

Пространственное распределение бентосных сообществ беспозвоночных животных в южной котловине озера Байкал

Л.С. Кравцова^{1, 3}, Т.Г. Потемкина¹, И.В. Механикова¹, Л.А. Ижболдина¹, Т.В. Акиншина², К.В. Варыханова²

¹ Лимнологический институт СО РАН, ул. Улан-Баторская, Иркутск, 3664033 Россия.

² Иркутский государственный университет, ул. Карла Маркса, 1, Иркутск, 664000 Россия.

³ e-mail: lk@lin.irk.ru

РЕЗЮМЕ: Исследовано распределение сообществ беспозвоночных животных в южной котловине Байкала с использованием метода главных компонент. Показано, что ведущими факторами в пространственном распределении сообществ, определяющими их видовое разнообразие и количественные показатели, являются геолого-геоморфологические особенности дна Байкала.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: сообщества беспозвоночных, факторы среды, Байкал.

Distribution of benthic communities of invertebrates in the southern basin of Lake Baikal

L.S. Kravtsova^{1, 3}, T.G. Potemkina¹, I.V. Mekhanikova¹, L.A. Izhboldina¹, T.A. Akinshina², K.V. Varykhanova²

¹ Limnological Institute SB RAS, Ulan-Batorskaya 3, Irkutsk 664033, Russia.

² Irkutsk State University, Karl Marx 1, Irkutsk 664000, Russia.

³ e-mail: lk@lin.irk.ru

ABSTRACT: The distribution of benthic invertebrate assemblages in the southern basin of Lake Baikal has been analysed using the method of principal components. The structure of invertebrate assemblages is strongly associated with geological and geomorphological irregularities the Lake Baikal bottom.

KEYWORDS: invertebrate assemblages, environmental factors, Lake Baikal.

Введение

Озеро Байкал — уникальный пресноводный водоем; по морфометрическим характеристикам, сложности геолого-геоморфо-

логического строения котловины, рельефа дна и другим параметрам он близок к морским экосистемам. Среди континентальных водоемов Байкал не имеет себе равных по многообразию форм животного и раститель-

ного мира. Видовое богатство фауны определяет состав и разнообразие сообществ. Известно, что влияние факторов среды на формирование бентосных сообществ в водоемах неоднозначно (Death, 1996; Hily, Jean, 1997; Shteiman et al., 1999; Kilgour et al., 2000 и др.). Специальных исследований воздействия абиотических факторов на пространственное распределение сообществ беспозвоночных пляжа Байкала, за исключением ассамблей двустворчатых моллюсков (Слугина и др., 1995, 1999) и сообществ беспозвоночных пляжа (Вейнберг, Камалтынов, 1998), в целом не проводилось. Исследования ландшафтов западного борта южной котловины Байкала показали, что донные подводные комплексы (ДПК) — пляж, мелководная терраса, склон, каньон различаются не только по геолого-геоморфологическим характеристикам, но и таким факторам среды, как волнение, скорость придонных течений, характер донных отложений и их подвижность (Карабанов, 1990). Различен и состав сообществ беспозвоночных животных, распространенных в пределах условных границ разных ДПК (Кравцова и др., 2003). В данном сообщении приведены результаты исследований особенностей пространственного распределения сообществ беспозвоночных животных в районе р. Утулик — р. Хара-Мурин с целью сравнения населения подводных ландшафтов восточного и западного бортов южной котловины Байкала.

Материал и методы

Материалом послужили количественные пробы бентоса (187), собранные в июле 1985 г. в районе р. Утулик — р. Хара-Мурин (восточный борт южной котловины Байкала) в зоне глубин от 0 до 300 м на разрезах, направленных перпендикулярно береговой линии (Рис. 1). В сборе проб непосредственное участие принимали первый автор и сотрудники НИИ биологии при Иркутском государственном университете. На фациях галечно-валунного материала (глубины 0–5 м) пробы отбирали водолазы из учетной рам-

ки площадью 0,1 м², на фациях песка, илистого песка, песчанистого ила и ила (глубины 5–300 м) дночерпателем Петерсена (S=0,025 м²). Пробы промывали через сачок из мельничного газа № 23 и фиксировали 4%-м формалином. При исследовании сообществ беспозвоночных животных использованы материалы по видовому составу доминирующих групп макрозообентоса: олигохет, амфипод, хирономид, моллюсков. Выделение и название сообществ беспозвоночных животных произведено по доминирующим по биомассе видам (Воробьев, 1949; Кравцова и др., 2003). Комплекс субдоминантных видов выделяли по индексу плотности (Броцкая, Зенкевич, 1939). Ценоотические группировки, представленные одной пробой, не рассматривали, но виды, встречающиеся в этих пробах, учтены при составлении видового списка данного района. Для характеристики структуры сообществ использовали показатель видового разнообразия Шеннона: $H = -\sum n_i/N \log_2(n_i/N)$, где n_i — оценка значимости каждого вида (биомасса, г/м²), N — сумма оценок значимости (сумма биомассы всех видов); H — видовое разнообразие по Шеннону; S — число видов (Одум, 1986). Пространственное распределение сообществ рассмотрено в пределах крупных геоморфологических единиц ландшафтов — донных подводных комплексов (ДПК) с учетом фациальной неоднородности дна. Подробное описание ландшафтов Байкала приводится в работе Карабанова (1990).

Влияние факторов среды на пространственное распределение сообществ оценивали по методу главных компонент. В качестве переменных использовали X_1 — биомассу (В, г/м²), X_2 — видовое α -разнообразие сообществ (Z_1 – Z_{38}) беспозвоночных животных и абиотические факторы среды: X_3 — геолого-геоморфологические особенности дна (пляж, мелководная терраса, склон, долина); X_4 — вдольбереговой перенос водных масс и взвешенного вещества; X_5 — высоту волн 1% обеспеченности (м); X_6 — скорость придонных течений

