

БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ

УДК 597–155.3(282.257.8)

Н.В. Колпаков*

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

ПРОДУКЦИЯ РЫБ В ЭСТУАРИЯХ ПРИМОРЬЯ

По результатам исследований 2002–2015 гг. в 15 разнотипных эстуариях Приморья (90 съемок, 860 ловов) оценена продукция сообществ рыб. Основной вклад в формирование продукции вносили полупроходные виды рыб (пиленгас *Liza haematocheilus*, дальневосточные красноперки *Tribolodon* spp., японская речная корюшка *Hypomesus nipponensis* и др.). В полигалинных эстуариях (EP), как внешних (EP_{ext}), так и внутренних (EP_{int}), существенную долю продукции давали также местные морские виды (в основном навага *Eleginus gracilis*, полосатая камбала *Liopsetta pinnifasciata*, чешуеголовый маслюк *Pholis nebulosa*) и южные мигранты (лобан *Mugil cephalus*, пятнистый коносир *Konosirus punctatus*, японский полурыл *Hyporhamphus sajori*, дальневосточный сарган *Strongylura anastomella*). В мезогалинных (EM) и олигогалинных (EO) водоемах доля морских видов и южных мигрантов снижалась до минимума, существенно дополняли продукцию полупроходных видов пресноводные рыбы (большеголовый пескарь *Gobio macrocephalus*, серебряный карась *Carassius gibelio*, гольяны *Phoxinus* spp., горчаки *Rhodeus sericeus*, *Acanthorhodeus* spp. и т.д.). Средняя за вегетационный сезон биомасса сообществ рыб в исследованных эстуариях составляла 143–1463 мгС/м², годовая продукция в основном изменялась в пределах 174–4267 мгС/м², P/B -коэффициент — от 0,2 до 3,2. В 2007 г. в р. Артемовка годовая продукция рыб составила 9356 мгС/м², такую высокую величину дала молодь пиленгаса высокоурожайного поколения 2006 г. В среднем минимальные значения продукции и P/B -коэффициентов рыб наблюдаются в водоемах, соленость которых наиболее часто близка к барьерным соленостям α и β (5–8 и 22–26 ‰), т.е. в EM и EP_{ext} . Это определяется особенностями осмотической регуляции у рыб различного происхождения и ее онтогенетическими изменениями. В частности, в EM соленость воды наиболее часто близка к критической (5–8 ‰ — α -хорогалинная зона), поэтому здесь в уловах снижается доля молоди у большинства видов рыб (наименее устойчивых к изменениям солености особей). Это приводит к увеличению средних значений удельной и абсолютной продукции сообществ рыб в EP_{int} и EO , по сравнению с EM . Сделан вывод, что полученные оценки продукции рыб в эстуариях Приморья в целом хорошо согласуются с величиной продукции рыб как в эстуариях умеренной зоны, так и в эстуариях тропиков и субтропиков. Кроме того, они сопоставимы с таковыми для мезо- и эвтрофных озер северо-запада России, существенно ниже, чем в крупных равнинных реках, но выше, чем в небольших реках. Продукция рыб в морях, в том числе в Японском море (0,20 гС/м²), и в частности в зал. Петра Великого (0,28 гС/м²), в большинстве случаев существенно ниже, чем в эстуариях Приморья.

Ключевые слова: сообщество рыб, продукция, P/B -коэффициент, эстуарий, Приморье.

Kolpakov N.V. Production of fish in the estuaries of Primorye // Izv. TINRO. — 2016. — Vol. 184. — P. 3–22.

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

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

Production of fish communities is evaluated for 15 types of estuaries in Primorye on the data collected in 90 surveys (860 seine stations) conducted in 2002–2015. The bulk of the production in all cases is formed by semi-anadromous species (*Liza haematocheilus*, *Tribolodon* spp., *Hypomesus nipponensis* and others). In polyhaline estuaries (*EP*), a significant part of the production is formed by resident marine species (mainly by *Eleginus gracilis*, *Liopsetta pinnifasciata*, *Pholis nebulosa*) and southern migrants (*Mugil cephalus*, *Konosirus punctatus*, *Hyporhamphus sajori*, *Strongylura anastomella*). In mesohaline (*EM*) and oligohaline (*EO*) estuaries, the portions of marine residents and southern migrants are minimal, but the portion of freshwater species (*Gobio macrocephalus*, *Carassius gibelio*, *Phoxinus* spp., *Rhodeus sericeus*, *Acanthorhodeus* spp., etc.) is heightened. Seasonal dynamics of the production is distinguished by the maximum in July–September. Mean fish biomass in May–October (vegetation season) varies in the range 143–1463 mgC/m², mean annual production — from 174 to 4267 mgC/m², and mean *P/B*-ratio — from 0.2 to 3.2. Previously (in 2007) much higher annual production was registered in the Artemovka River estuary — 9356 mgC/m², but such high value was formed only once by juveniles of *L. haematocheilus* belonged to highly abundant year-class hatched in 2006. Both production and *P/B* are the lowest in the waterbodies with salinity close to the barrier values (5–8 ‰ for α -horohalinicum and 22–26 ‰ for β -horohalinicum) that is usual for the types *EM* and *EP*; this lowering is caused by osmotic regulation for freshwater and marine fish, respectively, in particular their juveniles with low tolerance to salinity changes. That's why *EM* estuaries have lower abundance of juveniles relative to adult fish and therefore the lower production. In general, patterns of fish production in the estuaries of Primorye are similar to production of well investigated estuaries in the moderate, subtropical and tropical zones. The values of fish production in the estuaries of Primorye are comparable with the production in mesotrophic and eutrophic lakes of north-western Russia; being significantly lower than the production in large floodplain rivers but higher than the production in small rivers. Fish production for seas, including Japan Sea (0.20 gC/m²) or its northwestern part — Peter the Great Bay (0.28 gC/m²), is significantly lower.

Key words: fish community, production, *P/B*-coefficient, estuary, Primorye.

Введение

В сравнении с такими блоками биоценозов, как фитопланктон, макрофиты, зоопланктон и макрозообентос, имеющиеся в литературе данные по продукции сообществ рыб весьма ограничены. Связано это с техническими и методическими трудностями в определении численности рыб конкретных возрастов, особенно в открытых системах — реках, морях (Алимов, 1989; Богатов, 1994). При этом в большинстве работ приведены оценки продукции малопродуктивных озерных ихтиоценозов европейской части России (см. обзор: Руденко, 2000)*. В своем заключительном слове на IX съезде Гидробиологического общества при РАН (г. Тольятти, 18–22 сентября 2006 г.) его президент академик РАН А.Ф. Алимов отметил, что методы оценки продукции рыб на сегодняшний день разработаны совершенно недостаточно и определить реальную продукцию рыб в водоеме как физически, так и методически очень трудно, но делать это нужно (Богатов и др., 2007). Хотя для вод Дальнего Востока имеются оценки продукции морских, озерных и речных рыб и их сообществ, однако часто они получены при помощи математического моделирования (Крохин, 1969; Шунтов, 1985; Дулепова, 1987, 2002; Крогиус и др., 1987; Шунтов и др., 1990; Богатов, 1994; Радченко, 1994; Борец, 1997; Кучер, Абакумов, 1997).

