

УДК 591.524.11+574.55:556.54(265.54)

Н.В. Колпаков*

Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

ПРОДУКЦИЯ МАКРОЗООБЕНТОСА В ЭСТУАРИЯХ ПРИМОРЬЯ

По результатам исследований в 2007–2013 гг. в 14 разнотипных эстуариях Приморья (52 съемки, 922 станции, 2426 проб) оценена продукция сообществ макробентоса. Основной вклад в формирование продукции в полигалинных (преобладающая соленость 18,0–30,0 ‰) эстуариях вносили брюхоногие и двустворчатые моллюски, полихеты и амфиподы; в мезогалинных (5,0–18,0 ‰) эстуариях, кроме перечисленных групп, существенную долю продукции давали также изоподы и личинки амфибиотических насекомых; в олигогалинных (0,5–5,0 ‰) эстуариях наиболее высокая продукция характерна для двустворчатых моллюсков и полихет. В сезонном аспекте наиболее высокие значения продукции наблюдались в июле–сентябре. Годовая продукция сообществ макрозообентоса в эстуариях Приморья изменялась в пределах 0,5–11,2 гС/м². Продуктивность макрозообентоса наиболее высокая в полигалинных эстуариях и снижается до минимума в олигогалинных эстуариях. Средняя годовая продукция макробентоса в полигалинных эстуариях $7,5 \pm 1,0$ гС/м², в мезогалинных — $4,1 \pm 1,3$ гС/м², в олигогалинных — $2,7 \pm 1,4$ гС/м². Средний годовой Р/В-коэффициент — соответственно 3,4; 1,1 и 0,4. Сделан вывод, что в большинстве случаев по величине продукции сообществ макрозообентоса эстуарии Приморья занимают промежуточное положение между пресными и морскими биотопами.

Ключевые слова: макрозообентос, продукция, Р/В-коэффициент, эстуарий, Приморье.

Kolpakov N.V. Production of macrozoobenthos in the estuaries of Primorye // *Izv. TINRO*. — 2015. — Vol. 182. — P. 197–212.

Secondary production of macrobenthic communities is evaluated for 14 different-type estuaries in Primorye on the base of 52 surveys conducted in 2007–2013 (922 stations, 2426 samples). Species composition and abundance of macrobenthos in the estuaries depend mostly on water salinity. Three types of estuaries were distinguished: i) polyhaline with prevaled salinity 18–30 ‰ (external and internal estuaries of the rivers Ryazanovka, Barabashevka, Sukhodol, Tumanovka and external estuaries of the rivers Olga and Avvakumovka); ii) mesohaline with salinity 5–18 ‰ (external and internal estuaries of the rivers Tesnaya and Gladkaya, internal estuaries of the rivers Avvakumovka, Kievka, and Partizanskaya, Lake Presnoye and external estuary of the Razdolnaya River); and iii) oligohaline with salinity 0.5–5.0 ‰ (internal estuaries of the rivers Razdolnaya, Artemovka and Lake Solenoye). Mean annual biomass of macrozoobenthos is the lowest (2.8 ± 0.4 gC/m²) in the polyhaline estuaries and the highest in the meso- and oligohaline ones (6.6 ± 3.0 and 7.0 ± 2.5 gC/m², respectively). Annual production of macrobenthic communities in the estuaries varies from 0.5 to 11.2 gC/m², with mean values 7.5 ± 1.0 gC/m² in the polyhaline estuaries, 4.1 ± 1.3 gC/m² in the mesohaline estuaries, and 2.7 ± 1.4 gC/m² in the oligohaline estuaries, it is the highest in the polyhaline estuaries and the lowest in the oligohaline ones. The production is formed mainly by gastropods, bivalves, polychaetes and amphipods in the polyhaline estuaries; the same groups and also isopods and amphibiote insects larvae form the

* Колпаков Николай Викторович, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией, e-mail: kolpakov_nv@mail.ru.

Kolpakov Nikolay V., Ph.D., head of laboratory, e-mail: kolpakov_nv@mail.ru.

production in the mesohaline estuaries, and bivalves and polychaetes are the main producers in the oligohaline estuaries. Daily production of macrobenthic community has strong seasonal variation with the maximum in July–September and the minimum (sometimes below zero) in May–June and October, i.e. at the beginning and the end of vegetation season. The portion of carnivore macrobenthos production varies from 0.7 to 26.5 % of the total annual production of macrobenthic community, it is the highest in the mesohaline estuaries. It increases from spring to autumn; in the autumn predators have the best feeding because of high abundance of young benthic animals at the bottom of estuaries. Mean annual P/B -ratio is 3.4, 1.1 and 0.4 for the polyhaline, mesohaline and oligohaline estuaries, respectively, that is conditioned by species composition of dominant taxonomic groups. Species composition of bivalve mollusks is the main factor of macrobenthic production variability: brackish clam *Corbicula japonica* with high biomass (up to 5 kg/m²) and low P/B -ratio (0.4–0.7, mean value $\approx$ 0.5) dominates in the mesohaline and oligohaline estuaries, while euryhaline marine bivalves as *Macoma* spp., *Potamocorbula amurensis*, *Laternula marilina*, and others dominate in the polyhaline estuaries though their biomass is relatively low (no more than 0.36 kg/m²), their P/B -ratio is 0.8–4.5. Year-to-year variability of macrozoobenthos production is supposedly significant, at least its considerable fluctuations are registered in the Sukhodol estuary (from 4.8 to 11.2 gC/m² in the 2009–2012). Estuarine macrobenthic communities in Primorye usually have intermediate values of production between those in freshwater and seawater biotopes.

Key words: macrozoobenthos, production, P/B -ratio, estuary, Primorye.

Введение

Очевидно, что для того, чтобы ответить на такой важный для организации рационального природопользования вопрос, как: «Каков продукционный потенциал если не всей биоты водоема, то по крайней мере основных элементов его экосистем?» — необходимо проанализировать отдельные составляющие продукционных процессов и попытаться соотнести их как между собой, так и с уровнем потребления вещества и энергии на разных уровнях трофических цепей (Бергер, 2007). Без изучения скоростей воспроизводства отдельных звеньев сложных сообществ невозможно глубокое раскрытие картины функционирования природных экосистем (Заика, 1983).

На первом этапе изучения особенностей функционирования эстуарных биоценозов Приморья сотрудниками ТИНРО-центра в основном выявлены состав, структура и пространственно-временная изменчивость ряда их компонентов, в том числе донных макрофитов, зоопланктона, макрозообентоса, нектобентоса и нектона (Barabanshchikov, Kolpakov, 2007; Колпаков, Милованкин, 2010, 2011; Колпаков и др., 2010; Гусарова и др., 2011; Колпаков, Надточий, 2012; Колпаков, Семеньева, 2012; Колпаков, Ольховик, 2015). Следующим необходимым этапом этих работ стало определение продукции доминирующих видов и групп и в целом различных компонентов эстуарной биоты. Ранее выполнены такие оценки для нектона, макрофитобентоса и зоопланктона (Колпаков, 2010, 2013; Барабанщиков, Колпаков, 2012).

Настоящая статья посвящена оценке продукции дночерпательного макробентоса в эстуариях Приморья. Следует отметить, что в литературе для вод Приморья уже имеются оценки продукции морского (Дулепов и др., 2002; Дулепова и др., 2008) и пресноводного (Богатов, 1994) макрозообентоса. Что касается эстуариев, то для них имеющиеся данные ограничиваются оценкой продукции ряда донных биоценозов в солоноватых водоемах зал. Посъета (Комендантов, Орлова, 2003). Таким образом, наши данные восполняют этот пробел.

Материалы и методы

В 2007–2013 гг. выполнено 52 бентосных микросъемки в разнотипных эстуариях зал. Петра Великого: зал. Посъета (реки Тесная, Гладкая, оз. Соленое), Амурском заливе (реки Рязановка, Барабашевка, Раздольная), Уссурийском заливе (реки Артемовка, Суходол), восточной части залива (р. Партизанская), а также севернее мыса Поворотного: в бухте Киевка (р. Киевка), зал. Ольги (р. Ольга, гавань Тихая Пристань, р. Аввакумовка), зал. Владимира (р. Тумановка, оз. Пресное) (рис. 1). Пробы макрозообентоса, в

