части эстуариев рек острова Сахалин [Лабай и др., 2022].

Резкая смена облика донных сообществ наблюдается в δ -хорогалинной зоне, на разрезе 9. Здесь локализованы два сообщества с преобладанием хирономид и олигохет. Основным является сообщество *Chironomus dorsalis* Meigen, 1818 + *Sergentia baueri* Wulker, Kiknadze & Kerkis, 1999 + *Glyptotendipes cauliginellus* (Kieffer, 1913), занимающее большую часть плёса от уреза воды до глубины 1,6 м на детрито-алевритовых грунтах при скорости течения в момент съёмки $0,01 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$ и ниже. В отличие от описанных выше сообществ, где основную роль играли моллюски, полихеты и десятиногие раки, здесь превалируют двукрылые (см. табл. 1). При доле доминирующих видов хирономид в 86,2 % общей биомассы это сообщество характеризуется небольшим списком субдоминант (3 вида, 10,3 % общей биомассы), включающим олигохету *Limnodrilus hoffmeisteri* f. *typica* Claparede, 1862 и хирономид *Trissopelopia longimana* (Staeger, 1839) и *Paratendipes albianus* (Meigen, 1804). Второе сообщество, *Limnodrilus hoffmeisteri* + *Stictochironomus pictulus* (Meigen, 1830) + *Sergentia baueri*, отмечено на фарватере на глубине 1,3 м на алевритах с детритом. В этом сообществе доля олигохет возрастает до 37,7 % общей биомассы, а доля хирономид составляет 54,9 %. Вклад доминирующих видов в общую биомассу — 77,5 %. Три вида субдоминант формируют ещё 22,3 % интегральной биомассы — хирономиды *Gl. cauliginellus*

и *P. albimanus*, а также полихета *H. japonica*. Общими характеристиками донных сообществ переходной δ -хорогалинной зоны являются высокая плотность (более 2000 экз. $\cdot$ м⁻²) при низкой биомассе (несколько г $\cdot$ м⁻²) и полидоминантность (по три доминирующих вида в каждом сообществе).

Необычное для нижней ритрали острова Сахалин донное сообщество с превалированием молодёжи японского мохнаторукого краба *Eriocheir japonica* (De Haan, 1835) отмечено на всех станциях на перекате, ограничивающем сверху эстуарий реки Сусуя (см. табл. 1). Данное сообщество является временным, что обусловлено жизненным циклом доминирующих на этом участке крабов *Er. japonica*. В Приморье их размножение происходит в солоноватой воде эстуариев при солёности от 5 до 27 PSU с мая по август; развитие планктонных личинок и оседание мальков на дно регистрируют в этот же период в прилегающем морском побережье; миграция ювенилов вверх по реке приходится на август — октябрь [Колпаков, Семенькова, 2012]. Концентрация молодёжи японского мохнаторукого краба на первом снизу перекате в реке Сусуя, следовательно, вписывается в жизненный цикл этого вида. Перед началом зимы подростки крабы покинут перекат, что приведёт к смене донных сообществ.

Сообщество *Eriocheir japonica*, вероятно, регистрируют на перекате в конце лета — начале осени. В нём, как и ниже по течению, основу плотности формируют олигохеты и двукрылые (49,7 и 45,6 % соответственно), а основу биомассы (91,7 %) — десятиногие раки, представленные только доминирующим видом. Два вида субдоминант — олигохета *L. hoffmeisteri* и хирономида *St. pictulus* — формируют ещё 6,4 % общей биомассы.

В целом в пределах эстуария реки Сусуя выделяются пять типов донных сообществ: сообщество переката, ограничивающего эстуарий сверху (*Eriocheir japonica*), сообщества δ -хорогалинной зоны (*Chironomus dorsalis* + *Sergentia baueri* + *Glyptotendipes cauliginellus* и *Limnodrilus hoffmeisteri* + *Stictochironomus pictulus* + *Sergentia baueri*), сообщества среднеэстуарной олигогалинной зоны (*Corbicula japonica*, *Hediste japonica* и *Lethenteron reissneri*), сообщества нижеэстуарной полигалинно-мезогалинной зоны (*Fluviocingula nipponica* + *Macoma balthica* и *Macoma balthica*) и сообщество устья реки (*Hemigrapsus takanoi*). Сообщество уреза воды (*Eogammarus tiuschovi* + *Hediste japonica*) оккупирует устье реки и полигалинную зону. Тип и расположение сообществ в пределах эстуария определяются режимом солёности и типом грунта (последний — для сообществ верхнеэстуарной пресноводной зоны).

Зафиксированы высокие значения индекса видового разнообразия по плотности в сообществах, локализованных в устье, в полигалинно-мезогалинной и олигогалинной зонах (1,72–2,20 бит $\cdot$ вид⁻¹). В сообществах, расположенных выше по течению, в зоне δ -хорогалиникума при солёности от 0,08 до 1,6 PSU, отмечено значительное снижение I_N , до 1,32–1,46 бит $\cdot$ вид⁻¹. Данное явление обусловлено тем, что в сообществах δ -хорогалинной зоны нарушается принцип энтропийности с равномерным распределением показателя по видам и формируется выраженная структурированность внутри сообщества по плотности, когда 62–92 % приходится на 1–3 доминирующих вида.

Высокие значения индекса видового разнообразия по биомассе отмечены для полидоминантных сообществ (*Eogammarus tiuschovi* + *Hediste japonica*, *Fluviocingula nipponica* + *Macoma balthica*, *Chironomus dorsalis* + *Sergentia baueri* + *Glyptotendipes cauliginellus* и *Limnodrilus hoffmeisteri* + *Stictochironomus pictulus* + *Sergentia baueri*) и для сообществ с низкой относительной биомассой доминирующего вида (*Hediste japonica* и сообщество без названия). По-видимому, они локализованы на участках, переходных к ядрам выделенных по солёности зон.

По ABC-показателю выявлены несколько пиков, приходящихся на сообщества с превалированием крупноразмерных видов, независимо от солёности: *Hemigrapsus takanoi*, *Macoma balthica*, *Corbicula japonica* и *Lethenteron reissneri* (от 19 до 33,2 %). По сути, ABC-показатель

маркирует типичные сообщества эстуария, соответствующие ядрам устьевой, полигалинно-мезогалинной и олигогалинной зон. Динамика индекса видового разнообразия по биомассе находится в противофазе с динамикой АВС-показателя.