Настоящая работа, являясь продолжением серии статей по определению продукции доминирующих видов и, в целом, различных компонентов эстуарных биоценозов Приморья (Колпаков, 2010, 2013, 2015; Барабанщиков, Колпаков, 2012), посвящена оценке продукции сообществ рыб.

Материалы и методы

Численность, биомасса. В основу работы положены данные по структурным характеристикам эстуарных ихтиоценозов Приморья (видовой состав, обилие, простран-

* В ряде случаев для тотальной оценки численности рыб озера обрабатывались ихтиоцидами. Этот подход, естественно, неприменим для открытых и более или менее крупных водоемов.

ственно-временная изменчивость, трофические связи) (Колпаков, 2008а, б; Колпаков, Милованкин, 2010, 2011; и др.). Количественные сборы рыб выполнены в ходе полевых работ 2002–2015 гг. в следующих водоемах Приморья: реках Тесная, Гладкая, оз. Соленое (зал. Посъета), реках Рязановка, Барабашевка, Раздольная (Амурский залив), Артемовка, Суходол, Шкотовка (Уссурийский залив), а также в центральном Приморье: р. Киевка (бухта Киевка), реки Аввакумовка, Ольга и гавань Тихая Пристань (зал. Ольги), реки Тумановка, Тимофеевка и оз. Пресное (зал. Владимира) (рис. 1).

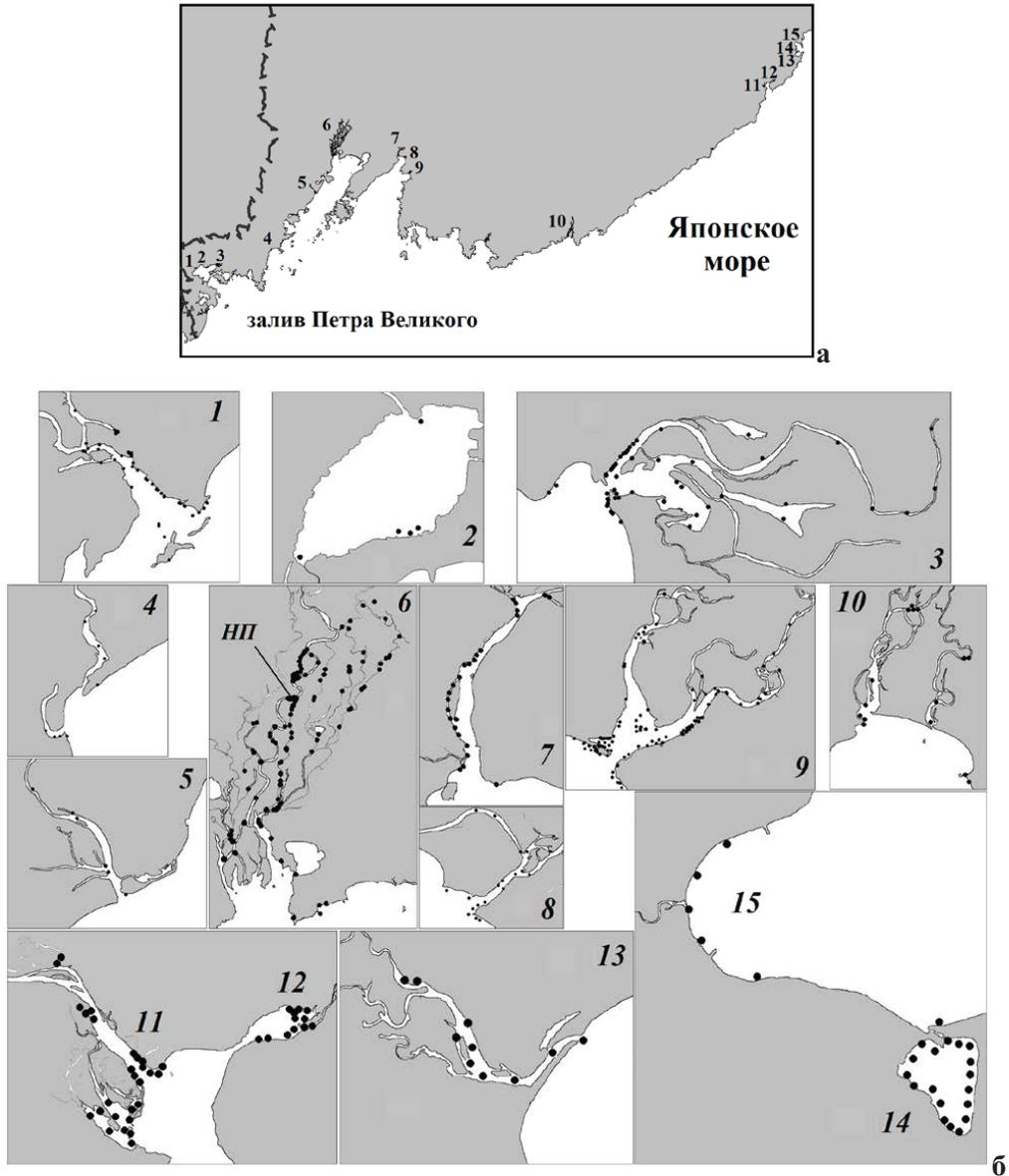


Рис. 1. Карта-схема района работ (а — общий вид, б — распределение неводных станций): 1 — р. Тесная; 2 — оз. Соленое; 3 — р. Гладкая; 4 — р. Рязановка; 5 — р. Барабашевка; 6 — р. Раздольная (НП — наблюдательный пункт ТИНРО); 7 — р. Артемовка; 8 — р. Шкотовка; 9 — р. Суходол; 10 — р. Киевка; 11 — р. Аввакумовка; 12 — р. Ольга и гавань Тихая Пристань; 13 — р. Тумановка; 14 — оз. Пресное; 15 — р. Тимофеевка и бухта Южная

Fig. 1. Scheme of surveyed area (а — general view, б — seine stations): 1 — Tesnaya River; 2 — Lake Solenoye; 3 — Gladkaya River; 4 — Ryazanovka River; 5 — Barabashevka River; 6 — Suyfen/Razdolnaya River (НП — observing station of Pacific Fish. Res. Center); 7 — Artemovka River; 8 — Shkotovka River; 9 — Sukhodol River; 10 — Kievka River; 11 — Avvakumovka River; 12 — Olga River and Tikhaya Pristan Bight; 13 — Tumanovka River; 14 — Lake Presnoye; 15 — Timofeevka River and Yuzhnaya Bay

Рыб отлавливали мальковым неводом (длина 15 м, высота 2,5 м, размер ячеи в кутке — 5 мм). Облавливались преимущественно молодь и виды, особи которых в дефинитивном состоянии имеют небольшие размеры (микронектон). Коэффициент уловистости невода принят равным единице*. Ловы проводились круглосуточно. При разборе улова идентифицировали все виды, рыбы просчитывались, взвешивались и промерялись. Для каждой станции рассчитаны среднеарифметическая численность и биомасса каждого вида на единицу обловленной площади (экз./км² и кг/км²). Всего выполнено 90 микросъемок (860 ловов), на теплый период года (май-октябрь) пришлось 87 % ловов (табл. 1).