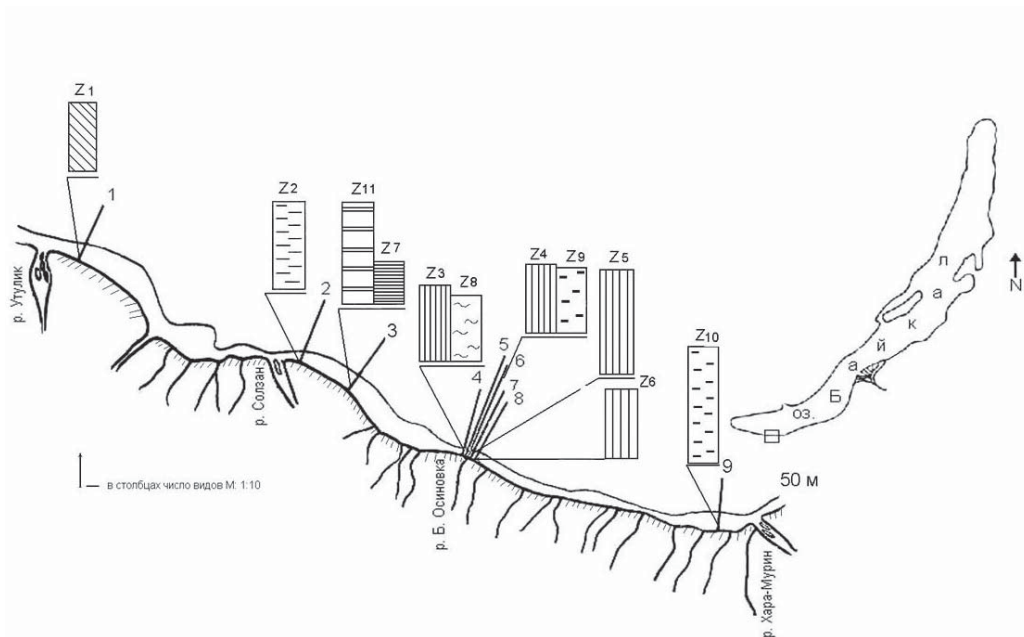


Рис. 1. Карта-схема расположения разрезов в районе р. Утулик — р. Хара-Мурын.

Номера разрезов, расположенных вдоль береговой линии на соответствующем расстоянии (в северо-восточном направлении) от устья р. Утулик: 1 — 1,2 км, 2 — 8,2 км, 3 — 10,2 км, 4 — 13,15 км, 5 — 13,2 км, 6 — 13,25 км, 7 — 13,3 км, 8 — 13,7 км, 9 — 21,2 км.

Номера сообществ беспозвоночных, распространенных на каменистых грунтах: Z1 — *N. bekmanae*, Z2 — *E. verrucosus*, Z3–Z6 — *O. decoratus*, Z7 — *Nais* sp., Z8 — *M. vortex*, Z9–Z10 — *C. amauronius*, Z11 — *G. fasciatus*.

Fig. 1. Scheme of transects in the region of the Rivers Utulik and Khara-Murine.

Numbers of transects located along the shoreline at a certain distance (towards north-east) from the mouth of the Utulik River: 1 — 1.2 km, 2 — 8.2 km, 3 — 10.2 km, 4 — 13.15 km, 5 — 13.2 km, 6 — 13.25 km, 7 — 13.3 km, 8 — 13.7 km, 9 — 21.2 km.

Numbers of invertebrates communities spread on the stones: Z1 — *N. bekmanae*, Z2 — *E. verrucosus*, Z3–Z6 — *O. decoratus*, Z7 — *Nais* sp., Z8 — *M. vortex*, Z9–Z10 — *C. amauronius*, Z11 — *G. fasciatus*.

(м/с); X_7 — глубину (м); X_8 — тип донных отложений (галька, валуны, песок, илистый песок, песчаный ил, ил). Для интерпретации экологического смысла компонент, а также взаимодействия сообществ с факторами среды использовали коэффициенты векторов, отражающие тесноту связи наблюдаемых переменных с главными компонентами. Значимыми считали коэффициенты близкие или выше ± 1 .

Для характеристики гидро-литодинамических факторов в прибрежной зоне между реками Утулик и Хара-Мурын использованы многолетние данные о распределении

ветра и волнения в течение навигационного периода. Анализ движения наносов при волнении проведен путем сравнения значений придонных скоростей потока со значениями скоростей движения наносов различной крупности (Кондратьев, 1953). Придонные скорости, действующие при волнении на частицы наносов в зоне трансформации волн, определялись на основе линейной теории волн как горизонтальные составляющие орбитальной скорости на дне под гребнем волны (Авдеева и др., 1981), а в зоне обрушения волн и прибойного потока по Леонтьеву (2001).

Таблица 1. Границы подвижности донных отложений в прибрежной зоне р. Утулик — р. Хара-Мурин (восточный борт южной котловины Байкала).
Table 1. Boundaries of mobility of bottom sediments in the near-shore zone — Rivers Utulik and Khara-Murin (the eastern slope of southern Lake Baikal).

Тип донных отложений	Глубина, м	
	1%	50%
Валуны, галька	0–3	0–0,7
Гравий: крупный средний мелкий	0–4	0–0,7
	0–(7–8)	0–1,5
	0–20	0–5
Песок: крупный средний мелкий	0–25	0–5
	0–30	0–(7–8)
	0–40	>12
Пылевато-илистые	>30 (выходит за пределы прибрежной зоны)	>12 (выходит за пределы прибрежной зоны)

Результаты

В районе р. Утулик — р. Хара-Мурин, протяженностью 25 км, средняя ширина прибрежной зоны ~ 0,37 км, площадь ~ 9,4 км², средний угол наклона дна ~ 5°. Стабильное воздействие на дно прибрежной зоны оказывают волны 50% обеспеченности высотой 0,6 м. Волны 1% обеспеченности высотой 1,5 м оказывают импульсивное воздействие на дно, при этом границы гидродинамических зон расположены: глубоководная — ниже 30 м; трансформации волн — 30–2,7 м; обрушения волн — 2,7–1,8 м; прибойного потока — менее 1,8 м. На ДПК мелководной террасы (зоны трансформации и обрушения волн) скорости придонных течений изменяются от 0,03 м/с до 1,23 м/с, а на ДПК пляжа (в полосе прибойного потока) — от 2,46 м/с до 0. Определенные области подвижности наносов (Табл. 1) в целом согласуются с реальным распределением донных отложений, хотя границы их мигрируют в зависимости от гидродинамической активности. Общая характеристика некоторых элементов подводных ландшафтов

(ДПК) и населяющих их сообществ беспозвоночных приведены в таблице 2. Всего в районе р. Утулик — р. Хара-Мурин зарегистрировано 19 сообществ беспозвоночных животных, биомасса их колеблется в пределах 1–26 г/м², а разнообразие — 2–4 бит. Анализ данных методом главных компонент показал, что полную вариабельность наблюдаемых переменных учитывают 7 компонент, на долю первых четырех приходится 87% (Табл. 3). Первая компонента характеризует распределение сообществ беспозвоночных в зависимости от высоты волн 1% обеспеченности, создающих скорости придонных течений, влияющих на подвижность наносов на глубинах до 30 м (Рис. 2). Сообщества (Z_{14} – Z_{38}) ДПК склона и долины (глубоководной зоны), не испытывающие воздействия волнения на дно, имеют положительные нагрузки на первую компоненту, а сообщества (Z_1 – Z_{13}) ДПК террасы и пляжа (мелководной зоны) — отрицательные (Рис. 3). Вторая компонента характеризует зависимость разнообразия отдельных сообществ от геоморфологических особенностей дна и типа донных отложений (см. Рис. 2, 3).