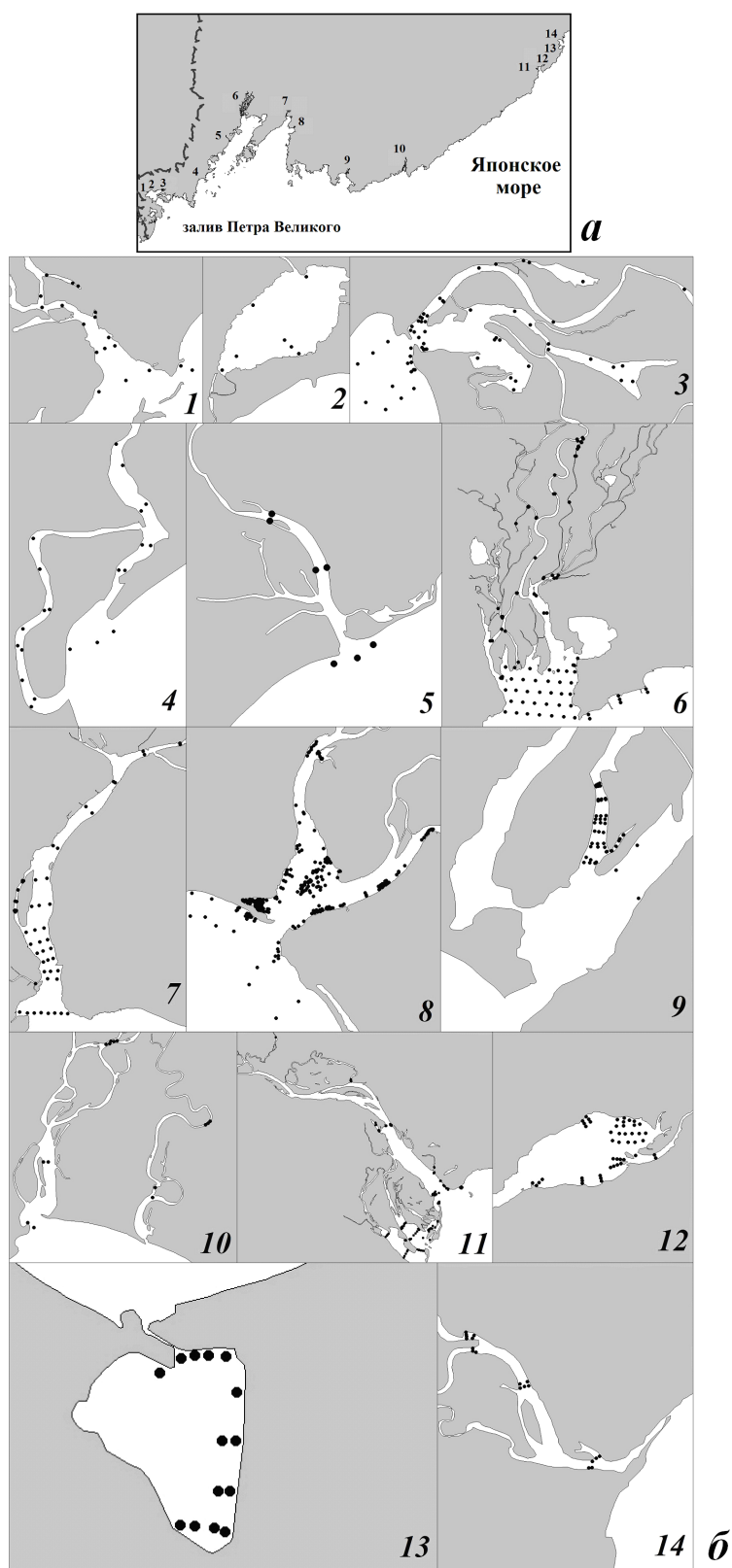


Рис. 1. Карта-схема района работ по изучению макрозообентоса (**а** — общий вид, **б** — схема расположения станций): 1 — р. Тесная; 2 — оз. Соленое; 3 — р. Гладкая; 4 — р. Рязановка; 5 — р. Барабашевка; 6 — р. Раздольная; 7 — р. Артемовка; 8 — р. Суходол; 9 — р. Партизанская; 10 — р. Киевка; 11 — р. Аввакумовка; 12 — гавань Тихая Пристань; 13 — оз. Пресное; 14 — р. Тумановка

Fig. 1. Scheme of surveyed area (**a**) and benthos sampling location (**b**): 1 — Tesnaya River; 2 — Lake Solenoye; 3 — Gladkaya River; 4 — Ryazanovka River; 5 — Barabashevka River; 6 — Razdolnaya River; 7 — Artemovka River; 8 — Sukhodol River; 9 — Partizanskaya River; 10 — Kievka River; 11 — Avvakumovka River; 12 — Tikhaya Pristan Bight; 13 — Lake Presnoye; 14 — Tumanovka River

зависимости от глубины и типа грунта, отбирали с помощью шестовой модификации дночерпателя Петерсена (площадь вырезания 0,025 м²), а также водолазным дночерпателем (0,025 м²) и дночерпателем Дулькейта (0,100 м²) (рис. 2). Глубина вырезания в зависимости от типа грунта составляла 10–25 см. На каждой станции брали 2–3 пробы. Грунт промывали через сито с размером ячеек 1 мм. Тип грунта оценивали визуально (Методические рекомендации ..., 1984). Всего выполнено 922 станции (2426 проб) от супралиторали до глубины 2,8 м (табл. 1). Основной материал получен в теплый период года с мая по октябрь. Полученные пробы фиксировали 4 %-ным формалином и затем разбирали в лаборатории. Животных обсушивали на фильтровальной бумаге и определяли их сырую массу на электронных весах с точностью ± 0,001 г.



Рис. 2. Орудия отбора бентосных проб: дночерпатели Петерсена (а), водолазный (б) и Дулькейта (в); плавающее сито (г)

Fig. 2. Equipment for sampling of macrozoobenthos: Petersen dredger (а), diver dredger (б), Dulkeit dredger (в); drifting sieve (г)

Продукцию макробентоса оценивали физиологическим методом по скорости трат кислорода на обмен: $P = R_i K_2 / (1 - K_2)$, где P — продукция, гС/м² в сутки; R_i — траты на обмен, гС/м² в сутки; K_2 — коэффициент использования ассимилированной энергии пищи на образование продукции. Для изопод и амфипод K_2 принят равным 0,50 (Хмелева, 1973), для мизид и декапод — 0,44 (Пастернак, 1977), для нематод — 0,33 (Гальцова, 1991), для всех остальных бентосных организмов брали среднюю величину — 0,26 (Умнов, Алимов, 1979). При расчетах продукции дночерпательного макрозообентоса из декапод учитывали только продукцию зарывающихся раков (родов *Upogebia*, *Callianassa*)*.

Энергетические траты отдельных таксономических групп бентоса на 1 м² оценивали по уравнению $R_i = 24RN$, где R — скорость потребления кислорода; N — средняя плотность животных, экз./м². Уравнение зависимости дыхания (R) от массы (W) имеет вид $R = aW^b$, значения коэффициентов a и b принимали по литературным данным (при $t = 20$ °C) (Камлюк, 1974; Голиков и др., 1985; Балушкина, 1987; Алимов, 1989; Орлова, 1990; Голубков, 2000; Бергер, 2007; Жирков, 2010) (табл. 2). Так как в разных источниках R выражается в единицах массы или объема O₂, а также энергии (Дж, кал), для пересчета трат на обмен в единицы массы углерода (гС) использовали следующие соотношения (Алимов, 1989; Гольд, Гольд, 2013): 1 мгO₂ = 14,23 Дж = 3,38 ккал = 0,32 мгС; 1 млO₂ = 1,43 мгO₂ = 4,86 кал; 1 мгС = 10,7 кал = 44,77 Дж = 3,15 мгO₂. Для приведения скорости обмена к наблюдаемой температуре рассчитывали температурную поправку по формуле (Дулепов, 1995) $H = 4,76e^{-0,075\theta}$. Калорийность различных таксономических групп бентоса принимали по литературным данным (Андроникова и др., 1973; Павлов, Зубина, 1988; Фадеев, 2002; Бергер, 2007; Жирков, 2010) (табл. 2). Продолжительность вегетационного сезона принята равной 180 суткам (Комендантов, Орлова, 1990) — май-октябрь. Для сравнимости с нашими данными указанные

* Продукция крабов и креветок (нектобентос) будет оценена в отдельной работе с использованием более полных данных неводных ловов, выполненных параллельно с дночерпательными съемками.

