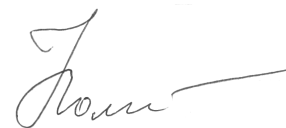


На правах рукописи



Колпаков Николай Викторович

**СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ
ЭСТУАРНЫХ ЭКОСИСТЕМ
СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЯПОНСКОГО МОРЯ**

03.02.08 – экология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Владивосток – 2017

Работа выполнена в лаборатории комплексных исследований ресурсов рыб Японского моря Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр».

Официальные оппоненты:

Фадеева Наталия Петровна,

доктор биологических наук, доцент ФГАОУ ВО «Дальневосточный федеральный университет» МОН РФ, профессор кафедры экологии

Тесленко Валентина Александровна,

доктор биологических наук, ФГБУН «Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» ДВО РАН, ведущий научный сотрудник лаборатории пресноводной гидробиологии

Чебанова Виктория Васильевна,

доктор биологических наук, ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии», главный научный сотрудник лаборатории воспроизводства лососевых рыб

Ведущая организация:

ФГБУН Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург

Защита состоится «17» октября 2017 г. в 10⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета Д 005.003.03 на базе Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» ДВО РАН по адресу: 690022, г. Владивосток, пр-т 100-летия Владивостока, 159.

Факс: 8(423) 2310-193. E-mail: info@biosoil.ru

Отзывы на автореферат в двух экземплярах с заверенными подписями просим направлять по адресу: 690022, г. Владивосток, пр-т 100-летия Владивостока, 159 ученому секретарю диссертационного совета.

С диссертацией можно ознакомиться в Центральной научной библиотеке ДВО РАН и на сайте «Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» ДВО РАН <http://www.biosoil.ru>

Автореферат разослан «___» _____ 2017 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Е.М. Саенко

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность. Эстуарии – особые зоны на границе между морскими и пресноводными местообитаниями с выраженным градиентом солености и изменчивым гидрологическим режимом. Они являются нагульными биотопами и убежищами для многих морских и проходных гидробионтов (в первую очередь, их молоди), многие из которых имеют промысловое значение. Эстуарные экосистемы характеризуются высоким уровнем продуцирования органического вещества (Уиттекер, 1980; Одум, 1986). Эстуарии часто имеют важное экономическое и социальное значение, прилегают к густонаселенным районам и находятся под неблагоприятным воздействием антропогенного пресса (McLusky, Elliott, 2004; Алимов, Голубков, 2008). С одной стороны, они играют важнейшую роль в обмене информацией и энергией между пресными водами суши и морем, с другой, благодаря работе маргинального фильтра (Лисицын, 1994), являются мощным барьером на пути поступления загрязнений в прибрежную зону моря. Таким образом, эстуарии – это одна из наиболее продуктивных и доступных для хозяйственного использования зон Мирового океана.

Биоценологические исследования эстуарных экосистем весьма активно ведутся во многих районах планеты и, в том числе, на территории России (Андреева, Андреев, 2003; Экология рыб Обь-Иртышского бассейна, 2006; Бергер, 2007; Студеникина, 2008; Экосистема эстуария реки Невы..., 2008; Столяров, 2011). В российских водах Дальнего Востока исследования солоноватых вод до последнего времени проводились локально и, в основном, были связаны с изучением раннеморского периода жизни лососей, потребностями марикультуры, а также с оценкой уровня антропогенного загрязнения (Кафанов, 1986; Карпенко, 1998; Иванков и др., 1999; Максименков, 2002; Кафанов и др., 2003; Состояние морских экосистем..., 2005, 2009).

В прибрежно-эстуарных водах северо-западной части Японского моря и, в первую очередь, залива Петра Великого сосредоточены довольно значительные биоресурсы (Борисовец, Седова, 2010; Вдовин, Соломатов, 2013; Большаков, 2014), а также весьма высоки их экосистемные услуги (Лукьянова и др., 2010а; Головащенко, Лукьянова, 2012). Вместе с тем, эти районы подвержены значительному антропогенному прессу (Лутаенко, Ващенко, 2008; Адрианов, 2011; Adrianov, 2014). В связи с интенсификацией экономического развития Приморья в последние годы на страницах научной печати, а также в СМИ широко дискутируется современный статус прибрежных экосистем залива Петра Великого и тенденции в их динамике. При этом высказываются прямо противоположные точки зрения.

С одной стороны, указывается, что экосистемы залива Петра Великого испытывают интенсивное антропогенное загрязнение. Как результат регистрируются гистопатологические и физиологические нарушения у животных (Ващенко и др., 2006; Лукьянова, Ирейкина, 2012), негативные изменения в сообществах гидробионтов (Belan, 2003; Pavlyuk, Trebukhova, 2005 и деградация прибрежных экосистем в целом (Чернышева, 2005; Наумов, 2008). Следствием такой пессимистической картины является предложение прекратить развитие промысла и марикультуры в заливе Петра Великого и расширить охраняемые акватории, тем самым, сохранив залив на благо мировому сообществу (Соколовский, Соколовская, 2007). С другой стороны, отмечается, что, несмотря на значительное антропогенное загрязнение ряда локальных участков, в общем сохраняется удовлетворительное состояние как донных сообществ (Надточий и др., 2005), так и биоресурсов залива (Седова и др., 2005; Калчугин и др., 2015). Общий допустимый улов (ОДУ) и возможный вылов

(ВВ) в водах Приморья (южнее мыса Золотого) на 2015 г. составляли около 60 тыс. т (без южных мигрантов), в том числе: рыбы – 41,3 тыс. т, крабы и креветки – 10,5 тыс. т, прочие беспозвоночные – 4,6 тыс. т, водоросли и травы – 3 тыс. т (Состояние промысловых ресурсов..., 2015). Кроме того, в заливе Петра Великого около 30 марикультурных хозяйств ежегодно культивируют 2–3 тыс. т гидробионтов, при этом считается возможным увеличение объема выпуска товарной продукции до 100 (Гаврилова, 2012; Гайван и др., 2012) и даже – до 628 тыс. т (Масленников, 2012).

Для адекватной оценки реальной ситуации, процесса, тенденции и далее – для принятия обоснованных управленческих решений, необходимы конкретные представления о современном состоянии популяций промысловых гидробионтов, сообществ и экосистем в целом (составе, структуре, тенденциях изменчивости, трофических связях и функциональных характеристиках) (Шунтов, 2009; Снакин, 2013а, б). Однако до настоящего времени для вод Приморья существует дефицит количественных оценок крупных блоков эстуарных экосистем (зоопланктон, фито- и зообентос, нектон и нектобентос), знаний о закономерностях их пространственно-временной изменчивости, взаимодействиях между отдельными элементами сообществ и, в целом, об особенностях их функционирования. Кроме того, недостаточно данных по популяционной и функциональной экологии массовых видов (распределение, внутривидовая структура, жизненные циклы, рост, продукция, трофические и топические отношения).

Представления об особенностях изменчивости состава и структуры эстуарных сообществ, а также их функционирования изначально формировались на основе изучения эстуариев с квазистационарным положением соленостных зон (в первую очередь, Балтийское море) (Хлебович, 1974, 2012; Elliott, McLusky, 2002; Whitfield et al., 2012). Поэтому несомненный теоретический интерес представляет верификация выявленных закономерностей в условиях умеренного муссонного климата северо-западной части Японского моря, где, по сравнению с другими районами, эстуарии отличаются непостоянством распределения солености. В свете вышесказанного очевидна актуальность предпринятого исследования.

Цель и задачи исследования. Основная цель работы – выявить особенности структурно-функциональной организации эстуарных экосистем северо-западной части Японского моря, а также охарактеризовать современный статус их биоресурсов. Для достижения поставленной цели решались следующие задачи:

- выявить состав, структуру и основные черты пространственно-временной изменчивости сообществ гидробионтов ряда размерных и биотопических группировок (микрорегеротрофы планктона и бентоса, фито- и зоопланктон, растительность, макрозообентос, нектобентос, рыбы);
- изучить консортивные связи эстуарной растительности (состав, структура и изменчивость сообществ эпифитных микрорегеротрофов и микроводорослей, а также ассоциированных с растениями беспозвоночных животных);
- разработать типизацию эстуариев северо-западной части Японского моря;
- исследовать питание и трофические отношения рыб и декапод в эстуариях, а также особенности топического и трофического использования рыбами различных эстуарных биотопов;
- определить продукцию основных групп эстуарных гидробионтов (растительность, зоопланктон, макрозообентос, рыбы), а также проанализировать некоторые элементы функционирования экосистем разнотипных эстуариев (трофическая структура, энергетический баланс сообществ макрозообентоса и рыб, величина и состав пищевых рационов);

– дать биологическую характеристику и описать особенности внутривидовой дифференциации основных промысловых гидробионтов;

– оценить современный статус и тенденции динамики биоресурсов эстуарных экосистем северо-западной части Японского моря на фоне антропогенного воздействия, а также возможности их промыслового использования.

Положения, выносимые на защиту: 1. Типизация, включающая три типа эстуариев (олиго-, мезо- и полигалинных) с преобладающей соленостью поверхностных вод 0,5–5,0, 5–18 и 18–30 ‰, соответственно. Тип полигалинных эстуариев включает два подтипа – внутренние (18–24 ‰) и внешние (24–30 ‰), граница между которыми определяется положением β -хорогалинной зоны (22–26 ‰) и обычно пролегает в районе устья реки, разделяя осолоненные речные и опресненные морские воды. Эстуарии выделенных типов (и подтипов) четко различаются по составу и структуре сообществ гидробионтов, что определяется видоспецифическими особенностями осморегуляции и соленостной устойчивости их тканей.

2. В каждом конкретном эстуарии в градиенте солености друг друга сменяют олиго-, мезо- и полигалинная водные массы, в которых формируются соответствующие биоценозы. В рамках концепции «гидробиома», можно вести речь об особой надэкосистемной форме организации – континууме эстуарных экосистем или эстуарном биоме, который представляет собой совокупность эстуарных экосистем (олиго-, мезо- и полигалинной) в градиенте солености. В континууме эстуарных экосистем происходит не только изменение видового состава сообществ гидробионтов и их структуры (в частности, трофической), но и нелинейное изменение их количественных и функциональных характеристик (P/B -коэффициенты, биомасса, продукция, рацион, траты на обмен) при прохождении зон барьерных соленостей α (5–8 ‰) и β (22–26 ‰).

Научная новизна. Впервые исследованы структурно-функциональные характеристики сообществ гидробионтов разнотипных эстуариев северо-западной части Японского моря, а также их пространственно-временная изменчивость. Впервые изучены консортивные связи эстуарной растительности региона. Установлено, что в ряду таких консортов, как эпифитные микрогетеротрофы – эпифитные микроводоросли – ассоциированные с растениями животные (зоофитос) – рыбы, снижается теснота консортивных связей с растениями-детерминантами. Сделан вывод о том, что ассоциированные с зарослями растений беспозвоночные (зоофитос) за счет высокой доли фуражных групп (амфиподы, изоподы, личинки насекомых) играют заметную роль в формировании кормовой базы рыб в эстуариях. Впервые исследовано питание и трофические связи рыб и декапод в эстуарных экосистемах Приморья. Установлено, что продукция зоопланктона, макробентоса и рыб потребляется далеко не полностью, что говорит о высоком уровне пищевой обеспеченности рыб и плотоядных беспозвоночных. Конкуренция за пищу в составе эстуарных бентосных сообществ и ихтиоценов не достигает уровня, когда жестко лимитируется численность.

С учетом специфики имеющихся данных и исследуемых биотопов, разработан алгоритм оценки продукции эстуарных рыб на основе эмпирических зависимостей удельной продукции от средней массы особей видов различных систематических групп. Составлены схемы энергетического баланса сообществ макрозообентоса и рыб в эстуариях северо-западной части Японского моря. Показано, что в градиенте солености закономерно изменяются не только состав и структура сообществ, но и их функциональные характеристики. Получены первые обширные данные по био-

логии (распределение, размерная и возрастная структура, рост) нескольких десятков наиболее обычных в эстуариях видов растений, двустворчатых и брюхоногих моллюсков, декапод и рыб.

Теоретическая и практическая значимость. Полученные результаты вносят вклад в развитие представлений об особенностях функционирования и динамики эстуарных экосистем. Количественные оценки (численность и биомасса) ряда компонентов эстуарных биоценозов (бактериопланктона и бактериобентоса, фитопланктона, высших полупогруженных растений, трав и водорослей, эпифитных микрогетеротрофов и микроводорослей, зоофитоса, макрозообентоса, нектобентоса и нектона) закладывают основу для мониторинга последующих изменений. Комплекс выполненных исследований позволил оценить также продукцию основных макрокомпонентов биоценозов разнотипных эстуариев Приморья (растительность, зоопланктон, макробентос, рыбы), рассмотреть некоторые элементы функционирования биоценозов и сделать вывод об их высоком продукционном потенциале. Данные по обилию и функциональным показателям структурных компонентов биоценозов могут быть использованы для оценки воздействия на окружающую среду (ОВОС) при подготовке проектов строительства различных объектов.

Результаты работы свидетельствуют, что в динамике уловов (и запасов) рыб и беспозвоночных в северо-западной части Японского моря наблюдается естественная цикличность с периодом около 25–30 лет. После депрессии 1990-х – начала 2000-х гг. со второй половины первого десятилетия 2000-х гг. наступил период повышенной продуктивности эстуарных и морских экосистем Приморья. Выводы об удовлетворительном состоянии биологических ресурсов и, в целом, о нормальном функционировании эстуарных экосистем, играют важную роль в организации их рационального использования и управления. Обоснованы перспективы развития местного рыболовства, а также марикультуры и рекреационной деятельности в прибрежно-эстуарных системах северо-западной части Японского моря, при условии выполнения норм природоохранного законодательства и организации экологического мониторинга происходящих изменений.

Апробация работы. Основные положения диссертации представлены на ежегодных отчетных сессиях ТИНРО-Центра (2005, 2008–2012) и НТО ТИНРО (Владивосток, 2010, Южно-Сахалинск, 2012), чтениях памяти проф. В.Я. Леванидова (Владивосток, 2001, 2005, 2008, 2011), 14, 15, 18-ой ежегодных рабочих встречах PICES (Владивосток, 2005; Yokohama, 2006; Jeju, 2009), 4-ом Международном симпозиуме «Human and climate forcing of zooplankton populations» (Hiroshima, 2007), III международной научно-практической конференции «Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки» (Владивосток, 2008), научной конференции, посвященной 70-летию С.М. Коновалова «Современное состояние водных биоресурсов» (Владивосток, 2008), III всероссийской конференции по водной токсикологии, посвященной памяти Б.А. Флерова «Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы» (Борок, 2008), международном симпозиуме «Aquatic biodiversity and sustainable development of estuaries» (Shanghai, 2008), X съезде Гидробиологического общества при РАН (Владивосток, 2009), всероссийской научной конференции, посвященной 80-летию юбилею ФГУП «КамчатНИРО» (Петропавловск-Камчатский, 2012), II международной научно-практической конференции «Научно-практические вопросы регулирования рыболовства» (Владивосток, 2013).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 56 печатных работ, в том числе одна монография (в соавторстве) и 38 статей в рекомендованных ВАК журналах.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 8 глав, заключения, выводов, списка литературы и 26 приложений. Работа изложена на 523 страницах, включает 272 рисунка, 126 таблиц. Список литературы содержит 895 источников, из них 256 на иностранных языках.

Благодарности. Автор глубоко признателен своему учителю, профессору, д.б.н. Шунтову В.П. за всестороннюю помощь, поддержку и добрые напутствия, без которых появление данной работы было бы невозможным. За творческий подход к организации совместных комплексных исследований в эстуариях северо-западной части Японского моря автор благодарен: к.б.н. Барабанщикову Е.И., к.б.н. Гусаровой И.С., к.б.н. Долгановой Н.Т., д.г.н. Зуенко Ю.И., д.б.н. Лукьяновой О.Н., к.б.н. Надточему В.А., д.б.н. Чучукало В.И. (ТИНРО-Центр) и к.б.н. Герасеву П.И. (ЗИН РАН, г. Санкт-Петербург). Кроме того, автор благодарит всех коллег, принимавших участие в сборе и обработке использованных в работе материалов.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Литературный обзор

В главе рассмотрена история изучения эстуариев и дана физико-географическая характеристика исследованных водоемов (таблица 1). Под эстуарием в работе понимается полузакрытый прибрежный водоем, который связан с морем постоянно или периодически, имеет соленость, отличающуюся от солености прилегающего открытого океана из-за пресноводного стока, и включает своеобразную биоту (Whitfield, Elliott, 2011). Под это определение подпадают любые прибрежные водоемы с градиентом солености, вне зависимости от их морфологии и происхождения. При смешении речных и морских вод в эстуарных зонах возникают барьеры (т.н. «маргинальные фильтры») (Лисицын, 1994), обусловленные изменением физико-химических свойств воды, в первую очередь, переходом от гидрокарбонатно-кальциевых к хлоридно-натриевым водам. В эстуарии происходят масштабные процессы осаждения влекомых рекой веществ, а также массовое развитие фитопланктона, зоопланктона и бентоса. В градиенте солености экологические, физиологические и гидрохимические характеристики изменяются не линейно, а с заметным переломом, происходящим на соленость 5–8 ‰ (критическая соленость или α -хорогалинная зона) (Хлебович, 1974, 1989). При этой солености наблюдается минимум морских и пресноводных видов животных (Remane, 1934), вызванный различиями в их осмотической регуляции. Вторая барьерная соленость (22–26 ‰) – β -хорогалинная зона – разделяет солоноватые и морские воды и является нижним барьером для распространения стеногалинных морских гидробионтов, а также верхним барьером для распространения солоноватоводных гидробионтов морского происхождения и эвригалинных гидробионтов пресноводного происхождения (Аладин, Плотников, 2013). Соленостные барьеры разграничивают отдельные водные массы с особыми физико-химическими свойствами (Андреева, Андреев, 2003). В пределах водной массы происходит количественное изменение параметров, например, солености, подготавливающее качественный скачок в пределах барьера. Каждую водную массу населяют специфические флора и фауна в соответствии с осморегуляторными возможностями составляющих их видов (Bulger et al., 1993).

В условиях умеренного муссонного климата в Приморье, по сравнению с другими районами, эстуарии отличаются непостоянством пространственного распределения солености в зависимости от фазы приливно-отливного цикла, ветровых сгонов-нагонов, дождевых паводков во время

прохождения тайфунов. При этом весь эстуарий превращается в «доверительный интервал» зоны критической солености (5–8 ‰ – ядро эстуария) (Хлебович, 1986; Комендантов, Орлова, 2003).

Таким образом, эстуарные экосистемы относятся к динамическим неравновесным системам с постоянно меняющимися и часто непредсказуемыми абиотическими условиями. Организмы при этом обычно испытывают физиологический стресс, что отражается на видовом составе, обилии и структуре существующих здесь сообществ. В эстуариях формируются «физически контролируемые сообщества», где роль факторов среды в их организации повышается, а сила межвидовых взаимодействий снижается (Хлебович, 1986).

Таблица 1 – Некоторые характеристики обследованных водоемов

Водоем	Длина, км	Площадь водосбора, км ²	Макс. ширина, м	Ср. глубина, м	Преобладающий тип грунта	Растения	Длина внутр. эстуария, км
Р. Тесная	22	339	40	1,0	песок, ил, ракуша	пп, м	1,2
Оз. Соленое	1,5	0,78*	700	0,5	песок, ил	пп, пр	0,5
Р. Гладкая	44	458	120	0,8	ил, песок, ракуша, гравий	пп, м, пр	4
Р. Рязановка	34	155	20	1,2	песок, гравий, галька	пп +	0,2
Р. Нарва	39	340	40	0,7			0,8
Р. Барабашевка	61	576	70	1,2			1,5
Р. Раздольная	191	6820	200	2,0	ил, ракуша	пп	25 (42**)
Р. Артемовка	73	1460	150	1,5			8(10***)
Р. Шкотовка	59	714	70	1,0	ил, песок, галька	пп, м	0,5
Р. Суходол	45	617	100	1,3			2
Р. Партизанская	142	4140	350	1,2	песок, ил, галька	пп, пр	8
Р. Киевка	105	3120	150	1,2			11
Р. Аввакумовка	67	3170	800	2,0	песок, галька, ил	пп, пр, м	11
Р. Ольга	20	–	100	0,5	песок	–	0,5
Оз. Пресное	0,7	0,37*	800	2,0	песок, гравий, галька	–	0,7
Р. Тумановка	30	–	200	1	песок, галька	пп	1,5
Оз. Известняк	2,4	2,7*	1200	0,5	песок, ил	–	2,4

Примечание – * – площадь озера. Растения: пп – преимущественно полупогруженная и прибрежная растительность (камыш, тростник, осоки и т.п.), + – заросли слабо выражены, м – водоросли и травы (ульва, кладофора, руппия, зостера), пр – пресноводная донная растительность (рдесты, роголистник и т.п.). ** – максимальная длина участка проникновения морских вод в прошлом; *** – с учетом р. Кневичанка

Глава 2. Материалы и методы

В работе использованы материалы, собранные сотрудниками ФГБНУ «ТИНРО-Центр» в эстуариях северо-западной части Японского моря в 2002–2015 гг. Исследованиями охвачены эстуарные зоны залива Петра Великого (биогеографический район Южное Приморье), а также Центрального Приморья (*sensu* Шедько, 2001а) от устья реки Туманной на юге до оз. Известняк на севере (рисунок 1). Основной материал получен для мезо- и макрокомпонентов биоценозов: донной растительности, зоопланктона, макрозообентоса, нектобентоса и рыб (таблица 2, рисунок 2). Промерено более 80 тыс. экз. гидробионтов, выполнен биоанализ (размерно-весовой, половой и возрастной состав, темп роста) около 30 тыс. экз., морфологический анализ – 1,4 тыс. экз., исследовано питание 10 тыс. экз. животных, помечено 4,5 тыс. экз. рыб и декапод (рисунок 3).

При расчетах использовано среднее арифметическое значение (M) \pm его стандартная ошибка (m). При необходимости первичные данные по численности и биомассе животных и растений нормализовывали логарифмированием. Статистические расчеты выполнены с помощью ряда модулей программы Statistica (базовые статистики, кластерный, множественный регрессионный,

факторный, дискриминантный и корреляционный (линейный Пирсона и нелинейный Спирмена) анализы). Дендрограммы строили методом UPGMA (невзвешенного парно-группового среднего), мера различий – Евклидово расстояние. Для выбора приемлемой степени дробности полученных кластеров применялся критерий “значимого сходства”, который рассчитывается как верхняя 95 %-ная доверительная граница среднего (по всей совокупности) сходства между пробами (Бурковский и др., 2002). Для выявления морфологической дифференциации гидробионтов использован пошаговый дискриминантный анализ (Афифи, Эйзен, 1982).