Таблица 2. Характеристика донных подводных комплексов южной котловины Байкала.
Table 2. Description of bottom underwater complexes of the southern basin of Lake Baikal.

ДПК	Западный борт	Восточный борт
Пляж	Преобладает (глубины 0–1,5 м) валунно-гравийно-галечный материал. Зона прибойного потока, максимальные скорости придонных течений до 5–7*м/с. Распространены водоросли <i>Ulothrix zonata</i> Kg., <i>Didymosphenia geminata</i> (Lyngb.) M. Schmidt, <i>Tetrasporopsis</i> sp. и сообщества беспозвоночных животных <i>Eulimnogammarus verrucosus</i> (Gerstf. 1858), <i>Propappus volki</i> Mich. 1915.	Преобладает (глубины 0–1,8 м) валунно-галечный материал. Зона прибойного потока, скорости придонных течений до 2,46 м/с. Распространены водоросли <i>Ulothrix zonata</i> Kg., <i>Didymosphenia geminata</i> (Lyngb.) M. Schmidt. и сообщества беспозвоночных животных <i>Nais bekmanae</i> Sok. 1962, <i>Nais</i> sp., <i>Eulimnogammarus verrucosus</i> (Gerstf. 1858), <i>Micruropus vortex</i> (Dyb. 1874), <i>Orthocladius decoratus</i> (Holmgr. 1869).
Мелководная терраса	Абразионная терраса (гл. 1,5–5 м) шириной 200 м, на отдельных участках 50–75 м. Преобладает крупнообломочный материал: галька, валуны, неокатанные обломки пород, в понижениях рельефа — песок. На внешнем крае террасы — выходы коренных пород, лишённые осадочного чехла. Зона трансформации и обрушения волн. Распространены водоросли <i>Tetraspora cylindrica</i> var. <i>bullosa</i> C. Meyer, <i>Draparnaldioides baicalensis</i> C. Meyer et Skabit., <i>D. pumila</i> C. Meyer et Skabit., <i>Stratonostoc verrucosum</i> (Vauch.) Elenk. и сообщества беспозвоночных: <i>Choanomphalus amauronius</i> Burg. 1860, <i>C. gerstfeldtianus</i> Ldh. 1909, <i>C. maacki</i> Gerstf. 1859, <i>Maackia herderiana</i> Ldh. 1909, <i>M. bithyniopsis</i> Ldh. 1909, <i>Brandtia latissima</i> (Dyb. 1874), <i>Baicalina bellicosa</i> Mart 1914.	Абразионно-аккумулятивная терраса (гл. 1,8–30 м) шириной в среднем 370 м. Широко распространены чистые и разной степени заиленности пески, ил, за исключением гл. 1,8–5 м, где преобладают валуны. Зона трансформации и обрушения волн, транзита тонких наносов вдоль берега и вглубь озера. Обитают водоросли <i>Tetraspora cylindrica</i> var. <i>bullosa</i> C. Meyer, <i>Draparnaldioides pilosa</i> C. Meyer et Skabit., <i>Cladophora compacta</i> Skabit., <i>C. floccosa</i> C. Meyer, <i>Stratonostoc verrucosum</i> (Vauch.) Elenk. и сообщества беспозвоночных <i>Gmelinoidea fasciatus</i> (Stebb. 1899), <i>Orthocladius decoratus</i> (Holmgr. 1869), <i>Euglesa granum</i> (Ldh. 1909), <i>Choanomphalus amauronius</i> Burg. 1860, <i>Pseudobaicalia pulla</i> (Dyb. 1875).
Склон	Угол наклона — 9–30°, в некоторых местах до 90°. Характеризуется ступенчатым строением, незначительным слоем рыхлых отложений (галька, гравий, дресва, щебень, песок). Верхняя граница проходит по линии перегиба мелководной террасы в подводный склон на гл. 5 м, нижняя — 800–1300*м. На глубинах 5–20 м встречаются водоросли <i>Cladophora floccosa</i> C. Meyer, <i>C. kursanovii</i> Skabit., <i>C. compacta</i> Skabit., <i>Stratonostoc verrucosum</i> (Vauch.) Elenk, сообщества беспозвоночных <i>Megalovalvata demersa</i> Ldh. 1909, <i>Baicalia carinata</i> W. Dyb. 1975, <i>Pseudobaicalia zachvatkini</i> Kozh. 1936, <i>Godlewskia g. godlewskii</i> (W. Dyb. 1875), <i>Kobeltocchlea martensiana</i> W. Dyb. 1875.	Средний угол наклона — 7–10°. В осадках преобладает песок разной степени заиленности, ил. Верхняя граница проходит на гл. 30 м, нижняя — 900–1100*м. Ближе к верхней границе склона встречаются водоросли <i>Chaetocladia microscopica</i> (C. Meyer), <i>Chaetomorpha curta</i> Skabit., <i>Myriophyllum spicatum</i> L. и сообщества беспозвоночных <i>Echiuropsis seidlitzii</i> (Dyb. 1874), <i>Lamprodrilus wagneri</i> Mich. 1914, <i>Stylodrilus crassus</i> (Isoss. 1962), Lumbriculidae gen. sp., Tubificidae gen. sp., <i>Maackia herderiana</i> Ldh. 1909, <i>Rhynchelmis brachicephala</i> Mich. 1901, зарегистрированные на глубинах от 30 м до 250 м.

Таблица 2 (продолжение).
Table 2 (continuing).