С помощью ординационного анализа по методу главных компонент постанционной структуры макробентоса в области действия трёх ключевых независимых факторов, на долю которых совместно приходится 58,9 % дисперсии, выделены четыре основных совокупности станций (рис. 3). Компактный выдел, объединяющий ст. 29–33, 35, 38–40, 42, 43, 45 и 46, характеризуется доминированием двустворчатого моллюска *C. japonica* и ассоциируется с одноимённым сообществом, описанным выше. Вторая совокупность — ст. 2, 13, 16, 17, 19 и 22–27 — включает станции, относящиеся к сообществу *Macoma balthica*. Ст. 1, 6, 8–12, 14, 15, 18, 20 и 21 близки к набору станций для сообщества *Fluviocingula nipponica* + *Macoma balthica*. Прочие станции, на которых локализованы остальные донные сообщества, концентрируются в близкой к нулевым значениям координат области и не подчиняются ключевым обнаруженным закономерностям. Полученная картина подтверждает выделение основных сообществ бентоса в олигогалинной, мезогалинной и полигалинной зонах эстуария, находящихся под воздействием меняющейся солёности при приливотливно-отливных явлениях.

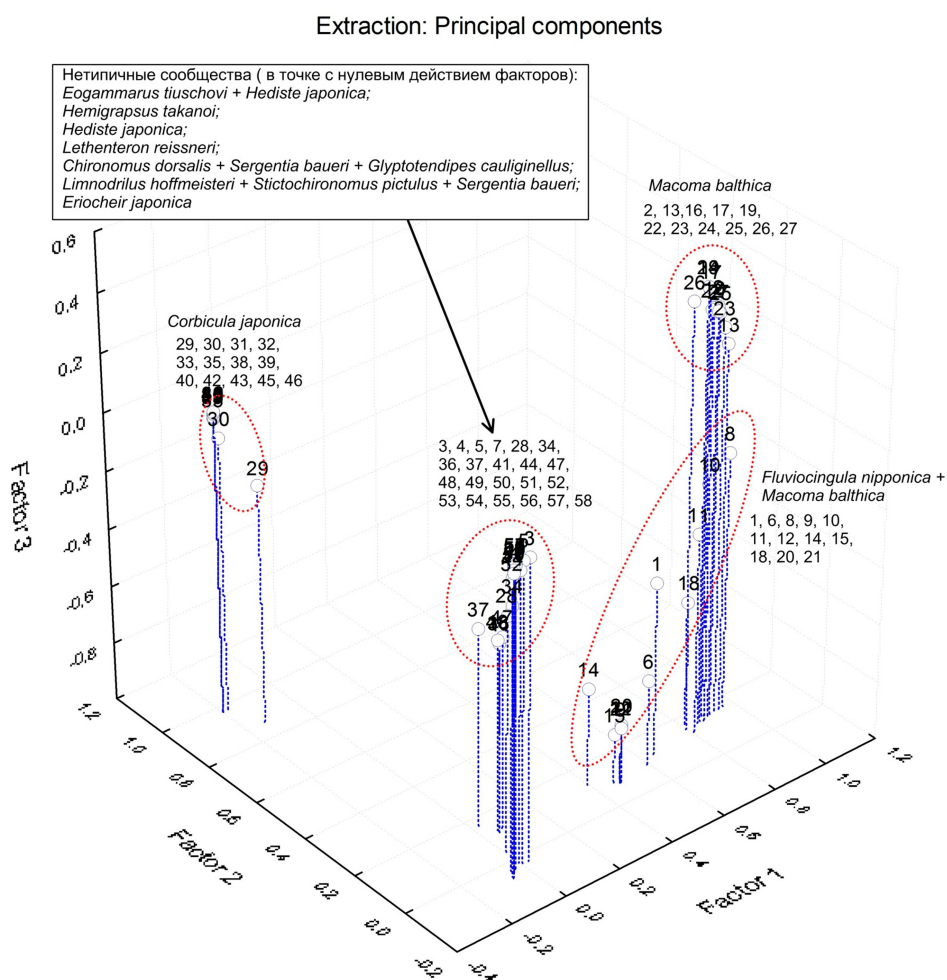


Рис. 3. 3D-ординация станций бентоса методом главных компонент

Fig. 3. Principal components analysis (3D ordination) for benthic stations

Соответствие распределения ключевых видов макрозообентоса основным факторам среды показано на рис. 4.