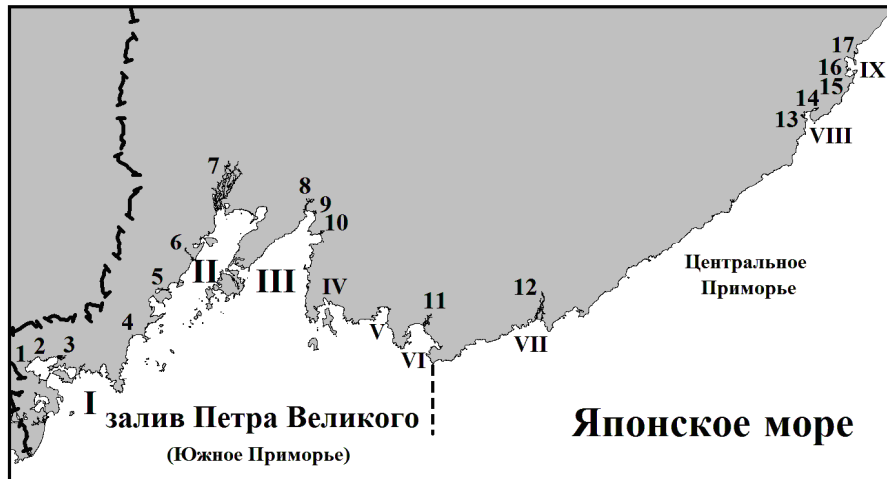


Рисунок 1 – Карта-схема района работ в северо-западной части Японского моря: 1 – р. Тесная, 2 – оз. Соленое, 3 – р. Гладкая, 4 – р. Рязановка, 5 – р. Нарва, 6 – р. Барабашевка, 7 – р. Раздольная, 8 – р. Артемовка, 9 – р. Шкотовка, 10 – р. Суходол, 11 – р. Партизанская, 12 – р. Киевка, 13 – р. Аввакумовка, 14 – р. Ольга, 15 – оз. Пресное, 16 – р. Тумановка, 17 – оз. Известняк. I – залив Посыета, II – Амурский залив, III – Уссурийский залив, IV – залив Стрелок, V – залив Восток, VI – залив Находка, VII – бухта Киевка, VIII – залив Ольги, IX – залив Владимира

Таблица 2 – Материал, использованный в работе (2002–2015 гг.)

Компонент	Число водоемов	Число микросъемок	Орудие сбора	Станций (проб)
Бактериопланктон	2	6	Батометр	26
Бактериобентос	2	6	Батометр	23
Бактериоэпифитон	1	2	Пробоотборник	10
Фитопланктон	2	4	Батометр	42
Микроводоросли эпифитона	2	4	Пробоотборник	32 (96)
Зоофитос	4	10	Дночерпатель водолазный	59
Растительность	8	40	Рамка	1014
Зоопланктон	8	33	Сеть Нансена, Апштейна	467
Макрзообентос	15	69	Дночерпатели Петерсена, Дулькейта, водолазный	1022 (2726)
Нектобентос	15	90	Закидной невод	860
Рыбы	15	90	Закидной невод	860
	6	–	Ставные сети	700

Чистая первичная продукция макрофитов равна произведению (Папченков, 2003): $P = EB_{max}$, где P – годовая продукция; E – коэффициент, учитывающий биомассу отмерших за сезон частей растений (опад); B_{max} – максимальная за сезон биомасса. Для разных видов растений величина E изменяется от 1,2 до 4,0. Годовую продукцию водорослей определяли по формуле: $P = CTB$, где C – удельная суточная продукция, сут⁻¹; T – продолжительность активного роста, сут; B – средняя биомасса за вегетационный сезон, г/м². Годовой P/B коэффициент для водорослей (*Ulva prolifera*,

Chaetomorpha linum, *Spirogyra* sp., *Rhizoclonium implexum*) приняли равным 10 (Marine benthic vegetation..., 1996). Продолжительность активного роста равна продолжительности безледного периода (230 суток) для *U. prolifera* и *Ch. linum* и 180 суток для *Spirogyra* sp. (Гусарова и др., 2011). При этом *P/B* равен 6,3, 6,3 и 5,0, соответственно. Продукцию *Cladophora glomerata* определяли экспериментально в эстуарии р. Суходол по величине суточных приростов. При продолжительности ее активного роста 180 суток, *P/B* был равен 17,1. Для укореняющихся макрофитов учтен вклад в продукцию подземной части растений (Кафанов, Лысенко, 1988; Папченков, 2003 и др.).

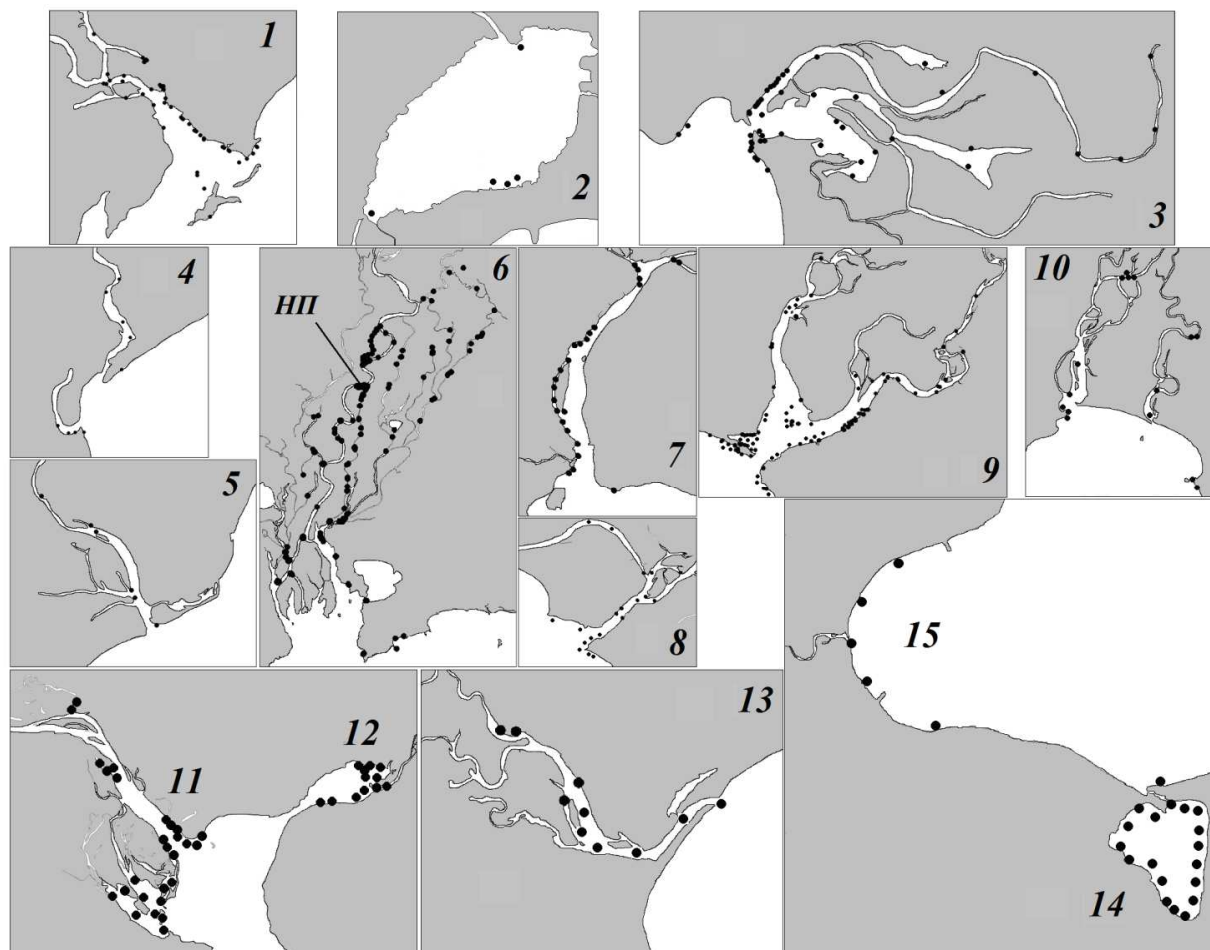


Рисунок 2 – Распределение неводных станций в исследованных водоемах: 1 – р. Тесная, 2 – оз. Соленое, 3 – р. Гладкая, 4 – р. Рязановка, 5 – р. Барабашевка, 6 – р. Раздольная (НП – наблюдательный пункт ТИНРО), 7 – р. Артемовка, 8 – р. Шкотовка, 9 – р. Суходол, 10 – р. Киевка, 11 – р. Аввакумовка, 12 – р. Ольга и гавань Тихая Пристань, 13 – р. Тумановка, 14 – оз. Пресное, 15 – р. Тимофеевка и б. Южная

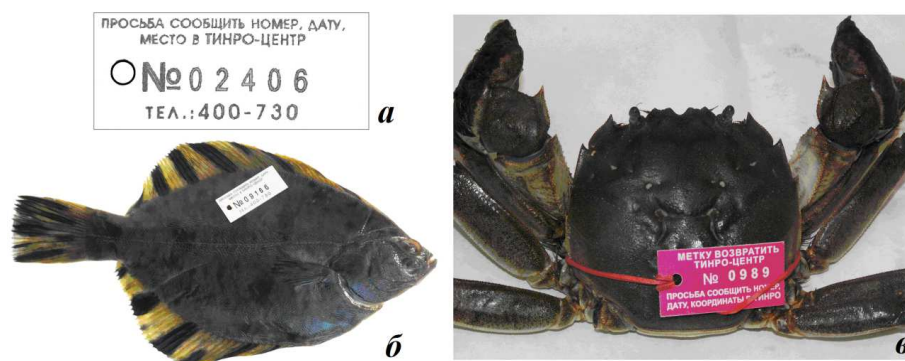


Рисунок 3 – Мечение рыб и декапод: а – метка, б – полосатая камбала *Liopsetta pinnifasciata*, в – японский мохнаторукий краб *Eriocheir japonica*

Для выражения данных по продукции растений в единицах массы углерода использовали следующие соотношения: 1 ккал = 0,217 г органического вещества = 0,25 г сухого вещества = 1,56 г сырой массы (Håkanson, Boulion, 2002). Содержание воды в макрофитах принято равным 84 %, золы – 13 % абсолютно сухой массы. В среднем масса углерода составляет 46 % массы беззольного органического вещества или 41 % абсолютно сухой массы.

Суточную продукцию зоопланктона, макрозообентоса и нектобентоса оценивали физиологическим методом по скорости трат кислорода на обмен: $P = R_t K_2 / (1 - K_2)$, где P – продукция; R_t – траты на обмен при температуре $t^\circ\text{C}$; K_2 – коэффициент использования ассимилированной энергии пищи на образование продукции (Методические рекомендации..., 1984а, б). Для изопод и амфипод K_2 принят равным 0,50 (Хмелева, 1973), для мизид и декапод – 0,44 (Пастернак, 1972), для нематод – 0,33 (Гальцова, 1991), для всех остальных бентосных организмов – 0,26 (Умнов, Алимов, 1979). Энергетические траты отдельных таксономических групп на 1 м^3 (или 1 м^2) оценивали по уравнению: $R_t = 24RN$, где R – скорость потребления кислорода в расчете на одну особь за час; N – средняя плотность животных, экз./ м^3 (экз./ м^2). Уравнение зависимости дыхания (R) от массы (w) имеет вид: $R = aw^b$, где w – средняя масса особи, г; значения коэффициентов a и b принимали по литературным данным (при $t^\circ = 20^\circ\text{C}$) (Камлюк, 1974; Голиков и др., 1985; Алимов, 1989; Орлова, 1990; Бергер, 2007; Жирков, 2010). Для приведения скорости дыхания к наблюдаемой температуре вычисляли соответствующую поправку по формуле (Дулепов, 1995): $T_{cor} = 4,76e^{-0,075t^\circ}$. Для пересчета трат на обмен в единицы массы углерода (гС) применяли следующие соотношения (Алимов, 1989; Гольд, Гольд, 2013): $1 \text{ мгО}_2 = 14,23 \text{ Дж} = 3,38 \text{ ккал} = 0,32 \text{ мгС}$; $1 \text{ млО}_2 = 1,43 \text{ мгО}_2 = 4,86 \text{ ккал}$; $1 \text{ мгС} = 10,7 \text{ ккал} = 44,77 \text{ Дж} = 3,15 \text{ мгО}_2$. Калорийность различных таксонов зоопланктона и бентоса принимали по литературным данным (Алимов, 1989; Андроникова и др., 1973; Фадеев, 2002; Бергер, 2007; Жирков, 2010). Для оценки продукции рыб рассчитаны эмпирические зависимости их удельной продукции от средней массы особей видов различных систематических групп (таблица 3). Калорийность принята равной для пелагических рыб – 1,5, для донных – 1,1 ккал/г сырой массы. (Thayer et al., 1973; Steimle, Terranova, 1985; Бергер, 2007; Карамушко, 2007; Жирков, 2010).

Таблица 3 – Параметры зависимости удельной продукции от средней массы особей $C_i = aw_i^b$ для рыб эстуариев северо-западной части Японского моря

Группа	a	b	R^2	n	S
Южные (пиленгас <i>Liza haematocheilus</i> , японский полурыл <i>Hyporhamphus sajori</i> и др.)	0,1705	-0,6299	0,74	14	-0,86
Мелкие виды сем. Cyprinidae, Cobitidae	0,0185	-0,9811	0,84	50	-0,90
Крупные виды сем. Cyprinidae (красноперки рода <i>Tribolodon</i> , серебряный карась <i>Carassius gibelio</i> и др.)	0,0400	-0,7591	0,76	30	-0,83
Амурский сом <i>Silurus asotus</i>	0,7096	-1,0097	0,85	9	-0,95
Сем. Osmeridae, Salangidae	0,0174	-0,6802	0,80	10	-0,89
Сем. Gasterosteidae	0,0047	-0,9308	0,65	7	-0,89
Морские (навага <i>Eleginus gracilis</i> , темный окунь <i>Sebastes schlegelii</i> и т.д.)	0,0927	-0,8557	0,70	21	-0,89
Сем. Gobiidae, Syngnathidae, Pholidae, Odontobutidae	0,0090	-0,7889	0,71	31	-0,82
Сем. Pleuronectidae	0,0921	-0,8971	0,93	14	-0,98
Обобщенная выборка	0,0077	-0,3655	0,35	200	-0,58

Примечание – a и b – коэффициенты, R^2 – коэффициент детерминации, n – число наблюдений, S – коэффициент нелинейной корреляции Спирмена (во всех случаях достоверен, $p < 0,05$)

Продукция сообществ (P_b) оценивалась по формуле (Алимов, 1989): $P_b = P_f + P_p - V_p$, где P_f – продукция нехищных животных; P_p – продукция хищников; V_p – рацион хищников, входящих в состав сообщества. Физиологический рацион определяли по балансовому равенству (Винберг, 1956): $V_p = A/U$, где A – ассимилированная энергия; U – коэффициент усвояемости пищи. При расчетах продукции макрозообентоса, нектобентоса и рыб, продолжительность вегетационного сезона принята равной 180 сут (Комендантов, Орлова, 1990а). Ввиду отсутствия четких представлений о сезонных циклах большинства зоопланктеров и данных по трофической структуре их сообществ, ориентировочно продукция зоопланктона принята равной сумме продукций доминирующих групп (Заварзин, 2006). Ассимилированная энергия для макрозообентоса и нектобентоса рассчитывалась по формуле (Заика, 1983): $A = P/K_2$. Коэффициент усвояемости U равен 0,6 для нехищного бентоса и 0,8 – для хищного. Для эврифагов животную и растительную части рациона вычисляли так: половина ассимилированной энергии делилась на 0,6, половина – на 0,8. К нехищным группам отнесены моллюски, личинки насекомых (кроме стрекоз), изоподы, усоногие раки, турбеллярии, нематоды, сипункулиды; к облигатным хищникам – немертины, личинки стрекоз и пиявки; к эврифагам, способным переходить к хищному способу питания при наличии доступных жертв – крабы, креветки, полихеты, мизиды и амфиподы (Комендантов, Орлова, 2003).

Так как имеющиеся оценки K_2 для рыб весьма немногочисленны (Дулепова, Борец, 1994; Карамушко, 2007), то величину ассимилированной энергии для них находили по формуле (Винберг, 1968): $A = P + R_t$, где R_t – траты на обмен. Уравнение зависимости трат на дыхание (R) от массы рыбы (w) имеет вид (кал/час): $R = 1,425w^{0,81}$ (Радзинская, Никольская, 1982). Для мирных рыб U принят равным 0,6, для облигатных хищников – 0,8. У видов со смешанной диетой для выделения части рациона, сформированной за счет конкретного типа корма (зоопланктона, бентоса, детрита, рыб), использовали данные по составу пищи рыб с привязкой по водоемам и срокам.

Глава 3. Состав, структура и пространственно-временная изменчивость основных компонентов биоты эстуарных экосистем северо-западной части Японского моря

В главе представлены данные по составу, структуре, различным аспектам пространственной (вдоль градиента солености, вдоль оси эстуария, в основном русле и придаточной системе, в зависимости от типа грунта, глубины и широты) и временной (суточной, сезонной, межгодовой) изменчивости ряда компонентов эстуарных биоценозов северо-западной части Японского моря.

Всего в эстуариях идентифицировано: 20 таксонов микрогетеротрофов, 143 вида и внутривидовых формы фитопланктона, 102 вида эпифитных микроводорослей, 42 вида растений, 168 таксонов зоопланктона, 106 – дночерпательного макрозообентоса, 13 видов нектобентоса (Decapoda, Stomatopoda), 117 видов рыб. Основу видового состава наиболее полно исследованных групп (бентос, нектобентос, рыбы) составляют виды морского генезиса. Общее видовое богатство животных и растений в эстуариях значительно ниже, чем в морских и пресноводных биотопах, что обусловлено кратковременностью существования солоноватых водоемов в геологических временных масштабах (Паули, 1954).

3.1. Бактериопланктон и бактериобентос

В градиенте солености численность бентосных и планктонных микрогетеротрофов изменялась нелинейно (рисунок 4). Несмотря на существенную дисперсию точек, связанную с непосто-

яньством распределения солености в результате воздействия приливов-отливов и др. факторов, четко проявляются переломы кривой в районе барьерных соленостей α (5–8 ‰) и β (22–26 ‰).

3.2. Фитопланктон

По отношению к солености состав планктонных микроводорослей в эстуариях рек Суходол (соленость 3,3–28,9 ‰) и Раздольная (0,5–5 ‰) существенно отличался: в первой реке преобладали эвгалобы, мезогалобы и галофилы (в сумме 62,5 % видов), а во второй – индифференты (69,4 %). В составе доминантов различия были также весьма заметными. В эстуарии р. Суходол по массе преобладали *Peridinium quinquecorne* (45,6 %), *Rhopalodia musculus* (5,6 %), *Tabularia tabulata* (5,4 %), *Protoperidinium brevipes* (5,2 %) и *Melosira moniliformis var. subglobosa* (4,0 %). В эстуарии р. Раздольная доминировали *Ulnaria ulna* (11,5 %), *Caloneis limosa* (8,3 %), *Nitzschia acicularis* (7,7 %), *Melosira varians* (7,4 %), *Nitzschia linearis* (7,3 %) и *Luticola mutica* (7,1 %).

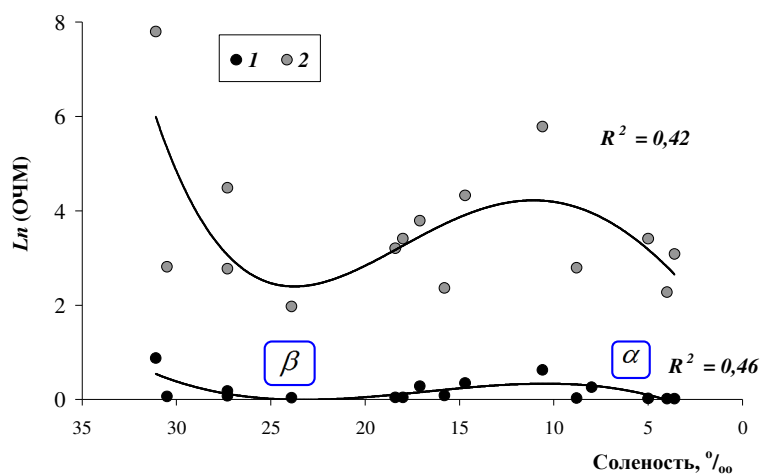


Рисунок 4 – Распределение общей численности микроорганизмов (ОЧМ) в эстуарии р. Суходол в зависимости от солености воды. R^2 – коэффициент детерминации

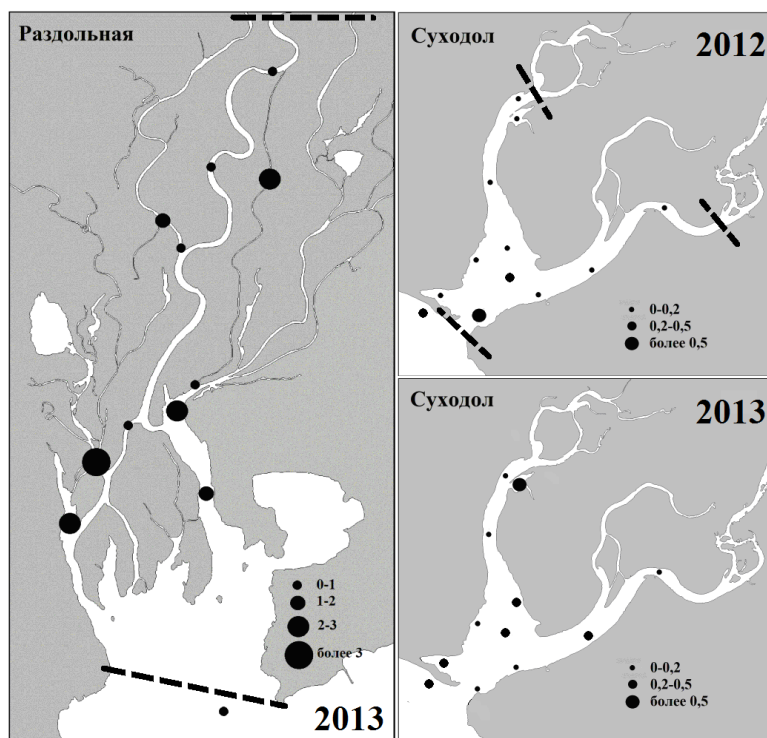


Рисунок 5 – Распределение фитопланктона (г/м³) в эстуариях рек Раздольная и Суходол в сентябре 2012–2013 гг. Пунктир – верхняя и нижняя границы внутреннего эстуария

Вдоль продольной оси эстуария р. Суходол максимумы биомассы фитопланктона обычно наблюдаются в районе границы между внешним и внутренним эстуариями, а также в верхней части внутреннего эстуария (рисунок 5). В эстуарии р. Раздольная повышенные концентрации фитопланктона с одной стороны, отмечались в нижней части эстуария, с другой стороны, они были смещены от основного русла к придаточной системе с замедленным течением (рисунок 5).