ДПК	Западный борт	Восточный борт
Каньон и долина	Каньон "Жилище" представляет собой узкую щелеобразную долину сбросового типа.** Угол наклона днища верховья — 10°, русла — 35–40°. Борга каньона из коренных кристаллических пород имеют крутизну 70–85°. Заполнен каньон илистыми осадками с грубым детритом (в верховье), песчаными с отдельными валунами (в русле). Преобладают абразионно-аккумулятивные процессы и транзит осадков по бортам и руслу.* Встречаются водоросли <i>Nitella flexilis</i> (L.), <i>Elodea canadensis</i> Mich., <i>Myriophyllum spicatum</i> L. и сообщества беспозвоночных <i>Lamprodrilus</i> sp. <i>Lumbriculidae</i> gen. sp., <i>Kobeltocochlea martensiana</i> W.Dyb. 1875.	Подводная долина расположена несколько западнее устья р. Б. Осиновки. Уклон днища (14°) долины (гл. до 5 м) незначительно отличается от уклона прилегающей территории (12°), поэтому верховье долины морфологически не вырисовывается. Угол наклона днища в русле на гл. 20 м — 3°, на гл. 100 м — 11°. Долина асимметрична, крутизна восточного борта — 30°, западного — 4–5°. В донных осадках преобладают средне- и мелкозернистые пески, песчанистые и пелитовые илы.*** Встречаются водоросли <i>Chaetocladia microscopica</i> (C. Meyer), <i>Chaetomorpha curta</i> Skabit, <i>Myriophyllum spicatum</i> L. и сообщества беспозвоночных <i>Lamprodrilus pygmaeus</i> Mich. 1902, <i>L. wagneri</i> Mich. 1901, <i>Stylodrilus cerepanovi</i> Sem. 1982, <i>Rhynchelmis brachicephala</i> Mich. 1901, <i>Lumbriculidae</i> gen. sp., <i>Echiuopus seidlitzii</i> (Dyb. 1874), <i>Euglesa granum</i> (Ldh. 1909).

Примечание. По данным (*) Карабанова (1990), (**) Карабанова, Фиалкова (1987) и (***) Агафонова, Камалтынова (1987).

Третья компонента показывает, что распределение сообществ зависит не только от геоморфологических особенностей дна, но и вдольберегового переноса водных масс и взвешенного вещества (см. Рис. 2, 3). Четвертая компонента характеризует вариабельность биомассы сообществ разных ДПК от типа донных отложений (см. Рис. 2, 3).

Обсуждение

Исследуемые сообщества беспозвоночных животных делятся на две большие группы: обитателей глубин свыше 30 м (ДПК склона и долины) и обитателей глубин до 30 м (ДПК пляжа и террасы). Одним из определяющих факторов в пространственном распределении сообществ беспозвоночных в районе р. Утулик — р. Хара-Мурин является волнение, воздействующее на дно в пределах условных границ ДПК.

На ДПК склона и долины глубоководной зоны обитают сообщества с доминированием олигохет *L. wagneri*, *L. pygmaeus*, *Lumbric-*

culidae gen.sp., *R. brachicephala*, *S. cerepanovi*, *S. crassus*, *Tubificidae* gen.sp., амфипод *M. parvulus*, *E. seidlitzii* и моллюсков *M. herderiana*, *E. granum*. Нагрузки их на первую главную компоненту, учитывающую основную долю вариабельности наблюдаемых переменных, положительны (см. Табл. 3, Рис. 2, 3). Сообщества *E. seidlitzii*, *L. wagneri*, *Lumbriculidae* gen.sp. и *R. brachicephala* встречаются как на ДПК склона, так и долины. В этих местообитаниях отсутствует физический барьер для взаимного проникновения беспозвоночных разных ДПК, так как крутизна западного борта долины невелика (см. Табл. 2). Волны 1% обеспеченности переносят пылевато-иловые наносы на глубины свыше 30 м (см. Табл. 1), в связи с этим в осадках ДПК склона и долины преобладают пески разной степени заиленности и илы (см. Табл. 2). Органическое вещество взвеси и донных отложений является источником питания для большинства бентосных беспозвоночных. Содержание его в грунтах южной котловины Байкала составляет 1,5–2,5% (Во-

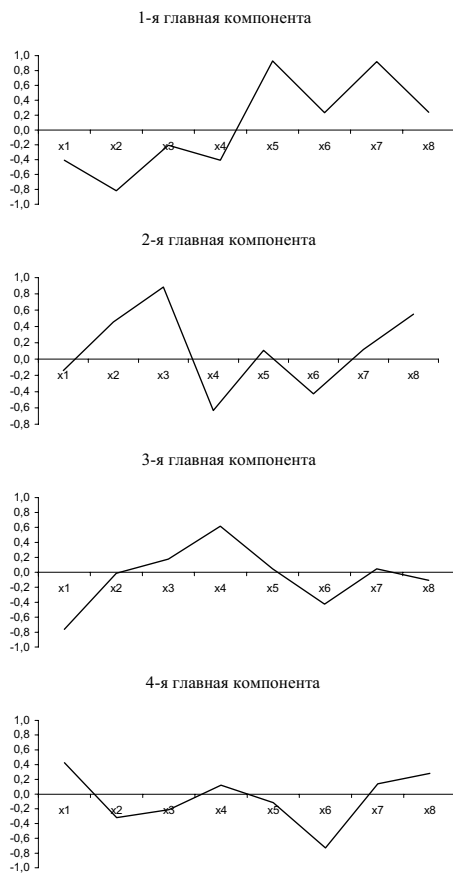


Рис. 2. Нагрузки на главные компоненты исходных переменных.

По оси абсцисс — переменные: X1 — биомасса и X2 — α -разнообразие сообществ (Z1–Z38) беспозвоночных животных; X3 — геолого-геоморфологические особенности донных подводных комплексов, X4 — вдольбереговой перенос водных масс и взвешенного вещества, X5 — высота волн 1% обеспеченности, X6 — скорость придонных течений, X7 — глубина, X8 — состав донных отложений. По оси ординат — показатели вклада каждой переменной X в общую вариабельность признаков.

Fig. 2. Loads on the principal components of original variables.

Variables: X1 — biomass and X2 — α -community diversity of invertebrates (Z1–Z38), X3 — geological and geomorphological characteristics of bottom underwater assemblages, X4 — alongshore transfer of water masses and suspended matter, X5 — wave height (1% of wave support), X6 — velocity of near-bottom currents, X7 — depth, and X8 — composition of bottom sediments as abscissas. Weight indices of each variable X for general character variability as ordinates.

тинцев и др., 1975). Генезис и степень минерализации органического вещества влияют на неоднородность пространственного распределения сообществ беспозвоночных, особенно в глубоководной зоне (Бекман, Мизандронцев, 1971). Сообщества ДПК склона и долины можно отнести к трансформаторам захороненного и незахороненного органического вещества (Черепанов, 1978), поступающего на дно за счет осаждения сестона — «лимнического снега» из диатомовых водорослей, пеллет зоопланктеров. Механизм седиментации органического вещества Байкала, а также диатомей рассмотрен в работах (Мизандронцев, 1983; Грачев и др., 1996). По нашим и литературным данным (Чекановская, 1962; Röpstorf et al., 2003) планктонные и бентосные диатомовые водоросли, наряду с детритом и мелкими беспозвоночными, являются основными компонентами пищи видов-эдификаторов перечисленных выше сообществ. На ДПК склона и долины преобладают сообщества с доминированием олигохет-грунтоедов (детритоедов, безвыборочно заглатывающих грунт). По мере перехода от глубоководной к периферической части водоема происходит изменение экологической зональности бентоса, а именно, замещение сообществ грунтоедов на детритоедов (Черепанов, 1978), а также фито- и сестонофагов.