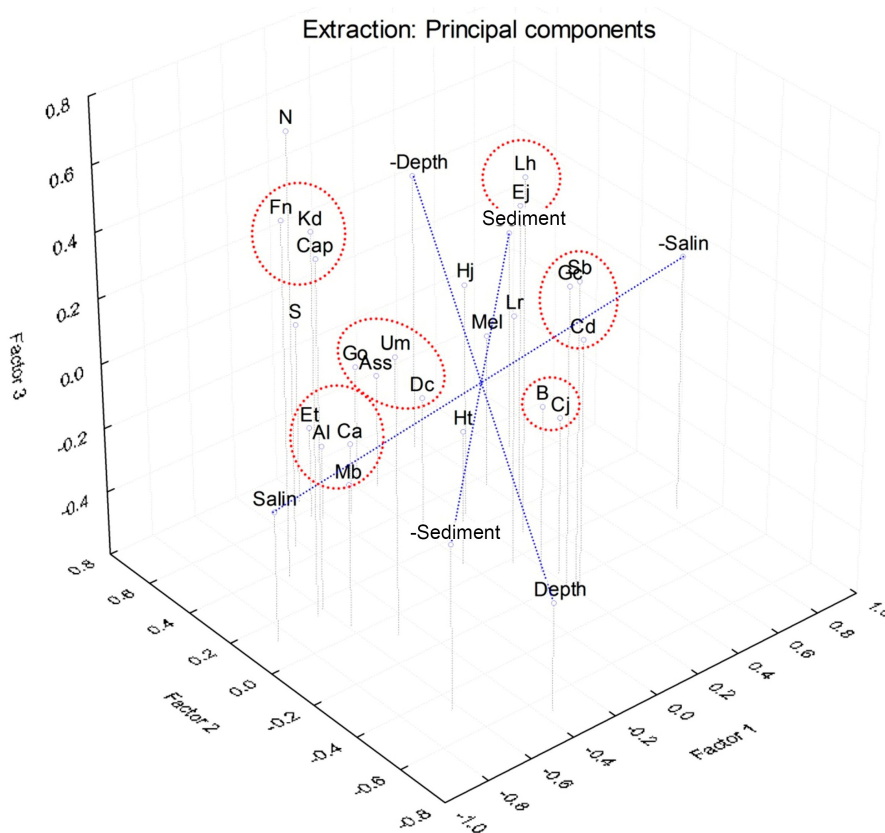


Рис. 4. 3D-ординация массовых видов макробентоса, показателей его обилия и известных факторов среды методом главных компонент. Hj — *Hediste japonica*; Cap — Capitellidae; Lh — *Limnodrilus hoffmeisteri*; Fn — *Fluviocingula nipponica*; Ass — *Assiminea lutea*; Mb — *Macoma balthica*; Cj — *Corbicula japonica*; Et — *Eogammarus tiuschovi*; Kd — *Kamaka derzhavini*; Mel — *Melita shimizui* / *Melita* sp.; Al — *Ampithoe lacertosa*; Go — *Gnorimosphaeroma ovatum*; Ej — *Eriocheir japonica*; Ht — *Hemigrapsus takanoi*; Ca — *Crangon amurensis*; Dc — *Deiratonotus cristatum*; Um — *Upogebia major*; Cd — *Chironomus dorsalis*; Sb — *Sergentia baueri*; Gc — *Glyptotendipes cauliginellus*; Lr — *Lethenteron reissneri*. Salin — солёность воды; depth — глубина; sediment — тип грунта; S — количество видов; N — плотность; B — биомасса

Fig. 4. Principal components analysis (3D ordination) for macrozoobenthic species abundance and biomass and for environmental parameters. Hj, *Hediste japonica*; Cap, Capitellidae; Lh, *Limnodrilus hoffmeisteri*; Fn, *Fluviocingula nipponica*; Ass, *Assiminea lutea*; Mb, *Macoma balthica*; Cj, *Corbicula japonica*; Et, *Eogammarus tiuschovi*; Kd, *Kamaka derzhavini*; Mel, *Melita shimizui* / *Melita* sp.; Al, *Ampithoe lacertosa*; Go, *Gnorimosphaeroma ovatum*; Ej, *Eriocheir japonica*; Ht, *Hemigrapsus takanoi*; Ca, *Crangon amurensis*; Dc, *Deiratonotus cristatum*; Um, *Upogebia major*; Cd, *Chironomus dorsalis*; Sb, *Sergentia baueri*; Gc, *Glyptotendipes cauliginellus*; Lr, *Lethenteron reissneri*. Salin, water salinity; depth, depth studied; sediment, sediment type; S, number of species; N, density; B, biomass

Распределение биомассы большинства видов, как и следовало ожидать, определяется фактором солёности. Отдельную совокупность в положительной области действия этого фактора (рост биомассы видов с увеличением значений солёности) формируют виды полигалинно-мезогалинной зоны — *M. balthica*, *E. tiuschovi*, *Am. lacertosa* и *Cr. amurensis* (рис. 5, 6). Вторую совокупность, также лежащую на отрезке влияния солёности в положительной области воздействия фактора, формируют виды, которые распространены в мезогалинных и олигогалинных водах, — *As. lutea*, *Gn. ovatum*, *D. cristatum* и *Upogebia major* (De Haan, 1841) (см. рис. 5, 6). Негативное отношение к росту солёности воды демонстрируют хирономиды *C. dorsalis*, *S. baueri* и *Gl. cauliginellus*, массовые в δ-хорогалинной зоне (см. рис. 6).