3.3. Зоопланктон

В протяженных наиболее опресненных эстуариях равнинных рек (Артемовка, Раздольная) преобладает пресноводный планктон (коловратки и клadoцеры представлены в основном пресноводными формами) (63,0 и 72,9 % видов). В протяженных эстуариях горных рек с промежуточными значениями солености (Киевка, Аввакумовка) и наиболее осолоненных коротких эстуариях горных рек (Суходол, Барабашевка, Нарва, Брусилровка (оз. Известняк)) преобладают морские и эвригалитные формы (46,8–72,5 %). Солоноватоводная фауна представлена небольшим числом форм (коловратки *Keratella cruciformis* и *Notolca japonicus*, копеподы *Pseudodiaptomus inopinus*, *P. marinus*, *Sinocalanus tenellus*, *Eurytemora pacifica* и *E. americana*, мизиды *Neomysis awatschensis*).

Средняя биомасса планктона в эстуариях составляла 71–918 мг/м³ весной, 437–1243 мг/м³ летом, 132–1361 мг/м³ осенью и 0,05–42 мг/м³ зимой. В направлении река – эстуарий – море пики биомассы планктона отмечаются в пределах внутреннего эстуария при неких средних значениях солености, в море биомасса существенно ниже, в пресных водах биомасса – минимальная. Вдоль градиента условий среды изменяется и состав планктона – в верхней части эстуария доминируют пресноводные коловратки и клadoцеры, в средней и нижней – солоноватоводные каланоиды *P. inopinus* и *S. tenellus*, в море – неритические циклопоиды *Oithona similis*.

3.4. Макрофитобентос

Площадь зарастания эстуариев изменяется от 3 до 68 %, максимальный уровень зарастания отмечен в реках Гладкая (68,4 %) и Аввакумовка (30,2 %), имеющих в нижнем течении обширные мелководные лагуны (рисунок 6). В остальных реках зарастает не более 15 % площади эстуария. В протяженных эстуариях равнинных рек в составе растительности преобладают высшие полупогруженные растения (тростник *Phragmites australis*, водяной рис *Zizania latifolia*, камыш *Scirpus tabernaemontani*, осоки *Carex* spp. и др.); в относительно протяженных эстуариях горных рек, кроме высших растений существенна доля трав (рдесты *Potamogeton* spp., руппия *Ruppia maritima*, японская *Zostera japonica* и морская *Z. marina* zostеры) и водорослей (ульва *Ulva prolifera*, клadoфора *Cladophora glomerata*); в коротких эстуариях горных рек преобладают травы (руппия и японская zostера) и водоросли (клатофора, ульва). Количественное соотношение между отдельными компонентами растительности в конкретном эстуарии зависит от его размера, рельефа, орографии берегов, грунта и т.п.

3.5. Макрозообентос

В составе эстуарного макрозообентоса по массе преобладают двустворчатые и брюхоногие моллюски, полихеты, десятиногие раки и личинки насекомых (таблица 4). В эстуариях рек с выраженной равнинной частью (Раздольная, Артемовка, Гладкая, Тесная, Партизанская) доминирует японская корбикула *Corbicula japonica* (в среднем 89,3 % по массе); в эстуариях лососевых рек с короткой эстуарной зоной (Рязановка, Барабашевка) доминируют полихеты (67,7 %), двустворча-

тые моллюски (потамокорбула *Potamocorbula amurensis*, нутгаллия *Nuttallia obscurata*) (22,1 %) и десятиногие (креветки р. *Palaemon* и песчаные шримсы р. *Crangon*) (4,0 %); в сильноопресненном, почти утратившем связь с морем оз. Соленом, наиболее обильны личинки насекомых (Chironomidae, другие Diptera, Odonata, Coleoptera) (62,3 %), полихеты (20,8), двустворчатые (р. *Sinanodonta*, *Middendorffinaia*) и брюхоногие моллюски (*Lymnaea* sp.) (по 7,7 %); в лососевой р. Суходол с короткой эстуарной зоной преобладают брюхоногие (43,7 %) (в основном, ассиминия *Assiminea lutea*, а также флювиоцингула *Fluviocingula nipponica* и ретуза *Retusa insignis*) и двустворчатые моллюски (36,6 %) (*P. amurensis*, петушок *Ruditapes philippinarum*, латернула *Laternula gracilis*, мускулиста *Musculista senhousia*, мия *Mya japonica*, макомы *Macoma contabulata* и *M. balthica*, мактра *Macra quadrangularis*). Кроме того, заметный вклад в формирование биомассы макробентоса вносили декаподы (10,1 %) (*Eriocheir japonica*, *Hemigrapsus takanoi*, *Palaemon* spp., *Crangon* spp.), полихеты (4,1 %) (*Scolecipis* sp., *Capitella capitata*, *Dipolydora cardalia*, *Eteone flava*, *Nereis hainanica*, *Nereis zonata*, *Prionospio* sp., *Goniada maculata*, *Tylorrhynchus chinensis*, *Neanthes fucata*, *Nephtys paradoxa*) и амфиподы (3,7 %) (*Eogammarus tiuschovi*, *E. possjeticus*, *E. kygi*, *Amphithoe* sp., *Haustorioides gurjanovae*, *Grandidierella japonica*, *Corophium acherusicum*, *Corophium* sp.).



Рисунок 6 – Распределение растительности в эстуариях исследованных рек: 1 – высшие полупогруженные растения (*Ph. australis*, *Carex* spp., *Z. latifolia*, *Typha latifolia*, *S. tabernaemontani*); 2 – морские травы (*R. maritima*, *Z. marina*, *Z. japonica*); 3 – пресноводные донные макрофиты (*Potamogeton* spp., *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum spicatum* и др.); 4 – водоросли (*C. glomerata*, *U. prolifera*, *Spirogyra* sp., *Rhizoclonium implexum*, *Chara* sp.)

Кластерный анализ характеристик исследованных водоемов показал, что в зависимости от солености, скорости течения, прозрачности, глубины, характера грунта и растительности выделяется две группы (рисунок 7). Первая – водоемы, в которых обитает корбикула. Это реки, которые в своем нижнем течении имеют равнинный характер, невысокую скорость течения, высокую мутность воды, соленость не более 15–20 ‰, преимущественно илистые и песчаные грунты. Вторую группу сформировали короткие лососевые реки, для которых характерны: короткая эстуарная зона, более высокая скорость течения и прозрачность воды, соленость в эстуарии поднимается выше 20 ‰, в составе грунтов высока частота встречаемости гравия и гальки (доминанты морские эвригалинные брюхоногие и двустворчатые моллюски). Сильно опресненное оз. Соленое (до 1–2 ‰) не вошло ни в один кластер (преобладают личинки насекомых). Основное отличие между двумя группами эстуариев заключается в наличии или отсутствии корбикулы. Лимитирующим фактором в данном случае, по-видимому, является соленость. Соленостный толерантный диапазон японской корбикулы лежит в пределах 0–24,5 ‰ (Kado, Murata, 1974; Ярославцева, 1981; Комендантов, Орлова, 2003). Поэтому в высокосолёных эстуариях лососевых рек корбикула не обитает.

Таблица 4 – Состав основных таксономических групп макробентоса (% по массе)

Таксон	Тесная	Соленое	Гладкая	Рязановка	Барабашевка	Раздольная	Артемовка	Суходол	Партизанская	Киевка
Polychaeta	13,3	20,8	0,8	55,8	78,4	1,3	1,5	4,1	9,3	48,6
Bivalvia, в т.ч.:	71,2	7,7	86,0	28,3	17,2	97,2	96,9	36,6	43,9	35,1
<i>Corbicula japonica</i>	71,2	–	86,0	–	–	97,2	96,9	–	43,9	35,1
Gastropoda	2,3	7,7	11,5	–	–	–	1,3	43,7	25,8	6,1
Decapoda	5,6	–	–	7,9	–	–	–	10,1	–	–
Amphipoda	1,6	1,5	–	2,3	4,4	–	–	3,7	10,1	3,6
Insecta	–	62,3	–	–	–	–	–	–	6,4	1,2
Varia	6,0	–	1,7	5,7	–	1,5	0,3	1,8	4,5	5,4

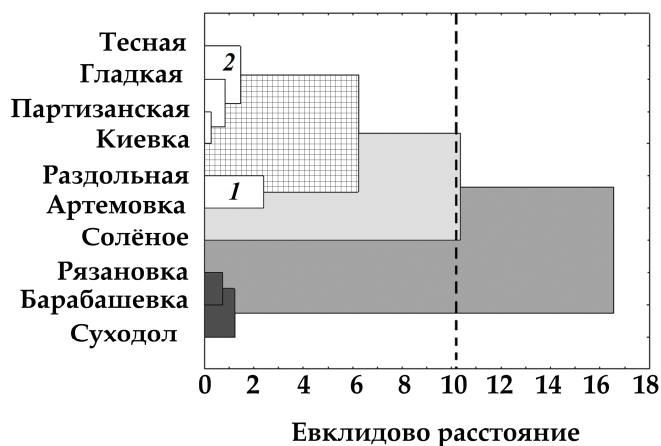


Рисунок 7 – Дендрограмма сходства исследованных водоемов по набору их характеристик (таблица 1). Пунктир – уровень значимых отличий. 1 и 2 – подгруппы «корбикульных» рек

«Корбикульные» водоемы подразделяются на две подгруппы (рисунок 7): 1. реки Раздольная и Артемовка, где наиболее протяженные эстуарные зоны (таблица 1), большая средняя глубина и мутность, меньшая соленость, грунт – преимущественно ил, доминирующий вид растительности – тростник; 2. реки Киевка, Партизанская, Гладкая, Тесная, где более короткие эстуарные

зоны, меньшая глубина, большая прозрачность воды, соленость, грунт – преимущественно песок, растения – примерно в равном соотношении высшие полупогруженные и донные макрофиты. Соответственно, различается состав и биомасса макробентоса в реках этих двух подгрупп.

В реках Артемовка и Раздольная средняя биомасса дочерпательного макробентоса 260 г/м^2 (июнь-июль), преобладали корбикула и полихеты (97,2 и 1,4 %). В реках второй подгруппы биомасса бентоса почти в два раза ниже – $148,5 \text{ г/м}^2$, его состав был более разнообразен, кроме корбикулы (86,9 %), довольно заметной была доля гастропод (6,3), полихет (2,8), амфипод (1,3), декапод (0,7), насекомых (0,7) и изопод (0,6). Вероятно, более высокая биомасса корбикулы в эстуариях рек Артемовка и Раздольная, по сравнению с остальными водоемами, определяется в среднем более низкой соленостью их вод. Большая глубина этих эстуариев позволяет корбикуле более успешно переносить зимовку (избегание промерзания). В целом, на основании данных по условиям среды и составу макробентоса выделяется три типа эстуариев: полигалинные (реки Суходол, Барабашевка, Рязановка), мезогалинные (реки Гладкая, Тесная, Киевка, Партизанская, оз. Пресное) и олигогалинные (реки Артемовка, Раздольная, оз. Соленое).

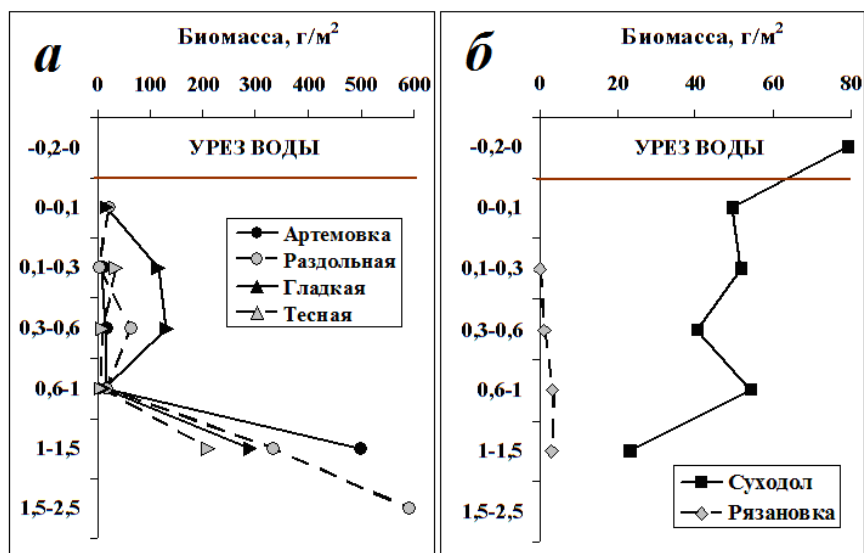


Рисунок 8 – Вертикальная изменчивость биомассы макробентоса в реках разного типа: а – протяженные эстуарии; б – короткие эстуарии

Характерным для исследованных эстуариев является наличие пика биомассы макробентоса на глубине более 0,5–0,6 м, сформированного двустворчатыми моллюсками (рисунок 8). То есть практически для всех рек характерно наличие двух вертикальных зон – прибрежной, наиболее подверженной неблагоприятным воздействиям (колебания уровня воды и ее характеристик (солености, температуры и др.) в зависимости от действия приливов-отливов, сгонов-нагонов, дождевых и снеговых паводков, промерзание грунта в зимний период, абразивное воздействие льда) и более глубоководной сублиторальной (условия обитания в которой изменяются не так резко). В сублиторали сообщества более устойчивы, в прибрежной зоне сообщества более эфемерны и формируются в теплый период года за счет колонизации мигрирующими взрослыми особями и оседающей молодью.

Так как большинство таксономических групп и видов в эстуариях морские по происхождению, то максимальная биомасса макробентоса приурочена к водам с соленостью выше 20 ‰. Эти максимумы формируются за счет таких групп, как двустворчатые и брюхоногие моллюски, декаподы, амфиподы. У моллюсков, благодаря высокой соленостной устойчивости клеток морских

эвригалинных видов (Комендантов, Орлова, 2003), а также присутствию в составе сообществ солоноватоводных видов (японская корбикула) высокие биомассы отмечались и при солености менее 5 ‰. У пресноводных личинок амфибиотических насекомых максимумы обилия приходятся на соленость менее 5 ‰. У полихет, благодаря наличию гиперосмотической регуляции (Комендантов, Орлова, 2003), максимумы обилия отмечались не только при солености 5–30 ‰, но и при солености менее 5 ‰. Анализ пространственного распределения макробентоса в зависимости от солености в эстуариях разного типа показывает следующее (рисунок 9):

1. В эстуарии лососевой горной р. Суходол наиболее высокие биомассы макробентоса отмечены в полигалинной зоне (20–30 ‰); в мезогалинной зоне (5–18 ‰) биомасса была низкой. Максимум сформирован двустворчатыми (*P. amurensis*, *R. philippinarum*, *L. gracilis*, *M. senhousia*, *M. japonica*, *M. quadrangularis*, *Macoma* spp.) и брюхоногими моллюсками, декаподами и полихетами. Вдоль градиента солености закономерно изменялась структура макробентоса. При солености 0–20 ‰ преобладали брюхоногие моллюски, при увеличении солености до 20–30 ‰ доминантами становились двустворчатые моллюски; **2.** В эстуарии равнинной р. Раздольной зона повышенного обилия бентоса зарегистрирована на границе между полигалинной и мезогалинной зонами (в устье реки у бара на выходе из Тавричанского лимана). Доминанты – *C. japonica*, устрица *Crassostrea gigas*, *P. amurensis*. Второй участок с высокими биомассами бентоса приурочен к границе между мезогалинной и олигогалинной (0,5–5,0 ‰) зонами. Доминант – корбикула; **3.** В эстуарии р. Гладкой («корбикульная», но относительно соленая, с наличием донных макрофитов) наиболее высокие биомассы макробентоса приурочены к границе между мезогалинными и полигалинными водами, в мезогалинной зоне биомасса была также повышена, по сравнению с олигогалинной зоной. Доминанты: корбикула, брюхоногие.

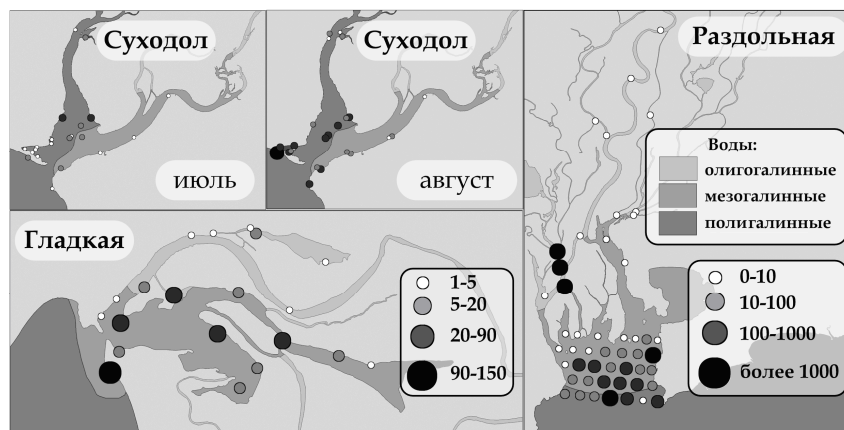


Рисунок 9 – Распределение макрозообентоса (г/м²) в эстуариях рек Суходол (июль, август), Гладкая и Раздольная (август) в 2011 г. в зависимости от структуры вод

В целом, для макрозообентоса, как и для бактерий, характерно нелинейное изменение количественных характеристик при увеличении солености воды (рисунок 10).

3.6. Нектобентос

В неводных уловах отмечено 13 видов ракообразных: японский мохнаторукий краб, кистеносный краб *Hemigrapsus takanoi*, обыкновенный прибрежный краб *H. sanguineus*, малозубая креветка *Palaemon paucidens*, крупнопалая креветка *P. macrodactylus*, песчаные шримсы рода *Crangon* spp. (*C. amurensis*, *C. propinquus*, *C. uritai*), японский краб-плавунец *Charybdis japonica*, травяная креветка *Pandalus latirostris*, большой рак-крот *Upogebia major*, малый рак-отшельник *Pagurus*

minutus, рак-богомол *Oratosquilla oratoria*. В пределах обследованного участка побережья японский мохнаторукий краб повсеместно многочислен. В Центральном Приморье не встречались субтропические японский краб-плавунец и рак-богомол. С юга на север снижалась относительная численность креветок рода *Palaemon* и прибрежных крабов рода *Hemigrapsus*, росла доля песчаных шримсов.

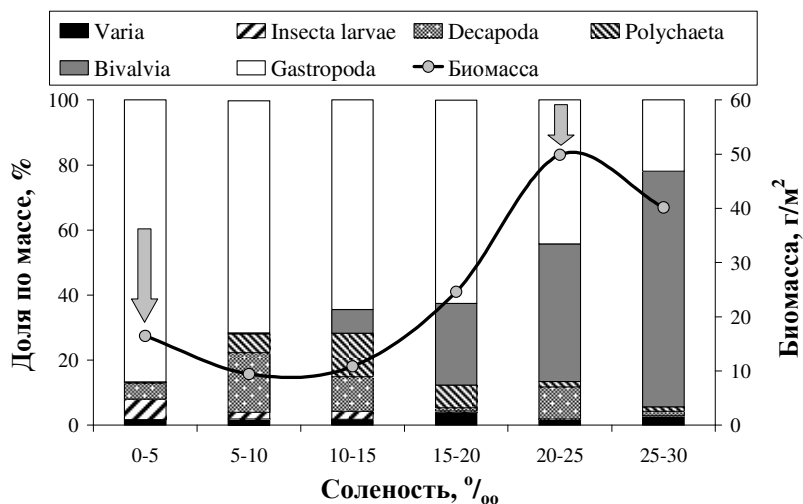


Рисунок 10 – Изменение средней биомассы макрозообентоса (г/м²) и соотношения его таксономических групп (%) вдоль градиента солености в эстуарии р. Суходол

Для оз. Соленое, рек Тесная и Гладкая (залив Посыета) характерно доминирование креветок рода *Palaemon*. Во всех остальных водоемах по массе преобладал японский мохнаторукий краб. В слабосоленых эстуариях рек Раздольная и Артемовка субдоминантами являются креветки *Palaemon* spp., в эстуариях с промежуточной соленостью (реки Киевка, Аввакумовка, оз. Пресное) – песчаные шримсы *Crangon* spp., в наиболее осолоненных внутренних эстуариях рек Шкотовка и Суходол – *H. takanoi*, *Palaemon* spp., *Crangon* spp., во внешних эстуариях зал. Петра Великого (Суходол) – японский краб-плавунец, травяная креветка и рак-богомол, в северной части района исследований (гавань Тихая Пристань, зал. Ольги) – травяная креветка. Биомасса крабов и креветок в эстуариях достигает 32 г/м². Пространственная изменчивость распределения крабов и определяется в первую очередь сезонным циклом миграций вида-доминанта – японского мохнаторукого краба. В летний период, когда половозрелые особи этого катадромного вида находятся на местах размножения в море, максимумы обилия ракообразных в эстуариях (неполовозрелые *E. japonica* и *H. takanoi*, креветки *Palaemon* spp. и песчаные шримсы) обычно приурочены к зарослям донных макрофитов.

3.7. Рыбы

В эстуарии р. Раздольная в направлении море-река в большинстве случаев максимальное обилие рыб в уловах отмечалось на приустьевом участке I, а также в районах впадения притоков второго порядка на участках II и III (рисунок 11). В летний период в соответствии с осмотическими возможностями разных видов вдоль градиента солености изменяется структура ихтиоценов. На верхнем участке III доля пресноводных видов максимальная (89,8 % по массе), на среднем участке II основу уловов составляют пресноводные (52,0 %) и полупроходные (44,1 %) виды, на нижнем участке I преобладают полупроходные (64,8 %) и амфидромные (8,6 %) виды, доля морских видов увеличивалась до 1,6 %, а доля пресноводных видов снижается до минимума (24,2 %). В целом,

при продвижении вдоль продольной оси эстуария наиболее резкие изменения состава рыб, а также локальные максимумы их обилия, приурочены к границам между морскими и солоноватыми водами и между солоноватыми и пресными водами.