На ДПК мелководной террасы и пляжа спектр сообществ беспозвоночных иной, чем на ДПК склона и долины (см. Табл. 2). Волны 1% обеспеченности формируют здесь течения способные переносить гравийные и песчаные отложения соответственно до глубин 20 м и 30 м (см. Табл. 1). Осадки представлены чистыми и илистыми песками и илами, распространение галечно-валунного материала ограничено 5-ти метровой изобатой. В пределах этих ДПК волнение, придонные течения, наличие осадков разной размерности (от валунов до илистых песков) и др. неоднозначно влияют на сообщества беспозвоночных. Большинство их имеет положительные нагрузки на ту или иную компоненты (2–4), характеризующие оставшуюся долю вариабельности наблюдаемых переменных (см.

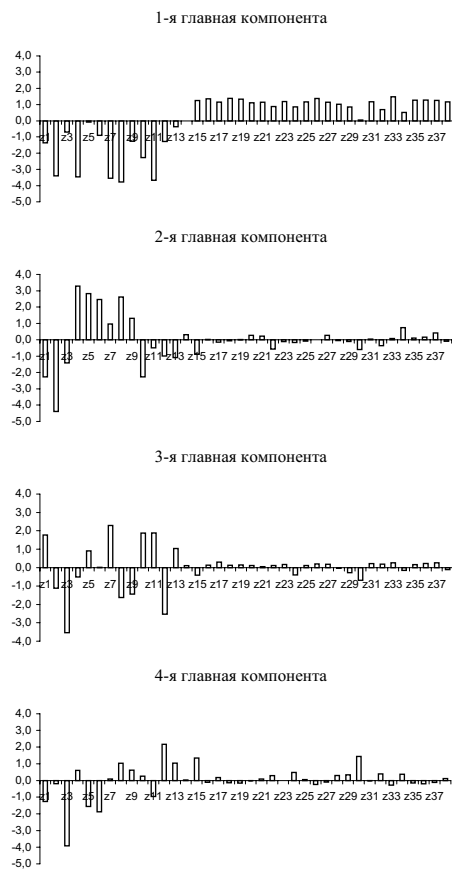


Табл. 3, Рис. 2, 3). Сообщества *P. pulla*, *E. granum* распространены на ДПК мелководной террасы на илистых песках на глубинах 12–15 м, где прослеживается воздействие волнения на дно, способствующее возникновению придонных течений с небольшими скоростями. Если для первого сообщества выделить какой-либо ведущий фактор, влияющий на распространение, не представляется возможным (значения коэффициентов векторов невелики), то для второго, наоборот. Для *E. granum* важны не только глубина, тип донных отложений, но и вдольбереговой перенос водных масс и взвешенного вещества (нагрузки на 3-ю и 4-ю компоненты положительны). Вид-эдификатор этого сообщества сестонофаг, распространение его контролируется придонными течениями со скоростями, превышающими 0,6

Рис. 3. Нагрузки на главные компоненты сообществ беспозвоночных животных, распространенных в районе р. Утулик — р. Хара-Мурин. По оси абсцисс — сообщества: Z1 — *N. bekmanae*, Z2 — *E. verrucosus*, Z3–Z6 — *O. decoratus*, Z7 — *Nais* sp., Z8 — *M. vortex*, Z9–Z10 — *C. amauronius*, Z11 — *G. fasciatus*, Z12–Z13 — *E. granum*, Z14 — *P. pulla*, Z15–Z21 — *L. wagneri*, Z22–Z27 — Lumbriculidae gen. sp., Z28–Z29 — *S. crassus*, Z30–Z31 — Tubificidae gen. sp., Z32 — *M. herderiana*, Z33 — *M. parvulus*, Z34 — *L. pygmaeus*, Z35–Z36 — *S. cerepanovi*, Z37 — *E. seidlitzii*, Z38 — *R. brachicephala*. По оси ординат — показатели вклада каждой переменной Z в общую вариабельность признаков.

Fig. 3. Loads on the principal components of invertebrate communities spread in the region of Rivers Utulik and Khara-Murin.

Variables — communities: Z1 — *N. bekmanae*, Z2 — *E. verrucosus*, Z3–Z6 — *O. decoratus*, Z7 — *Nais* sp., Z8 — *M. vortex*, Z9–Z10 — *C. amauronius*, Z11 — *G. fasciatus*, Z12–Z13 — *E. granum*, Z14 — *P. pulla*, Z15–Z21 — *L. wagneri*, Z22–Z27 — Lumbriculidae gen. sp., Z28–Z29 — *S. crassus*, Z30–Z31 — Tubificidae gen. sp., Z32 — *M. herderiana*, Z33 — *M. parvulus*, Z34 — *L. pygmaeus*, Z35–Z36 — *S. cerepanovi*, Z37 — *E. seidlitzii*, Z38 — *R. brachicephala* as abscissas. Weight indices of each variable Z for general character variability as ordinates.

см/с (Слугина и др., 1995). К тому же сообщество *E. granum* встречается на одном из бортов ДПК долины. Известно, что на повышениях рельефа дна размыв осадка преобладает над его осаждением и способствует процветанию сообществ сестонофагов (Соколова, 1986).

Сообщества *G. fasciatus*, *C. amauronius*, *O. decoratus* населяют валуны небольших глубин (2–5 м) ДПК мелководной террасы, где происходит постоянное движение тонких наносов (мелкий алеврит, пелит) как вдоль берега, так и вглубь озера, а грубообломочный материал (валуны, песок) заилен. Для них значимы такие факторы, как вдольбереговой перенос водных масс и взвешенного вещества, тип донных отложений (нагрузки на 3 и 4 компоненты положительны), а для последних двух — геолого-геоморфологические особенности дна. Вид-эдификатор *C. amauronius* питается планктонными и бентосными диатомовыми водорослями (Rörstorf et al., 2003), относится к фито-детритофагам собирателям, как и личинки хирономид *O. decoratus*. Но в отличие от со-

Таблица 3. Характеристика главных компонент.
Table 3. Characteristics of principal components.