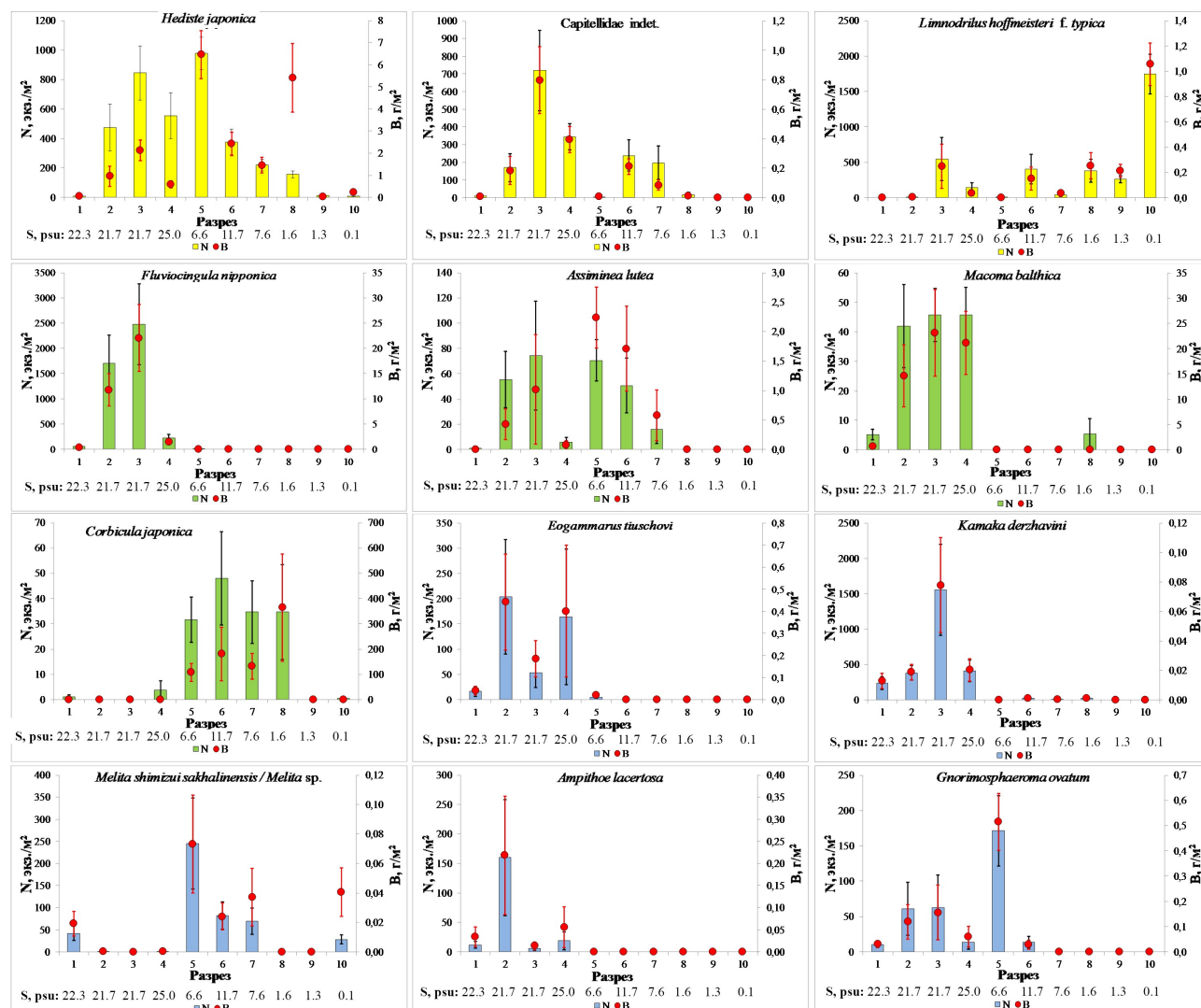


Рис. 5. Распределение массовых видов макрозообентоса вдоль эстуария реки Сусуя (Annelida — жёлтые; Mollusca — зелёные; Amphipoda — синие)

Fig. 5. Distribution of abundant macrozoobenthic species in the Susuya River estuary (Annelida, yellow; Mollusca, green; Amphipoda, blue)

Две группы видов находятся под влиянием сразу двух абиотических факторов — солёности и глубины. Первая группа, включающая массовые в устье реки и на прилежащих к нему разрезах виды полихет *Capitellidae*, гастроподу *F. nipponica* и амфиподу *Kamaka derzhavini* Gurjanova, 1951, показывает положительную связь с солёностью и отрицательную с глубиной, то есть биомасса этих видов растёт с увеличением солёности и уменьшением глубины (см. рис. 5). Вторая группа, представленная одним видом, *C. japonica*, демонстрирует противоположную зависимость — отрицательную связь с солёностью и положительную с глубиной (см. рис. 5).

Два вида — олигохета *L. hoffmeisteri* и краб *Er. japonica* — находятся далеко над плоскостью действия известных факторов среды. Оба широко распространены по эстуарию (см. рис. 5, 6). Для крабов такое распределение определяется биологическим показателем — особенностью жизненного цикла.

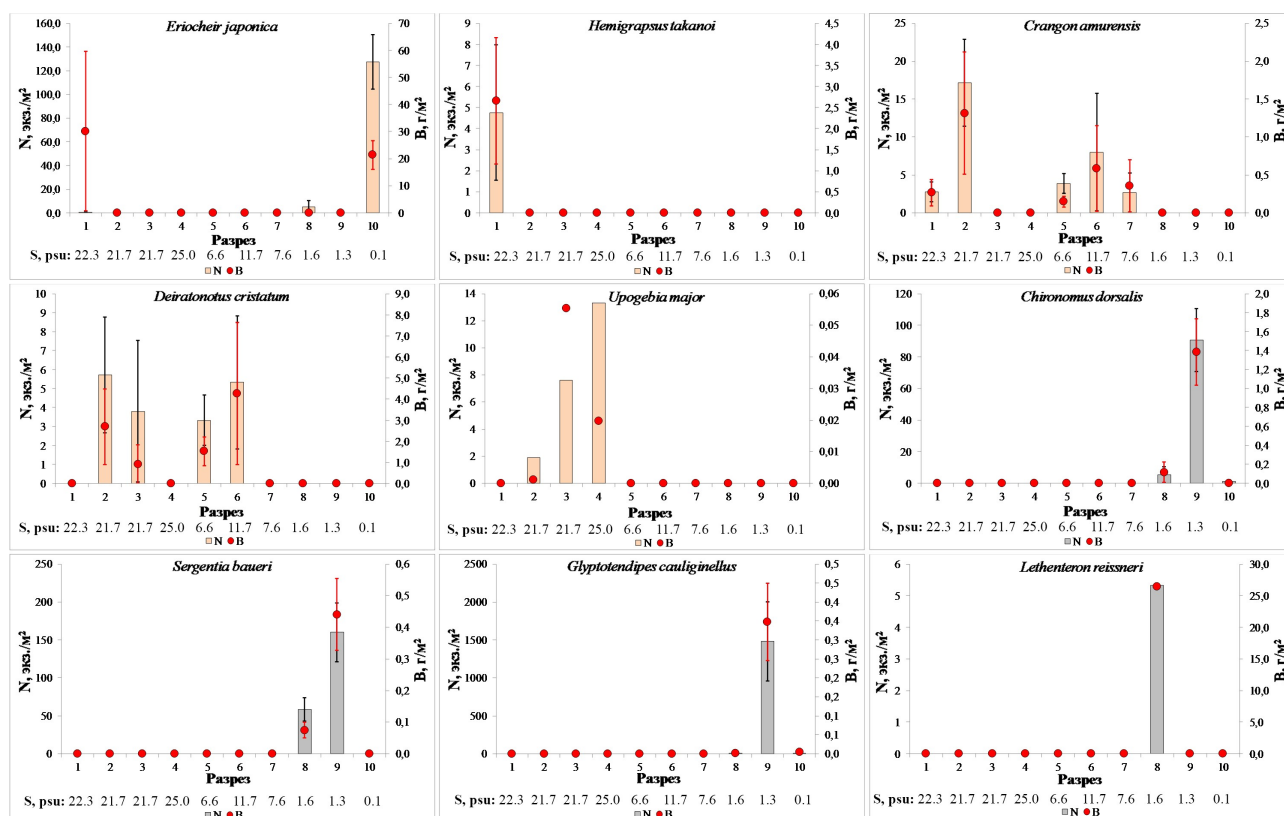


Рис. 6. Распределение массовых видов макрозообентоса вдоль эстуария реки Сусуя (Decapoda — светло-коричневый; Diptera — серый; Agnatha — серый)

Fig. 6. Distribution of abundant macrozoobenthic species in the Susuya River estuary (Decapoda, light brown; Diptera, grey; Agnatha, grey)

Прочие виды на 3D-плоте расположены близ центра осей (в области, близкой к нулевым значениям всех трёх ортогональных факторов). Следовательно, их распределение в эстуарии подчиняется иным закономерностям, нам неизвестным.

Трофическая характеристика. Всего несколько трофических групп из 11 обнаруженных формируют основу биомассы по отдельным разрезам (рис. 7). По представленности трофических групп весь эстуарий отчётливо разделяется на пять участков. Группа со смешанным типом питания — детритофаги, измельчители грубой органики и падальщики — доминирует в макрозообентосе на устьевом участке (94,9 % общей биомассы). Основу её биомассы формируют краб *H. takanoi* и взрослые особи *Er. japonica*, а также бокоплавы *E. tiuschovi* и *Eogammarus possjeticus* (Tzvetkova, 1967).