Таблица 1

Количество выполненных дночерпательных станций

Table 1

Number of benthos stations

Водоем	Год	Месяц								Всего	
		II	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X		
Р. Суходол	2007	–	–	–	7	–	2	–	–	9	340
	2008	–	–	4	–	–	–	–	7	11	
	2009	–	–	15	–	7	–	–	7	29	
	2010	–	–	23	25	9	19	16	–	92	
	2011	–	–	–	18	21	25	22	–	86	
	2012	–	–	19	27	–	25	24	–	95	
Р. Артемовка	2013	–	–	–	–	6	–	12	–	18	62
	2007	–	–	–	18	–	6	–	–	24	
	2012	–	–	–	–	–	–	–	11	11	
Р. Гладкая	2013	–	11	–	–	–	–	–	16	27	61
	2007	–	–	–	–	9	–	–	–	9	
	2008	–	–	11	–	–	–	–	–	11	
	2010	–	–	–	8	–	–	–	13	21	
Р. Тесная	2011	–	–	–	–	–	20	–	–	20	19
	2007	–	–	–	8	–	–	–	–	8	
	2010	–	–	–	–	–	–	–	2	2	
Р. Раздольная	2011	–	–	–	–	–	9	–	–	9	104
	2007	–	–	–	39	–	–	–	–	39	
	2010	–	–	–	–	16	–	–	–	16	
Р. Барабашевка	2011	–	–	–	–	–	49	–	–	49	7
Р. Рязановка	2008	–	–	7	–	–	–	–	–	7	
Р. Партизанская	2008	–	–	21	–	–	–	–	–	21	
Р. Киевка	2009	12	14	9	–	23	–	–	–	58	58
Оз. Соленое	2010	–	–	–	–	11	–	–	–	11	7
	2011	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
Р. Ольга и гавань Тихая Пристань	2010	–	–	–	3	–	–	–	–	3	64
	2011	–	–	–	–	–	4	–	–	4	
Р. Аввакумовка	2012	–	–	6	–	7	–	13	–	26	135
	2013	–	–	–	–	–	10	28	–	38	
	2012	–	–	37	–	44	–	48	–	129	
Оз. Пресное	2013	–	–	–	–	–	6	–	–	6	14
Р. Тумановка	2013	–	–	–	–	–	14	–	–	14	
Всего	2013	–	–	–	–	–	7	12	–	19	19
Всего	2007–2013	12	25	152	153	153	196	175	56	922	

выше соотношения использованы также для выражения в единицах массы углерода разнородных литературных данных по продукции бентоса в разных водоемах (г/м², Дж/м², кал/м²). При этом средняя калорийность бентоса принята равной 0,5 ккал/г сырой массы (Алимов, 1989).

Продукция сообществ макробентоса (P_b) оценивалась по формуле (Алимов, 1989) $P_b = P_f + P_p - C_p$, где P_f и P_p — продукция нехищных животных и хищников, мгС/м²; C_p — рацион хищников, входящих в состав сообщества. Физиологический рацион (количество потребленной пищи) определяли по балансовому равенству (Винберг, 1956) $C_p = A/U$, где A — ассимилированная энергия, мгС/м²; U — коэффициент усвояемости пищи. Ассимилированная энергия равна (Винберг, 1968): $A = P + R_p$. Для нехищных животных U принят равным 0,6, для облигатных хищников — 0,8. При расчетах продукции в сообществе макрозообентоса по типу питания условно выделены три группы животных: к нехищным отнесены моллюски, личинки насекомых (кроме стрекоз), изоподы, усонogie раки, турбеллярии, нематоды, сипункулиды, к облигатным хищникам — немертины, личинки стрекоз и пиявки, к эврифагам — декаподы, полихеты, мизиды и амфиподы. Для эврифагов животную часть рациона вычисляли

Таблица 2
 Параметры зависимости скорости потребления кислорода от средней массы особей $R = aW^b$ и энергетические эквиваленты для разных таксономических групп бентоса

Table 2
 Parameters of relationship between oxygen intake rate R and mean individual body weight W : $R = aW^b$ and energetic equivalents of R (kcal/gWW and mgC/gWW) for certain taxonomic groups of benthos

Таксон	a	b	Единицы измерения R	Энергетический эквивалент	
				ккал/г сырой массы	мгС/г сырой массы
Hydrozoa	0,14	0,73	кал/экз. час	0,30	28,0
Actinaria	0,10	0,73		0,27	25,2
Turbellaria	0,84	0,81		0,87	81,3
Nematoda	0,83	0,80		0,86	80,4
Polychaeta Errantia	0,74	0,78		0,87	81,3
Olygochaeta	0,81	0,79		0,86	80,4
Mysidacea	0,50	0,72		0,80	74,8
Cirripedia	0,14	0,69		0,30	28,0
Amphipoda	0,69	0,79		0,98	91,6
Isopoda	0,69	0,82		0,95	88,8
Decapoda	1,10	0,87		0,86	80,4
Cumacea	0,125	0,759	млO ₂ /экз. час	0,60	56,1
Caprellidae	0,125	0,759	млO ₂ /экз. час	0,76	71,0
Gastropoda	0,42	0,71	кал/экз. час	0,35	32,7
Bivalvia (морские)	0,50	0,74		0,38	35,5
Tellinidae (<i>Macoma</i> spp.)	0,33	0,71		0,40	37,4
Mytilidae (<i>Musculista senhousia</i>)	0,80	0,70		0,45	42,1
<i>Corbicula japonica</i>	0,31	0,57		0,38	35,5
Bivalvia (пресноводные)	0,066	0,721	млO ₂ /экз. час	0,38	35,5
Nemertini	0,50	0,75	кал/экз. час	0,85	79,4
Tunicata	0,10	0,60		0,25	23,4
Insecta	0,263	0,818	мгO ₂ /экз. час	0,70	65,4
Chironomidae	0,187	0,820		0,80	74,8
Diptera	0,126	0,750		0,50	46,7
Odonata	0,103	0,887		0,86	80,4
Hirudinea	0,147	0,820		0,70	65,4
Annelida	0,74	0,78	кал/экз. час	0,70	65,4
Sipunculida	0,74	0,78		0,70	65,4
Varia	0,74	0,78		0,70	65,4

так: половину ассимилированной энергии делили на 0,8 и полученные величины использовали в дальнейших расчетах.

Пример расчета суточной продукции сообщества макробентоса показан в табл. 3. Годовая продукция отдельных таксономических групп дночерпательного макрозообентоса, их среднегодовая биомасса и Р/В-коэффициенты в исследованных эстуариях приведены в табл. 4–7.

Результаты и их обсуждение

Как установлено ранее (Барабанщиков, Колпаков, 2012; Колпаков, Надточий, 2012; Колпаков, 2013), ведущим фактором, влияющим на состав, структуру и обилие биоты в эстуариях, является соленость воды. Поэтому по преобладающей величине солености все исследованные эстуарии (естественно, с некоторыми допущениями) разделены на три группы: полигалинные (18,0–30,0 ‰), мезогалинные (5,0–18,0 ‰), олигогалинные (0,5–5,0 ‰). В первую группу отнесены внешние и внутренние эстуарии рек Рязановка, Барабашевка, Суходол, Тумановка, а также внешние эстуарии р. Ольга (гавань Тихая Пристань) и р. Аввакумовка; во вторую группу вошли внешние

Таблица 3

Пример расчета суточной продукции дночерпательного макрозообентоса
во внутреннем эстуарии р. Суходол (20–21.09.2011)

Table 3

Example of daily production calculation for sampled macrozoobenthos
in the Sukhodol internal estuary (September 20–21, 2011)

Таксон	TL	w	N	B	a	b	R _i	K ₂	P _c	P	C _c	Bm
Polychaeta	Э	0,015	119,3	1,804	0,74	0,78	78,7	0,26	27,7	2,60	0,87	0,147
Bivalvia всего, в том числе:	Н	0,061	354,5	21,655	—	—	632,0	0,26	222,1	20,83	—	0,769
<i>Laternula marilina</i>	Н	0,641	7,9	5,085	0,50	0,74	99,1	0,26	34,8	3,30	0,38	0,181
<i>Potamocorbula amurensis</i>	Н	0,021	279,4	5,908	0,50	0,74	279,4	0,26	98,2	9,20	0,38	0,210
<i>Macra quadrangularis</i>	Н	0,067	7,9	0,534	0,50	0,74	18,7	0,26	6,6	0,60	0,38	0,019
<i>Venerupis philippinarum</i>	Н	3,040	1,6	4,825	0,50	0,74	62,7	0,26	22,0	2,10	0,38	0,171
<i>Mya japonica</i>	Н	0,074	10,1	0,741	0,50	0,74	25,3	0,26	8,9	0,80	0,38	0,026
<i>Crassostrea gigas</i>	Н	0,122	13,8	1,677	0,50	0,74	50,3	0,26	17,7	1,70	0,38	0,060
<i>Spisula sachalinensis</i>	Н	0,020	0,5	0,011	0,50	0,74	0,5	0,26	0,2	0,02	0,38	+
<i>Macoma balthica</i>	Н	0,105	22,8	2,380	0,33	0,71	79,5	0,26	27,9	2,60	0,40	0,089
<i>Macoma contabulata</i>	Н	0,010	0,5	0,005	0,33	0,71	0,3	0,26	0,1	0,01	0,40	+
<i>Macoma incongrua</i>	Н	0,610	0,5	0,323	0,33	0,71	6,5	0,26	2,3	0,20	0,40	0,012
<i>Musculista senhousia</i>	Н	0,017	9,5	0,166	0,80	0,70	9,7	0,26	3,4	0,30	0,45	0,007
Gastropoda (<i>Assiminea lutea</i> и др.)	Н	0,010	7049,2	70,255	0,42	0,71	4639,2	0,26	1630,0	152,30	0,35	2,298
Amphipoda	Э	0,003	573,0	1,967	0,69	0,79	112,4	0,50	112,4	10,50	0,98	0,180
Chironomidae larvae	Н	0,003	26,5	0,069	0,63	0,82	3,5	0,26	1,2	0,10	0,80	0,005
Isopoda	Н	0,005	18,0	0,093	0,69	0,82	4,2	0,50	4,2	0,40	0,95	0,008
Nemertini	Х	0,008	1,6	0,013	0,50	0,75	0,8	0,26	0,3	0,03	0,85	0,001
Cirripedia	Н	0,020	1,1	0,021	0,14	0,69	1,2	0,26	0,4	0,04	0,30	0,001
Olygochaeta	Н	0,005	1,1	0,005	0,81	0,79	0,3	0,26	0,1	0,01	0,86	0,0004