Компонента	Собственное число	Доля вариабельности, %	Кумулятивная доля вариабельности, %
1	2,86	35,78	35,78
2	1,92	23,98	59,76
3	1,19	14,88	74,64
4	0,99	12,33	86,97
5	0,78	9,81	96,78
6	0,22	2,72	99,49
7	0,04	0,51	100,00

общества с доминированием хирономид, сообщество *C. amauronius* имеет отрицательную нагрузку на 3-ю компоненту. Вероятно, изменение структуры поля взвеси под влиянием речных вод Б. Осиновки и сильное заиление валунов создает неблагоприятные условия для его обитания вблизи устья. Личинки же *O. decoratus* обитают в р. Б. Осиновке. Вершина подводной долины морфологически не вырисовывается и не препятствует проникновению *O. decoratus* в Байкал из реки и, следовательно, формированию сообществ зообентоса с их доминированием на ДПК мелководной террасы и пляжа (см. Рис. 1). Причем, условия обитания для него на ДПК мелководной террасы более благоприятны, чем на ДПК пляжа. В полосе прибойного потока на распространение этого сообщества влияют какие-то другие скрытые факторы, не выявленные нами (нагрузки этого сообщества на все 4 компоненты отрицательны).

Сообщества *M. vortex*, *N. bekmanae*, *Nais* sp. населяют валуны ДПК пляжа, покрытые зелеными нитчатыми водорослями *U. zonata*, адаптированными к гидродинамически напряженным условиям (см. Рис. 1). Водоросли, с одной стороны, выполняют функцию «уловителей» не только минеральных, но и органических частиц взвеси, создавая запа-

сы пищевых ресурсов, с другой — убежища или укрытия для беспозвоночных от механического воздействия волн. Диатомеи, в массе развивающиеся на нитях *U. zonata* являются источником питания для большинства олигохет семейства Naididae, включая род *Nais* (Чекановская, 1962), а сами нити служат пищей амфиподам *M. vortex*. На ДПК пляжа обитает еще одно сообщество — *E. verrucosus*, нагрузки его на рассматриваемые компоненты отрицательны. Известно (Вейнберг, Камалтынов, 1998; Кравцова и др., 2003), что расселение вида-эдификатора этого сообщества тесно связано с плотностью упаковки донных отложений, концентрируется он в промежутках между крупной галькой и валунами. Очевидно, определяющим фактором в его распространении на ДПК пляжа является структурированность донных отложений.

Сообщества с доминированием одного и того же вида встречаются в пределах разных ДПК района р. Утулик — р. Хара-Мурин, а некоторые и у разных бортов южной котловины Байкала (см. Табл. 2). Несмотря на то, что в них доминирует один и тот же вид, их видовой состав различается. Коэффициент фаунистического сходства Серенсена комплексов субдоминантных видов этих сообществ невысок (11–46%). Различия их в разных местообитаниях выражаются в изменении спектра и количественных характеристик субдоминантов (Рис. 4). Аналогичные закономерности отмечены в сообществах Мирового океана. Сообщества, занимающие сходные биотопы в пределах одной биогеографической провинции или области по видовому составу далеко не тождественны не только в удаленных, но и в близких районах (Кусакин, 1977). По-видимому, в природе жесткие пространственно-временные границы у сообществ отсутствуют или «размыты» и можно говорить лишь о характерных или краевых зонах их обитания (Кравцова и др., 2003).

Озеро Байкал представляет собой физико-географическую область с тремя провинциями, двумя округами и 61 ландшафтом (Ка-

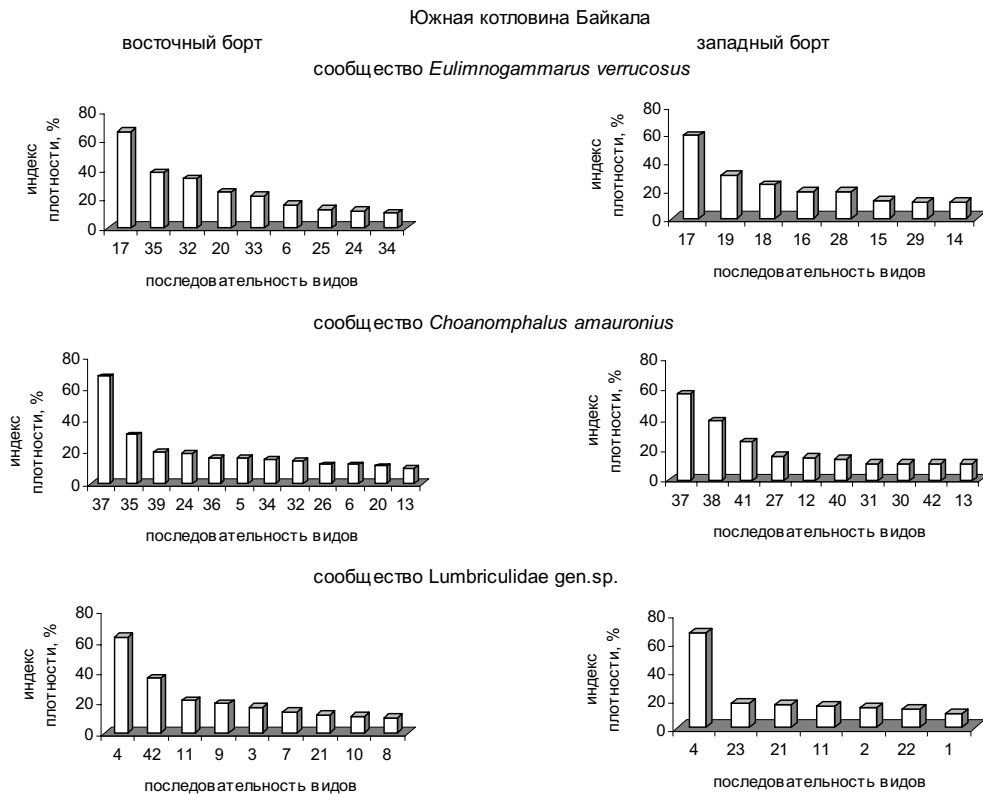


Рис. 4. Состав субдоминантных видов одноименных сообществ беспозвоночных, распространенных у восточного и западного бортов южной котловины Байкала.