На протяжении 1,5 км от устья, на разрезах 2–4, наиболее значимыми трофическими группами являются собирающие детритофаги (46,6–82,6 % общей биомассы) и скоблильщики (5,9–45,1 %). Первые представлены двустворчатым моллюском *M. balthica* (41,2–80,7 %), полихетами Capitellidae, шримсом *Cr. amurensis*, бокоплавом *K. derzhavini*, изоподой *Gn. ovatum*, мизидой *N. awatschensis* и др. Скоблильщиками являются преимущественно эпифитные гастроподы *F. nipponica* (5,4–43,1 %) и *As. lutea*, амфипода *Am. lacertosa* и др.

Между разрезами 4 и 5 происходит очередная перестройка трофического облика макрозообентоса (см. рис. 7). На удалении от устья, в 3–7 км от него, на разрезах 5–8, основу биомассы формируют сестонофаги. Главным сестонофагом на этом участке эстуария является *C. japonica* (90,8–98,1 %). Резкий переход от одного типа

питания к другому соответствует положениям теории «маргинального фильтра» и средней за тёплый период позиции солёностного барьера в 5–9 PSU [Лисицын, 1994]. Выше по течению от этого солёностного барьера в воде отмечено большое количество взвешенного органического вещества, изымаемого сестонофагами; ниже барьера после процесса лавинной седиментации преобладает осаждённое на дно органическое вещество, доступное для детритофагов.

Выше олигогалинной зоны, в области действия δ -хорогалиникума, на разрезе 9, на плёсе, ведущая роль вновь переходит к детритофагам (87,5 % общей биомассы) при значительном вкладе грунтоедов (8,5 %). Основу биомассы детритофагов здесь формируют преимущественно хирономиды: *Ch. dorsalis*, *S. baueri*, *Gl. cauliginellus*, *P. albimanus*, *St. pictulus* и др. Грунтоеды представлены олигохетами *L. hoffmeisteri* и *Tubifex tubifex* (O. F. Müller, 1773).

В области речного переката, ограничивающего эстуарий сверху, трофическую структуру макрозообентоса определяет группа со смешанным типом питания — детритофаги, измельчители грубой органики и падальщики (92,0 % общей биомассы). Она представлена молодью краба *Er. japonica* (91,7 %) и амфиподой *Eogammarus kygi* (Derzhavin, 1923).

Все остальные трофические группы были малозначимы.

Заключение. В эстуарии реки Сусуя по распределению основных сообществ чётко выделяются пять зон: устьевая, нижеэстуарная полигалинно-мезогалинная, среднеэстуарная олигогалинная, верхнеэстуарная δ -хорогалинная и пресноводная.

Влияние солёности приводит к ограничению состава донных сообществ. С помощью кластерного анализа выделено 11 сообществ макрозообентоса, объединённых в пять типов: сообщество переката, ограничивающего эстуарий сверху (*Eriocheir japonica*), сообщества δ -хорогалинной зоны (*Chironomus dorsalis* + *Sergentia baueri* + *Glyptotendipes cauliginellus* и *Limnodrilus hoffmeisteri* + *Stictochironomus pictulus* + *Sergentia baueri*), сообщества среднеэстуарной олигогалинной зоны (*Corbicula japonica*, *Hediste japonica* и *Lethenteron reissneri*), сообщества нижеэстуарной полигалинно-мезогалинной зоны (*Fluviocingula nipponica* + *Macoma balthica* и *Macoma balthica*) и сообщество устья реки (*Hemigrapsus takanoi*). Сообщество уреза воды *Eogammarus tiuschovi* + *Hediste japonica* локализовано в устье реки и в полигалинно-мезогалинной зоне. Методами ординационного анализа сообщества *Corbicula japonica*, *Macoma balthica* и *Fluviocingula nipponica* + *Macoma balthica* идентифицируются как основные сообщества эстуария.

Основными факторами среды, влияющими на распределение ключевых видов макрозообентоса, выступают солёность воды и — в меньшей степени — глубина. Тип грунта не является определяющим фактором в зоне действия солёности.

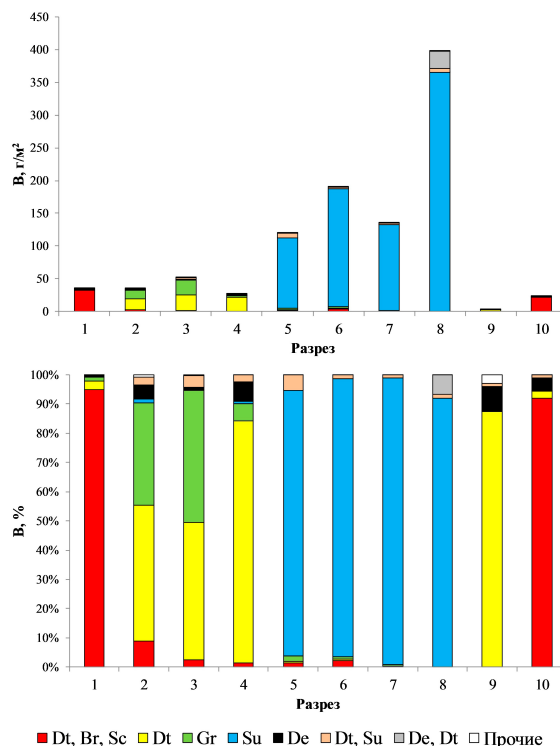


Рис. 7. Изменчивость биомассы (B , $\text{г}\cdot\text{м}^{-2}$) трофических групп макробентоса вдоль эстуария реки Сусуя (сокращения расшифрованы в примечании к табл. 1)

Fig. 7. Spatial distribution of the biomass (B , $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) of macrobenthic trophic groups across the Susuya River estuary (abbreviations are explained in the Table 1 note)

Разделение эстуария на пять зон наблюдается также по результатам анализа распределения трофических групп макробентоса. Основу биомассы макрозообентоса в устье реки формирует группа со смешанным типом питания — детритофаги, измельчители грубой органики и падальщики. В нижеэстуарной зоне наиболее значимыми трофическими группами являются собирающие детритофаги и скоблильщики. Сестонофаги определяют трофическую структуру среднеэстуарной олигогалинной зоны. В области действия δ -хорогалиникума ведущая роль вновь переходит к детритофагам при значительном вкладе грунтоедов. На речном перекате основу биомассы макробентоса формирует группа со смешанным типом питания — детритофаги, измельчители грубой органики и падальщики; она представлена молодью крабов и амфиподами.