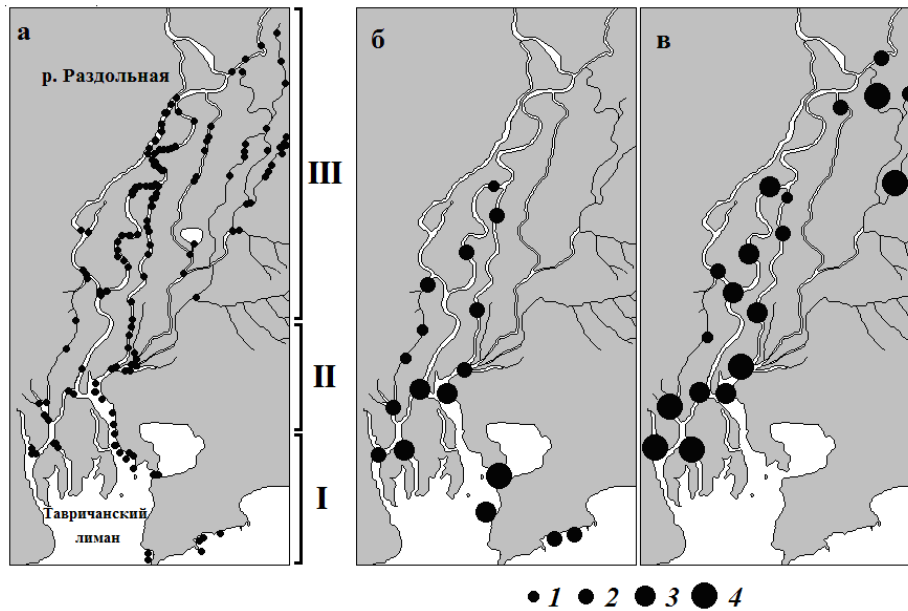


Рисунок 11 – Распределение рыб в бассейне р. Раздольной: а – распределение неводных станций. I – нижний участок внутреннего эстуария (соленость поверхностных вод до 15–20 ‰), II – средний участок (не более 5–10 ‰), III – верхний участок (не более 2–3 ‰); б – июнь 2007 г., в – июль 2007 г. (1 – 0–1 г/м²; 2 – 1–10 г/м²; 3 – 10–20 г/м²; 4 – более 20 г/м²) (Колпаков, Милованкин, 2010)

Сезонный цикл развития эстуарного ихтиоценоза р. Раздольная включает два больших периода: теплый (май-октябрь) и холодный (ноябрь-апрель). Для теплого периода характерна невысокая биомасса (4–10 г/м²) и максимальное видовое богатство (22–29 видов) (рисунок 12). В холодный период года видовое богатство минимальное (2–12 видов), а биомасса, наоборот, очень высокая – (в среднем 71–374 г/м², на отдельных участках зимовальных ям – до 2 кг/м²). Такой уровень биомассы на зимовальных ямах может быть обеспечен только при условии, что рыбы здесь не питаются вовсе, либо их пищевая активность минимальна. В периоды ледостава и разрушения льда видовое богатство и биомасса изменяются однонаправленно (рисунок 12); в это время отмечены локальные максимумы обеих характеристик. Установлено, что при увеличении расхода воды, объема твердого стока и температуры воды биомасса рыб в уловах достоверно снижается, видовое богатство при этом увеличивается (таблица 5). При увеличении расхода воды и объема твердого стока в летний период снижается масштаб проникновения высокосоленых вод в эстуарий и увеличивается мутность воды (Состояние морских экосистем..., 2005). Соответственно, в эстуарии снижаются масштабы присутствия эвригаллиных видов, формирующих высокие биомассы. Зимовка полупроходных рыб (пиленгас, красноперки и др.) в эстуарии происходит в условиях увеличения солености воды, за счет снижения объема пресного стока (Состояние морских экосистем..., 2005).

В январе-феврале в уловах отмечены только два пелагических вида – японская речная корюшка *Hypomesus nipponensis* (полупроходной) и тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii* (местный морской) (рисунок 13а). Остальные виды весьма малоподвижны и залегают на зимовальных ямах в основном русле, либо в придаточных водоемах. В ноябре-декабре (ледостав) и марте-апреле (ледоход) в реке велика доля полупроходных и проходных (красноперки, корюшки *H. nipponensis* и *Osmerus dentex*, пиленгас), а также морских (тихоокеанская сельдь, навага, темный окунь, звездча-

тая *Platichthys stellatus* и полосатая камбалы) видов рыб. Для летнего аспекта сообщества характерны преобладание карповых и др. пресноводных видов, сравнительно низкая доля полупроходных рыб (пиленгас, красноперки) и появление субтропических мигрантов (пятнистый коносир *Konosirus punctatus*). От лета к осени увеличивается доля полупроходных и морских видов, а доля пресноводных видов снижается. Такая динамика видового состава определяется особенностями жизненных циклов разных рыб, в частности, их сезонными перемещениями: летом красноперки и японская речная корюшка после нереста уходят на нагул в прибрежные воды, пиленгас уходит в море для размножения, пресноводные виды (пескари, серебряный карась, туменский язь *Leuciscus tumensis* и др.) в это время после нереста выходят из придаточной системы в основное русло реки и спускаются в эстуарную зону для нагула; осенью полупроходные виды (молодь красноперок и пиленгаса, японская речная корюшка) из моря поднимаются в верхнюю часть эстуария для зимовки на ямах в основном русле и крупных притоках, пресноводные рыбы для зимовки смещаются из основного русла в придаточную систему, морские виды (сельдь, навага, камбалы, керчаки рода *Myoxocephalus*) заходят в эстуарий для нагула и зимовки. Весной происходит обратный процесс.

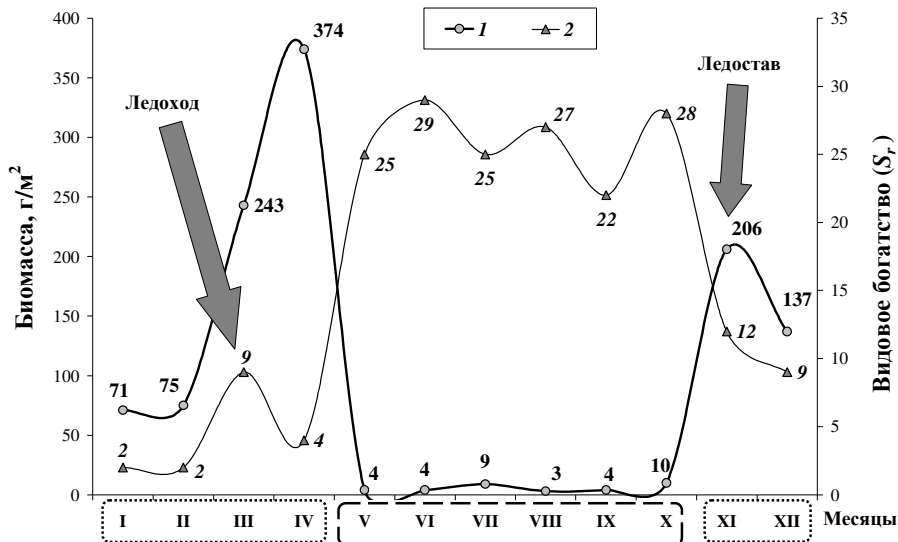


Рисунок 12 – Сезонная изменчивость биомассы, г/м² (1) и видового богатства (2) икhtiоценоза в эстуарии р. Раздольная (по данным неводных уловов)

Таблица 5 – Матрица корреляций биомассы рыб ($\ln(\text{г/м}^2)$) и их видового богатства с сезонной динамикой расхода воды (м³/с), твердого стока (т) (среднегоголетние данные) и температуры воды (°С) в нижнем течении р. Раздольная

Показатель	Средний расход	Биомасса	Число видов	Температура	Твердый сток
Средний расход	1	-0,70	0,75	0,91	0,85
Биомасса	0,012	1	-0,69	-0,72	-0,65
Число видов	0,005	0,013	1	0,83	0,52
Температура	0,0001	0,009	0,001	1	0,82
Твердый сток	0,0004	0,02	0,08	0,001	1

Примечание – над диагональю – значения коэффициента корреляции Спирмена S , под диагональю – вероятность (значения достоверны при $p < 0,05$)

Распределение рыб в эстуарии р. Суходол, с одной стороны, очень изменчиво и мозаично, с другой стороны, наиболее часто максимумы обилия (до 35 г/м²) отмечались на граничных участках – между внутренним и внешним эстуарием и между внутренним эстуарием и собственно речной зоной (рисунок 14). На всем протяжении эстуария в составе сообщества рыб по массе преоб-

ладали эвригалинные виды – дальневосточные красноперки, пиленгас? речная малоротая корюшка, бычки-колобни (сем. Gobiidae) и др. Однако вдоль градиента солености структура сообщества закономерно изменялась: во внешней эстуарии преобладали местные морские виды (полосатая камбала, навага, чешуеголовый маслюк *Pholis nebulosa*, темный окунь, мраморный керчак *Muohoccephalus stelleri* и др.). Вверх по течению их доля в уловах снижалась, а доля пресноводных (в основном, большеголовый пескарь *Gobio macrocephalus* и голяны рода *Phoxinus*) и теплолюбивых неритических видов (пятнистый коносир, дальневосточный сарган *Strongylura anastomella*, японский полурыл, красноногий фугу *Takifugu rubripes*) увеличивалась. Биомасса рыб в эстуарии р. Суходол в теплое время года, как и в р. Раздольной, была сравнительно невысокой – 1,6–8,3 г/м². Основное отличие полигалинной эстуарии р. Суходол от олигогалинной р. Раздольной заключается в том, что при в среднем более высокой солености воды, в нем, как по числу видов, так и по биомассе в теплый период года преобладают местные морские и эвригалинные виды рыб.

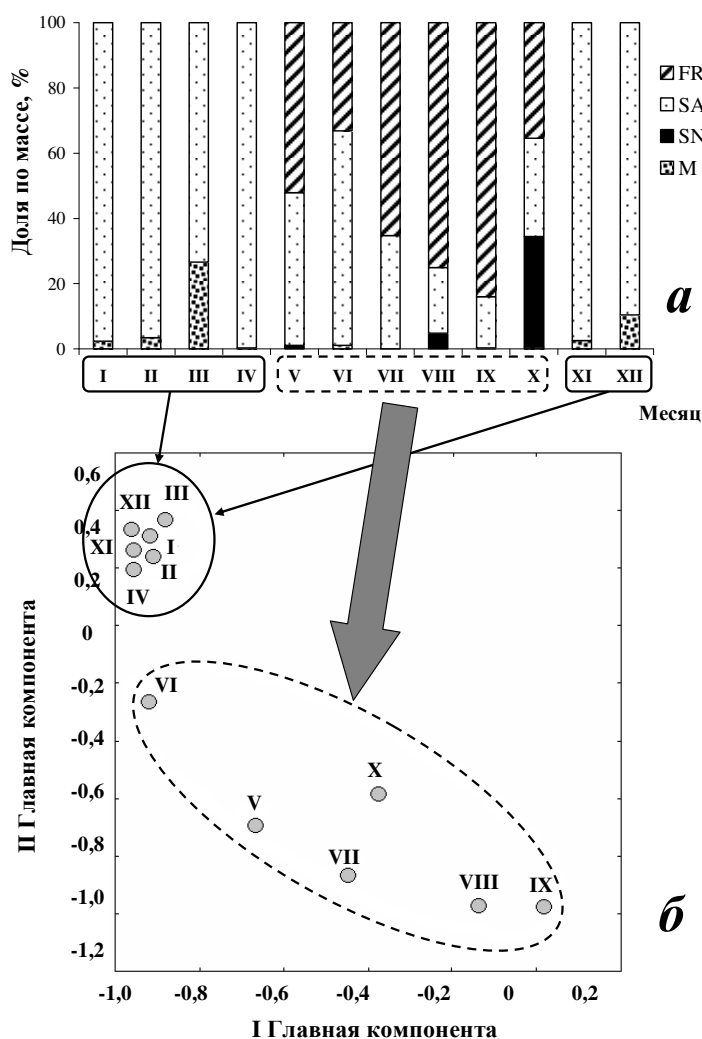


Рисунок 13 – Сезонная изменчивость соотношения рыб разных экологических группировок (доля по массе, %) в неводных уловах в р. Раздольная (а) и распределение разных месяцев (по структуре уловов) в пространстве главных компонент (б). *FR* – пресноводные виды, *SA* – проходные, полупроходные и амфидромные виды, *SN* – южные неритические мигранты, *M* – местные морские виды

Для распределения рыб в относительно протяженных эстуариях горных рек с промежуточной величиной солености (Гладкая, Аввакумовка) также были характерны резкие изменения обилия вблизи от граничных участков – между внутренним и внешним эстуарием и между внутрен-

ним эстуарием и собственно речной зоной. Сравнивая сезонную динамику соотношения рыб разных экологических группировок в разнотипных эстуариях, следует отметить, что везде выделяется два периода – теплый (безледный) и холодный; в теплый период по величине массовой доли пресноводных видов рыб в уловах в порядке убывания эстуарии располагаются в ряд: Раздольная, Артемовка → Аввакумовка, Гладкая, Тесная → Суходол, Шкотовка.

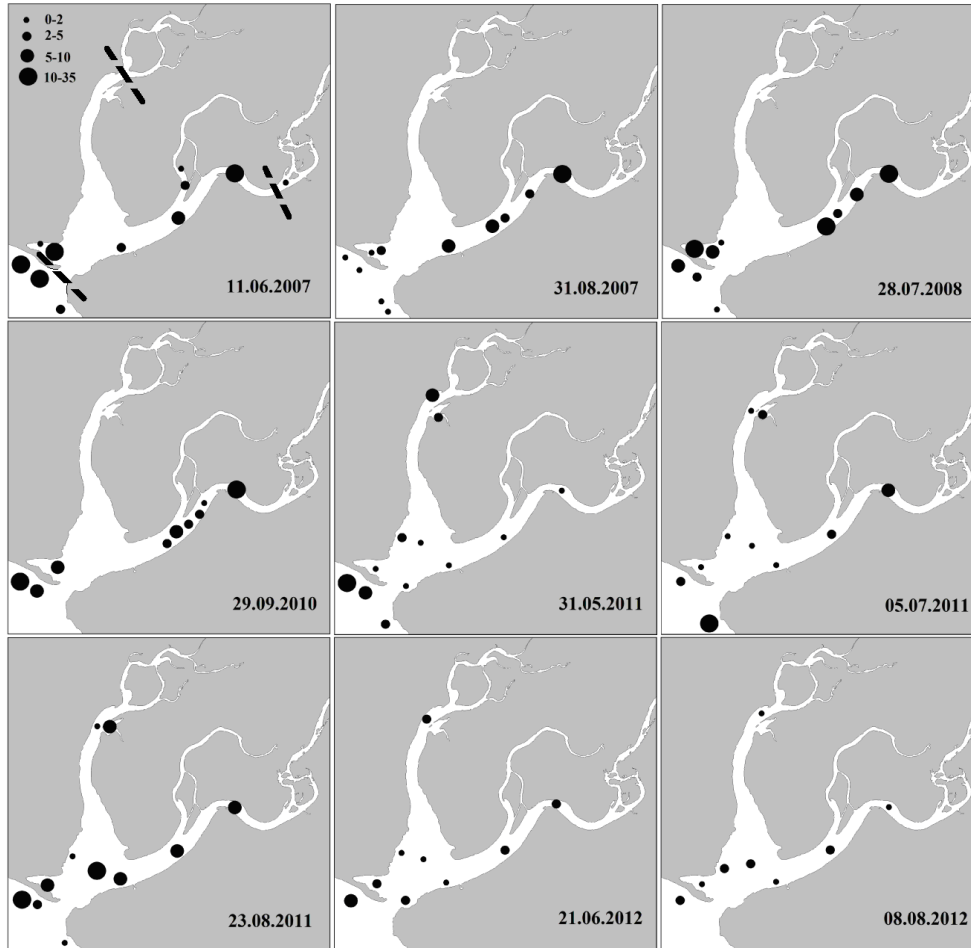


Рисунок 14 – Распределение рыб ($г/м^2$) в эстуарии р. Суходол по данным неводных съемок. Пунктир – границы внутреннего эстуария

В каждом конкретном эстуарии в градиенте солености друг друга сменяют олиго-, мезо- и полигалинная водные массы, в которых формируются соответствующие биоценозы с преобладанием характерных для них видов. Наиболее резкие изменения количественных характеристик биоты чаще всего отмечаются у верхней и нижней границ внутреннего эстуария, т.е. на границе между солоноватыми и пресными водами, с одной стороны, и солоноватыми и морскими водами, с другой стороны.

Исследованные эстуарии различаются происхождением, размерами, рельефом, гидрологическим режимом, степенью связи с морем. С использованием в качестве интегральных характеристик эстуариев *осредненных* данных по солености их вод, а также по составу и структуре различных компонентов сообществ (от растений до рыб) разработана типизация эстуариев северо-западной части Японского моря (таблица 6). Выделено три типа эстуариев (олиго-, мезо- и полигалинных) с *преобладающей* соленостью поверхностных вод 0,5–5,0, 5–18 и 18–30 ‰, соответственно. В полигалинных эстуариях вторая зона барьерной солености β (22–26 ‰) – обычно распо-

лагается в непосредственной близости от устья реки (например, р. Суходол) (Важова, Зуенко, 2015а, б). Эта соленость разделяет солоноватые и морские воды и является нижним барьером для распространения стеногалинных морских гидробионтов, а также верхним барьером для распространения солоноватоводных гидробионтов морского происхождения и эвригалинных гидробионтов пресноводного происхождения (Аладин, 1988; Аладин, Плотников, 2013). В районе устьев рек в полигалинных эстуариях происходят резкие изменения в характере распределения биогенных элементов, а также смена знака продукционно-деструкционного баланса (Важова, Зуенко, 2015а). Поэтому эти эстуарные зоны, отличающиеся по условиям среды и составу населения, выделены в подтипы: полигалинный внешний и полигалинный внутренний эстуарии.

Таблица 6 – Доминанты и субдоминанты отдельных компонентов сообществ в разнотипных эстуариях

Компонент	Тип эстуария			
	Полигалинный (18–30 ‰)		Мезогалинный (5–18 ‰)	Олигогалинный (0,5–5,0 ‰)
	Внешний (24–30 ‰)	Внутренний (18–24 ‰)		
Растительность	Зостера морская	Зостера японская, руппия, кладофора, ульва	Зостера японская, рдесты, тростник	Тростник, осоки
Макрозообентос (двустворчатые моллюски)	Потамокорбула, макамы	Макомы	Японская корбикула, макамы	Японская корбикула
Нектобентос	Японский мохнатый краб			
	Кистеносный краб, песчаные шримсы, травяная креветка	Кистеносный краб, песчаные шримсы, креветки р. <i>Palaemon</i>	Песчаные шримсы, креветки р. <i>Palaemon</i>	Креветки р. <i>Palaemon</i>
Рыбы	Красноперки, шиленгас			
	Навага, керчаки, камбалы, темный окунь, стихеевые	Речная корюшка, бычки-колобни, полосатая камбала	Речная корюшка, бычки-колобни, серебряный карась	Много видов карповых

К олигогалинным отнесены протяженные внутренние эстуарии равнинных рек, а также сильно опресненных прибрежных озер (реки Раздольная, Артемовка, оз. Соленое), к мезогалинным – относительно протяженные эстуарии горных рек, а также лагунные озера (реки Гладкая, Тесная, Аввакумовка, Киевка, оз. Пресное). К этому же типу можно отнести Тавричанский лиман. К полигалинным внутренним эстуариям относятся короткие эстуарии горных рек (Суходол, Барабашевка, Рязановка, Нарва, Брусиловка (оз. Известняк)). К полигалинным внешним – внешние эстуарии всех исследованных рек. Видовой состав доминантов и субдоминантов разных групп растений и животных закономерно изменялся в эстуариях разных типов (таблица 6). В частности, среди двустворчатых моллюсков в олигогалинных эстуариях преобладала японская корбикула, в мезогалинных – японская корбикула и несколько видов маком, в полигалинных внутренних доминировали макамы, в полигалинных внешних – потамокорбула, макамы, латернула, петушок.

Глава 4. Консортивные связи растительности и ряда компонентов биоты

4.1. Эпифитные микрогетеротрофы

В сентябре 2012 г. в эстуарии р. Суходол исследован качественный состав эпифитных микрогетеротрофов массовых видов растений (зостера японская, тростник, ульва) в приустьевой лагуне, параллельно для сравнения исследованы пробы планктонных и бентосных микроорганизмов.

Идентификация изолированных культур липо-, амило- и протеолитических микроорганизмов и плесневых грибов выполнена к.б.н. Бельковой Н.Л. (ЛИН СО РАН) на основе анализа фрагментов гена малой субъединицы рибосомной РНК (Терехова и др., 2013). При сравнении таксономического состава микрогетеротрофов, ассоциированных с макрофитами, выявлен весьма высокий уровень их специфичности. Только в обрастании ульвы отмечены бактерии *Arthrobacter* sp., *Arthrobacter nitroguaiacolicus*, *Rheinheimera* sp., *Shewanella* sp. и грибы *Penicillium* sp.; в обрастании тростника – бактерии *Enterobacter* sp., *Stenotrophomonas* sp., *Devosia* sp., *Exiguobacterium* sp., *Aeromonas* sp. и гриб *Penicillium chrysogenum*; в эпифитоне японской зостеры – бактерии *Pseudomonas* sp. (не встреченные ни в воде, ни в донных осадках).

4.2. Эпифитные микроводоросли

Видовая структура эпифитных микроводорослей уже определялась не столько видом базифита, сколько соленостью воды в месте отбора проб. Так как для исследуемых эстуариев характерна вертикальная стратификация вод по солености (вверху пресная вода, у дна – соленая), то определенное влияние на состав эпифитов оказывал характер размещения базифита в пространстве (у поверхности, в толще или в придонном слое воды, или он пронизывал весь водяной столб). Состав эпифитона из разнотипных эстуариев рек Суходол и Раздольная существенно различался. Если в полигалинном эстуарии р. Суходол по биомассе преобладали галофилы, эв- и мезогалобы, то в олигогалинном эстуарии р. Раздольная – индифферентные по отношению к солености виды. Обилие эпифитона зависело от вида базифита (как от положения места его поселения в градиенте солености, так и от продолжительности существования его побегов (или таллома)) (рисунок 15). Максимум обилия эпифитона отмечен на листьях многолетника – морской зостеры (до 3,1 г/г сырой массы базифита).

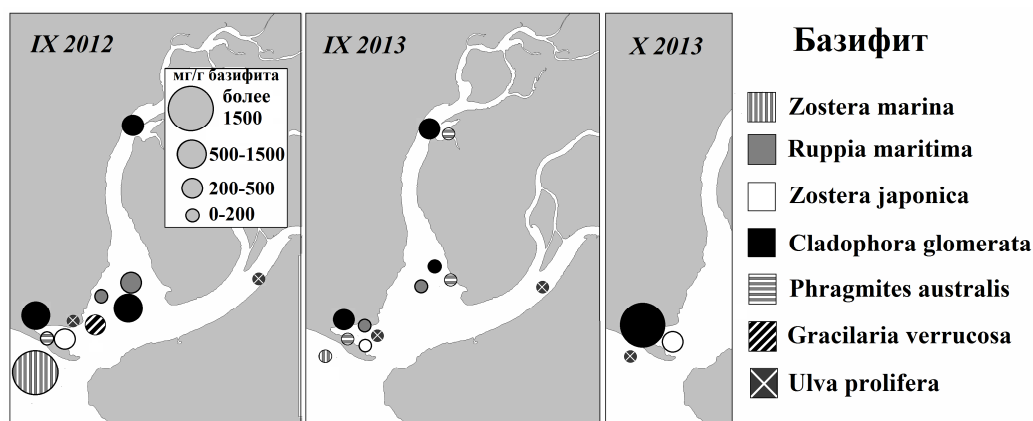


Рисунок 15 – Распределение эпифитона (мг/г сырой массы базифита) в эстуарии р. Суходол по станциям и макрофитам в сентябре-октябре 2012–2013 гг.