Продукция. Наиболее часто продукция рыб определяется с помощью различных модификаций анализа динамики размерно-весовой и возрастной структуры (Матюшин, 1991; Edgar, Shaw, 1995; Борец, 1997; Руденко, 2000; Cowley, Whitfield, 2002). Второй распространенный подход — это определение продукции как суммы произведений средней биомассы отдельных возрастных групп вида (\bar{B}_i) на их удельную продукцию (C_i) либо совсем просто — как произведения средней биомассы вида (\bar{B}) на его среднюю удельную продукцию (годовая $C \approx P/\bar{B}$ -коэффициент) (Заика, 1983; Дулепова, 1987, 2002; Randall, Minns, 2000; Бергер, 2007).

На первом этапе работ на основе объединенных многолетних данных по удельной скорости весового роста возрастных групп, их численности, а также смертности определены величины удельной продукции 40 наиболее массовых и обычных видов рыб эстуариев Приморья (см. подробнее: Колпаков, 2010). Исследовано более 12 тыс. экз. рыб (размерно-весовой состав, рост, возраст). Линейные и весовые приросты отдельных возрастных групп оценивали по наблюдаемым данным. Среднюю удельную

скорость линейного роста оценивали по формуле (Заика, 1983) $q_L = \frac{\ln L_{n+1} - \ln L_n}{t_{n+1} - t_n}$, где L_{n+1} и L_n — средняя длина рыб (см) в возрасте соответственно t_{n+1} и t_n (в годах или сутках). Среднюю удельную скорость весового роста вычисляли по аналогичной формуле: $q_w = \frac{\ln w_{n+1} - \ln w_n}{t_{n+1} - t_n}$, где w_{n+1} и w_n — средняя масса рыб (г) в возрасте t_{n+1} и t_n .

По данным о возрастном составе определяли осредненные параметры смертности между возрастными группами в правой части возрастного ряда. Численность сеголеток и других неполно учтенных возрастных групп восстанавливали по экспоненциальному уравнению $N_t = N_0 e^{-Zt}$, где N_0 — начальная численность когорты, экз., Z — коэффициент смертности, t — возраст, лет (Алимов, 1989). Так как объектами исследований были в основном мелкие непромысловые рыбы и молодь промысловых рыб, то общую смертность считали равной естественной.

Используя данные по удельной скорости весового роста и численности отдельных возрастных групп, а также смертности, оценивали продукцию (модельный расчет) методом Бойсен-Иенсена: $P_t = B_2 - B_1 + B_e$, где $B_2 - B_1$ — прирост биомассы за время t , B_e — убыль биомассы за то же время (Винберг, 1968; Заика, 1983). При определении биомассы элиминированной части популяции за среднюю массу особи принимали массу, достигнутую ею к середине исследуемого периода (Леванидов, 1970). Расчет вели по уравнению линейно-весовой зависимости $w = aL^b$ и данным по длине рыб к середине конкретного года жизни ($(L_{t+1} - L_t)/2$). Среднюю годовую удельную продукцию C , год⁻¹ оценивали как отношение продукции к средней биомассе. Суточную удельную продукцию C , сут⁻¹ популяции вычисляли делением годовой продукции на 365 (число дней в году). Результаты этой работы представлены в предыдущей публикации (Колпаков, 2010).

* В процессе выборки невода учитывалось число уходящих из зоны облова кефалей, их видовой состав (пиленгас *Liza haematocheilus*, лобан *Mugil cephalus*) и примерный размер особей (10–20–30–40–50 см). В дальнейшем их масса восстанавливалась с учетом массы рыб соответствующих размерных групп в уловах.

Таблица 1
Число неводных станций, выполненных в исследованных эстуариях в 2002–2015 гг.

Table 1

Number of seine stations in the studied estuaries, 2002–2015

Водоем	Год	Месяц												n
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
Р. Тесная	2006	–	–	–	–	–	–	–	–	6	–	–	–	24
	2007	–	–	–	–	–	9	–	–	–	–	–	–	
	2010	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2	–	–	
	2011	–	–	–	–	–	–	–	7	–	–	–	–	
Оз. Соленое	2010	–	–	–	–	–	3	–	–	–	–	–	–	9
	2011	–	–	–	–	–	–	–	6	–	–	–	–	
Р. Гладкая	2006	–	–	–	–	–	–	–	–	8	–	–	–	60
	2007	–	–	–	–	–	–	8	–	–	–	–	–	
	2008	–	–	–	–	9	–	–	–	–	2	–	–	
	2009	–	–	–	–	–	–	–	–	2	–	–	–	
	2010	–	–	–	–	–	11	–	–	–	7	–	–	
Р. Рязановка	2008	–	–	–	–	9	–	–	–	–	–	–	–	9
	Р. Барабашевка	2008	–	–	–	–	6	–	–	–	–	–	–	
Р. Раздольная	2002	–	–	15	–	–	–	–	–	–	–	–	–	373
	2005	–	2	3	–	–	–	–	–	17	2	25	6	
	2006	6	9	17	4	–	–	51	25	–	28	13	4	
	2007	–	–	–	–	5	34	27	4	–	–	–	–	
	2008	–	–	–	–	21	23	–	–	13	–	–	–	
Р. Артемовка	2010	–	–	–	–	–	–	19	–	–	–	–	–	33
	2007	–	–	–	–	–	14	4	5	–	–	–	–	
	2008	–	–	–	–	–	–	3	–	–	–	–	–	
Р. Шкотовка	2015	–	–	–	–	–	–	–	7	–	–	–	–	19
	2006	–	–	–	–	–	–	–	–	6	–	–	–	
	2007	–	–	–	–	–	–	6	–	–	–	–	–	
Р. Суходол	2015	–	–	–	–	–	–	–	7	–	–	–	–	202
	2006	–	–	–	–	–	–	–	–	10	–	–	–	
	2007	–	–	–	–	–	12	6	5	–	–	–	–	
	2008	–	–	–	–	–	–	10	4	–	–	–	–	
	2009	–	–	–	–	6	–	–	–	–	5	–	–	
	2010	–	–	–	9	10	12	–	10	9	–	–	–	
	2011	–	–	–	–	3	9	10	11	6	–	–	–	
	2012	–	–	–	–	5	9	–	8	8	–	–	–	
	2013	–	–	–	–	–	–	5	–	5	–	–	–	
2014	–	–	–	–	–	–	–	10	–	–	–	–		
Р. Киевка	2015	–	–	–	–	–	–	5	–	–	–	–	–	16
	2009	–	–	–	–	–	–	–	–	8	–	–	–	
Р. Аввакумовка	2010	–	–	–	–	–	–	8	–	–	–	–	–	44
	2012	–	–	–	–	15	–	9	–	15	–	–	–	
Р. Ольга и гавань Тихая Пристань	2013	–	–	–	–	–	–	–	5	–	–	–	–	30
	2012	–	–	–	–	5	–	6	–	6	–	–	–	
	2013	–	–	–	–	–	–	–	6	–	–	–	–	
Оз. Пресное	2014	–	–	–	–	–	–	7	–	–	–	–	–	20
	2013	–	–	–	–	–	–	–	8	–	–	–	–	
Р. Тимофеевка	2014	–	–	–	–	–	–	12	–	–	–	–	–	5
Р. Тумановка	2013	–	–	–	–	–	–	–	5	–	–	–	–	10
	2013	–	–	–	–	–	–	–	5	–	–	–	–	
Всего	2002–2015	6	11	35	13	94	136	201	151	113	52	38	10	860