Исследование не имело спонсорской поддержки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Аладин Н. В. Концепция относительности и множественности зон барьерных солёностей // *Журнал общей биологии*. 1988. Т. 49, № 6. С. 825–833. [Aladin N. V. The concept of relativity and plurality of barrier salinity zones. *Zhurnal obshchei biologii*, 1988, vol. 49, no. 6, pp. 825–833. (in Russ.)]
2. Аладин Н. В., Плотников И. С. Концепция относительности и множественности зон барьерных солёностей и формы существования гидросферы // *Труды Зоологического института РАН*. 2013. Т. 317, приложение S3. С. 7–21. [Aladin N. V., Plotnikov I. S. The concept of relativity and plurality of barrier salinity zones and forms of existence of the hydrosphere. *Trudy Zoologicheskogo instituta RAN*, 2013, vol. 317, suppl. S3, pp. 7–21. (in Russ.)]
3. Алимов А. Ф., Богатов В. В., Голубков С. М. *Продукционная гидробиология*. Санкт-Петербург : Наука, 2013. 339 с. [Alimov A. F., Bogatov V. V., Golubkov S. M. *Produktsionnaya gidrobiologiya*. Saint Petersburg : Nauka, 2013, 339 p. (in Russ.)]
4. Броцкая В. А., Зенкевич Л. А. Количественный учёт донной фауны Баренцева моря // *Труды ВНИРО*. 1939. Т. 4. С. 5–126. [Brotskaya V. A., Zenkevich L. A. Kolichestvennyi uchet donnoi fauny Barentseva morya. *Trudy VNIRO*, 1939, vol. 4, pp. 5–126. (in Russ.)]
5. Виленкин Б. Я., Виленкина М. Н. Дыхание водных беспозвоночных // *Итоги науки и техники. Серия «Зоология беспозвоночных»*. Москва : ВИНТИ АН СССР, 1979. Т. 6. 144 с. [Vilenkin B. Ya., Vilenkina M. N. Dykhanie vodnykh bespozvonochnykh. In: *Itogi nauki i tekhniki. Seriya "Zoologiya bespozvonochnykh"*. Moscow : VINITI AN SSSR, 1979, vol. 6, 144 p. (in Russ.)]
6. *Водная биота озера Тунайча (Южный Сахалин) и условия её существования* / ред. В. С. Лабай. Южно-Сахалинск : Сахалинский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, 2016. 240 с. [Water Biota of Tunaicha Lake (Southern Sakhalin) and Conditions of Its Dwelling / V. S. Labay (Ed.). Yuzhno-Sakhalinsk : Sakhalin Research Institute of Fisheries and Oceanography, 2016, 240 p. (in Russ.)]
7. *Водоёмы острова Сахалин: от лагун к озёрам* / В. С. Лабай, И. А. Атаманова, Д. С. Заварзин и др. ; [отв. ред. Г. В. Матюшков]. Южно-Сахалинск : Сахалинский областной краеведческий музей, 2014. 208 с. [Reservoirs of Sakhalin Island: From Lagoons to Lakes / V. S. Labay, I. A. Atamanova, D. S. Zavarzin, et al. ; [G. V. Matyushkov (Ed.)]. Yuzhno-Sakhalinsk : Sakhalinskii oblastnoi kraevedcheskii muzei, 2014, 208 p. (in Russ.)]
8. *Водотоки острова Сахалин: жизнь в текущей воде* / В. С. Лабай, Л. А. Живоглядова, А. В. Полтева и др. ; [отв. ред. Г. В. Матюшков]. Южно-Сахалинск : Сахалинский областной краеведческий музей, 2015. 236 с. [Watercourses of Sakhalin Island: Life in the Running Water / V. S. Labay, L. A. Zhivogljadova, A. V. Polteva, et al. ; [G. V. Matyushkov (Ed.)]. Yuzhno-Sakhalinsk : Sakhalinskii oblastnoi kraevedcheskii muzei, 2015, 236 p. (in Russ.)]
9. Голиков А. Н., Скарлато О. А., Табунков В. Д. Некоторые биоценозы верхних отделов шельфа Южного Сахалина и их распределение // *Биоценозы и фауна шельфа Южного Сахалина* : [сборник научных трудов] / отв. ред. А. Н. Голиков. Ленинград : Наука, Ленингр. отделение, 1985. С. 4–69. [Golikov A. N., Skarlato O. A., Tabunkov V. D. Nekotorye biotsenozы верхних отделов шельфа Южного Сахалина и их распределение // *Биоценозы и фауна шельфа Южного Сахалина* : [сборник научных трудов] / отв. ред. А. Н. Голиков. Ленинград : Наука, Ленингр. отделение, 1985. С. 4–69. [Golikov A. N., Skarlato O. A., Tabunkov V. D. Nekotorye biotsenozы