Примечания. w — индивидуальная средняя масса животных, г; N — плотность, экз./м²; B — средняя биомасса, г/м²; a и b — коэффициенты зависимости $R = aW^b$; R_i — траты на обмен, кал/м² сутки; K₂ — коэффициент утилизации пищи на рост; P_c — продукция, кал/м² сутки; P — продукция, мгС/м² сутки; C_c — калорийность, ккал/г сырой массы; Bm — средняя биомасса, гС/м². Температура воды во время съемки — 16 °С, температурная поправка — 1,383, 1 мгС = 10,7 кал. TL — трофический статус таксономических групп бентоса: Н — нехищный; Х — хищный; Э — эврифаг. Ассимилированная энергия хищников A принята равной сумме A облигатных хищников (немертин) и половины A эврифагов (полихеты, амфиподы). Согласно расчетам $P_f = 180,2$ мгС/м² сутки, $P_p = 6,6$ мгС/м² сутки, $C_c = ((78,7 + 27,7)/2 + (112,4 + 112,4)/2 + (0,8 + 0,3))/0,8 = 208,4$ кал/м² сутки/10,7 = 19,5 мгС/м² сутки. Таким образом, $P_b = 180,2 + 6,6 - 19,5 = 167,3$ мгС/м² сутки.

и внутренние эстуарии рек Тесная и Гладкая, внутренние эстуарии рек Аввакумовка, Киевка, Партизанская и оз. Пресное, а также внешний эстуарий р. Раздольной; третья группа включает внутренние эстуарии рек Раздольная, Артемовка и оз. Соленое.

Как абсолютная (P), так и удельная (Cs) суточная продукция макрозообентоса увеличивалась от весны к лету (рис. 3, а), наиболее высокие значения продукции характерны для июля-сентября, в октябре продуцирование резко замедлялось. Отрицательные значения суточной продукции наиболее часто отмечались в мае-июне и октябре, т.е. в начале и конце вегетационного сезона. Величины суточной удельной продукции были наиболее высокими в полигалинных эстуариях, наиболее низкими — в олигогалинных (рис. 3, б). Рассмотрение сезонной изменчивости суточной продукции отдельно по рекам (рис. 4) показывает ее увеличение в летние и осенние месяцы в зависимости от сезонного хода температуры воды, а также рост доли продукции хищного макробентоса от весны к лету и осени. В это время, в связи с появлением большого количества молоди разных видов (у большинства животных пик размножения приходится на лето) (Колпаков, Надточий, 2012), условия для питания хищников в эстуариях становятся особенно благоприятными.

Таблица 4

Годовая продукция (P , мгС/м^2) отдельных таксономических групп днотерпательного макрозообентоса полигалинных внутреннего и внешнего эстуариев р. Суходол, их среднегодовая биомасса (B , мгС/м^2) и P/B -коэффициенты

Table 4

Annual production (P , mgC/m^2) for certain taxonomic groups of sampled macrozoobenthos in the polyhaline internal and external estuaries of the Sukhodol River, their mean annual biomass (B , mgC/m^2) and P/B ratio

Таксон	Внутренний эстуарий									Внешний эстуарий		
	2010			2011			2012			2010–2012		
	P	B	P/B	P	B	P/B	P	B	P/B	P	B	P/B
Polychaeta	473,7	145,5	3,3	387,1	109,2	3,5	81,7	68,5	1,2	427,3	136,5	3,1
Bivalvia	1538,1	720,6	2,1*	1345,6	299,2	4,5*	711,2	915,1	0,8*	6310,3	2889,1	2,2*
Gastropoda	5737,7	950,5	6,0	8749,1	765,9	11,4	4469,5	2259,9	2,0	790,3	176,9	4,5
Amphipoda	308,3	30,7	10,0	1370,5	123,1	11,1	698,3	165,2	4,2	432,1	62,8	6,9
Decapoda	13,8	2,0	6,8	116,9	17,4	6,7	49,9	17,3	2,9	36,7	9,8	3,7
Mysidacea	8,1	0,5	16,1	17,9	1,4	12,7	177,8	40,9	4,3	12,8	1,7	7,5
Insecta	21,5	4,7	4,5	84,2	15,4	5,5	11,0	6,2	1,8	2,3	0,8	2,9
Isopoda	204,8	22,7	9,0	30,1	4,0	7,6	73,9	24,4	3,0	86,9	13,1	6,6
Nemertini	69,6	46,0	1,5	25,1	10,1	2,5	44,6	57,6	0,8	54,7	31,7	1,7
Olygochaeta	–	–	–	2,6	0,6	4,1	0,2	0,1	2,9	0,8	0,3	2,3
Coelenterata	–	–	–	1,4	0,8	1,7	–	–	–	–	–	–
Cirripedia	–	–	–	2,1	0,2	12,3	–	–	–	–	–	–
Actinaria	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,1	0,1	0,8

* Доминирующие по массе двустворчатые моллюски *Macoma* spp., *Potamocorbula amurensis*, *Laternula marilina* и другие морские эвригалинные виды.

Таблица 5

Годовая продукция (P , мгС/м^2) отдельных таксономических групп днотерпательного макрозообентоса эстуариев рек Раздольная, Артемовка и оз. Соленое, их среднегодовая биомасса (B , мгС/м^2) и P/B -коэффициенты

Table 5

Annual production (P , mgC/m^2) for certain taxonomic groups of sampled macrozoobenthos in the estuaries of the Razdolnaya River, Artemovka River and Lake Solenoye Lake, their mean annual biomass (B , mgC/m^2) and P/B ratio

Таксон	Раздольная						Артемовка			Соленое		
	Внутренний эстуарий			Внешний эстуарий			Внутренний эстуарий			Внутренний эстуарий		
	P	B	P/B	P	B	P/B	P	B	P/B	P	B	P/B
Polychaeta	1679,0	410,3	4,1	173,7	42,7	4,1	431,74	240,40	1,8	1,6	21,9	0,1
Bivalvia	6461,9	9650,9	0,7*	10868,3	5815,5	1,9**	5075,35	8272,90	0,6*	710,6	1967,5	0,4***
Gastropoda	318,8	52,1	6,1	43,5	4,3	10,0	334,32	94,0	3,6	3,6	3,1	1,2
Amphipoda	5,0	0,4	11,6	18,6	1,4	13,0	0,72	0,30	2,6	8,8	1,5	6,1
Mysidacea	11,8	1,2	9,9	–	–	–	0,15	0,04	3,8	–	–	–
Insecta	182,8	30,8	5,9	3,5	0,7	5,3	3,10	1,70	1,8	2,3	53,0	0,1
Nemertini	16,3	7,4	2,2	33,6	13,3	2,5	40,71	30,80	1,3	–	–	–
Isopoda	–	–	–	–	–	–	0,47	0,20	2,6	–	–	–
Cirripedia	–	–	–	268,9	84,4	3,2	0,05	0,10	0,6	–	–	–
Nematoda	–	–	–	2,0	0,3	7,5	–	–	–	–	–	–
Actinaria	–	–	–	5,4	5,7	0,9	–	–	–	–	–	–

Примечание. Внутренние эстуарии всех трех водоемов — олигогалинные, внешний эстуарий р. Раздольной — мезогалинный.

* Доминирующий по массе двустворчатый моллюск *Corbicula japonica*.

** Доминирующие по массе двустворчатые моллюски *Macoma* spp., *Potamocorbula amurensis*, *Laternula marilina* и другие морские эвригалинные виды.