При дальнейших попытках практических расчетов выяснилось, что определение численности возрастных когорт каждого вида в каждой выборке трудно выполнимо из-за большого объема расчетов (несколько возрастных групп десятков видов рыб в десятках съёмок), а также отсутствия данных по росту и возрасту ряда видов. Кроме того, в таких открытых системах, как эстуарии, процессы эмиграции–иммиграции приводят к тому, что соотношение разных возрастных групп рыб в уловах меняется случайным образом, ряд возрастных групп отсутствует и т.д. На рис. 2 для примера показаны изменения возрастного состава разных по экологии видов рыб (морской полосатой камбалы *Liopsetta pinnifasciata*, пресноводного большеголового пескаря *Gobio macrocephalus* и полупроходной молоди красноперок *Tribolodon* spp.) в смежных по времени неводных съёмках (орудие лова и расположение станций идентичны).

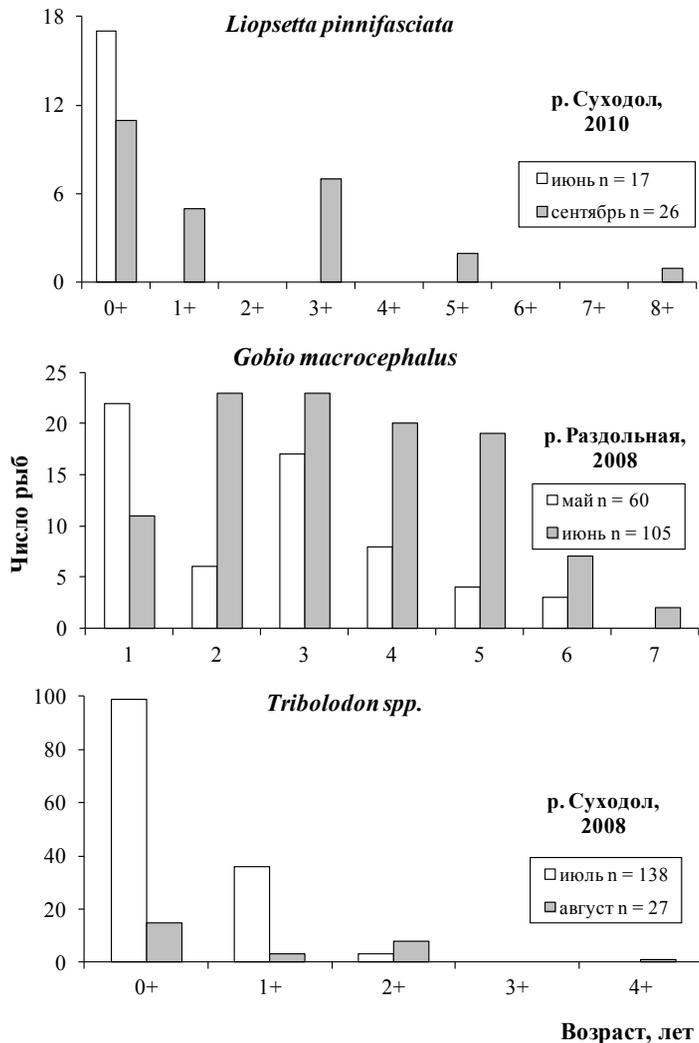


Рис. 2. Примеры изменений возрастного состава полосатой камбалы *Liopsetta pinnifasciata*, большеголового пескаря *Gobio macrocephalus* и молоди красноперок *Tribolodon* spp. в смежных по времени съёмках в эстуариях Приморья

Fig. 2. Examples of age structure changes for striped flounder *Liopsetta pinnifasciata*, bighead goby *Gobio macrocephalus* and juveniles of far-eastern daces *Tribolodon* spp. in consecutive surveys in the estuaries of Primorye

Очевидно, что по таким данным невозможно адекватно оценить величину весового прироста отдельных когорт, а также величину их убыли. Следовательно, использовать для расчетов продукции данные по биомассе отдельных возрастных групп \bar{B}_i и их удельной продукции C_i было нельзя. С другой стороны, для многих видов рыб характерна

совместная встречаемость в уловах невода как мальков, так и особей максимальных размеров, различающихся по величине удельной продукции в разы-десятки раз (Колпаков, 2010). Следовательно, для расчетов некорректно использовать и среднюю для вида величину C . Поэтому для оценки продукции отдельных видов рыб в эстуариях Приморья пришлось искать другой способ, и в итоге, с учетом особенностей изучаемых водоемов и собранного материала, разработан специальный алгоритм расчета, учитывающий зависимость удельной продукции от индивидуальной массы особей.

Так как удельная продукция является функцией не только массы, но и температуры, для вычисления температурной поправки использовали формулу $H = 4,76e^{-0,075t_0}$ (Дулепов, 1995). Продолжительность вегетационного сезона принята равной 180 суткам (Комендантов, Орлова, 1990), поэтому для расчета продукции использованы данные по неводным уловам с мая по октябрь включительно.

Калорийность рыб, судя по литературным данным (Thayer et al., 1973; Steimle, Terranova, 1985; Матюшин, 1991; Ерохин, 2002; Бергер, 2007; Коваль, 2007; Жирков, 2010), изменяется в пределах 0,6–1,9 ккал/г сырой массы, причем для пелагических рыб эта величина обычно несколько выше. Поэтому калорийность принята равной для пелагических рыб (сем. *Osmeridae*, *Gasterosteidae* и *Clupeidae*, японский анчоус *Engraulis japonicus*, рыба-лапша *Salangichthys microdon*, японский полурыл *Hyporhamphus sajori*, дальневосточный сарган *Strongylura anastomella*) — 1,5, для донных и придонных рыб — 1,1 ккал/г сырой массы. Для пересчета полученных величин в единицы массы углерода принято соотношение 1 мгС = 10,7 кал (Гольд, Гольд, 2013).