- verkhnikh otделov shel'fa Yuzhnogo Sakhalina i ikh raspredelenie. *Biotsenozy i fauna shel'fa Yuzhnogo Sakhalina* : [sbornik nauchnykh trudov] / A. N. Golikov (Ed.). Leningrad : Nauka, Leningr. otd-nie, 1985, pp. 4–69. (in Russ.)]
10. Голубков С. М. *Функциональная экология личинок амфибиотических насекомых* / ред. А. Ф. Алимов. Санкт-Петербург : Зоологический институт РАН, 2000. 294 с. (Труды Зоологического института ; т. 284). [Golubkov S. M. *Funktsional'naya ekologiya lichinok amfibiотических nasekomykh* / A. F. Alimov (Ed.) Saint Petersburg : Zoologicheskii institut RAN, 2000, 294 p. (Trudy Zoologicheskogo instituta ; vol. 284). (in Russ.)]
 11. Дюран Б., Оделл П. *Кластерный анализ* / пер. с англ. Е. З. Демиденко ; под ред. и с предисл. А. Я. Боярского. Москва : Статистика, 1977. 128 с. [Duran B. S., Odell P. L. *Cluster Analysis: A Survey* / transl. from Engl. by E. Z. Demidenko ; A. Ya. Boyarskii (Ed., Introd.). Moscow : Statistika, 1977, 128 p. (in Russ.)]
 12. Извекова Э. И. Питание хирономид // *Бентос Учинского водохранилища*. Москва : Наука, 1980. С. 72–101. (Труды Всесоюзного гидробиологического общества ; т. 23). [Izvekova E. I. Pitanie khironomid. In: *Bentos Uchinskogo vodokhranilishcha*. Moscow : Nauka, 1980, pp. 72–101. (Trudy Vsesoyuznogo gidrobiologicheskogo obshchestva ; vol. 23). (in Russ.)]
 13. Калинина В. Н., Соловьев В. И. *Введение в многомерный статистический анализ* : учебное пособие для студентов всех специальностей. Москва : Государственный университет управления, 2003. 66 с. [Kalinina V. N., Soloviev V. I. *Vvedenie v mnogomernyi statisticheskii analiz* : uchebnoe posobie dlya studentov vseh spetsial'nostei. Moscow : Gosudarstvennyi universitet upravleniya, 2003, 66 p. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/qirgcp>
 14. Кафанов А. И., Лабай В. С., Печенева Н. В. *Биота и сообщества макробентоса лагун Северо-Восточного Сахалина*. Южно-Сахалинск : СакНИРО, 2003. 175 с. [Kafanov A. I., Labay V. S., Pecheneva N. V. *Biota and Macrobenthic Communities of the Northeast Sakhalin Lagoons*. Yuzhno-Sakhalinsk : SakhNIRO, 2003, 175 p. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/qkmhzj>
 15. Колпаков Н. В. *Эстуарные экосистемы северо-западной части Японского моря: структурно-функциональная организация и биоресурсы* / Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр. Владивосток : ТИНРО-Центр, 2018. 428 с. [Kolpakov N. V. *Estuarnye ekosistemy severo-zapadnoi chasti Yaponskogo morya: strukturno-funktsional'naya organizatsiya i bioresursy* / Tikhookeanskii nauchno-issledovatel'skii rybokhozyaistvennyi tsentr. Vladivostok : TINRO-Tsentr, 2018, 428 p. (in Russ.)]
 16. Колпаков Н. В., Семенова Е. Г. *Японский мохнаторукий краб Приморья* / Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр. Владивосток : ТИНРО-Центр, 2012. 160 с. [Kolpakov N. V., Semenova E. G. *Japanese Mitten Crab of Primorye*. Vladivostok : TINRO-Centre, 2012, 160 p. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/xmwntf>
 17. Константинов А. С. Питание личинок хирономид и некоторые пути повышения кормности водоёмов // *Труды VI совещания по проблемам биологии внутренних вод*. Москва ; Ленинград : Изд-во АН СССР, 1959. С. 260–269. [Konstantinov A. S. Pitanie lichinok khironomid i nekotorye puti povysheniya kormnosti vodoemov. *Trudy VI soveshchaniya po problemam biologii vnutrennikh vod*. Moscow ; Leningrad : Izd-vo AN SSSR, 1959, pp. 260–269. (in Russ.)]
 18. Кузнецов А. П. *Фауна донных беспозвоночных прикамчатских вод Тихого океана и северных Курильских островов*. Москва : Изд-во АН СССР, 1963. 272 с. [Kuznetsov A. P. *Fauna donnykh bespozvonochnykh prikamchatskikh vod Tikhogo okeana i severnykh Kuril'skikh ostrovov*. Moscow : Izd-vo AN SSSR, 1963, 272 p. (in Russ.)]
 19. Лабай В. С. Реакция макрозообентоса лагунного озера Изменчивое (остров Сахалин) на прекращение водообмена с морем // *Биология моря*. 2009. Т. 35, № 3. С. 167–174. [Labay V. S. Response of macrozoobenthos of lagoon lake Izmenchivoye (Sakhalin Island) to the discontinuance of water exchange with the sea. *Biologiya morya*, 2009, vol. 35, no. 3, pp. 167–174. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/owkyiv>
 20. Лабай В. С., Корнеев Е. С., Абрамова Е. В., Березова О. Н., Водопьянова А. И., Костюченко К. М., Шарлай О. Б., Шпилько Т. С. Макрозообентос эстуария реки Сусуя (остров