4.3. Консортивные связи беспозвоночных животных с растениями

Распределение большинства массовых групп эпибентоса (брюхоногие, амфиподы, декаподы, изоподы) достоверно коррелирует с распределением растений (рисунок 16). Распределение же основных групп эндобентоса (двустворчатые моллюски, полихеты) не зависит от обилия растений. Ассоциированность животных с растениями, по-видимому, в первую очередь, определяется характером их питания. Например, один из массовых видов беспозвоночных в составе фитоконсорций (т.е. консорций, в которых детерминантом является растение) эстуариев Приморья – ассиминей *Assiminea lutea* (Gastropoda) питается детритом и обрастаниями, соскребая их с субстрата.

Множественный пошаговый регрессионный анализ зависимости биомассы животных (B_{zoo}) от ряда факторов показал, что первой в модель включается соленость воды (s) (коэффициент корреляции $R = 0,53$), второй – биомасса растений (B_{phyto}) (коэффициент корреляции достигает 0,74). Включение в модель температуры воды и концентрации растворенного кислорода не позволяет улучшить ее параметры. В итоге получено уравнение, удовлетворительно описывающее эмпирические данные: $\ln B_{zoo} = -3,12 + 0,73 \ln s + 0,67 \ln B_{phyto} \pm 0,63$ ($R = 0,74$, $R^2 = 0,54$, критерий Фишера $F(2,15) = 8,96$, $p < 0,003$). Таким образом, биомасса животного компонента в составе консорциев в летний период растет при увеличении солености воды и биомассы растений (рисунок 17).

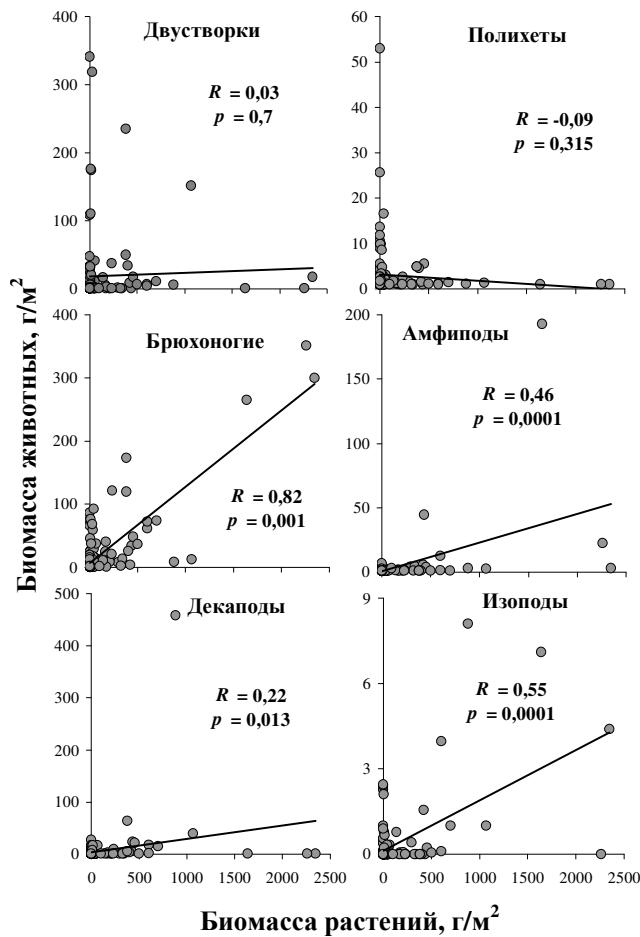


Рисунок 16 – Зависимость обилия животных различных таксономических групп ($г/м^2$) от биомассы донных макрофитов ($г/м^2$) в эстуариях Приморья. R – коэффициент корреляции Пирсона

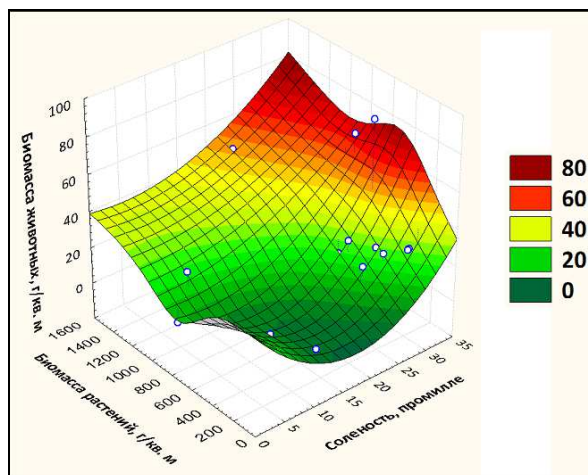


Рисунок 17 – Зависимость биомассы животных от солености воды и биомассы растений

4.4. Использование рыбами топических и трофических ресурсов эстуарных биотопов

Видовой состав и обилие рыб в эстуариях мало менялись в зависимости от наличия или отсутствия зарослей растений. Но в зарослях многие виды были представлены преимущественно молодью, средняя длина рыб здесь составила всего 54 мм (рисунок 18); в этом биотопе максимальной в составе пищи рыб была доля нектобентосных мизид и микробентоса (в основном, амфипод). В биотопе «голое дно» в обобщенном пищевом спектре рыб максимальными были доли рыбной пищи и детрита. Здесь активно нагуливалась молодь детритофага пиленгаса, а ввиду отсутствия укрытий для молоди, часть бентосоядных рыб переходила к факультативному хищничеству.

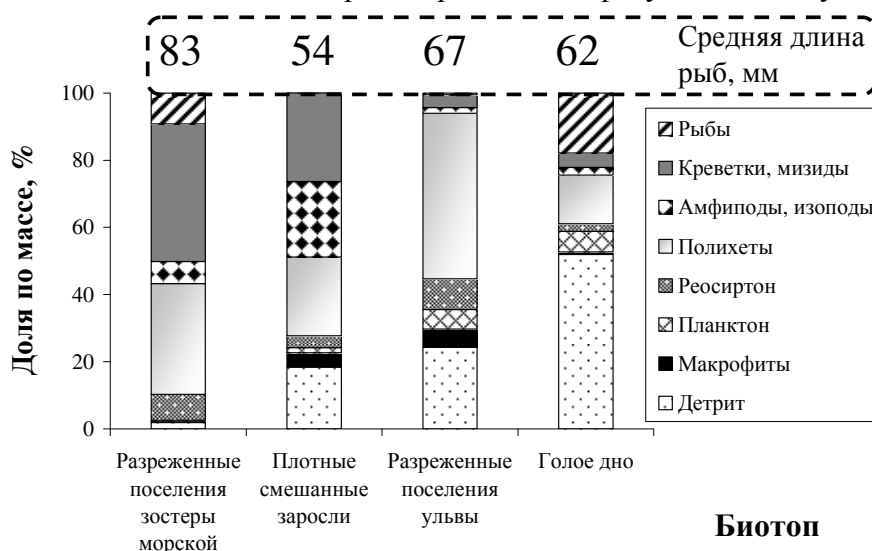


Рисунок 18 – Средняя длина рыб (мм) и их осредненные пищевые спектры в разных биотопах эстуария р. Суходол

Представленные в данной главе результаты анализа связей консортов 4 уровней с растениями-детерминантами в составе фитоконсорций в эстуариях Приморья, позволяют сделать вывод, что в ряду: микрогетеротрофы – эпифитные микроводоросли – ассоциированные с растениями беспозвоночные (зоофитос) – рыбы, снижается теснота консортивных связей (рисунок 19). В результате проведенных исследований оценены численность и биомасса гидробионтов ряда размерных и биотопических группировок в эстуариях выделенных типов (таблица 7), что обеспечило сравнимость данных и возможность их использования в дальнейших биоценологических расчетах.

Глава 5. Питание и трофические связи рыб и декапод

5.1. Состав пищи рыб: онтогенетическая, сезонная и региональная изменчивость

Исследовано питание 55 видов рыб. По составу пищевого спектра у рыб выделено 5 трофических гильдий: детритофаги (I), облигатные хищники ихтиофаги (II), хищники креветкоеды (III), рыбы, питающиеся в толще воды (IV), и рыбы, питающиеся в придонном слое и на дне (V) (рисунок 20). **I.** К детритофагам отнесены 5 видов – 3 вида горчаков (ханкайский *Acanthorhodeus chankaensis*, желтоперый *Acanthorhodeus* sp., обыкновенный *Rhodeus sericeus*) и 2 вида кефалей (лобан *Mugil cephalus*, пиленгас), доля детрита в их пище превышала 61 % по массе. **II.** Два вида (дальневосточный сарган и амурский сом) оказались облигатными ихтиофагами, доля рыб в их пище составляла 68 и 100 %, соответственно. **III.** Три вида рыб (липарис Агассица *Liparis agassizii*, темный окунь и уклей *Culter alburnus*) – хищники-креветкоеды, доля креветок в их рационе была равна 65,3–83,6 %. Дополнительным кормом служили рыбы и амфиподы. **IV.** Шесть

видов питались ракообразными, обитающими в толще воды. Японская речная корюшка и лапша-рыба *Salangichthys microdon* – планктофаги, доля планктонных ракообразных (копеподы, клadoцеры) и пелагических личинок полихет, декапод, гастропод, двустворок и др. (меропланктон) в их пище составляла 63–90 % (подгруппа **IVa**). Игла-рыба *Syngnathus schlegeli*, трехиглая колюшка *Gasterosteus nipponicus*, молодь звездчатой и полосатой камбал потребляли, в основном, нектобен-тосных мизид (44,1–78,9 %), дополняли их рацион зоопланктон, детрит, полихеты, декаподы, рыбы и др. (подгруппа **IVb**).

ФИТОКОНСОРЦИЯ

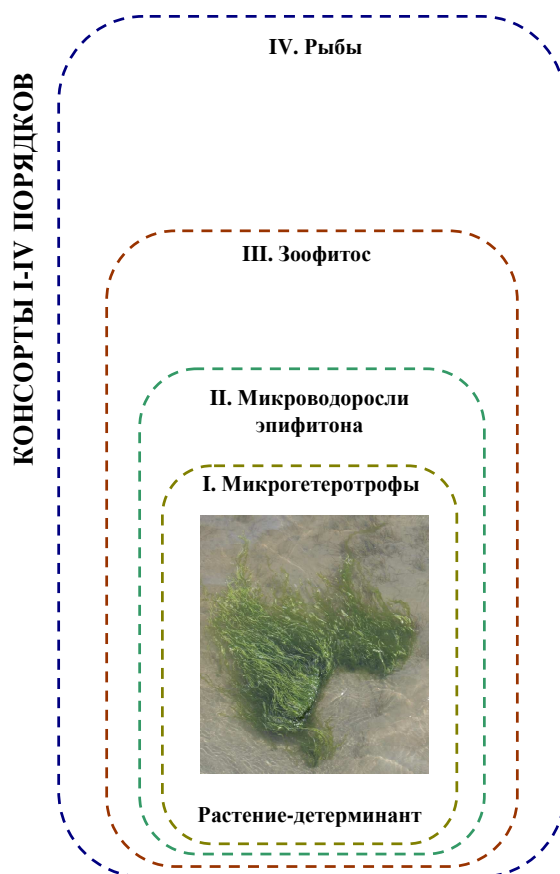


Рисунок 19 – Схема тесноты связей консортов разных уровней с растением-детерминантом в составе фитоконсорций в эстуариях

Таблица 7 – Средняя биомасса (гС/м²) компонентов биоценозов в эстуариях разных типов

Компонент	Тип эстуария			
	Полигалинный		Мезогалинный	Олигогалинный
	Внешний	Внутренний		
Бактериопланктон	–	0,040	–	0,418
Бактериобентос	–	0,104	–	0,053
Бактериоэпифитон	–	0,0043	–	–
Фитопланктон	–	0,013	–	0,069
Эпифитные микроводоросли	32,6	1,9	–	0,9
Растительность	70,1	16,1	40,0	63,1
Зоопланктон	0,022	0,036	0,079	0,052
Зообентос	3,5	2,3	6,6	7,0
Зоофитос	6,9	2,1	0,5	–
Нектобентос	0,03	0,10	0,09	0,15
Рыбы	0,5	0,6	0,9	0,8

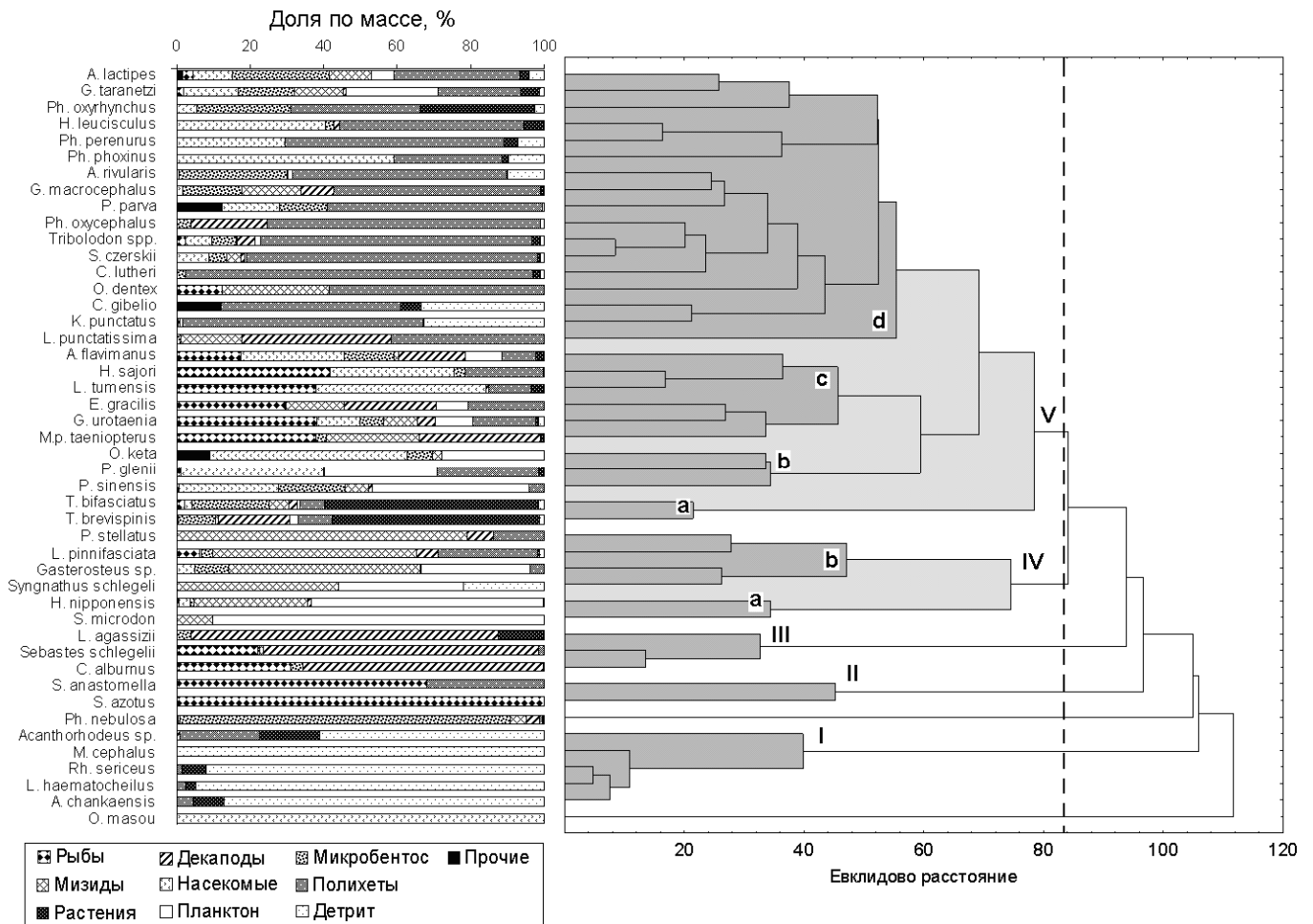


Рисунок 20 – Состав пищи исследованных видов рыб и дендрограмма сходства их пищевых спектров

Самая обширная и неоднородная группа **V** включает эврифагов, питающихся в придонном слое воды и на дне бентосными и нектобентосными животными, а также растениями и детритом. У двух бычков рода *Tridentiger* (двухполосого *T. bifasciatus* и короткоперого *T. brevispinis*) в пище преобладали зеленые водоросли (ульва, кладофора) (56,3–58,0 %), животный корм включал амфипод, полихет, мизид (**Va**). Молодь кеты *Oncorhynchus keta*, ротан-головешка *Perccottus glenii* и девятииглая колюшка *Pungitius sinensis* потребляли, в основном, личинок насекомых (хируномиды, поденки, веснянки) (27,1–53,6 %) и планктонных животных (28,0–42,6 %) (**Vb**). Шесть видов (золотистый бычок *Acanthogobius flavimanus*, японский полурыл, туменский язь, навага, кольчатый бычок *Gymnogobius urotaenia* и южная широколобка *Megalocottus platycephalus taeniopterus*) – факультативные ихтиофаги, доля рыб в их пище была равна 17,6–41,7 %. Дополнительным кормом им служили насекомые, амфиподы, мизиды, декаподы, полихеты (**Vc**). В пище остальных 18 видов заметной была доля полихет (22,3–94,6 %), дополнительным кормом служили животные микробентоса (амфиподы, изоподы, капреллиды), насекомые и детрит (**Vd**). В общем, рыб **V** группы можно охарактеризовать, как бентофагов с широким спектром питания. К этой группе также отнесены чешуеголовый маслюк и молодь сима *Oncorhynchus masou*, которые на дендрограмме не вошли ни в один из кластеров (рисунок 20) (первый питается преимущественно амфиподами, второй – личинками амфибиотических насекомых). Вместе с тем, большинство видов рыб обладает широкой пищевой пластичностью и с легкостью переходит на корм, наиболее доступный в данный конкретный момент времени в данном биотопе (Колпаков и др., 2012).

5.2. Состав пищи декапод: онтогенетическая, сезонная и региональная изменчивость

Из 6 таксонов декапод креветки р. *Palaemon* и песчаные шримсы – облигатные детритофаги, доля детрита в их пище 80,8–90,2 %. В пище кистеносного краба помимо детрита (53,5 %), значительна доля амфипод (33,1 %) и декапод (8,3 %) (эврифаг-бентофаг). Японский мохнаторукий краб – также эврифаг, питается как растительной (79,5 %), так и животной пищей (20,5 %).

5.3. Трофическая структура сообществ рыб и десятиногих ракообразных

Структура обобщенного пищевого спектра рыб и декапод от водоема к водоему заметно изменялась. В олигогалинных эстуариях (Раздольная, Артемовка) в пище рыб наиболее высока доля детрита и растений (корма с наиболее низким трофическим уровнем) была равна 41,5–67,2 %. В мезогалинных эстуариях (Гладкая, Тесная) доля этих групп снижалась до 40,6–50,5 %. В полигалинных эстуариях (Рязановка, Барабашевка, Суходол) их суммарная доля была минимальной 12,5–32,0 % (рисунок 21). В эстуариях первых двух типов заметной в пище рыб и декапод была доля зоопланктона (коловратки, копеподы, клadoцеры), а в полигалинном эстуарии р. Суходол 11 % массы осредненного пищевого спектра пришлось на долю меропланктона (личинки декапод, гастропод и двустворок). Кроме того, доля некто- и эпибентоса в пище рыб и декапод в олигогалинных эстуариях составляла 7,8–16,2 %, в эстуариях остальных двух типов доля этих групп изменялась в пределах 26,1–62,5 %. Таким образом, трофический уровень пищи, потребляемой рыбами и декаподами в исследованных водоемах, выше среднего был в полигалинных эстуариях, где в составе растительности преобладают морские травы и водоросли; существенно ниже среднего – в олигогалинных эстуариях с преобладанием высшей полупогруженной растительности (рисунок 22). В мезогалинных эстуариях значения трофического уровня пищи близки к среднему. Таким образом, структура пищевых сетей эстуариев зависит от их типа.

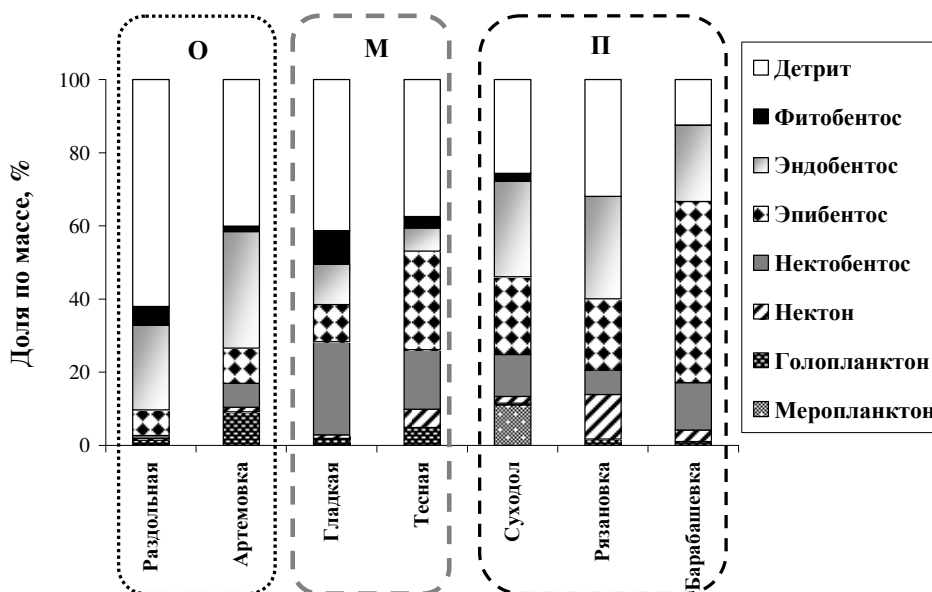


Рисунок 21 – Соотношение основных кормовых объектов (%) в обобщенном пищевом спектре рыб и декапод в олигогалинных (О), мезогалинных (М) и полигалинных (П) эстуариях

В эстуариях северо-западной части Японского моря, как и в типичном случае (Шубников, 1977, Одум, 1986; Winemiller et al., 2007; Nordström et al., 2009), основной является детритная пищевая цепь, причем в значительной степени основанная на аллохтонной органике (сносимой со всего бассейна реки).