*** Доминирующие по массе пресноводные виды сем. Unionidae.

Основу продукции макробентоса в полигалинных эстуариях слагали такие группы, как брюхоногие и двустворчатые моллюски, полихеты и амфиподы (табл. 4, 7); в мезога-

Таблица 6

Годовая продукция (*P*, мгС/м²) отдельных таксономических групп днотерпательного макрозообентоса в ряде мезогалинных эстуариев, их среднегодовая биомасса (*B*, мгС/м²) и *P/B*-коэффициенты

Table 6

Annual production (*P*, mgC/m²) for certain taxonomic groups of sampled macrozoobenthos in some mesohaline estuaries, their mean annual biomass (*B*, mgC/m²) and *P/B* ratio

Таксон	Тесная			Гладкая						Партизанская			Киевка		
	Внутренний эстуарий			Внутренний эстуарий			Внешний эстуарий			Внутренний эстуарий			Внутренний эстуарий		
	<i>P</i>	<i>B</i>	<i>P/B</i>	<i>P</i>	<i>B</i>	<i>P/B</i>	<i>P</i>	<i>B</i>	<i>P/B</i>	<i>P</i>	<i>B</i>	<i>P/B</i>	<i>P</i>	<i>B</i>	<i>P/B</i>
Polychaeta	1285,7	634,2	2,0	226,9	76,9	3,0	312,3	154,8	2,0	745,4	358,4	2,1	724,7	293,3	2,5
Bivalvia	1678,4	4566,7	0,4*	4074,1	6414,9	0,6*	1044,9	653,0	1,6**	162,7	315,8	0,5*	27,0	4,3	6,3***
Gastropoda	73,1	18,2	4,0	1374,5	310,5	4,4	3912,3	1369,2	2,9	914,0	203,6	4,5	76,6	14,9	5,2
Amphipoda	340,7	77,4	4,4	139,7	20,7	6,7	1194,2	216,5	5,5	631,4	144,5	4,4	166,2	24,9	6,7
Mysidacea	—	—	—	13,4	1,6	8,2	16,4	3,6	4,6	—	—	—	191,0	25,4	7,5
Insecta	37,5	12,6	3,0	131,9	37,4	3,5	1,2	0,5	2,4	284,9	74,4	3,8	26,4	6,1	4,4
Isopoda	4,7	0,9	5,3	116,6	18,5	6,3	502,2	102,1	4,9	189,5	42,3	4,5	—	—	—
Nemertini	140,4	192,9	0,7	12,9	7,6	1,7	—	—	—	15,2	14,7	1,0	11,3	4,8	2,3
Olygochaeta	39,8	17,3	2,3	—	—	—	—	—	—	4,7	1,6	2,9	—	—	—
Varia	—	—	—	30,9	11,8	2,6	—	—	—	23,3	6,5	3,6	—	—	—

* Доминирующий по массе двустворчатый моллюск *Corbicula japonica*.

** Доминирующие по массе двустворчатые моллюски *Macoma* spp., *Potamocorbula amurensis*, *Laternula marilina* и другие морские эвригалинные виды.

*** Соотношение *Corbicula japonica* и морских эвригалинных видов примерно равное.

Таблица 7

Годовая продукция (*P*, мгС/м²) отдельных таксономических групп днотерпательного макрозообентоса в эстуариях зал. Ольги (р. Аввакумовка, гавань Тихая Пристань), их среднегодовая биомасса (*B*, мгС/м²) и *P/B*-коэффициенты

Table 7

Annual production (*P*, mgC/m²) for certain taxonomic groups of sampled macrozoobenthos in the estuaries of the Olga Bay (Avvakumovka River and Tikhaya Pristan Bight), their mean annual biomass (*B*, mgC/m²) and *P/B* ratio

Таксон	Р. Аввакумовка			Гавань Тихая Пристань		
	Внутренний эстуарий			Внешний эстуарий		
	<i>P</i>	<i>B</i>	<i>P/B</i>	<i>P</i>	<i>B</i>	<i>P/B</i>
Polychaeta	181,1	61,3	3,0	442,0	165,8	2,7
Bivalvia	192,8	305,1	0,6*	3955,9	1737,0	2,3**
Gastropoda	605,2	93,9	6,4	1943,2	448,7	4,3
Amphipoda	396,5	37,2	10,6	77,1	8,6	8,9
Decapoda	2,9	0,5	6,2	30,2	4,5	6,8
Mysidacea	112,0	11,2	10,0	8,7	0,9	9,9
Insecta	169,5	46,5	3,6	21,7	6,9	3,2
Isopoda	17,2	3,1	5,6	39,4	4,4	8,9
Nemertini	91,9	34,1	2,7	37,2	11,0	3,4
Cumacea	0,1	0,0	2,9	0,3	0,1	6,7
Hirudinei	0,1	0,1	2,9	—	—	—

* Доминирующий по массе двустворчатый моллюск *Corbicula japonica*.

** Доминирующие по массе двустворчатые моллюски *Macoma* spp., *Potamocorbula amurensis*, *Laternula marilina* и другие морские эвригалинные виды.

линьных эстуариях, кроме перечисленных, существенную долю продукции формировали также изоподы и личинки насекомых (табл. 6, 7); в олигогалинных эстуариях наиболее высокая продукция была характерна для двустворчатых моллюсков и полихет (см. табл. 5).

Среднегодовая биомасса макрозообентоса в исследованных эстуариях составляла 0,6–25,9 гС/м² (табл. 8). В полигалинных эстуариях эта величина была наиболее низкой (2,8 ± 0,4 гС/м²), в мезогалинных и олигогалинных эстуариях биомасса бентоса была

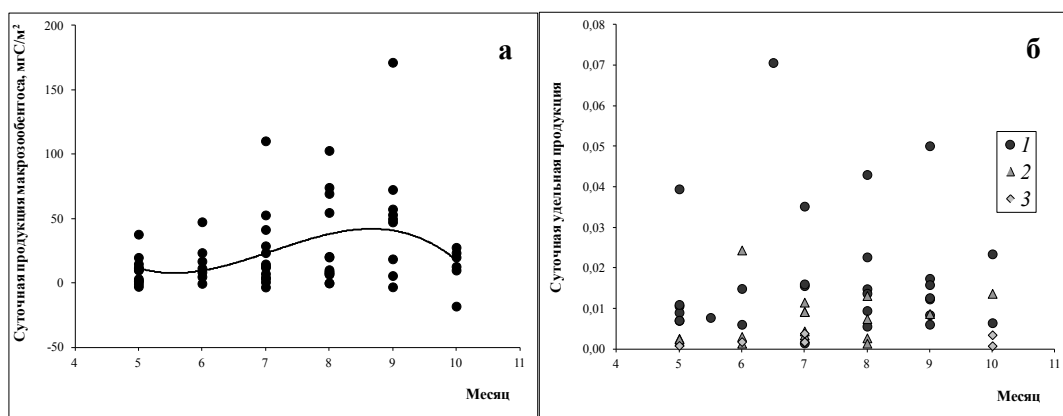


Рис. 3. Сезонная изменчивость величины суточной продукции (а) и удельной суточной продукции (б) макрозообентоса в разнотипных эстуариях Приморья: 1 — полигалинные; 2 — мезогалинные; 3 — олигогалинные

Fig. 3. Seasonal dynamics of daily production value (а) and specific daily production (б) of macrozoobenthos for the different types of estuaries in Primorye: 1 — polyhaline; 2 — mesohaline; 3 — oligohaline

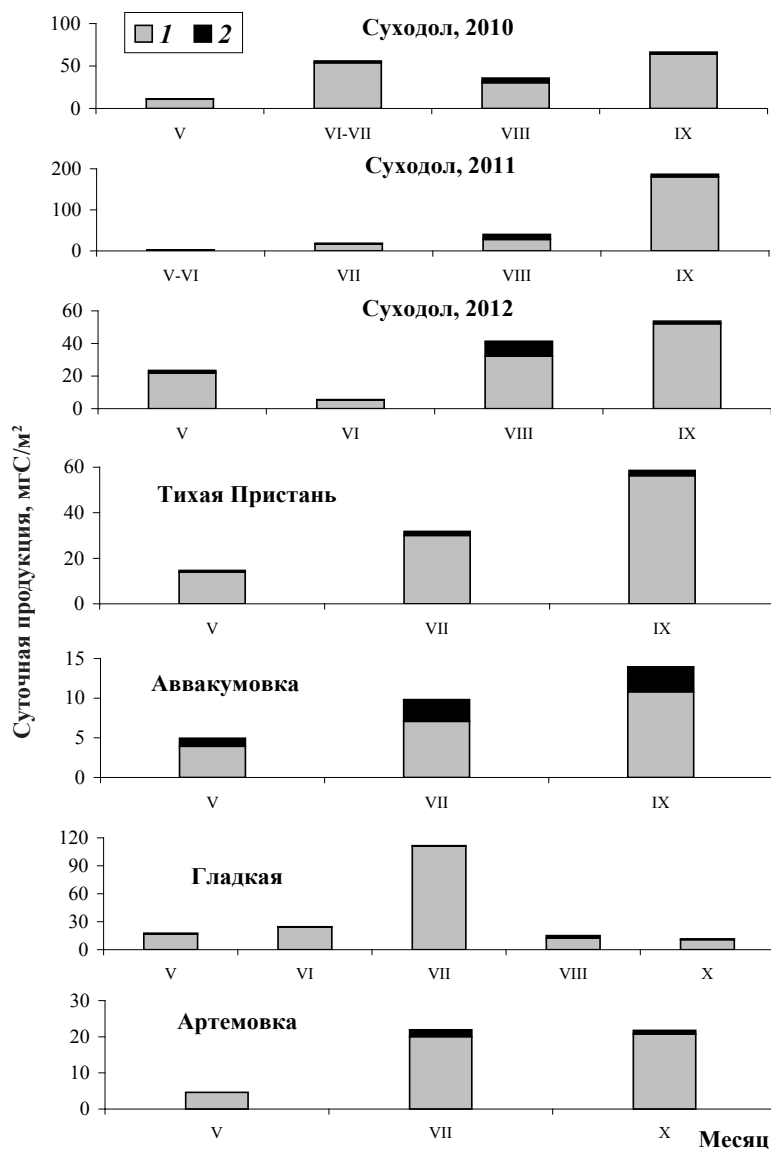


Рис. 4. Сезонная изменчивость суточной продукции нехищного (1) и хищного (2) макрозообентоса в разнотипных эстуариях Приморья: полигалинных (р. Суходол, гавань Тихая Пристань), мезогалинных (реки Аввакумовка, Гладкая) и олигогалинных (р. Артемовка)