- Сахалин): I. Гидрологическая характеристика эстуария, видовой состав и распределение макрозообентоса // *Морской биологический журнал*. 2024. Т. 9, № 4. С. 64–80. [Labay V., Korneev E., Abramova E., Berezova O., Vodop'janova A., Kostyuchenko K., Sharlay O., Shpilko T. Macrozoobenthos of the Susuya River estuary (Sakhalin Island): I. Hydrological characteristics of the estuary, species composition and distribution of macrozoobenthos. *Marine Biological Journal*, 2024, vol. 9, no. 4, pp. 64–80. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/afflnw>
21. Лабай В. С., Корнеев Е. С., Абрамова Е. В., Ушаков А. А., Ахмадеева Е. С. Макробентос эстуария типичной «лососёвой» реки острова Сахалин (на примере р. Мануй) // *Известия ТИНРО*. 2022. Т. 202, № 3. С. 640–660. [Labay V. S., Korneev E. S., Abramova E. V., Ushakov A. A., Akhmadeeva E. S. Macrozoobenthos in the estuary of a typical “salmon” river of Sakhalin Island (on example of the Manuy River). *Izvestiya TINRO*, 2022, vol. 202, no. 3, pp. 640–660. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2022-202-640-660>
 22. Лабай В. С., Курилова Н. В., Шпилко Т. С. Сезонная изменчивость макрозообентоса в лагуне с периодической связью с морем (озеро Птичье, Южный Сахалин) // *Зоологический журнал*. 2016. Т. 95, № 5. С. 524–539. [Labay V. S., Kurilova N. V., Shpilko T. S. Seasonal variability of macrozoobenthos in a lagoon with periodic connection to the sea (Lake Ptychje, Southern Sakhalin). *Zoologicheskii zhurnal*, 2016, vol. 95, no. 5, pp. 524–539. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.7868/S0044513416050068>
 23. Лисицын А. П. Маргинальный фильтр океанов // *Океанология*. 1994. Т. 34, № 5. С. 735–747. [Lisitsyn A. P. A marginal filter of the oceans. *Okeanologiya*, 1994, vol. 34, no. 5, pp. 735–747. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/yjgohj>
 24. Сафьянов Г. А. *Эстуарии*. Москва : Мысль, 1987. 189 с. [Saf'yanov G. A. *Estuarii*. Moscow : Mysl', 1987, 189 p. (in Russ.)]
 25. Хлебович В. В. *Критическая солёность биологических процессов*. Ленинград : Наука, 1974. 236 с. [Khlebovich V. V. *The Critical Salinity of Biological Processes*. Leningrad : Nauka, 1974, 236 p. (in Russ.)]
 26. Хлебович В. В. Критическая солёность и хориалиникум: современный анализ понятий // *Биология солоноватых вод*. Ленинград : ЗИН АН СССР, 1989. С. 5–11. (Труды Зоологического института АН СССР ; т. 196). [Khlebovich V. V. Kriticheskaya solenost' i khorogalinikum: sovremennyi analiz ponyatii. In: *Biologiya solonovatykh vod*. Leningrad : ZIN AN SSSR, 1989, pp. 5–11. (Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR ; vol. 196). (in Russ.)]
 27. Явнов С. В., Раков П. В. *Корбикула*. Владивосток : ТИНРО-Центр, 2002. 145 с. [Yavnov S. V., Rakov P. V. *Korbikula*. Vladivostok : TINRO-Tsentr, 2002, 145 p. (in Russ.)]
 28. Baba K., Tada M., Kawajiri T., Kuwahara Y. Effects of temperature and salinity on spawning of the brackish water bivalve *Corbicula japonica* in Lake Abashiri, Hokkaido, Japan. *Marine Ecology Progress Series*, 1999, vol. 180, pp. 213–221. <https://doi.org/10.3354/meps180213>
 29. Czekanowski J. Zur differential Diagnose der Neandertalgruppe. *Korrespondenzblatt der Deutschen Gesellschaft für Anthropologie, Ethnologie und Urgeschichte*, 1909, Bd 40, S. 44–47.
 30. Kanaya G., Takagi Sh., Kikuchi E. Spatial dietary variations in *Laternula marilina* (Bivalva) and *Hediste* spp. (Polychaeta) along environmental gradients in two brackish lagoons. *Marine Ecology Progress Series*, 2008, vol. 359, pp. 133–144. <https://doi.org/10.3354/meps07356>
 31. Macdonald T. A., Burd B. J., Macdonald V. I., van Roodselaar A. Taxonomic and feeding guild classification for the marine benthic macroinvertebrates of the Strait of Georgia, British Columbia. *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2010, no. 2874, 63 p.
 32. Meire P. M., Dereu J. Use of the abundance/biomass comparison method for detecting environmental stress: Some considerations based on intertidal macrozoobenthos and bird communities. *Journal of Applied Ecology*, 1990, vol. 27, no. 1, pp. 210–223. <https://doi.org/10.2307/2403579>
 33. Nielsen A. M., Eriksen N. T., Iversen J. J. L., Riisgård H. U. Feeding, growth and respiration in the polychaetes *Nereis diversicolor* (facultative filter-feeder) and *N. virens* (omnivorous) – a comparative study. *Marine Ecology Progress Series*, 1995, vol. 125, pp. 149–158. <https://doi.org/10.3354/meps125149>

34. Riisgård H. U. Suspension feeding in the polychaete *Nereis diversicolor*. *Marine Ecology Progress Series*, 1991, vol. 70, pp. 29–37. <https://doi.org/10.3354/meps070029>
35. Sørensen T. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. *Biologiske Skrifter/Kongelige Danske Videnskabernes Selskab*, 1948, Bd 5, no. 4, S. 1–34.
36. Shannon C. E. A mathematical theory of communication. *Bell System Technical Journal*, 1948, vol. 27, iss. 3, pp. 379–423. <https://doi.org/10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x>
37. Shannon C. E., Weaver W. *The Mathematical Theory of Communication*. Vol. 1. Urbana, IL : University of Illinois Press, 1949, 117 p.
38. Toba Y., Sato M. Filter-feeding behavior of three Asian *Hediste* species (Polychaeta: Nereididae). *Plankton and Benthos Research*, 2013, vol. 8, iss. 4, pp. 159–165. <https://doi.org/10.3800/pbr.8.159>
39. Vedel A., Riisgård H. U. Filter-feeding in the polychaete *Nereis diversicolor*: Growth and bioenergetics. *Marine Ecology Progress Series*, 1993, vol. 100, pp. 145–152. <https://doi.org/10.3354/meps100145>
40. Warwick R. M. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities. *Marine Biology*, 1986, vol. 92, iss. 4, pp. 557–562. <https://doi.org/10.1007/BF00392515>

MACROZOOBENTHOS OF THE SUSUYA RIVER ESTUARY (SAKHALIN ISLAND): II. BOTTOM COMMUNITIES AND DISTRIBUTION OF KEY SPECIES

**V. Labay, E. Korneev, E. Abramova, O. Berezova, A. Vodop'janova,
K. Kostyuchenko, O. Sharlay, and T. Shpilko**

Sakhalin Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (SakhNIRO),
Yuzhno-Sakhalinsk, Russian Federation
E-mail: v.labaj@yandex.ru

Communities of macrozoobenthos and their characteristics in river estuaries of Sakhalin Island have not been studied properly. The composition of bottom communities in most estuaries of short rivers on the island is very limited in contrast with that of estuaries of other rivers in the Russian Far East. The Susuya River estuary – a full-sized one compared to estuaries of small rivers of the island – was surveyed in September 2022. The aim of the work is to describe major patterns of distribution of bottom communities, their structure, key species, and trophic characteristics of macrozoobenthos along the salinity gradient in the full-size Susuya River estuary on Sakhalin Island. Bottom communities of the estuary were identified by cluster and ordination analysis. The main communities, trophic characteristics, and distribution features of key macrozoobenthic species along the Susuya River estuary are described. Data on major patterns of distribution of macrozoobenthic communities, key species, and trophic groupings in the Susuya River estuary are provided. In total, 11 communities of macrozoobenthos were identified and united into five types: a community of the riffle separating the estuary from above, communities of the δ -chorohaline zone, communities of the middle estuary oligohaline zone, communities of the lower estuary polyhaline–mesohaline zone, and a community of the river mouth. The community of the water's edge is confined to the river mouth and to the polyhaline–mesohaline zone. The main communities of the estuary are *Corbicula japonica*, *Macoma balthica*, and *Fluviocingula nipponica* + *Macoma balthica*. Environmental factors most affecting the distribution of key macrozoobenthic species are the water salinity and, to a lesser extent, the depth. The type of sediment is not a determining factor.

Keywords: estuary, macrozoobenthos, bottom community, trophic characteristics, Sakhalin Island