По оси абсцисс номера таксонов. **Олигохеты:** 1 — *Baikalodrilus* gr. *paradoxus*, 2 — *Isochaetides* sp., 3 — *Lamprodrilus* sp., 4 — Lumbriculidae gen. sp., 5 — *Nais baicalense* Sok., 1962, 6 — *N. bekmanae*, 7 — *Neonais elegans* Sok., 1962, 8 — *Proppapus volki* Mich., 1915, 9 — *S. cerepanovi*, 10 — *Tasserkedrilus acapillatus* (Finog., 1972), 11 — Tubificidae gen. sp.; **амфиподы:** 12 — *B. latissima* (Dyb., 1874), 13 — *Echiuropsus levis* (Baz., 1945), 14 — *Eulimnogammarus cyaneus* (Dyb., 1874), 15 — *E. lividus* (Dyb., 1874), 16 — *E. maacki* (Gerst., 1858), 17 — *E. verrucosus*, 18 — *E. viridis* (Dyb., 1874), 19 — *E. vittatus* (Dyb., 1874), 20 — *G. fasciatus*, 21 — *Micruropus ciliodorsalis* Sow., 1915, 22 — *M. ivanovi* Baz., 1945, 23 — *M. littoralis* (Dyb., 1874), 24 — *M. minutus* (Sow., 1915), 25 — *M. vortex*, 26 — *Pallasea cancellus* (Pall., 1776); **ручейники:** 27 — *B. bellicosa* Mart., 1914, 28 — *Baicalina* sp., 29 — *B. thamostris* Mart., 1914, 30 — *Protobaicalina spinosa* Mart., 1914, 31 — *Thamastes dipterus* Hag., 1858; **хирономиды:** 32 — *Cricotopus bicinctus* (Meig., 1818), 33 — *Cricotopus* sp., 34 — *Potthastia longimana* Kieff., 1922, 35 — *O. decoratus*, 36 — *O. gr. olivaceus*; **моллюски:** 37 — *C. amauronius*, 38 — *C. maacki* Gerstf., 1859, 39 — *Choanomphalus* sp., 40 — *K. martensiana*, 41 — *M. bithyniopsis*, 42 — *M. herderiana*.

Fig. 4. Subdominant composition of the same name invertebrate communities spread along eastern and western slopes in the southern basin of the lake Baikal.

Numbers of taxa are on the X-line **Oligochaeta:** 1 — *Baikalodrilus* gr. *paradoxus*, 2 — *Isochaetides* sp., 3 — *Lamprodrilus* sp., 4 — Lumbriculidae gen. sp., 5 — *Nais baicalense* Sok., 1962, 6 — *N. bekmanae*, 7 — *Neonais elegans* Sok., 1962, 8 — *Proppapus volki* Mich., 1915, 9 — *S. cerepanovi*, 10 — *Tasserkedrilus acapillatus* (Finog., 1972), 11 — Tubificidae gen. sp.; **Amphipoda:** 12 — *B. latissima* (Dyb., 1874), 13 — *Echiuropsus levis* (Baz., 1945), 14 — *Eulimnogammarus cyaneus* (Dyb., 1874), 15 — *E. lividus* (Dyb., 1874), 16 — *E. maacki* (Gerst., 1858), 17 — *E. verrucosus*, 18 — *E. viridis* (Dyb., 1874), 19 — *E. vittatus* (Dyb., 1874), 20 — *G. fasciatus*, 21 — *Micruropus ciliodorsalis* Sow., 1915, 22 — *M. ivanovi* Baz., 1945, 23 — *M. littoralis* (Dyb., 1874), 24 — *M. minutus* (Sow., 1915), 25 — *M. vortex*, 26 — *Pallasea cancellus* (Pall., 1776); **Trichoptera:** 27 — *B. bellicosa* Mart., 1914, 28 — *Baicalina* sp., 29 — *B. thamostris* Mart., 1914, 30 — *Protobaicalina spinosa* Mart., 1914, 31 — *Thamastes dipterus* Hag., 1858; **Chironomidae:** 32 — *Cricotopus bicinctus* (Meig., 1818), 33 — *Cricotopus* sp., 34 — *Potthastia longimana* Kieff., 1922, 35 — *O. decoratus*, 36 — *O. gr. olivaceus*; **Mollusca:** 37 — *C. amauronius*, 38 — *C. maacki* Gerstf., 1859, 39 — *Choanomphalus* sp., 40 — *K. martensiana*, 41 — *M. bithyniopsis*, 42 — *M. herderiana*.

рабанов, 1990). В подводных ландшафтах восточного и западного бортов (округа) южной котловины (провинция) озера имеются отличия. Котловина Байкала — это узкий грабен с асимметричными склонами (углы наклона западного — 30–35°, восточного — 7–10°). На восточном берегу преобладают размываемые мощные аккумулятивные шлейфы и террасы, на западном — трудноразмываемые склоны и уступы, представленные в основном магматическими и метаморфическими породами (Потемкина, Фиалков, 2003). Низкая повторяемость волнообразующих ветров, узость и значительные уклоны западной прибрежной зоны способствуют относительно более быстрому сбросу обломочного материала на подводный склон. В связи с этим обломочный материал в прибрежной зоне западного борта озера менее окатан, чем восточного. Границы перегиба ДПК мелководной террасы и склона разных бортов батиметрически не совпадают (на восточном — 30 м, западном — 5 м). К тому же эти ДПК расчленены разными по морфологии и литодинамической обстановке подводными долинами: овраг — у восточного борта и щелеобразный каньон — у западного. Все эти факторы определяют своеобразие подводных ландшафтов разных округов южной провинции Байкала, различающихся не только по геолого-геоморфологическим характеристикам, но и составу населения (см. Табл. 2). Видовое многообразие и фитомасса ассоциаций водорослей у восточного борта ниже, чем у западного (Ижболдина, 1990). Разнообразие же донной фауны, как у восточного борта, так и у западного высоко — соответственно 224 вида (Ербаева, 1988) и 244 (Кравцова и др., 2003). Неподвижные сестонофаги — губки, распространены у восточного борта на значительно меньших площадях по сравнению с западным бортом. Всего в подводных ландшафтах южной провинции Байкала выявлено 31 сообщество беспозвоночных. Причем, сообщества беспозвоночных разных округов представлены разными видами, относящимися к одним и тем же группам — олигохетам, моллюскам, амфиподам.

Исключение представляют амфибиотические насекомые, образующие сообщества с доминированием ручейников у западного борта, а с доминированием хирономид — у восточного. Отличительной особенностью донного населения в ландшафтах разных округов южной провинции Байкала является преобладание у восточного борта сообществ с доминированием олигохет, а у западного — с доминированием моллюсков.

Таким образом, на формирование и пространственное распределение сообществ беспозвоночных животных оказывают существенное влияние геолого-геоморфологические особенности дна Байкала, гидро-литодинамика. Эти факторы определяют видовое разнообразие и количественное развитие донных сообществ, трофическую зональность. У приглубых западных берегов Байкала наиболее выражена зона неподвижных сестонофагов (губок), нижний ярус которой формируют подвижные сестоно-детрито- и фитофаги (гастроподы, двустворки, полихеты, ручейники). У отмелей восточных берегов зона неподвижных сестонофагов менее выражена, чем у западных, преобладают грунтоеды (олигохеты) и подвижные сестоно-детрито-фитофаги (моллюски, амфиподы, хирономиды).