Fig. 4. Seasonal dynamics for daily production (P) of non-carnivorous (1) and carnivorous (2) macrozoobenthos in the different-type estuaries of Primorye: polyhaline (Sukhodol River, Tikhaya Pristan Bight), mesohaline (Avvakumovka River, Gladkaya River) and oligohaline (Artemovka River)

существенно выше, соответственно $6,6 \pm 3,0$ и $7,0 \pm 2,5$ гС/м². Годовая продукция сообществ макрозообентоса в эстуариях Приморья изменялась в пределах 0,54–11,21 гС/м², закономерно снижаясь ($r = 0,76$) от полигалинных эстуариев к олигогалинным (рис. 5, табл. 8). Отмеченные различия связаны в первую очередь с набором доминирующих в разных эстуариях видов. Главное из них заключается в том, что в мезогалинных и олигогалинных эстуариях доминантом является солоноватоводный двустворчатый моллюск японская корбикула *Corbicula japonica* (Колпаков, Надточий, 2012), достигающий очень высокой биомассы (в наших сборах до 5 кг/м²), но обладающий низким Р/В-коэффициентом (от 0,4 до 0,7, в среднем около 0,5) (см. табл. 5–7). В полигалинных эстуариях по биомассе (до 360 г/м²) преобладают морские эвригалинные двустворки (*Macoma* spp. и др.), осредненный Р/В-коэффициент которых изменяется в пределах 0,8–4,5 (табл. 4–7).

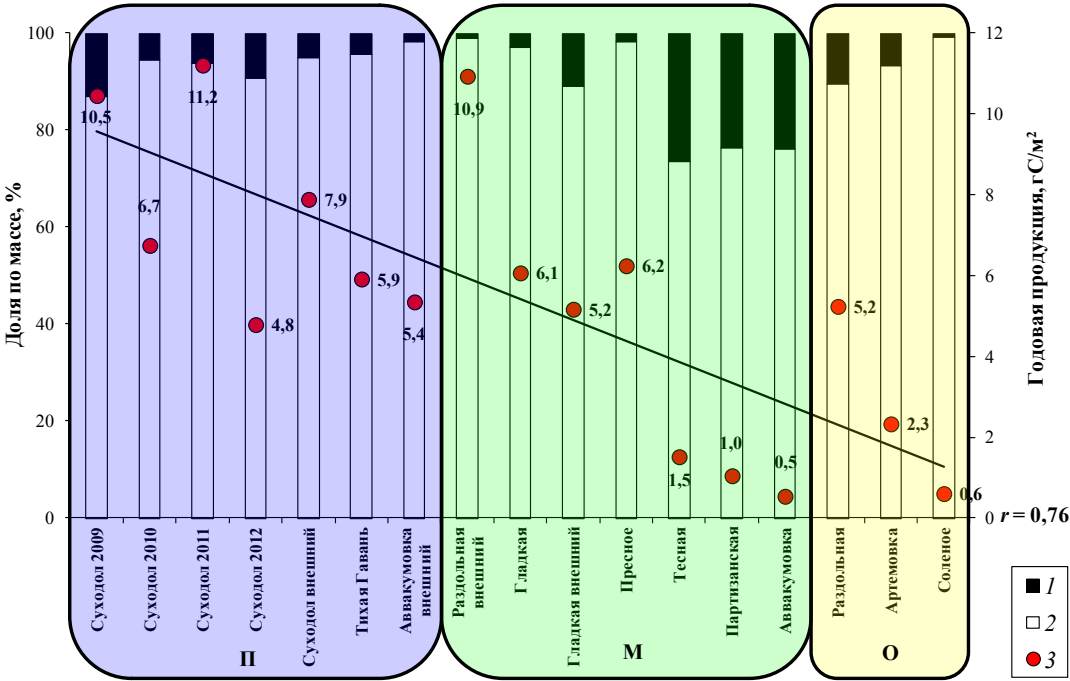


Рис. 5. Соотношение (%) годовой продукции хищного (1) и нехищного (2) макрозообентоса, а также величина годовой продукции сообществ макрозообентоса в целом (3) в разнотипных эстуариях Приморья: полигалинных (II), мезогалинных (М) и олигогалинных (О)

Fig. 5. Percentages of annual macrozoobenthos production for its carnivorous (1) and non-carnivorous (2) fractions and the total annual production values (P , гС/м² — 3) in the different-type estuaries of Primorye: polyhaline (II), mesohaline (M) and oligohaline (O)

Таблица 8
Средние величины годовой продукции (P , гС/м²), среднегодовой биомассы (B , гС/м²) и Р/В-коэффициента сообществ макрозообентоса в разнотипных эстуариях Приморья

Table 8
Mean values of annual production (P , гС/м²), mean annual biomass (B , гС/м²), and mean P/B -ratio for macrobenthic communities in estuaries of Primorye, by types of estuaries

Тип эстуария	P	B	P/B	n
Полигалинный	$7,48 \pm 0,95$	$2,83 \pm 0,38$	$3,38 \pm 0,82$	7
	4,79–11,21	1,48–4,25	1,26–7,60	
Мезогалинный	$4,14 \pm 1,28$	$6,61 \pm 2,98$	$1,05 \pm 0,25$	8
	0,54–10,94	0,60–25,91	0,24–2,07	
Олигогалинный	$2,73 \pm 1,35$	$6,97 \pm 2,50$	$0,36 \pm 0,08$	3
	0,61–5,24	2,05–10,19	0,27–0,51	

Примечание. Верхняя строка — среднее значение $\pm$ стандартная ошибка; нижняя строка — пределы изменчивости; n — число случаев.

В целом продуктивность макрозообентоса наиболее высока в полигалинных эстуариях и снижается до минимума при переходе к олигогалинным эстуариям (рис. 6). Средний годовой Р/В-коэффициент макробентоса в полигалинных эстуариях — 3,4, в мезогалинных — 1,1, в олигогалинных — 0,4 (табл. 8). Доля хищников в годовой продукции изменялась от 0,7 до 26,5 %, наиболее высокие ее значения отмечены в мезогалинных эстуариях (см. рис. 5). При переходе от внутреннего эстуария к внешнему продукция существенно увеличивается в случае олигогалинных и мезогалинных эстуариев (рис. 7), в которых соленость при таком переходе резко меняется. В полигалинных эстуариях разница в продукции макробентоса между внутренним и внешним эстуариями невелика.

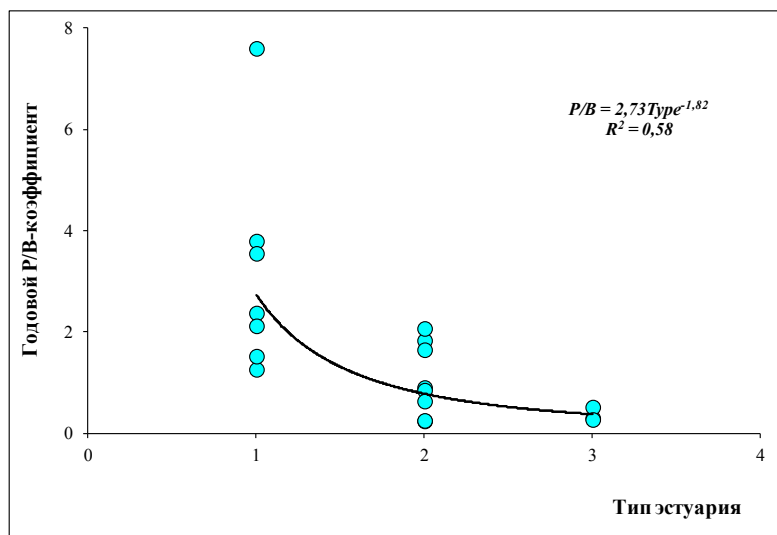


Рис. 6. Зависимость среднего годового Р/В-коэффициента макрозообентоса от типа эстуария: 1 — полигалинный; 2 — мезогалинный; 3 — олигогалинный

Fig. 6. Dependence of mean annual P/B-ratio of macrobenthic communities on type of estuary: 1 — polyhaline; 2 — mesohaline; 3 — oligohaline