Продукция сообществ рыб (P_b) оценивалась по формуле $P_b = P_f + P_p - D_p$, где P_f — продукция нехищных рыб, P_p — продукция хищников, D_p — рацион хищников, входящих в состав сообщества (Алимов, 1989). Физиологический рацион (количество потребленной пищи) определяли по балансовому равенству: $D_p = A/U$, где A — ассимилированная энергия, U — коэффициент усвояемости пищи (Винберг, 1956).

Ассимилированная энергия $A = P/K_2$, где P — продукция, K_2 — чистая эффективность роста (отношение прироста к ассимилированной пище) (Дулепова, 2002). Известно, что в природных популяциях многоклеточных животных K_2 изменяется от 0,2 до 0,8 (Зайка, 1983). Однако конкретные данные о K_2 получать трудно, и они весьма немногочисленны, в особенности для рыб (Дулепова, Борец, 1994; Карамушко, 2007). Поэтому величину ассимилированной энергии находили по другой формуле: $A = P + R_i$, где R_i — траты на обмен, ккал/м² (Винберг, 1968). Энергетические траты оценивали по уравнению $R_i = RN$, где R — скорость потребления кислорода, ккал/сут, N — средняя плотность рыб, экз./м². Уравнение зависимости R от массы рыбы (w , г) имеет вид $R = 34,2w^{0,81}$ (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 рыбного корма, использовали данные по составу пищи рыб с привязкой по водоемам и срокам (Долганова, Колпаков, 2008; Dolganova et al., 2008; Колпаков, Долганова, 2008; Колпаков и др., 2010, 2012, 2013). Всего в 2005–2012 гг. исследовано 8422 экз. 55 видов рыб. Наибольшее число желудков собрано в реках Раздольная, Суходол, Артемовка, Гладкая, Тесная, Аввакумовка. Для водоемов, где состав пищи рыб не изучался, использовали информацию по их питанию в эстуариях данного типа и в близкие сроки.

Результаты и их обсуждение

Между удельной продукцией и средней массой особей (как интегральным показателем возрастной структуры) водных животных, в том числе и рыб, существует степенная зависимость (Зайка, 1983; Дулепов, 1995; Randall, Minns, 2000; Дулепова, 2002; Манушин, 2008). Сначала, используя собственные данные (Колпаков, 2010) по средним для вида C и w особей в исследованной выборке, мы попытались рассчитать эмпирические коэффициенты этой зависимости для рыб эстуариев Приморья. Однако коэффициент детерминации (r^2) полученной зависимости составил лишь 0,16, и она была недостоверна (коэффициент нелинейной корреляции Спирмена $S = -0,14$, $p > 0,05$) (рис. 3).

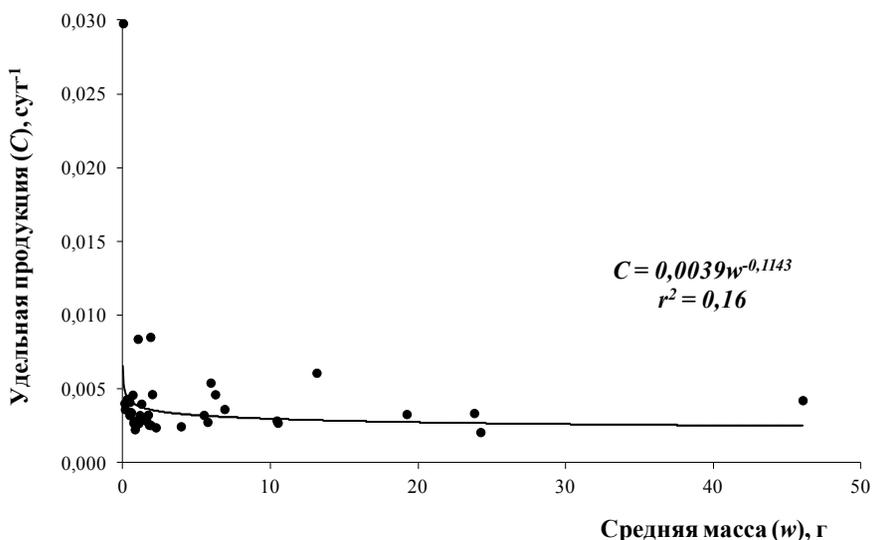


Рис. 3. Зависимость удельной продукции от средней массы особей в обобщенных выборках для исследованных 40 видов рыб (по данным из: Колпаков, 2010, табл. 7)

Fig. 3. Dependence of daily specific production (C) on mean individual weight (w) for 40 investigated fish species (from: Колпаков, 2010)

Сопоставление C_i отдельных возрастных групп со средней массой w_i принадлежащих к ним особей показало, что эта неудача связана с хорошо известными различиями (Шмальгаузен, 1935; Винберг, 1956) в характере роста мальков и взрослых рыб (рис. 4), а также позволило рассчитать эмпирические коэффициенты зависимости между этими величинами при существенно более высоком коэффициенте детерминации ($r^2 = 0,35$) и статистически значимом коэффициенте корреляции Спирмена ($S = -0,58, p < 0,05$) (рис. 5). И наконец, для снижения дисперсии и увеличения значимости полученных коэффициентов рассчитали их отдельно для групп видов со сходным габитусом и экологией (рис. 5, табл. 2). Величина r^2 составляла 0,65–0,93, а корреляции во всех случаях были достоверны ($p < 0,05$), поэтому полученные зависимости использованы для дальнейших расчетов продукции всех видов рыб ($P = C\bar{B}$).

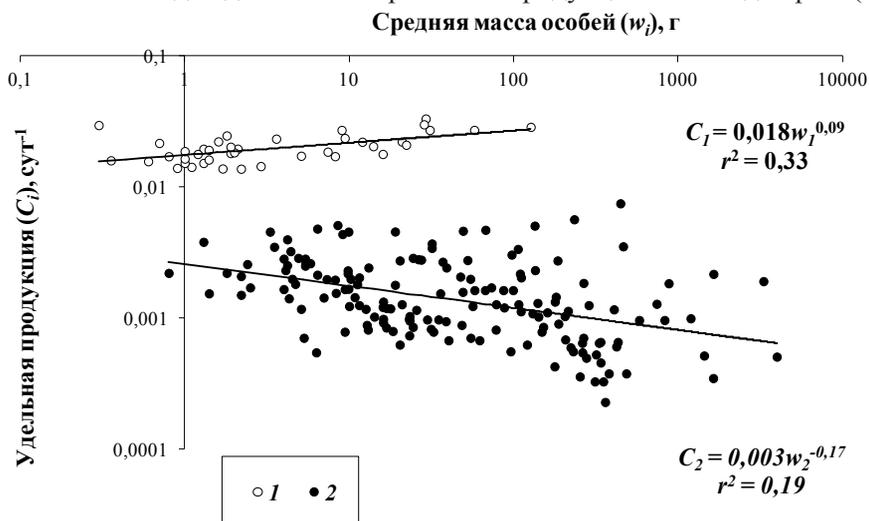


Рис. 4. Зависимость удельной продукции C_i от средней массы особей w_i соответствующей возрастной группы для 40 исследованных видов рыб (по данным из: Колпаков, 2010, табл. 4): 1 — сеголетки; 2 — взрослые рыбы. Масштаб шкал логарифмический