Благодарности

Авторы глубоко признательны проф. О.М. Кожовой за поддержку работ по зообентосу Байкала, водолазам В.А. Гомбрайху, Б.А. Дмитриеву — за отбор проб с каменистых грунтов; лаборантам НИИ биологии при ИГУ Н.А. Вологдиной, А.С. Леваде и другим — за камеральную обработку проб; команде НИС «М.М. Кожов» — за помощь в экспедиционных работах; к.б.н. Т.Я. Ситниковой, к.б.н. З.В. Слугиной — за консультации по определению моллюсков. Особую благодарность выражаем д.г.н. И.Б. Мизандронцеву за интересную дискуссию и ценные советы.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ (№ 06-05-64062, № 04-04-48738) и Университеты России (ур. 07.01.010).

Литература

- Авдеева В.И., Мурина Е.Ю., Халфин И.Ш. 1981. Исследование донных волновых скоростей и их асимметрии // Водные ресурсы. No.5. С.107–114.
- Агафонов Б.П., Камалтынов Р.М. 1987. Своеобразие литодинамики каньонов Байкала // Водные ресурсы. No.1. С.75–79.
- Бекман М.Ю., Мизандронцев И.Б. 1971. О связи между распределением бентоса и органического вещества в осадках // Лимнология придельтовых пространств Байкала. Труды Лимнологического института. Л.: Наука. Т.12. Вып.32. С.127–132.
- Броцкая В.А., Зенкевич Л.А. 1939. Количественный учет донной фауны Баренцева моря // Труды ВНИИРО. Т.4. С.5–98.
- Вейнберг И.В., Камалтынов Р.М. 1998. Сообщества макрозообентоса каменистого пляжа озера Байкал. 2. Сообщества // Зоологический журнал. Т.77. No.3. С.259–265.
- Воробьев В.П. 1949. Бентос Азовского моря // Труды Азово-Черноморского научно-исследовательского института рыбного хозяйства. Вып.3. С.100–193.
- Вотинцев К.К., Мещерякова А.Н., Поповская Г.И. 1975. Круговорот органического вещества в озере Байкал. Новосибирск: Наука. 189 с.
- Грачев М.А., Лихошвай Е.В., Колман С.М., Кузьмина А.Е. 1996. Измерение потока седиментации диатомей в озере Байкал с помощью автоматических ловушек // Доклады Российской Академии Наук. Т.350. No.1. С.87–91.
- Ербаева Э.А. 1988. Макрозообентос в районе Байкальского ЦБК // Долгосрочное прогнозирование состояния экосистем. Новосибирск: Наука. С.150–166.
- Ижболдина Л.А. 1990. Мейо- и макрофитобентос озера Байкал (водоросли). Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та. 176 с.
- Карабанов Е.Б. 1990. Структура подводных ландшафтов // Подводные ландшафты Байкала. Новосибирск: Наука. С.3–66.
- Карабанов Е.Б., Фиалков В.А. 1987. Подводные каньоны Байкала. Новосибирск: Наука. 104 с.
- Кондратьев Н.Е. 1953. Расчеты ветрового волнения и переформирования берегов водохранилищ. Л.: Гидрометеиздат. 110 с.
- Кравцова Л.С., Карабанов Е.Б., Камалтынов Р.М., Механикова И.В., Ситникова Т.Я., Рожкова Н.А., Слугина З.В., Ижболдина Л.А., Вейнберг И.В., Акиншина Т.В., Кривоногов С.К., Щербатов Д.Ю. 2003. Макрозообентос субаквальных ландшафтов мелководной зоны Южного Байкала. 1. Локальное разнообразие донного населения и особенности его пространственного распределения // Зоологический журнал. Т.82. No.3. С.307–317; 2. Структура сообществ беспозвоночных животных // Зоологический журнал. Т.82. No.5. С. 547–557.
- Кусакин О.Г. 1977. Литоральные сообщества // Биология океана. М.: Наука. С.111–133.
- Леонтьев И.О. 2001. Прибрежная динамика: волны, течения, потоки наносов. М.: ГЕОС. 272 с.
- Мизандронцев И.Б. 1983. Донные отложения // Элементы экосистемы Байкала. Новосибирск: Наука. С.46–99.
- Одум Ю. 1986. Экология. М.: Мир. Т.2. 376 с.
- Потемкина Т.Г., Фиалков В.А. 2003. Современная прибрежная зона озера Байкал // Самоорганизация и динамика геоморфосистем. Матер. XXVII Пленума Геоморфологической комиссии РАН. Томск. С.304–305.
- Слугина З.В., Александров В.Н., Камалтынов Р.М. 1999. Двустворчатые моллюски (*Bivalvia*) в Чивыркуйском заливе оз. Байкал // Зоологический журнал. Т.78. No.10. С.1157–1171.
- Слугина З.В., Камалтынов Р.М., Карабанов Е.Б., Кравцова Л.С. 1995. Особенности распределения двустворчатых моллюсков (*Bivalvia*) на мелководье Южного Байкала // Зоологический журнал. Т.74. No.8. С.27–41.
- Соколова М.Н. 1986. Питание и трофическая структура глубоководного макрозообентоса. М.: Наука. С.3–208.
- Чекановская О.В. 1962. Водные малоцетинковые черви фауны СССР. М.-Л.: Изд.-во АН СССР. 411 с.
- Черепанов В.В. 1978. Экологическая структура и продуктивность донного населения // Проблемы Байкала. Новосибирск: Наука. С.199–216.
- Death R.G. 1996. The effect of habitat stability on benthic macroinvertebrate communities: the utility of species abundance distributions. *Hydrobiologia*. Vol.317. P.97–107.
- Hily C., Jean. F. 1997. Macrobenthic biodiversity in intertidal habitats of the Iroise Biosphere Reserve (Brittany, France). *Journal of Marine Biological Association of United Kingdom*. Vol.77. P.311–323.
- Kilgour J.M., Bailey R.C., Howell, E.T. 2000. Factors influencing changes in the nearshore benthic community on the Canadian side of Lake Ontario. *Journal of Great Lakes Research*. Vol.26. P.272–286.
- Shteinman B., Kamenir Y., Gophen M. 1999. Effect of hydrodynamic factors on benthic communities in Lake Kinneret. *Hydrobiologia*. Vol.408/409. P.211–216.
- Röpstorf P., Sitnikova T.Ya., Timoshkin O.A., Pomazkina G.V. 2003. Observations on Stomach Contents, Food Uptake and Feeding Strategies of Endemic Baikalian Gastropods // Speciation in Ancient Lakes, SIAL III. *Berliner Palaobiologische Abhandlungen*. Berlin. Vol.1. Bd.4. S.157–181.