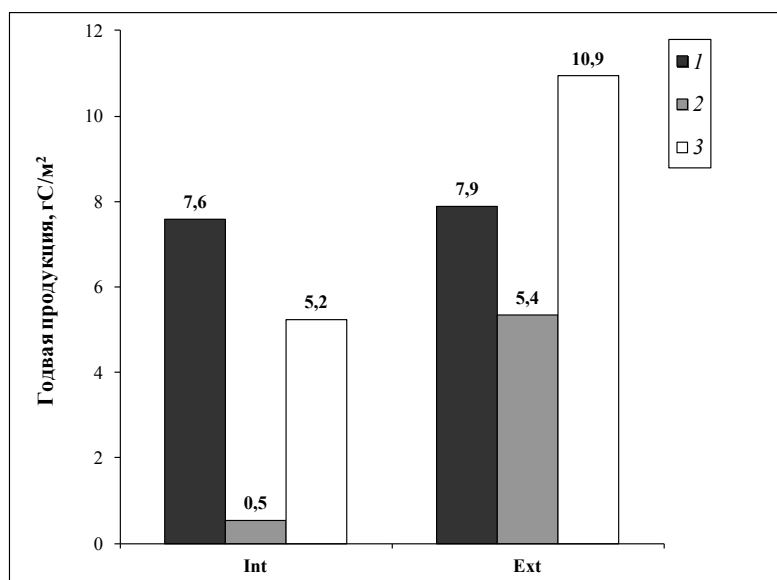


Рис. 7. Годовая продукция (P, гС/м²) макрозообентоса во внешнем (Ext) и внутреннем (Int) эстуариях: 1 — р. Суходол; 2 — р. Аввакумовка; 3 — р. Раздольная

Fig. 7. Annual production (P, gC/m²) of macrobenthic communities in the external (Ext) and internal (Int) estuaries of certain rivers: 1 — Sukhodol River; 2 — Avvakumovka River; 3 — Razdolnaya River

Материалы по величине продукции макрозообентоса в эстуарии р. Суходол за несколько лет (см. рис. 5) демонстрируют довольно существенные различия в смежные годы: в 2009–2012 гг. годовая продукция бентоса здесь составляла 4,8–11,2 гС/м². Такие изменения можно связать с тем, что сообщество макробентоса в полигалинных эстуариях в значительной степени формируется каждый год заново после схода льда (Колпаков, Надточий, 2012). Его состав и характеристики обилия, таким образом, зависят от ситуации конкретного года (величины и продолжительности весеннего паводка, т.е. степени опреснения воды, видового состава и обилия прибрежной растительности и т.д.).

Сравнение с имеющимися в литературе оценками продукции макрозообентоса в водоемах разного типа (табл. 9) показывает, что полученные нами оценки (см. табл. 8) в большинстве случаев сопоставимы (или даже равны) с продукцией бентоса в солоноватых водоемах, в морских биотопах продукция макробентоса обычно выше, а в пресных биотопах оценки годовой продукции бентоса располагаются у нижней границы диапазона наших оценок. Это же положение справедливо и при сравнении наших данных с оценками продукции макробентоса в морских и пресных водах Приморья (Богатов, 1994; Дулепова и др., 2008).

Годовая продукция макробентоса в разных типах водоемов (биотопов) мира
по литературным данным, гС/м²

Table 9
Annual production of macrobenthic communities in different-type waterbodies around the World,
gC/m² (by cited data)

Продукция*	Район		Источник данных
34,230 26,058–62,703	Лагуна Сан-Франциско де Ассиз (зал. Кадис, Испания)		Arias, Drake, 1994
9,346	Белое море		Бергер, 2007
2,710	Бухта Пекс (зал. Фанди, Канада)		Schwinghamer et al., 1986
5,047	Северная часть Балтийского моря (Аско, Швеция)		Ankar, 1979
6,168	Эстуарий Линхер (прол. Ла-Манш, Северное море)		Warwick et al., 1979
13,648 7,601–24,052	Мангры эстуария р. Цэте (Северная Бразилия)		Koch, Wolff, 2002
16,574 2,010–50,011	Илистые и песчаные биотопы приливно-отливной зоны		
5,718 1,690–6,723	Солоноватые марши умеренных вод		
30,847 2,703–64,552	Луга морских трав		
173,219 84,722–239,290	Мидиевые банки		
0,912** 0,0001–1629,4400	Морские донные местообитания		Cusson, Bourget, 2005
22,382	Лагунное оз. Тунайча (юго-восточный Сахалин)		Лабай, Роготнев, 2005
8,912	Оз. Большое Вавайское (южный Сахалин)		Лабай и др., 2010
3,605–8,151	Невская Губа (Балтийское море)		Березина, Голубков, 2008
24,290	Вислинский залив (Балтийское море)		Науменко и др., 2012
15,117	Прибрежная зона Азовского моря		Студеникина, 2008
11,693	Биоценозы: <i>Laternula</i>	Р. Гладкая (зал. Посъета)	Комендантов, Орлова, 1990
55,690	Corbicula + Macoma		
2,226	Corbicula		
27,692	Corbicula + Unionidae		
0,140–0,476	Олиготрофное оз. Зеленецкое (Кольский полуостров)		Винберг и др., 1973
0,710–1,113	Мезотрофные озера Карельского перешейка		Андроникова и др., 1973
4,206	Эвтрофное оз. Дривяты		Гаврилов, 1970
1,660	Пойменные озера долины р. Янцзы		Pan et al., 2011
3,721	Р. Турец (Словакия)		Krno et al., 1995
15,420	Эстуарий Губа Чупа (Белое море)		Герасимова, Максимович, 1988
8,378–32,682	Шельф зал. Петра Великого (Японское море)		Дулепова и др., 2008
1,946	«		Дулепов и др., 2002
3,308	Р. Кедровая, метаритраль (зал. Петра Великого)		Богатов, 1994
2,523	Р. Рудная, метаритраль (восточное Приморье)		
0,266	Небольшой лесной ручей (Дания)		

Примечание. Верхняя строка — среднее значение, нижняя строка (*lim*) — пределы варьирования.
* Переведено в единицы массы углерода на основе известных соотношений разных единиц выражения продукции (сырая масса, сухая масса, Дж, гС, кал) (см. раздел Материалы и методы).
** Медиана.

Заключение

В результате изучения продуктивности бентосных сообществ в разнотипных эстуариях Приморья установлено, что основной вклад в формирование продукции макробентоса в полигалинных эстуариях вносили брюхоногие и двустворчатые моллюски, полихеты и амфиподы; в мезогалинных эстуариях, кроме перечисленных, существенную долю продукции давали также изоподы и личинки амфибиотических насекомых; в олигогалинных эстуариях наиболее высокая продукция была характерна для двустворчатых моллюсков и полихет. В сезонном аспекте наиболее высокие значения продукции наблюдались в конце лета — начале осени. Скорость продуцирования макрозообентоса (Р/В-коэффициент) наиболее высокая в полигалинных эстуариях и снижается до минимума в олигогалинных эстуариях. Годовая продукция сообществ макрозообентоса в эстуариях Приморья изменялась в пределах 0,5–11,2 гС/м². Сравнение с литературными данными показывает, что в большинстве случаев по величине продукции сообщества макробентоса эстуариев занимают промежуточное положение между пресными и морскими биотопами.

Автор глубоко благодарен всем коллегам, принимавшим участие в сборе и обработке данных по макробентосу эстуариев Приморья, особую признательность выражаю к.б.н. В.А. Надточему и Е.В. Колпакову (ФГБНУ «ТИНРО-Центр»).

Список литературы

- Алимов А.Ф.** Введение в продукционную гидробиологию : моногр. — Л. : Гидрометеоиздат, 1989. — 152 с.
- Андроникова И.Н., Дабкова В.Г., Кузьменко К.Н. и др.** Продукция основных сообществ озера Красного и его биотический баланс // Продукционно-биологические исследования экосистем пресных вод. — Минск : БГУ, 1973. — С. 5–18.
- Балушкина Е.В.** Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах : моногр. — Л. : Наука, 1987. — 179 с.
- Барabanщиков Е.И., Колпаков Н.В.** Состав, распределение, динамика и продукция зоопланктона эстуариев Приморья // Водные биологические ресурсы северной части Тихого океана: состояние, мониторинг, управление : мат-лы Всерос. науч. конф., посвящ. 80-летию юбилею ФГУП «КамчатНИРО». — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2012. — С. 448–460.
- Бергер В.Я.** Продукционный потенциал Белого моря : Исслед. фауны морей. — СПб. : ЗИН РАН, 2007. — Т. 60(68). — 292 с.
- Березина Н.А., Голубков С.М.** Динамика зообентоса прибрежной зоны в условиях эвтрофирования // Экосистема эстуария реки Невы: биологическое разнообразие и экологические проблемы / под ред. А.Ф. Алимова, С.М. Голубкова. — М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2008. — С. 370–383.
- Богатов В.В.** Экология речных сообществ российского Дальнего Востока : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 1994. — 218 с.
- Винберг Г.Г.** Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб : моногр. — Минск : БГУ, 1956. — 252 с.
- Винберг Г.Г.** Общие задачи определения продукции водных животных. Термины и обозначения // Методы определения продукции водных животных. — Минск : Высшейш. шк., 1968. — С. 9–19.
- Винберг Г.Г., Алимов А.Ф., Бульон В.В. и др.** Биологическая продуктивность двух субарктических озер // Продукционно-биологические исследования экосистем пресных вод. — Минск : БГУ, 1973. — С. 45–47.
- Гаврилов С.И.** Бентос озера Дривяты и его продуктивность // Тр. ВГБО. — 1970. — Т. 17. — С. 106–125.
- Гальцова В.В.** Мейобентос в морских экосистемах на примере свободноживущих нематод : Тр. ЗИН АН СССР. — Л., 1991. — Т. 224. — 241 с.
- Герасимова А.В., Максимович Н.В.** Структура и продукционные характеристики поселения и биоценоза *Arctica islandica* (L.) в Губе Чупа (Белое море) // Вестн. ЛГУ. — 1988. — Сер. 3, вып. 2 (№ 10). — С. 3–10.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А., Табунков В.Д.** Некоторые биоценозы верхних отделов шельфа Южного Сахалина и их распределение // Исслед. фауны морей. — 1985. — Т. 30(38). — С. 4–69.