Fig. 4. Dependence of daily specific production (C_i) on mean individual weight (w_i) for 40 investigated fish species, by age cohorts (i) (on the data from: Колпаков, 2010): 1 — underyearlings; 2 — adults. Logarithmic scale of both axes

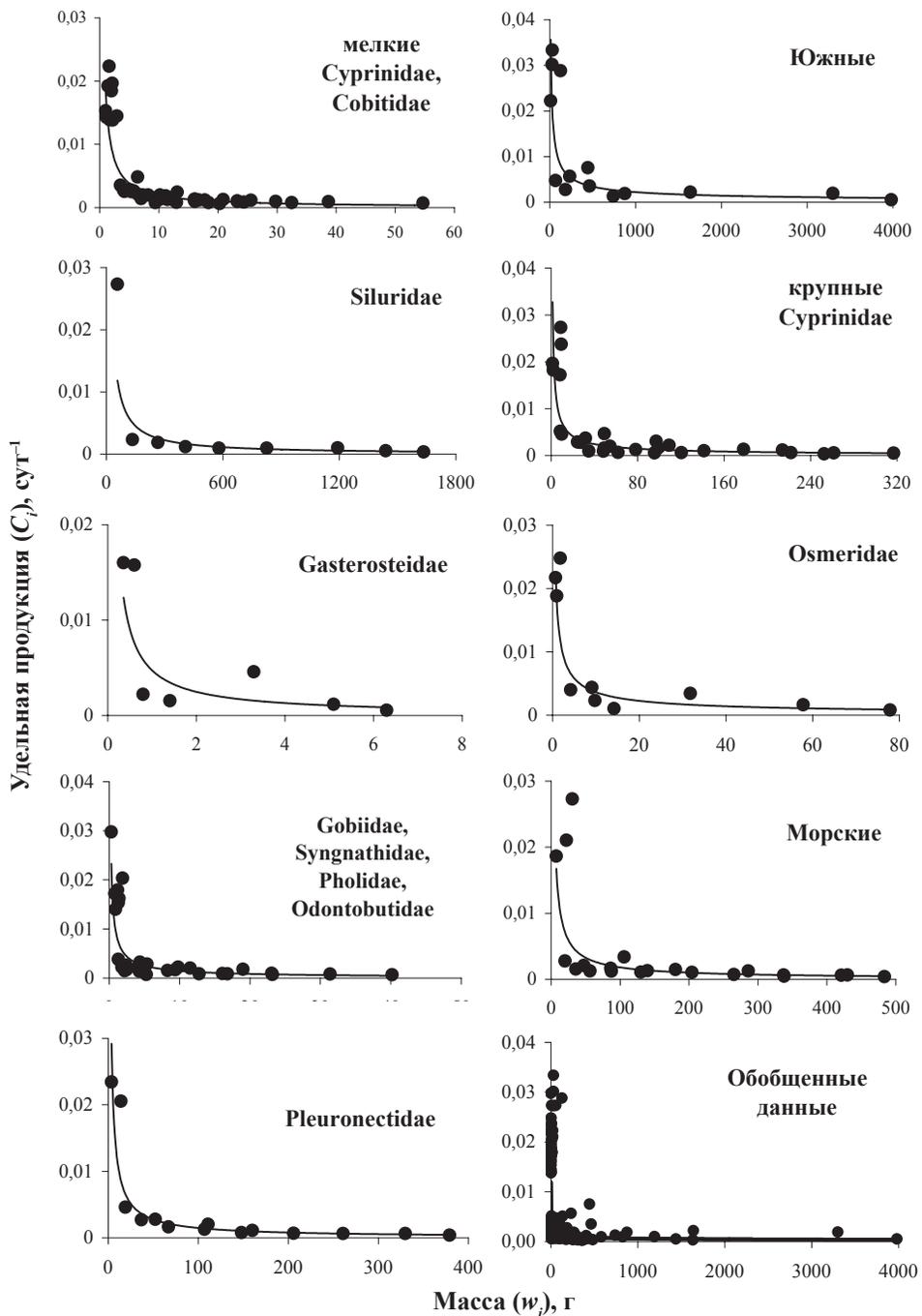


Рис. 5. Зависимости удельной продукции (C_i) от средней массы особей (w_i) соответствующей возрастной группы (i) для рыб эстуариев Приморья (в целом и по таксономическим группам)
 Fig. 5. Dependence of daily specific production (C_i) on mean individual weight (w_i) for all estuarine fish of Primorye and their taxonomic groups, by age cohorts (i)

По преобладающей величине солености все исследованные эстуарии (естественно, с некоторыми допущениями) разделяются на три группы: полигалинные (18–30 ‰), мезогалинные (5–18 ‰), олигогалинные (0,5–5,0 ‰) (Барабанщиков, Колпаков, 2012; Колпаков, Надточий, 2012; Колпаков, 2013, 2015). С учетом расположения неводных станций к первой группе отнесены внешние и внутренние эстуарии рек Рязановка, Барабашевка, Суходол, Шкотовка, Тумановка, а также внешние эстуарии рек Раздольная (кут Амурского залива), Ольга (гавань Тихая Пристань), Аввакумовка (зал. Ольги),

Таблица 2

Параметры зависимости удельной продукции от средней массы особей $C_i = aw_i^b$
для рыб эстуариев Приморья

Table 2

Parameters of specific production dependence on mean individual weight ($C_i = aw_i^b$)
for estuarine fish of Primorye

Таксон	a	b	r^2	n	S
Южные (пиленгас <i>Liza haematocheilus</i> , японский полурыл <i>Hyporhamphus sajori</i> , дальневосточный сарган <i>Strongylura anastomella</i> , змееголов <i>Channa argus</i>)	0,1705	-0,6299	0,74	14	-0,86
Мелкие Cyprinidae, Cobitidae	0,0185	-0,9811	0,84	50	-0,90
Крупные Cyprinidae (красноперки <i>Tribolodon</i> spp., серебряный карась <i>Carassius gibelio</i> , амурский сазан <i>Cyprinus rubrofuscus</i> , туменский язь <i>Leuciscus tumensis</i>)	0,0400	-0,7591	0,76	30	-0,83
Амурский сом <i>Silurus asotus</i>	0,7096	-1,0097	0,85	9	-0,95
Osmeridae, Salangidae	0,0174	-0,6802	0,80	10	-0,89
Gasterosteidae	0,0047	-0,9308	0,65	7	-0,89
Морские (навага <i>Eleginus gracilis</i> , темный окунь <i>Sebastes schlegelii</i> , золотистый бычок <i>Acanthogobius flavimanus</i>)	0,0927	-0,8557	0,70	21	-0,89
Gobiidae, Syngnathidae, Pholidae, Odontobutidae	0,0090	-0,7889	0,71	31	-0,82
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, $p < 0,05$).