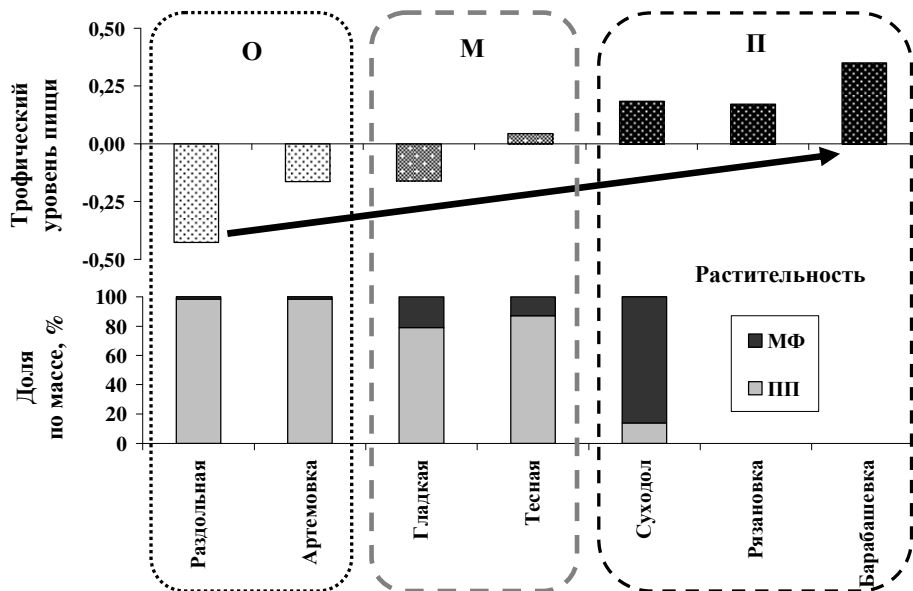


Рисунок 22 – Отклонения от среднего значения трофического уровня пищи (TL), потребляемой рыбами и декаподами в разнотипных эстуариях (вверху) и соотношение в них доминирующих форм первичных продуцентов (внизу): ПП – высшая полупогруженная растительность (тростник, осоки), а также рдесты, роголистник и уруть; МФ – морские травы и водоросли (зостера, руппия, ульва, кладофора). О, М и П – олиго-, мезо- и полигалинные эстуарии

Глава 6. Биопродуктивность и некоторые элементы функционирования эстуарных экосистем северо-западной части Японского моря

В главе на основе комплекса выполненных исследований оценена продукция растительности, зоопланктона, макрозообентоса и рыб в разнотипных эстуариях (таблица 8).

Таблица 8 – Средняя продукция ($гС/м^2/год$) основных макрокомпонентов эстуарных биоценозов и ее доля (%) от продукции макрофитов (в скобках)

Компонент	Тип эстуария			
	Полигалинный внешний	Полигалинный внутренний	Мезогалинный	Олигогалинный
Растительность	–	18,9 (100)	63,4 (100)	20,9 (100)
Зоопланктон	–	0,8 (4,0)	1,1 (1,7)	2,0 (9,5)
Макрозообентос+нектобентос	5,1	8,1 (42,7)	3,6 (5,7)	2,6 (12,4)
Рыбы	1,0	2,3 (12,3)	1,8 (2,9)	2,9 (13,7)

Макрозообентос. Основу продукции макрозообентоса в полигалинных эстуариях слагали двустворчатые и брюхоногие моллюски, полихеты и амфиподы. Во внешних полигалинных эстуариях среди двустворчатых моллюсков (51 % продукции) преобладали морские эвригалинные виды – потамокорбула, мускулиста, петушок, латернула, макамы *Macoma contabulata* и *M. incongrua*, нутталлия; среди брюхоногих моллюсков (32 %) доминировали флювиоцингула, батиллярия *Batillaria attramentaria*, ассимиinea, литторины *Littorina* spp. Во внутренних полигалинных эстуариях в число доминантов в этих группах входили *Macoma balthica*, латернула, мактра (34 %) и ассимиinea (53 %). В мезогалинных эстуариях наряду с двустворчатыми (26 %) и брюхоногими (19 %) моллюсками, существенную долю продукции формировали также полихеты (27 %), амфиподы (14 %), личинки насекомых (5 %) и изоподы (2 %). Среди двустворчатых моллюсков здесь преобладали японская корбикула, а также несколько морских эвригалинных видов (макомы, латернула). В олигогалинных эстуариях наиболее высокая продукция характерна для двустворчатых моллюсков (86

%) и полихет (9 %). Двустворчатые моллюски представлены почти исключительно японской корбикулой и лишь в самых опресненных эстуариях (оз. Соленое) к ней добавляется несколько видов перловиц сем. Unionidae.

Средняя за вегетационный сезон биомасса сообществ макрозообентоса составляла 0,5–25,9 гС/м², годовая продукция изменялась в пределах 0,5–11,2 гС/м², *P/B*-коэффициенты – от 0,2 до 7,6 (таблица 9). Тренды изменения этих величин в зависимости от типа эстуария в направлении от пресных вод к морским имели вид синусоид (рисунок 23). Максимум биомассы отмечен в мезогалинных эстуариях (8,7 гС/м²), в олигогалинных эстуариях эта величина была несколько ниже – 7,0 гС/м², а в полигалинных эстуариях она была минимальной (во внутренних – 3,1 гС/м², во внешних – 2,8 гС/м²) (таблица 9). Величины продукции и *P/B*-коэффициента менялись практически в противофазе с биомассой. Их максимум отмечен во внутренних полигалинных эстуариях, минимумы – во внешних полигалинных, мезо- и олигогалинных эстуариях.

Таблица 9 – Средние величины годовой продукции (P_b , гС/м²), среднегодовой биомассы (B , гС/м²) и *P/B*-коэффициента сообществ макрозообентоса в разнотипных эстуариях

Тип эстуария	P_b	B	P/B	n
Полигалинный внешний	$5,09 \pm 1,02$ 1,60–7,89	$2,79 \pm 0,57$ 0,97–4,25	$1,89 \pm 0,20$ 1,26–2,37	5
Полигалинный внутренний	$8,83 \pm 1,29$ 4,79–11,21	$3,06 \pm 0,79$ 1,47–5,97	$3,66 \pm 1,08$ 1,52–7,60	5
Мезогалинный	$3,09 \pm 1,26$ 0,54–6,25	$8,47 \pm 4,62$ 0,60–25,91	$0,57 \pm 0,14$ 0,24–0,90	5
Олигогалинный	$2,73 \pm 1,35$ 0,61–5,24	$6,97 \pm 2,50$ 2,05–10,19	$0,36 \pm 0,08$ 0,27–0,51	3

Примечание – здесь и далее: сверху – $M \pm m$, внизу – пределы изменчивости (*lim*), n – число наблюдений

Выявленная изменчивость связана с набором доминирующих в разных эстуариях видов. Главное отличие заключается в том, что в мезогалинных и олигогалинных эстуариях доминантом является японская корбикула, достигающая высокой биомассы (в наших сборах до 5 кг/м²), но обладающая низким *P/B*-коэффициентом (от 0,4 до 0,7, в среднем около 0,5). Верхняя граница солености, при которой она встречается – 24,5 ‰, что близко к соленостному барьеру β (22–26 ‰). В полигалинных эстуариях корбикулу сменяют морские эвригалинные двустворки *Macoma* spp. и др. (биомасса до 360 г/м²), осредненный *P/B*-коэффициент которых изменяется в пределах 0,8–4,5.

Рыбы. Основу продукции рыб практически во всех исследованных эстуариях слагали полупроходные виды рыб (чаще всего это были пиленгас, мелкочешуйная *Tribolodon brandtii* и крупночешуйная *T. hakonensis* красноперки, японская речная корюшка, а в эстуариях Амурского залива и зал. Посыета, кроме того, золотистый бычок) – в среднем от 72,5 до 87,8 %. Во внешних и внутренних полигалинных эстуариях существенную долю продукции (7,2–15,4 %) давали также местные морские виды (навага, полосатая камбала, чешуеголовый маслюк, темный окунь и др., в эстуариях к северу от мыса Поворотного к ним добавлялась южная широколобка) и южные мигранты (лобан, пятнистый коносир, японский полурыл, дальневосточный сарган и др.). В мезогалинных и олигогалинных водоемах доля морских видов и южных мигрантов снижалась до минимума, и существенно дополняли продукцию полупроходных видов пресноводные рыбы (10,8–25,6 %): большеголовый пескарь, серебряный карась, гольяны, горчаки, туменский язь, ротан и др.

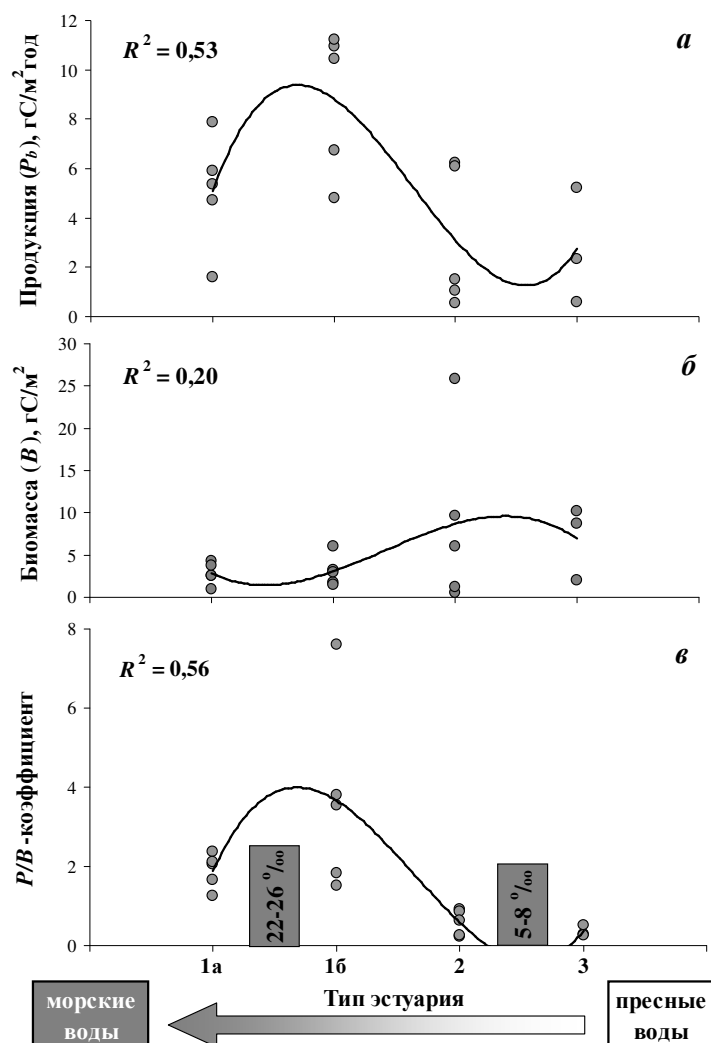


Рисунок 23 – Зависимости от типа эстуария: **а** – годовой продукции P_b макрозообентоса, **б** – средней биомассы B , **в** – P/B -коэффициента. Здесь и далее – тип эстуария: 1 – полигалинный (1а – внешний полигалинный, 1б – внутренний полигалинный), 2 – мезогалинный, 3 – олигогалинный. Серые столбцы схематически показывают положение α -хорогалинной (5–8 ‰) и β -хорогалинной (22–26 ‰) барьерных зон в градиенте солености

Таблица 10 – Средние величины годовой продукции (P_b , гС/м²), средней за сезон биомассы (B , гС/м²) и P/B -коэффициента сообществ рыб в разнотипных эстуариях Приморья

Тип эстуария	P_b	B	P/B	n
Полигалинный внешний	0,7±0,1	0,5±0,1	0,67±0,11	8
	0,2–1,1	0,1–1,0	0,17–1,23	
Полигалинный внутренний	2,4±0,3	0,6±0,05	2,06±0,19	12
	1,2–4,1	0,3–0,9	1,24–3,24	
Мезогалинный	1,8±0,4	0,9±0,2	0,97±0,06	6
	0,7–3,1	0,5–1,5	0,75–1,14	
Олигогалинный	2,9±0,6	0,8±0,1	1,87±0,29	5
	1,4–4,3	0,5–1,1	1,40–2,61	

Средняя за вегетационный сезон биомасса сообществ рыб в исследованных эстуариях составляла 0,1–1,5 гС/м², годовая продукция изменялась в пределах 0,2–4,3 гС/м², P/B -коэффициенты – от 0,2 до 3,2 (таблица 10). Как и в случае макрозообентоса, тренды изменения этих величин в зависимости от типа эстуария в направлении от пресных вод к морским имели вид синусоид, корреляции во всех случаях были достоверны (рисунок 24). Максимум биомассы отме-

чен в мезогалинных эстуариях ($0,9 \text{ гС/м}^2$). Максимумы величин продукции и P/B -коэффициента свойственны олигогалинным и внутренним полигалинным эстуариям, минимумы – мезогалинным и внешним полигалинным эстуариям (рисунок 24).

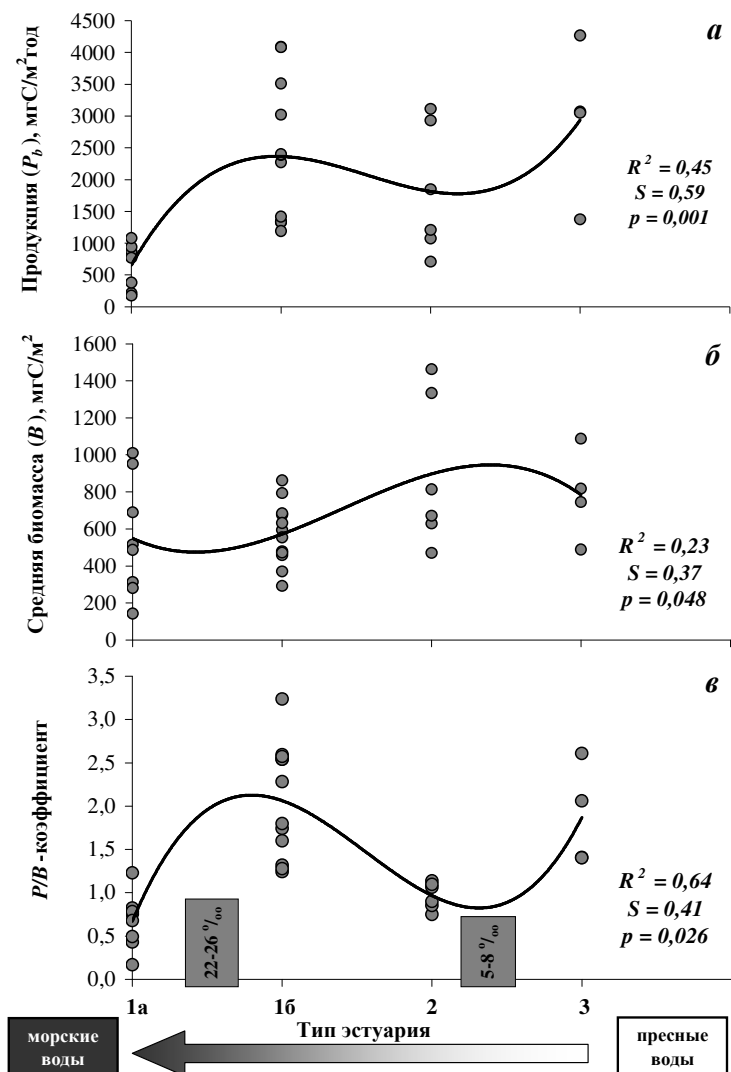


Рисунок 24 – Зависимости от типа эстуария: а – годовой продукции P_b рыб, б – их средней биомассы B , в – P/B -коэффициента. Значения коэффициента корреляции Спирмена S достоверны при $p < 0,05$

На ранних стадиях развития для генеративно пресноводных и генеративно морских рыб критической является соленость воды около 5–8 ‰, по мере роста осмотическая устойчивость рыб повышается, и расширяются пределы их соленостной толерантности (Хлебович, 1974). Поэтому в полигалинных эстуариях благоприятны условия для молоди генеративно морских видов, а в олигогалинных – для молоди генеративно пресноводных видов. Косвенно об этом свидетельствуют данные по изменчивости размерного состава рыб в эстуариях разного типа. Например, у размножающихся в пресной воде красноперок средняя длина в уловах была минимальной в олигогалинных эстуариях (доля сеголеток длиной 10–60 мм – 76 %), а у нерестящегося в опресненном морском прибрежье пиленгаса – в полигалинных эстуариях (доля сеголеток длиной до 80 мм – 56,7 %). Подобные тенденции отмечены для полупроходной японской речной корюшки, пресноводного большеголового пескаря и мн. др. видов. Так как у молоди скорость весового роста (т.е. удельная продукция) существенно выше, чем у взрослых рыб, то это приводит к увеличению средних значений удельной и абсолютной продукции сообществ рыб в поли- и олигогалинных эстуариях.

Таким образом, минимальные значения продукции и P/B -коэффициентов рыб наблюдаются в водоемах, соленость которых близка к барьерным соленостям α и β (5–8 и 22–26 ‰). Как уже сказано выше, это определяется особенностями осмотической регуляции у рыб различного происхождения и ее онтогенетическими изменениями. Кроме того, в узком соленостном диапазоне α -хорогалинной зоны на фоне нелинейных изменений физико-химических свойств воды происходят резкие изменения скоростей (или даже направления) биологических процессов (Хлебович, 1974, 2012). Для эстуариев Приморья (на примере рек Суходол и Раздольная), в частности, показано, что в летний период максимумы первичной продукции (более 5 гС/м³сут) наблюдаются при солености около 3–7 ‰, а при солености более 7–8 ‰ происходит перелом кривой, и начинается резкое снижение величины первичной продукции (Важова, Зуенко, 2015а).

Элементы функционирования сообществ. В работе рассчитаны годовые энергетические балансы макрозообентоса и рыб. Функциональные характеристики сообществ, в частности, трофическая структура, состав и количество выедаемой пищи изменяются также нелинейно (рисунок 25, 26). Во всех эстуариях в составе пищи бентоса преобладают растения и детрит (рисунок 25а), доля животной пищи наиболее высока в мезогалинных эстуариях (в среднем 10,6 ‰). Вдоль градиента пресные воды – морские воды чередуются эстуарии с преобладанием в трофической структуре бентоса сестонофагов и детритофагов (рисунок 25а). Параллельно происходит чередование ихтиоценов с повышенным уровнем потребления рыбами детрита (олигогалинные и полигалинные внутренние) и животной пищи (мезогалинные и полигалинные внешние) (рисунок 25б). То есть, для первой группы водоемов трофический уровень пищи рыб ниже среднего, а в эстуариях второй группы – выше среднего значения.

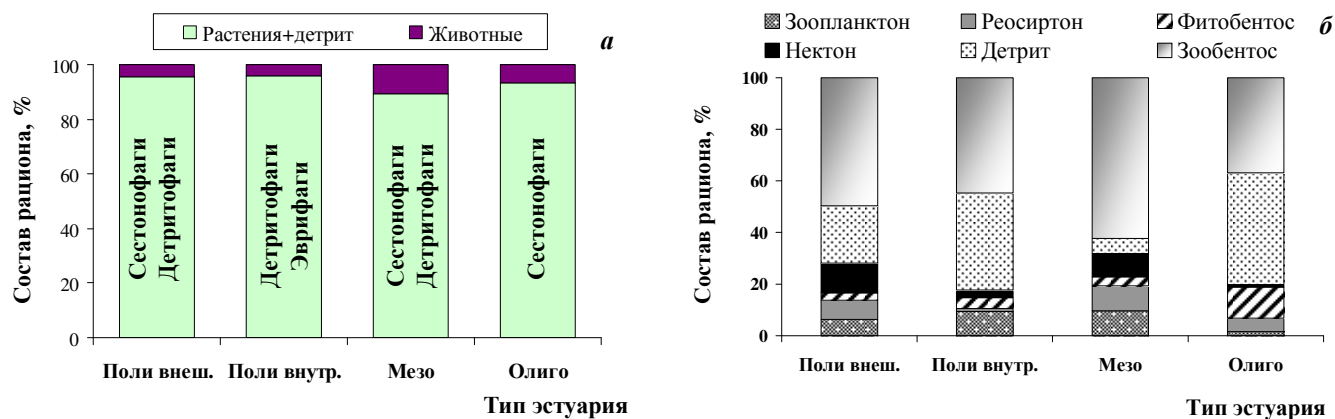


Рисунок 25 – Осредненный состав годового рациона макрозообентоса (а) и рыб (б) в разнотипных эстуариях. Для макрозообентоса (а) указаны доминирующие трофические группировки потребителей в каждом из типов эстуариев

Величина выедания пищи бентосом составляла от 4 до 88 гС/м²год (41,8±4,6 гС/м²год). В расчете на один грамм массы (гС) бентосом выедалось от 1,6 до 51,6 гС/год (14,5±2,4 гС/год); в зависимости от типа эстуария эта величина изменялась нелинейно (рисунок 26а). Годовой рацион рыб изменялся в пределах 2,6–22,7 гС/м² (7,1±1,0 гС/м²). В полигалинных внутренних и олигогалинных эстуариях выедание пищи в расчете на единицу массы рыб составляло в среднем 11,3 и 12,6 гС, соответственно, а в полигалинных внешних и мезогалинных эстуариях – 5,2 и 6,8 гС (рисунок 26б).

В сообществах рыб продукция P несколько преобладала над деструкцией R , эффективность продуцирования (P/R_i) изменялась от 0,6 до 2,0 (в среднем 1,1). Как показано выше (рисунок 24),

для эстуариев с повышенным трофическим уровнем пищи рыб характерна пониженная величина их продукции. Соответственно, величина P/R_t в зависимости от типа эстуария также меняется нелинейно (рисунок 27): в мезогалинных и полигалинных внешних эстуариях она в среднем ниже единицы (0,9 и 0,8), а в полигалинных внутренних и олигогалинных эстуариях – больше единицы (1,4 и 1,3, соответственно).