- Голубков С.М.** Функциональная экология личинок амфибиотических насекомых : Тр. ЗИН РАН. — 2000. — Т. 284. — 288 с.
- Гольд З.Г., Гольд В.М.** Общая гидробиология : учеб.-метод. пособие. 2-е изд., перераб. — Красноярск : Сиб. федерал. ун-т, 2013. — 158 с.
- 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. — Владивосток : Дальнаука, 2011. — Вып. 5. — С. 134–141.
- Дулупов В.И.** Продукционные процессы в популяциях водных животных : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 1995. — 246 с.
- Дулупов В.И., Лелюх Н.Н., Лескова О.А.** Анализ и моделирование процессов функционирования экосистем залива Петра Великого : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 2002. — 248 с.
- Дулупова Е.П., Надточий В.А., Будникова Л.Л.** Динамика продукционных показателей макрозообентоса на шельфе дальневосточных морей в 2000-х гг. // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 154. — С. 90–102.
- Жирков И.А.** Жизнь на дне. Биогеография и биоэкология бентоса : моногр. — М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2010. — 453 с.
- Заика В.Е.** Сравнительная продуктивность гидробионтов : моногр. — Киев : Наук. думка, 1983. — 208 с.
- Камлюк Л.В.** Энергетический обмен у свободноживущих плоских и кольчатых червей и факторы его определяющие // Журн. общ. биол. — 1974. — Т. 35, № 6. — С. 874–885.
- Колпаков Н.В.** К оценке продукции микронектона эстуариев залива Петра Великого // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 162. — С. 139–165.
- Колпаков Н.В.** Продукция макрофитов в эстуариях рек Приморья // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 174. — С. 135–148.
- Колпаков Н.В., Долганова Н.Т., Надточий В.А. и др.** Экосистемные исследования биоресурсов прибрежных и эстуарных вод южного Приморья // ТИНРО–85. Итоги десятилетней деятельности. 2000–2010 гг. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2010. — С. 103–128.
- Колпаков Н.В., Милованкин П.Г.** Распределение и сезонная изменчивость обилия рыб в эстуарии реки Раздольной (залив Петра Великого, Японское море) // Вопр. ихтиол. — 2010. — Т. 50, № 4. — С. 351–365.
- Колпаков Н.В., Милованкин П.Г.** Состав и сезонная изменчивость сообщества рыб эстуария р. Суходол (Уссурийский залив, Японское море) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2011. — Вып. 5. — С. 232–238.
- Колпаков Н.В., Надточий В.А.** Макрозообентос эстуариев южного Приморья: состав, структура, пространственно-временная изменчивость // Водные биологические ресурсы северной части Тихого океана: состояние, мониторинг, управление : мат-лы Всерос. науч. конф., посвящ. 80-летию юбилею ФГУП «КамчатНИРО». — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2012. — С. 467–480.
- 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.
- Колпаков Н.В., Семенькова Е.Г.** Японский мохнаторукий краб Приморья : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2012. — 160 с.
- Комендантов А.Ю., Орлова М.И.** Дальнейшее изучение макрозообентоса эстуария р. Гладкой (залив Посьета, Японское море) // Тр. ЗИН АН СССР. — 1990. — Т. 218. — С. 161–174.
- Комендантов А.Ю., Орлова М.И.** Экология двустворчатых моллюсков и полихет южного Приморья : Исслед. фауны морей. — 2003. — Вып. 52(60). — 164 с.
- Лабай В.С., Заварзин Д.С., Мухаметова О.Н. и др.** Планктон и бентос озер Вавайской системы (южный Сахалин) и условия их обитания : моногр. — Южно-Сахалинск : СахНИРО, 2010. — 216 с.
- Лабай В.С., Роготнев М.Г.** Состав, структура и сезонная динамика макробентоса озера Тунайча (южный Сахалин) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2005. — Вып. 3. — С. 62–94.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зообентос и его продукция** / под ред. Г.Г. Винберга и Г.М. Лаврентьева. — Л. : ГосНИОРХ, 1984. — 52 с.
- Науменко Е.Н., Хлопников М.М., Рудинская Л.В.** Потоки энергии в экосистеме Вислинского (Калининградского) залива Балтийского моря // J. Siberian Federal University. Biology. — 2012. — № 5. — С. 184–202.
- Орлова М.И.** Экология эстуарных двустворчатых моллюсков Южного Приморья : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Л. : ЗИН АН СССР, 1990. — 22 с.

Павлов А.М., Зубина И.М. 3.2. Определение величин составляющих балансового равенства для личинок стрекоз // Тр. ЗИН АН СССР. — 1988. — Т. 186. — С. 87–96.

Пастернак А.Ф. Усвояемость пищи и коэффициент использования энергии усвоенной пищи на рост япономорской мизиды *Neomysis mirabilis* (Czernjavsky) // Энергетические аспекты роста и обмена водных животных. — Киев : Наук. думка, 1977. — С. 169.

Студеникина Е.И. Характеристика кормовых ресурсов прибрежных акваторий Азовского моря // Вопр. рыб-ва. — 2008. — Т. 9, № 4(36). — С. 764–771.

Умнов А.А., Алимов А.Ф. Соотношение продукции с общим потоком энергии через популяцию // Общие основы изучения водных экосистем. — Л. : Наука, 1979. — С. 133–139.

Фадеев В.И. Исследования бентоса в районе питания охотско-корейской популяции серого кита в 2001 году : Заключительный отчет по контракту Y 00251 Benthic Study for Whale Environmental Study. — Владивосток : ИБМ ДВО РАН, 2002. — 109 с. (<http://www.sakhalinenergy.com>)

Хмелева Н.Н. Биология и энергетический баланс морских равноногих ракообразных : моногр. — Киев : Наук. думка, 1973. — 183 с.

Ankar S. Annual dynamics of a Northern Baltic bottom // Cyclic phenomena in marine plants and animals. — Oxford : Pergamon Press, 1979. — P. 29–36.

Arias A.M., Drake P. Structure and production of the benthic macroinvertebrate community in a shallow lagoon in the Bay of Cadiz // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 1994. — Vol. 115. — P. 151–167.

Barabanshchikov E.I., Kolpakov N.V. Seasonal variability and production of zooplankton community of Razdol'naya River estuary (the Peter Great Bay, Sea of Japan/East Sea) // Human and climate forcing of Zooplankton populations. — 4th International Zooplankton Production Symposium : program and abstracts. — Hiroshima, Japan, 2007. — P. 92–93.

Cusson M., Bourget E. Global patterns of macroinvertebrate production in marine benthic habitats // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 2005. — Vol. 297. — P. 1–14.

Koch V., Wolff M. Energy budget and ecological role of mangrove epibenthos in the Caeté estuary, North Brazil // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 2002. — Vol. 228. — P. 119–130.

Krno I., Šporka F., Tirjakova E., Bulankova E. Influence of the construction of the Turčec Reservoir on the organisms of the river bottom // Folia Fac. Sci. Nat. Univ. Masarykianae Brunensis. Biologia. — 1995. — Vol. 91. — P. 53–62.

Pan B.-Zh., Wang H.-J., Liang X.-M., Wang H.-Zh. Macrozoobenthos in Yangtze floodplain lakes: patterns of density, biomass, and production in relation to river connectivity // J. North American Benth. Soc. — 2011. — Vol. 30, № 2. — P. 589–602.

Schwinghamer P., Hargrave B., Peer D., Hawkins C.M. Partitioning of production and respiration among size groups of organisms in an intertidal benthic community // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 1986. — Vol. 31. — P. 131–142.

Warwick R.M., Joint I.R., Radford P.J. Secondary production of the benthos in an estuarine environment // Ecological processes in coastal environments. — L. : Blackwell, 1979. — P. 42–50.

Поступила в редакцию 22.05.15 г.