Тимофеевка (бухта Южная, зал. Владимира), Гладкая (бухта Экспедиции, зал. Посыета), ко второй группе — внутренние эстуарии рек Гладкая, Тесная, Аввакумовка, Киевка, Тавричанский лиман и оз. Пресное; третья группа включает внутренние эстуарии рек Раздольная, Артемовка и оз. Соленое.

В целом суточная продукция сообщества рыб (P_b) изменялась от 0,3 до 161,1 мгС/м², хотя в 96,3 % случаев эта величина не превышала 40 мгС/м² (рис. 6, табл. 3). Максимальные значения продукции 57,9 и 161,1 мгС/м² отмечены в августе 2007 г. соответственно в эстуариях рек Суходол и Артемовка, а также 43 мгС/м² в августе 2015 г. в эстуарии р. Шкотовка. Во всех этих случаях основу продукции слагали годовики урожайных поколений пиленгаса *Liza haematocheilus*. Как абсолютная, так и удельная суточная продукция рыб увеличивались от весны к лету, наиболее высокие значения продукции характерны для июля-сентября, в октябре продуцирование замедлялось (рис. 6). Величина продукции достоверно коррелировала с датой отбора проб (рис. 6, а), что, очевидно, определяется сезонным ходом температуры воды. Следует отметить, что аналогичным образом в эстуариях Приморья изменяется и первичная продукция, увеличиваясь летом примерно на порядок по сравнению с весной и осенью (Важова, Зуенко, 2015а).

Тренды сезонной изменчивости величины суточной удельной продукции рыб в поли- и олигогалинных эстуариях практически совпадали и на рисунке располагались несколько выше, по сравнению с трендом сезонной изменчивости C для рыб мезога-линных эстуариев (рис. 6, б). По осредненным данным значения P_b и C также выше в поли- и олигогалинных эстуариях по сравнению с мезога-линными, а биомасса, наоборот, в среднем выше в эстуариях последнего типа (табл. 3).

В поли- и мезога-линных эстуариях наиболее обильны морские эвригалинные, полупроходные и проходные виды рыб (Колпаков, 2008 а, б; Колпаков, Милованкин, 2011), а в олигогалинных эстуариях — пресноводные и полупроходные виды (Колпаков, Милованкин, 2010). На ранних стадиях развития для генеративно пресноводных и генеративно морских рыб критической является соленость воды около 5–8 ‰ (α -хорогалинная зона), по мере роста осмотическая устойчивость рыб повышается, расширяются пределы их соленостной толерантности (Хлебович, 1974, 1989). По-

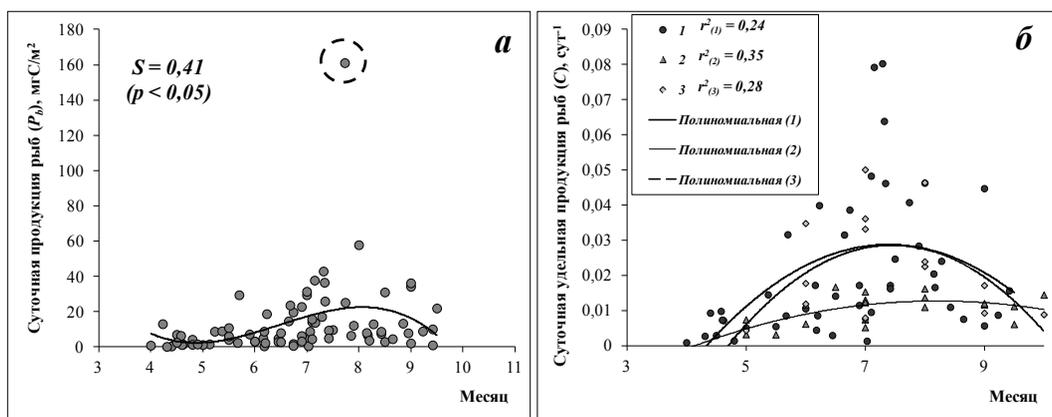


Рис. 6. Сезонная изменчивость величины суточной продукции (а) и удельной суточной продукции (б) сообществ рыб в разнотипных эстуариях Приморья: 1 — полигалинные; 2 — мезогалинные; 3 — олигогалинные; S — коэффициент нелинейной корреляции Спирмена. Тренды сезонной изменчивости аппроксимированы полиномом четвертой степени. Пунктиром выделена точка-выброс — р. Артемовка (август 2007 г.)

Fig. 6. Seasonal dynamics of daily production (P_b) (а) and specific daily production (C) (б) for fish communities in estuaries of Primorye, by the types of estuaries (1 — polyhaline; 2 — mesohaline; 3 — oligohaline) and its approximation by 4th order polynomial. S — Spearman's nonlinear correlation coefficient. Deviated point (Artemovka River, August 2007) is marked by dashed circle

Таблица 3

Суточная продукция (P_b), биомасса (B) и удельная продукция (C) сообществ рыб в разнотипных эстуариях Приморья

Table 3

Daily production (P_b), biomass (B), and daily specific production (C) of fish communities in estuaries of Primorye, by types of estuaries

P_b , мгС/м²сут	B , мгС/м²	C , сут ⁻¹
Полигалинные эстуарии		
11,6 ± 1,9	560,8 ± 48,3	0,0209 ± 0,0029
0,3–57,9	59,5–1334,1	0,0009–0,0803
46		
Мезогалинные эстуарии		
9,9 ± 2,1	1083,8 ± 244,1	0,0105 ± 0,0009
0,8–34,4	64,3–4123,8	0,0031–0,0167
20		
Олигогалинные эстуарии		
22,7 ± 10,2 (12,9 ± 2,8)*	804,7 ± 203,7 (614,5 ± 78,0)	0,0221 ± 0,0038 (0,0204 ± 0,0037)
1,7–161,1 (1,7–31,5)	291,2–3468,7 (291,2–1155,5)	0,0043–0,0501 (0,0043–0,0501)
15 (14)		

Примечание. Здесь и в табл. 4 и 5: 1-я строка — среднее значение ± стандартная ошибка ($M \pm m$); 2-я — пределы изменчивости (lim); 3-я — число съемок (n). * — для олигогалинных эстуариев в скобках приведены данные без учета одной точки-выброса («outlier») — Артемовка, август 2007 г.