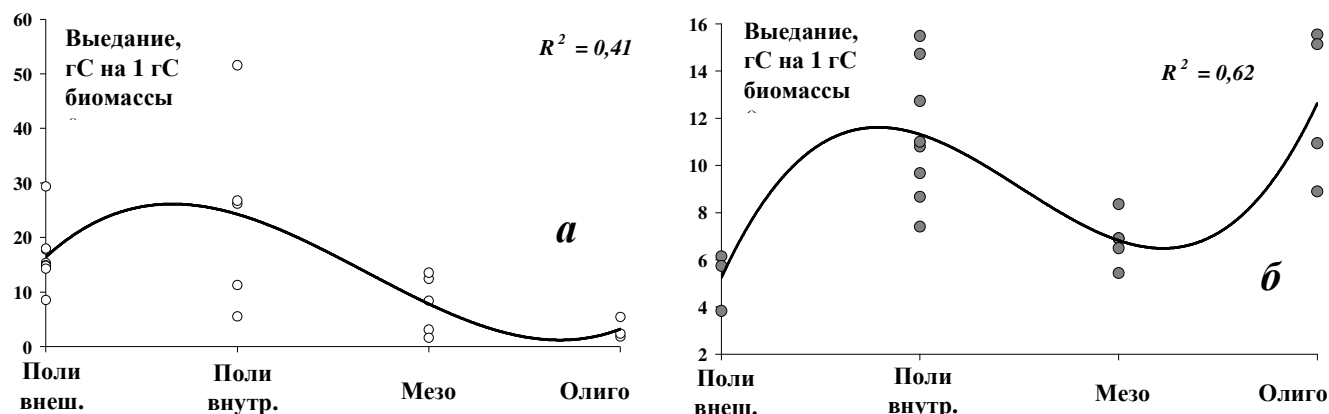


Рисунок 26 – Изменение общей величины выедания корма на единицу биомассы для макрозообентоса (а) и рыб (б) в зависимости от типа эстуария (гС/год)

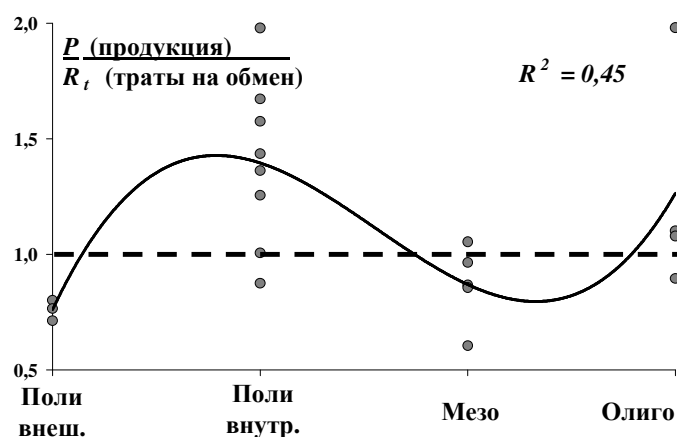


Рисунок 27 – Зависимость эффективности продуцирования (P/R_t) сообществ рыб от типа эстуария

Расчет степени сбалансированности продукции и потребления показал, что потребление планктона, макрозообентоса и рыб во всех типах эстуариев не превышает их продукции.

Глава 7. Биологическая характеристика и внутривидовая дифференциация основных промысловых объектов

В главе на основе собственных и литературных данных по биологии, морфологической и генетической изменчивости, а также результатов мечения представлены данные по биологическим характеристикам и внутривидовой дифференциации основных промысловых объектов эстуариев северо-западной части Японского моря – японской корбикулы, японского мохнаторукого краба, полупроходных и морских рыб. Например, судя по данным мечения, полосатая камбала не выходит из заливов второго порядка (рисунок 28) и, в частности, обмен особями между Уссурийским и Амурским заливами возможен только на ранних стадиях развития. Результаты дискриминантного анализа показывают, что уровень морфологических отличий полосатой камбалы из разных локальностей по пропорциям тела довольно высок, трансгрессия выборок минимальна (рисунок 29). То есть у этой камбалы четко выражена внутривидовая дифференциация.

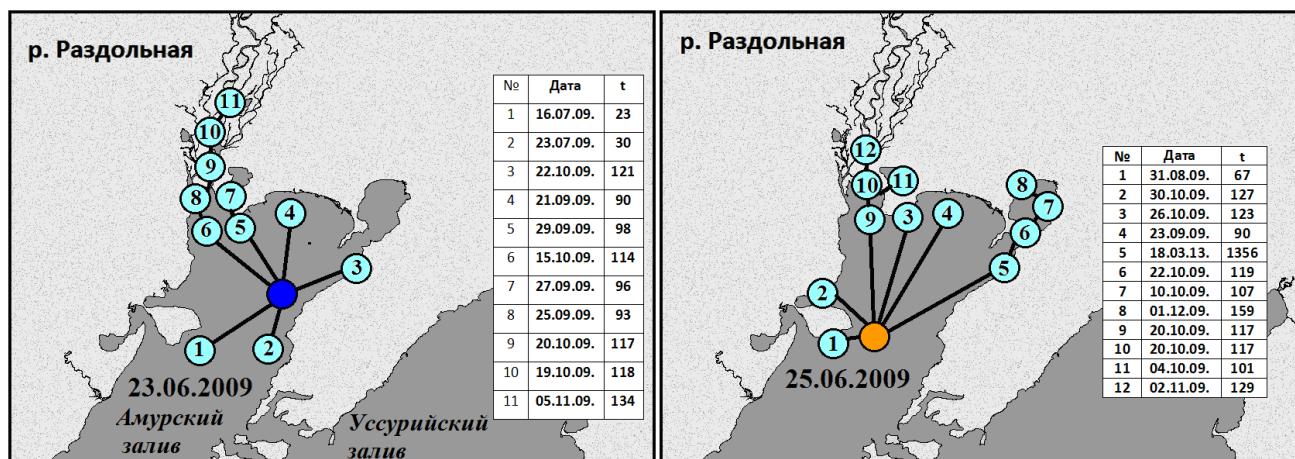


Рисунок 28 – Результаты мечения полосатой камбалы в июне 2009 г. В таблицах указаны даты поимок и время, прошедшее после выпуска (t, сут)

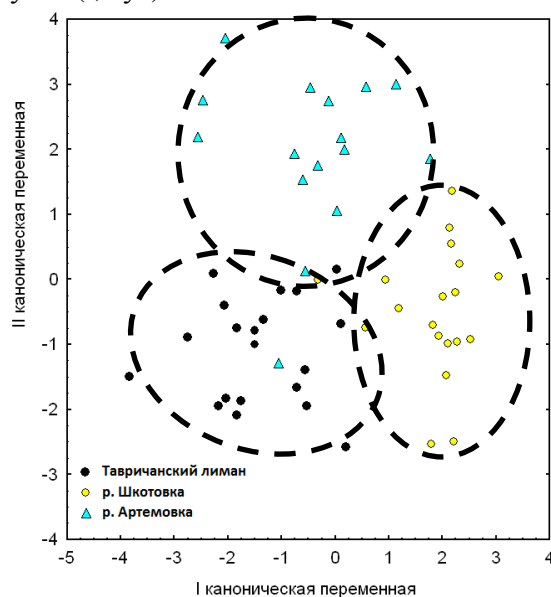


Рисунок 29 – Распределение выборок полосатой камбалы в пространстве канонических переменных по пропорциям тела

У ряда проходных и морских видов (зубастой и морской малоротой *Hypomesus japonicus* корюшки, наваги, сельди) отмечено формирование прибрежно-эстуарных и морских форм, отличающихся рядом морфологических и биологических признаков, а также местами зимовки. По результатам проведенных исследований, можно говорить о наличии внутривидовых группировок разной степени изоляции у промысловых объектов эстуариев Приморья. С увеличением радиуса индивидуальной активности, численности и увеличением степени отрыва от дна уровень внутривидовой подразделенности снижается (крайние члены ряда – японская корбикула и тихоокеанская сельдь). Естественно, что эти особенности необходимо учитывать при организации промысла.

Глава 8. Современный статус биоресурсов эстуариев северо-западной части Японского моря

8.1. Уровень антропогенного загрязнения эстуарных зон и его влияние на биоту

В результате активной хозяйственной деятельности эстуарии подвергаются загрязнению различными токсичными веществами. Множество данных показывает наличие загрязнений эстуариев Приморья тяжелыми металлами, нефтеуглеводородами, хлорорганическими соединениями (Лукьянова и др., 2008, 2009, 2010б, 2012б; Lukyanova et al., 2008, 2009а, b; Вацова и др., 2009,

2011; Ковековдова, Симоконь, 2010; Колпаков и др., 2010). Наиболее адекватно позволяют ранжировать эстуарии по качеству среды данные о концентрации загрязняющих веществ в сточных водах, поступающих в реки, а также интегральный абиотический индекс (сумма степени токсичности грунтов и концентрации нефтеуглеводородов в воде и грунтах) (Колпаков, 2016) (рисунок 30).

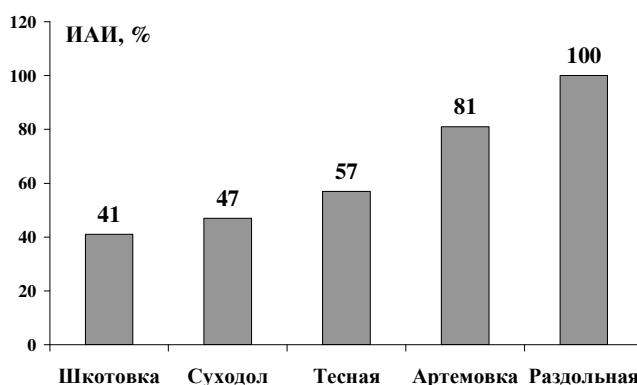


Рисунок 30 – Значения интегрального абиотического индекса (ИАИ, % от максимального) для эстуариев зал. Петра Великого (по данным из: Даниленко, Лукьянова, 2014)

Максимальные уровни загрязнения характерны для олигогалинных эстуариев относительно крупных рек (Раздольная, Артемовка), характеризующихся большой площадью водосборного бассейна, хорошо выраженной поймой и, соответственно, интенсивной хозяйственной деятельностью и высокой плотностью населения. Промежуточная величина антропогенного воздействия свойственна мезогалинным эстуариям (реки Тесная, Гладкая, Киевка). И, наконец, минимальное загрязнение отмечается в небольших полигалинных внутренних эстуариях горных рек Суходол, Шкотовка, Барабашевка, Рязановка (Колпаков, 2016).

В эстуариях преобладают изначально морские и пресноводные эврибионтные всеядные формы (оппортунисты), адаптированные к высокой изменчивости факторов среды и устойчивые к различным воздействиям, включая присутствие неорганических и органических загрязнителей (Elliott, Quintino, 2007). Для речных экосистем Приморья экстремальные события (паводки) вообще признаются необходимым условием стабильного существования (Богатов, 2003, 2012). Это затрудняет разделение изменений, вызванных антропогенным воздействием и природным стрессом, и далее – оценку величины отклика биоты на имеющееся загрязнение. В этой ситуации помочь определиться с текущим состоянием эстуарных биоценозов может состояние сырьевой базы рыболовства и биоресурсов в целом, которые, как известно, являются важными показателями состояния природных сообществ, в том числе их продукционных характеристик (Шунтов, 2009).

У прибрежно-эстуарных видов в водах Приморья регистрируются отдельные морфологически и физиологически аномальные или просто больные особи (рисунок 31), что считается результатом воздействия поллютантов (Сяпина, Соколовский, 1997, 2001; Дуркина, Черкасова, 2007). Однако в общем, биологические ресурсы эстуариев находятся в удовлетворительном состоянии. Об этом свидетельствуют следующие факты: относительно высокое их обилие и разнообразие (Борисовец, Седова, 2010; Большаков, 2014) (таблица 11); длительная история поставок на внешние рынки (в основном, в Японию) японской корбикулы (из р. Раздольная) и анадары *Anadara broughtonii* (вылов в куту Амурского и Уссурийского заливов) без санитарных рекламаций; не превышающее предельно допустимых уровней содержание токсичных элементов в мышцах краснопера, пиленгаса, серебряного карася (Ковековдова, Симоконь, 2010; Лукьянова и др., 2010б);

появление высокоурожайных поколений у ряда эстуарных видов (красноперки, пиленгас, корюшки, японский мохнаторукий краб) (см. ниже). Все перечисленное подтверждает высокий запас прочности эстуарных биоценозов.

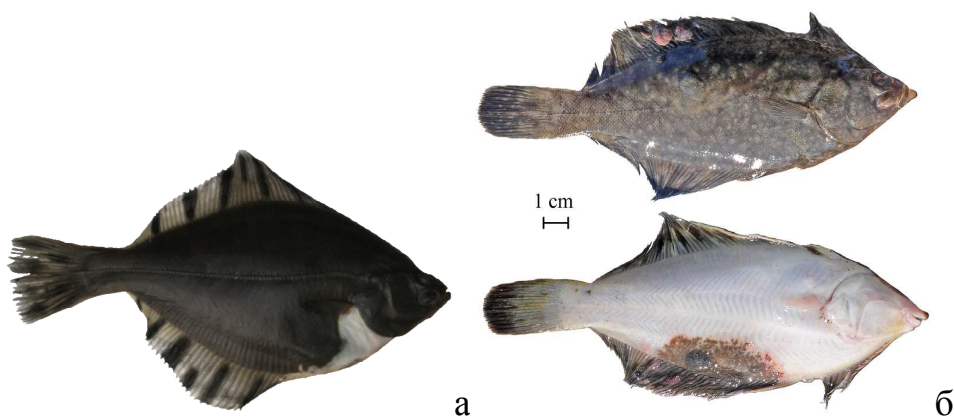


Рисунок 31 – Аномальные особи: а – полосатая камбала с необычной окраской (Тавричанский лиман, 24.04.2006.); б – темная камбала с опухолями кожи (внешний эстуарий безымянного ключа в бухте Перевозной, западное побережье Амурского залива, 21.11.2008.)

Таблица 11 – Прогноз промыслового запаса прибрежно-эстуарных видов гидробионтов в южной части подзоны Приморье (к югу от мыса Золотого) на 2015 г. (Состояние промысловых ресурсов..., 2015)

Объект	Промзапас, тыс. т
Азиатская зубастая корюшка	1,26
Морская малоротая корюшка	1,27
Японская малоротая корюшка	0,50
Красноперки-угаи дальневосточные	13,60
Кефаль (лобан)	1,00
Пиленгас	0,60
Пресноводные виды рыб	0,16
Японский мохнаторукий краб	1–2*
Травяная креветка	0,02
Мизиды	0,37
Анадара	9,95
Японская корбикула	9,94
Медуза-корнерот	29,0
Итого	68,67–69,67

Примечание – при повышенной численности в 2008–2009 гг. (Колпаков, Семенькова, 2012)

Таким образом, присоединяясь к наиболее взвешенным оценкам (Огородникова, 2001; Шунтов, 2001, 2009, Лукьянова, Христофорова, 2013; Майоров и др., 2013), мы считаем, что, несмотря на значительное антропогенное воздействие в ряде районов, ведущими в распределении и развитии эстуарной биоты северо-западной части Японского моря остаются естественные факторы.

8.2. Многолетняя динамика обилия промысловых объектов

Механизмы формирования численности промысловых эстуарных животных в водах Приморья изучены слабо. В данном разделе приведены данные по многолетней изменчивости их обилия и предложены некоторые версии для объяснения наблюдаемой динамики.

Основным эстуарием в заливе Петра Великого, где изначально развивался промысел, была р. Раздольная. Начало промышленного лова рыбы здесь, по-видимому, относится к 1910-м гг. Основу уловов на протяжении всего периода промысла слагали полупроходные виды: дальневосточные красноперки, пиленгас, зубастая корюшка (Казанский, 1971). Например, в 1922 г. в эстуарии

р. Раздольная (Тавричанский лиман и нижнее течение реки) крестьянскими хозяйствами поймано 2670 т рыбы: пиленгаса 1376 т, красноперок 704 т, наваги 485 т и корюшки 104 т (Воробьев, 1923). Заметную роль в уловах, несомненно, играли лососи (кета, сима), пресноводные (амурский сазан *Cyprinus rubrofuscus*, серебряный карась, амурский сом и др.) и морские виды рыб (сельдь, навага).

Как видно на примере р. Раздольная (рисунок 32), в течение XX столетия в эстуариях Приморья отмечено несколько периодов увеличения среднегодового вылова: это 1920-е, 1940-1950-е и 1970-е годы. То есть, в динамике уловов рыб наблюдается цикличность с периодом порядка 25–30 лет. Продолжительность цикла, а также имевший место рост запасов в 1970-х гг. в условиях ошутимого промыслового воздействия, наводят на мысль, что основной причиной выявленных изменений была динамика климато-океанологических условий. Следовательно, падение уловов в 1980–1990-х гг. было вызвано, в первую очередь, естественными причинами. Однако неблагоприятное влияние климатического фона было усугублено негативными антропогенными воздействиями (перепромысел и загрязнения) (Мизюркина, 1982а, б; Вдовин, Гавренков, 1995).

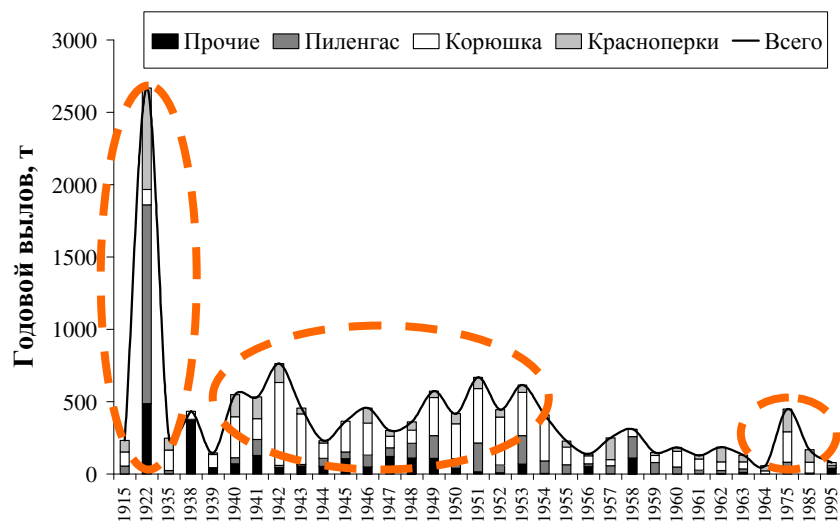


Рисунок 32 – Многолетняя изменчивость состава и величины улова рыб (т) в эстуарии р. Раздольная

После депрессии 1990-начала 2000-х гг. в 2006–2007 гг. в Приморье синхронно появились урожайные поколения у ряда видов рыб и беспозвоночных, значительная часть жизни которых связана с солоноватыми водами (это красноперки, пиленгас, зубастая корюшка, японская речная и морская малоротые корюшки, японский мохнаторукий краб) (Шунтов и др., 2010; Колпаков и др., 2010) (рисунок 33). Это позволило предположить, что эффективность их воспроизводства определяется сходными причинами, при этом, вероятно, одной из основных причин является изменчивость водности рек (Колпаков, Семенькова, 2012). Недавно группой коллег эта гипотеза проверена в отношении динамики численности мелкочешуйной красноперки Амурского залива (Вдовин и др., 2015). Полученные результаты сводятся к тому, что оптимальным для размножения мелкочешуйной красноперки является сочетание средней численности производителей и высокой водности р. Раздольная в период нереста. Именно такая ситуация сложилась в 2006–2007 гг., когда после крайне редких для муссонного климата Приморья снежных зим последовал относительно мощный весенний паводок и сформировались сверхвысокочисленные поколения красноперки.

По материалам донных траловых съемок как в целом в морских водах Приморья, так и в заливе Петра Великого в 2010–2013 гг. отмечен повышенный уровень рыбопродуктивности (рисунок 34). В эти годы и в эстуариях увеличилась численность морских рыб и, в частности, наваги.

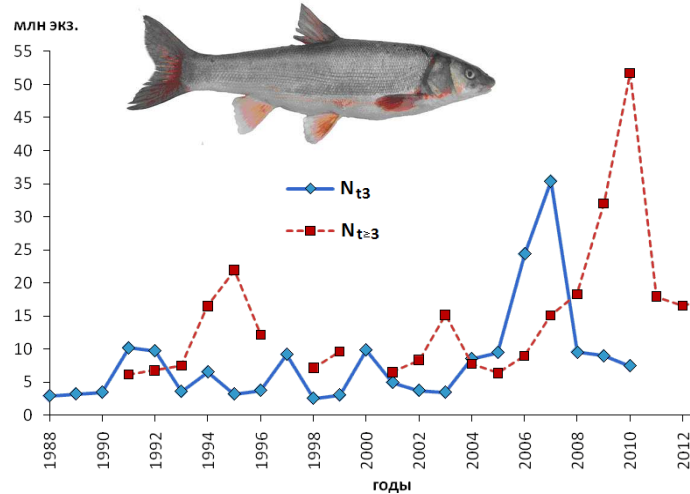


Рисунок 33 – Динамика нерестового запаса (N_{t-3}) и индекса урожайности поколений (N_{t3}) мелкочешуйной красноперки Амурского залива (Вдовин и др., 2015)

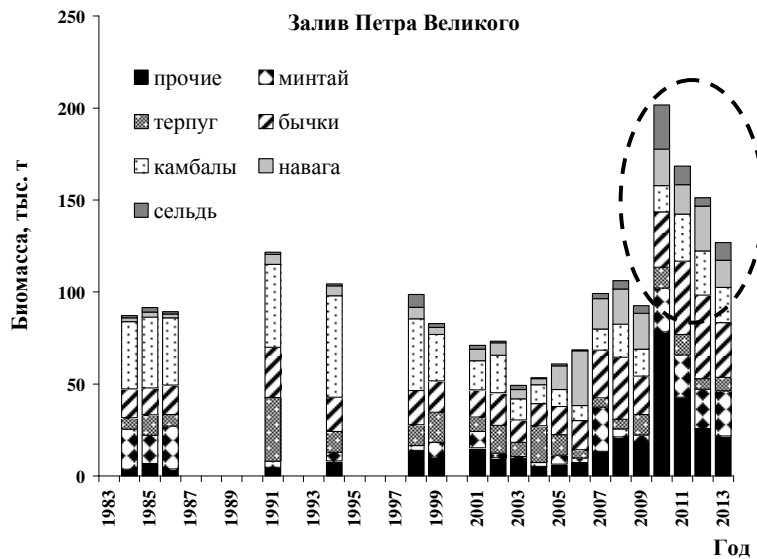


Рисунок 34 – Динамика оценок запасов донных и придонных рыб (тыс. т) в заливе Петра Великого

Сделан вывод, что в 2010–2012 гг. промысловый запас большинства из промысловых видов эстуариев Приморья находился на максимуме. Годовой вылов в этот период здесь мог составлять не менее 7,0–7,5 тыс. т (рисунок 35). После естественной элиминации особей урожайных поколений у красноперок, пиленгаса, наваги, запасы промысловых гидробионтов начали снижаться (в 2015 г. вероятный вылов уменьшился до 5,5 тыс. т). В ближайшие несколько лет, учитывая появление среднеурожайных поколений потомков от рыб высокоурожайных поколений 2006–2007 гг., можно прогнозировать сохранение вероятного вылова рыб и беспозвоночных в прибрежно-эстуарных системах северо-западной части Японского моря на уровне 4–5 тыс. т.

Заключение

В результате проведенных исследований оценена продукция основных макрокомпонентов биоценозов (растительность, зоопланктон, макробентос, рыбы), рассмотрены некоторые особенности функционирования эстуарных экосистем северо-западной части Японского моря и сделан вывод об их высоком продукционном потенциале. Полученные количественные оценки ряда компонентов эстуарных сообществ гидробионтов закладывают базу для сравнений и мониторинга последующих изменений.

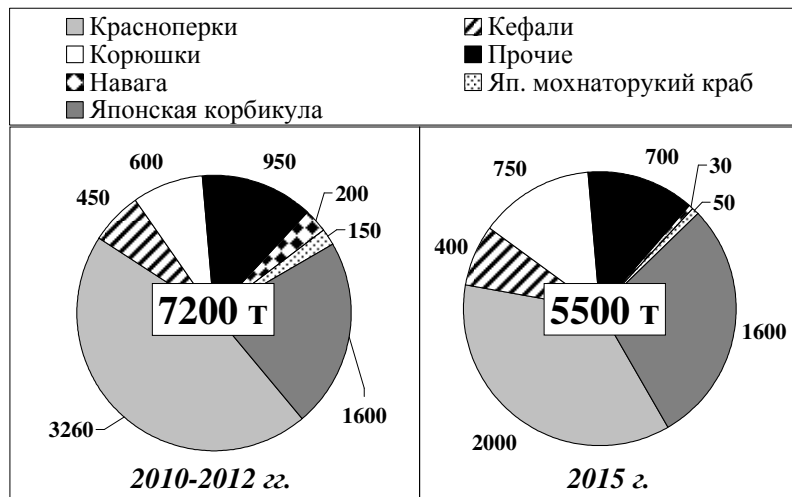


Рисунок 35 – Вероятный вылов рыб и беспозвоночных в прибрежно-эстуарных системах Приморья (Состояние промысловых ресурсов..., 2013; Большаков, 2014, собственные экспертные оценки)

Установлено, что в условиях муссонного климата интегральным показателем, отражающим различия абиотических условий среды в эстуариях (глубина, объем пресного стока, прозрачность воды, условия осадконакопления, тип грунта) является *преобладающая* соленость поверхностного слоя воды. Выделенным типам эстуариев (поли-, мезо- и олигогалинные) свойственны особые экосистемы, различающиеся не только составом и структурой сообществ гидробионтов, но и структурой пищевых сетей и особенностями продуцирования органики.

Вместе с тем, в каждом конкретном эстуарии в градиенте солености друг друга сменяют олиго-, мезо- и полигалинная водные массы, в которых формируются соответствующие биоценозы (тип эстуария определяется *преобладанием* в нем той или иной водной массы). В рамках концепции «гидробиома» (Богатов, 1994), можно вести речь об особой надэкосистемной форме организации – континууме эстуарных экосистем или эстуарном биоме, который представляет собой совокупность эстуарных экосистем (олиго-, мезо- и полигалинных) в градиенте солености. В континууме эстуарных экосистем происходит не только изменение видового состава сообществ гидробионтов и их структуры (в частности, трофической), но и нелинейное изменение их количественных и функциональных характеристик (*P/B*-коэффициенты, биомасса, продукция, рацион, траты на обмен) при прохождении зон барьерных соленостей.

Важным с прикладной точки зрения является вывод о том, что эстуарные экосистемы, адаптированные к высокой изменчивости факторов среды, характеризуются высоким запасом прочности по отношению к антропогенному загрязнению. Поэтому определяющими динамику численности промысловых гидробионтов эстуариев в северо-западной части Японского моря все еще остаются естественные факторы и, в первую очередь, динамика пресного стока. Выводы о нормальном функционировании эстуарных экосистем и об удовлетворительном состоянии биологических ресурсов играют важную роль в организации их рационального использования. Обоснованы перспективы развития местного рыболовства и марикультуры, а также рекреационной деятельности в прибрежно-эстуарных системах северо-западной части Японского моря при условии выполнения норм природоохранного законодательства и организации экологического мониторинга.

Выводы

1. В эстуариях Приморья идентифицировано: 20 таксонов микрогетеротрофов, 143 вида и внутривидовых формы фитопланктона, 102 вида эпифитных микроводорослей, 42 вида растений,

168 таксонов зоопланктона, 106 – дночерпательного макрозообентоса, 13 видов нектобентоса (декаподы и рак-богомол), 117 видов рыб. Основу видового состава наиболее полно исследованных групп (бентос, нектобентос, рыбы) составляют виды морского генезиса. Общее видовое богатство животных и растений эстуариев значительно ниже, чем в морских и пресноводных биотопах.

2. Основным фактором, влияющим на распределение биоты в эстуариях, является соленость воды. Вдоль градиента солености закономерно меняются как видовой состав, так и количественные показатели сообществ гидробионтов. Наиболее резкие их изменения приурочены к зонам барьерных соленостей α и β (5–8 и 22–26 ‰, соответственно).

3. На основе данных по абиотическим условиям среды, составу и структуре различных компонентов биоценозов (от растений до рыб) выделено три типа эстуариев (олиго-, мезо- и полигалинные) с преобладающей соленостью поверхностных вод 0,5–5,0, 5–18 и 18–30 ‰, соответственно. Тип полигалинных эстуариев включает два подтипа – внутренние (18–24 ‰) и внешние (24–30 ‰), граница между которыми определяется положением β -хорогалинной зоны и обычно пролегает в районе устья реки, разделяя осолоненные речные и опресненные морские воды.

4. В составе фитоконсорциев в ряду эпифитные микрогетеротрофы – эпифитные микроводоросли – ассоциированные с растениями беспозвоночные (зоофитос) – рыбы, снижается теснота консортивных связей консортов с растениями-детерминантами.

5. Большинство видов рыб и декапод, обитающих в эстуариях северо-западной части Японского моря, – эврифаги, не отличающиеся высокой степенью пищевой избирательности. Основной в эстуариях является детритная пищевая цепь, причем в значительной степени основанная на аллохтонной органике (сносимой с бассейна реки). Продукция зоопланктона, макробентоса и рыб потребляется далеко не полностью, что говорит о высоком уровне пищевой обеспеченности рыб и беспозвоночных. Конкуренция за пищу в составе эстуарных бентосных сообществ и ихтиоценов не достигает уровня, когда жестко лимитируется численность.

6. Структура пищевых сетей зависит от типа эстуарной экосистемы. Вдоль градиента солености в эстуарном биоме чередуются экосистемы с повышенным уровнем потребления детрита (олигогалинные и полигалинные внутренние) и животной пищи (мезогалинные и полигалинные внешние).

7. В континууме эстуарных экосистем при прохождении зон барьерных соленостей происходит нелинейное изменение функциональных характеристик сообществ гидробионтов (P/B -коэффициентов, величин продукции, выедания пищи, а также соотношение продукции и трат на обмен). Эта изменчивость определяется видоспецифическими особенностями осмотической регуляции гидробионтов (и ее онтогенетическими изменениями), а также соленостной устойчивости их тканей.

8. Для промысловых объектов эстуариев северо-западной части Японского моря характерно наличие внутривидовых группировок разной степени изоляции. С увеличением радиуса индивидуальной активности, численности и увеличением степени отрыва от дна уровень внутривидовой подразделенности снижается (крайние члены ряда – японская корбикула и тихоокеанская сельдь). Это необходимо учитывать при организации промысла, через распределение промыслового пресса адекватно состоянию запасов каждой из группировок.

9. Эстуарные экосистемы, адаптированные к высокой изменчивости факторов среды, характеризуются высокой устойчивостью к антропогенному загрязнению. Определяющими динамику

численности промысловых гидробионтов эстуариев северо-западной части Японского моря остаются естественные факторы. С конца первого десятилетия 2000-х гг. продуктивность эстуарных экосистем этого региона находится на повышенном уровне.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Монография:

1. **Колпаков Н.В.**, Семенькова Е.Г. Японский мохнаторукий краб Приморья. – Владивосток: ТИНРО-центр, 2012. – 160 с.

Статьи, опубликованные в рецензируемых научных изданиях, рекомендованных ВАК:

2. **Колпаков Н.В.** Ихтиофауна прибрежных вод северного Приморья // Вопр. ихтиологии. – 2003. – Т. 43, № 1. – С. 34–41.

3. Колпаков Е.В., **Колпаков Н.В.** Ихтиофауна внутренних водоемов северного Приморья // Вопр. ихтиологии. – 2003. – Т. 43, № 6. – С. 739–743.

5. Гавренков Ю.И., **Колпаков Н.В.**, Колпаков Е.В. Особенности биологии дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* в водах северного Приморья // Вопр. ихтиологии. – 2004. – Т. 44, № 2. – С. 186–192.

6. **Колпаков Н.В.** Ихтиоцен прибрежных вод северного Приморья: I. Видовой состав // Изв. ТИНРО. – 2004. – Т. 136. – С. 3–40.

7. **Колпаков Н.В.** Ихтиоцен прибрежных вод северного Приморья: II. Видовая структура и изменчивость // Изв. ТИНРО. – 2004. – Т. 138. – С. 35–67.

8. **Колпаков Н.В.** Ихтиоцен прибрежных вод северного Приморья: III. Распределение рыб в прибрежных биотопах // Изв. ТИНРО. – 2004. – Т. 139. – С. 3–18.

9. **Колпаков Н.В.** Рост и продукционные характеристики японского волосозуба *Arctoscopus japonicus* (Trichodontidae) вод северного Приморья // Изв. ТИНРО. – 2004. – Т. 138. – С. 273–281.

10. **Колпаков Н.В.** О биологии звездчатой камбалы *Platichthys stellatus* (Pleuronectidae) в прибрежных водах северного Приморья // Вопр. ихтиологии. – 2005. – Т. 45, № 5. – С. 625–637.

11. **Колпаков Н.В.** Разнообразие и сезонная динамика ихтиоцена циркумлиторали бухты Русской (северное Приморье) // Вопр. ихтиологии. – 2005. – Т. 45, № 6. – С. 782–791.

12. Колпаков Е.В., **Колпаков Н.В.** Размерно-возрастной состав поселения и рост субтропического двустворчатого моллюска *Nuttallia obscurata* в водах Приморья у северной границы ареала // Биол. моря. – 2005. – Т. 35, № 3. – С. 190–193.

13. **Колпаков Н.В.** Некоторые данные по биологии малого *Sebastes minor* и восточного *S. taczanowskii* (Sebastidae) морских окуней вод северного Приморья // Вопр. ихтиологии. – 2006. – Т. 46, № 3. – С. 334–344.

14. **Колпаков Н.В.**, Долганова Н.Т. Некоторые данные по биологии трехлопастного бычка *Blepsias cirrhosus* (Blepsiidae) прибрежных вод северного Приморья // Вопр. ихтиологии. – 2006. – Т. 46, № 4. – С. 519–524.

15. **Колпаков Н.В.** Трофическая структура циркумлиторального сообщества рыб северного Приморья. Дифференциация экологических ниш // Изв. ТИНРО. – 2006. – Т. 144. – С. 3–27.

16. Долганова Н.Т., **Колпаков Н.В.**, Чучукало В.И. Питание рыб прибрежных вод северного Приморья // Изв. ТИНРО. – 2006. – Т. 144. – С. 140–179.

17. **Колпаков Н.В.**, Герасев П.И., Пугачев О.Н. Моногенеи, как зеркало истории биогеографических регионов: распространение дактилогиридей на рыбах юга Дальнего Востока. I. Введение // Изв. ТИНРО. – 2007. – Т. 150. – С. 238–249.
18. Герасев П.И., Дмитриева Е.В., Огава К., Пугачев О.Н., **Колпаков Н.В.** Моногенеи (Monogenea; Plathelminthes) как зеркало истории биогеографических регионов: распространение дактилогиридей (Dactylogyridea) на рыбах юга Дальнего Востока. II. Факты // Изв. ТИНРО. – 2008. – Т. 153. – С. 317–333.
19. **Колпаков Н.В.** Новые данные по составу и распределению рыб в эстуариях южного Приморья. 1. Река Раздольная // Изв. ТИНРО. – 2008. – Т. 153. – С. 155–166.
20. **Колпаков Н.В.** Новые данные по составу и распределению рыб в эстуариях южного Приморья. 2. Малые водоемы // Изв. ТИНРО. – 2008. – Т. 153. – С. 167–180.
21. Dolganova N.T., **Kolpakov N.V.**, Chuchukalo V.I. Feeding interactions and foraging of juvenile fish and shrimp in the estuaries of Peter the Great Bay in the summer–fall period // Russ. J. Mar. Biol. – 2008. – Vol. 34, № 7. – P. 482–489.
22. **Колпаков Н.В.**, Милованкин П.Г. Результаты мечения рыб в заливе Петра Великого в 2007–2008 гг. // Изв. ТИНРО. – 2009. – Т. 158. – С. 144–161.
23. **Колпаков Н.В.**, Милованкин П.Г. Распределение и сезонная изменчивость обилия рыб в эстуарии реки Раздольной (залив Петра Великого, Японское море) // Вопр. ихтиологии. – 2010. – Т. 50, № 4. – С. 351–365.
24. **Колпаков Н.В.** К оценке продукции микронектона эстуариев залива Петра Великого // Изв. ТИНРО. – 2010. – Т. 162. – С. 139–165.
25. Надточий В.А., Галышева Ю.А., **Колпаков Н.В.**, Нестерова О.В. Распределение макробентоса в эстуариях рек бассейна залива Петра Великого в связи с характеристиками донных осадков // Изв. ТИНРО. – 2010. – Т. 163. – С. 297–310.
26. **Kolpakov N.V.**, Varabanshchikov E.I., Chepurnoi A.Yu. Species composition, distribution and biological conditions of nonindigenous fishes in the estuary of the Razdol'naya River (Peter the Great Bay, Sea of Japan) // Russ. J. Biol. Invas. – 2010. – Vol. 1, № 2. – P. 87–94.
27. **Kolpakov N.V.**, Kolpakov E.V. On the biology of the Japanese swimming crab *Charybdis japonica* (Portunidae) in waters of Primorye at the northern boundary of their range // Russ. J. Mar. Biol. – 2011. – Vol. 37, № 7. – P. 570–578.
28. Гусарова И.С., **Колпаков Н.В.**, Кулепанов В.Н. Распределение растительности и рыб на мелководье острова Рейнеке (залив Петра Великого) в летний период // Изв. ТИНРО. – 2012. – Т. 171. – С. 26–39.
29. **Колпаков Н.В.**, Ольховик А.В., Колпаков Е.В., Милованкин П.Г. Первые данные по составу и структуре фитоконсорциев эстуариев зал. Петра Великого // Изв. ТИНРО. – 2012. – Т. 170. – С. 3–16.
30. **Колпаков Н.В.** Продукция макрофитов в эстуариях Приморья // Изв. ТИНРО. – 2013. – Т. 174. – С. 135–148.
31. **Колпаков Н.В.**, Долганова Н.Т., Милованкин П.Г., Колпаков Е.В., Ольховик А.В. Использование рыбами топических и трофических ресурсов разных биотопов эстуария реки Суходол (залив Петра Великого) // Изв. ТИНРО. – 2013. – Т. 174. – С. 187–207.
32. **Колпаков Н.В.**, Бегун А.А. Состав и распределение микроводорослей эстуария реки Суходол (Уссурийский залив, залив Петра Великого) в осенний период. 1. Фитопланктон // Изв. ТИНРО. – 2014. – Т. 176. – С. 115–126.

33. **Колпаков Н.В.**, Бегун А.А., Ольховик А.В. Состав и распределение микроводорослей эстуария реки Суходол (Уссурийский залив, залив Петра Великого) в осенний период. 2. Эпифитон // Изв. ТИНРО. – 2014. – Т. 176. – С. 127–138.
34. **Колпаков Н.В.**, Ольховик А.В. Состав, распределение и сезонная динамика растительности эстуариев залива Ольги (центральное Приморье) // Изв. ТИНРО. – 2015. – Т. 181. – С. 35–48.
35. **Колпаков Н.В.** Продукция макрозообентоса в эстуариях Приморья // Изв. ТИНРО. – 2015. – Т. 182. – С. 197–212.
36. **Колпаков Н.В.** Продукция рыб в эстуариях Приморья // Изв. ТИНРО. – 2016. – Т. 184. – С. 3–22.
37. **Колпаков Н.В.** Антропогенное загрязнение эстуариев южного Приморья: обзор // Изв. ТИНРО. – 2016. – Т. 187. – С. 3–18.
38. **Колпаков Н.В.**, Колпаков Е.В., Слободскова В.В. Продукционно-биологические характеристики и генотоксический статус японской корбикулы *Corbicula japonica* (Bivalvia, Corbiculidae) эстуария реки Аввакумовка (залив Ольги, северо-западная часть Японского моря) // Изв. ТИНРО. – 2016. – Т. 187. – С. 145–159.
39. **Kolpakov N.V.** Fish production in estuaries of Primorye // Russ. J. Mar. Biol. – 2016. – Vol. 42, № 7. – P. 551–567.

Статьи, опубликованные в других изданиях:

40. Парпура И.З., **Колпаков Н.В.** Биология и внутривидовая дифференциация корюшек Приморья // Чтения памяти В.Я. Леванидова. – 2001. – Вып. 1. – С. 284–295.
41. **Колпаков Н.В.**, Долганова Н.Т. Распределение, биологическая характеристика и питание бычков (Gobiidae) в эстуариях зал. Петра Великого // Чтения памяти В.Я. Леванидова. – 2008. – Вып. 4. – С. 378–388.
42. Важова А.С., Лукьянова О.Н., Черняев А.П., Ирейкина С.А., **Колпаков Н.В.** Мониторинг экологического состояния эстуарных зон залива Петра Великого (Японское море) // Бюл. МОИП. Отд. биологич. – 2009. – Т. 114, вып. 3. – С. 122–127.
43. Шунтов В.П., Бочаров Л.Н., Волвенко И.В., Иванов О.А., Суханов В.В., **Колпаков Н.В.**, Долганова Н.Т., Дулепова Е.П., Горбатенко К.М. Экосистемное изучение биологических ресурсов дальневосточных морских вод России: некоторые результаты исследований в конце 20 – начале 21 столетия // ТИНРО–85. Итоги десятилетней деятельности. 2000–2010 гг. – Владивосток: ТИНРО-Центр, 2010. – С. 25–78.
44. **Колпаков Н.В.**, Долганова Н.Т., Надточий В.А., Надточий В.В., Гусарова И.С., Галышева Ю.А., Лукьянова О.Н., Милованкин П.Г., Безруков Р.Г., Богачева С.В. Экосистемные исследования биоресурсов прибрежных и эстуарных вод южного Приморья // ТИНРО–85. Итоги десятилетней деятельности. 2000–2010 гг. – Владивосток: ТИНРО-Центр, 2010. – С. 103–128.
45. Гусарова И.С., **Колпаков Н.В.**, Ольховик А.В. Донная растительность эстуария реки Суходол (Уссурийский залив, Японское море) и ее сезонная изменчивость // Чтения памяти В.Я. Леванидова. – 2011. – Вып. 5. – С. 134–141.
46. **Колпаков Н.В.**, Милованкин П.Г. Состав и сезонная изменчивость сообщества рыб эстуария р. Суходол (Уссурийский залив, Японское море) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. – 2011. – Вып. 5. – С. 232–238.

47. Герасев П.И., Дмитриева Е.В., **Колпаков Н.В.** О причинах высокого биоразнообразия моногеней (Monogenea, Plathelminthes) юга Дальнего Востока России // Чтения памяти В.Я. Леванидова. – 2011. – Вып. 5. – С. 107–113.

48. **Колпаков Н.В.**, Милованкин П.Г., Колпаков Е.В. Новые данные по биологии молоди кеты *Oncorhynchus keta* эстуариев залива Ольги (Центральное Приморье) // Бюл. изуч. тихоокеан. лососей на Дальнем Востоке. – 2012. – № 7. – С. 167–173.

49. Колпаков Е.В., Колпаков Н.В. Локальное распространение и экология редкого двустворчатого моллюска *Trapezium liratum* (Trapezidae) в заливе Петра Великого (Японское море) // Бюл. Дальневост. малакологич. общ-ва. – 2013. – Вып. 17. – С. 224–232.

Работы, опубликованные в материалах международных, всероссийских и региональных конференций:

50. **Kolpakov N.V.**, Barabanshchikov E.I. Species composition and seasonal dynamics of ichthyofauna of Razdolnaya River Estuary // Aquatic Biodiversity and Sustainable Development of Estuaries. Proceedings of International Symposium on Aquatic Biodiversity Conservation and Environmental Restoration of Estuarine and Coastal Areas. Ed. Zhuang Ping. – Shanghai Scientific & Technical Publishers, 2008. – P. 92–101.

51. Долганова Н.Т., **Колпаков Н.В.** Трофический статус и пищевые отношения молоди рыб и креветок в заливе Петра Великого в летне-осенний период // Современное состояние водных биоресурсов. – Мат-лы науч. конф., посвящ. 70-летию С.М. Коновалова. – Владивосток: ТИПРО-центр, 2008. – С. 67–71.

52. Лукьянова О.Н., **Колпаков Н.В.**, Ирейкина С.А. Биоиндикаторы и биомаркеры состояния биоты в эстуарных зонах залива Петра Великого Японского моря // Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы. – Мат-лы III Всеросс. конф. по водной токсикол., посвящ. памяти Б.А. Флерова. – Борок: ИББВ, 2008. – С. 71–75.

53. Барабанщиков Е.И., **Колпаков Н.В.** Состав, распределение, динамика и продукция зоопланктона эстуариев Приморья // Водные биологич. ресурсы сев. части Тихого океана: состояние, мониторинг, управление. – Мат-лы Всеросс. науч. конф., посвящ. 80-летию юбилею ФГУП «КамчатНИРО». – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2012. – С. 448–460.

54. **Колпаков Н.В.**, Надточий В.А. Макрозообентос эстуариев южного Приморья: состав, структура, пространственно-временная изменчивость // Водные биологич. рес-сы сев. части Тихого океана: состояние, мониторинг, управление. – Мат-лы Всеросс. науч. конф., посвящ. 80-летию юбилею ФГУП «КамчатНИРО». – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2012. – С. 467–480.

55. **Колпаков Н.В.**, Терехова В.Е. Количественные оценки сообществ бактерий планктона, бентоса и эпифитона эстуариев рек залива Петра Великого летом // Научно-практические вопросы регулирования рыболовства. – Мат-лы II междунар. научно-практич. конф. – Владивосток: Дальрыбвтуз, 2013. – С. 201–208.

56. Терехова В.Е., Белькова Н.Л., **Колпаков Н.В.** Эколого-трофическая структура и таксономический состав сообществ микрогетеротрофов эстуария реки Суходол (залив Петра Великого) в осенний период // Научно-практические вопросы регулирования рыболовства. – Мат-лы II междунар. научно-практич. конф. – Владивосток: Дальрыбвтуз, 2013. – С. 251–257.