этому 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 *Tribolodon* spp. средняя длина в уловах была минимальной в олигогалинных эстуариях (53,2±0,9 мм, доля сеголеток длиной 10–60 мм — 76 %), а у нерестящегося в опресненном морском побережье пиленгаса — в полигалинных эстуариях (76,9 ± 1,7 мм, доля сеголеток длиной до 80 мм — 56,7 %) (рис. 7, табл. 4). Подобные тенденции

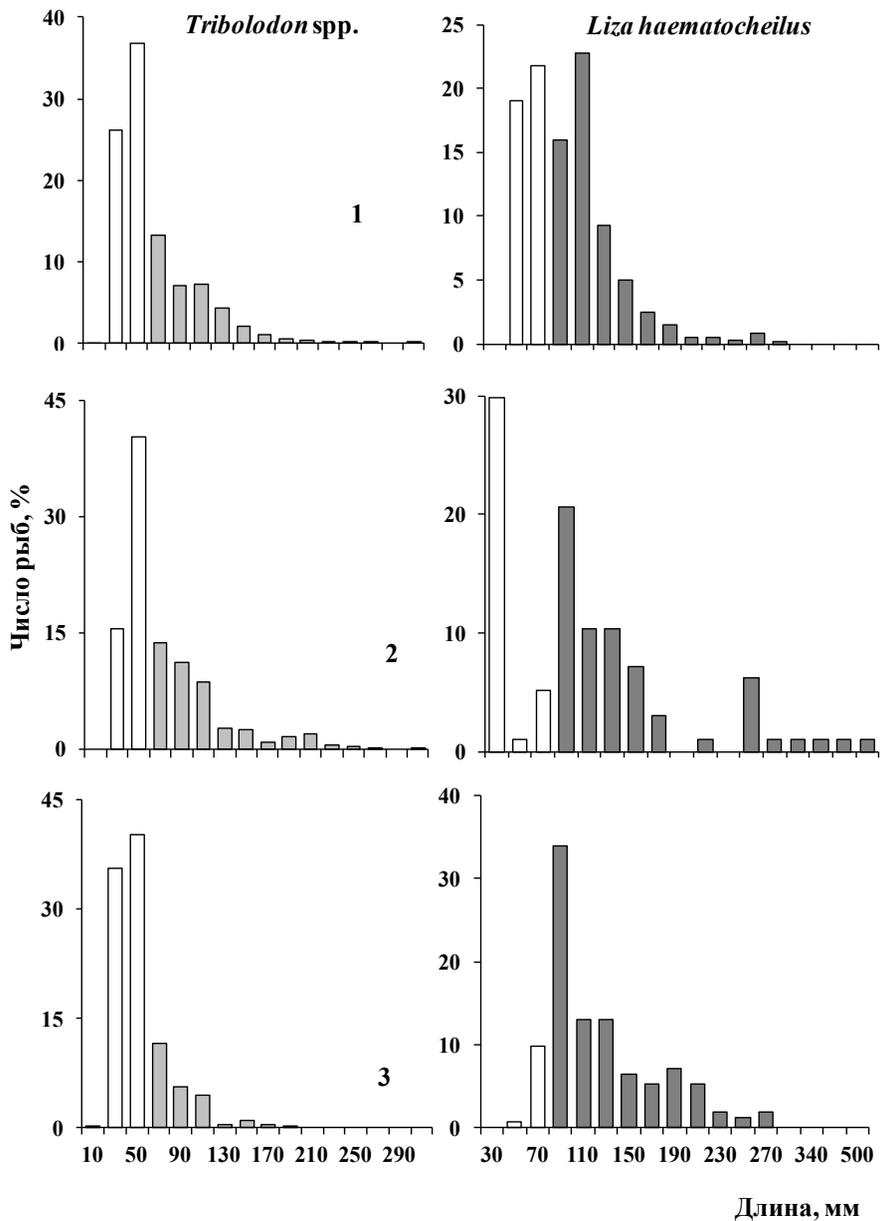


Рис. 7. Размерный состав красноперок *Tribolodon* spp. и пиленгаса *Liza haematocheilus* в разнотипных эстуариях Приморья: **1** — полигалинные; **2** — мезогалинные; **3** — олигогалинные. Светлые столбцы — сеголетки

Fig. 7. Size composition of far-eastern daces *Tribolodon* spp. in estuaries of Primorye, by the types of estuaries: **1** — polyhaline; **2** — mesohaline; **3** — oligohaline. Light columns — underyearlings

отмечены для полупроходной японской речной корюшки *Hypomesus nipponensis*, пресноводного большеголового пескаря, японского колючего бычка *Acanthogobius lactipes* (табл. 4) и многих других видов.

Так как у молоди скорость весового роста (т.е. удельная продукция) существенно выше (Колпаков, 2010), чем у взрослых рыб, то это приводит к увеличению средних значений удельной и абсолютной продукции сообществ рыб в поли- и олигогалинных эстуариях. Еще одним косвенным следствием онтогенетических изменений соленостной устойчивости, по-видимому, следует считать повышенную биомассу рыб в мезогалинных эстуариях (см. табл. 3), где преимущество получают взрослые особи как пресноводных, так и морских видов.

Длина (АС) ряда массовых видов рыб в разнотипных эстуариях Приморья, мм

Fork length (AC, mm) of mass fish species in estuaries of Primorye, by types of estuaries

Тип эстуария		
Полигалинный	Мезогалинный	Олигогалинный
Красноперки <i>Tribolodon</i> spp.		
64,6 ± 0,7	73,0 ± 0,9	53,2 ± 0,9
19–308	22–305	15–197
2676	2090	761
Пиленгас <i>Liza haematocheilus</i>		
76,9 ± 1,7	108,6 ± 9,0	126,9 ± 4,0
25–277	21–510	46–275
603	97	153
Японская речная корюшка <i>Hypomesus nipponensis</i>		
70,0 ± 0,7	75,9 ± 1,1	68,7 ± 0,9
22–130	28–124	16–133
1073	435	617
Большеголовый пескарь <i>Gobio macrocephalus</i>		
90,3 ± 1,1	101,0 ± 5,0	80,6 ± 0,8
29–165	29–137	25–170
248	28	1337
Японский колючий бычок <i>Acanthogobius lactipes</i>		
47,2 ± 0,5	56,1 ± 0,9	50,3 ± 1,4
18–80	20–95	30–96
782	226	59

В полигалинных эстуариях вторая зона барьерной солености (22–26 ‰) — β-хорогалиникум (Хлебович, 1989) — обычно располагается 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 данные для внешних и внутренних полигалинных эстуариев рассмотрены отдельно.

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. Посъета, кроме того, золотистый бычок *Acanthogobius flavimanus*) — в среднем от 72,5 до 87,8 % (рис. 8). Во внешних и внутренних полигалинных эстуариях существенную долю продукции (7,2–15,4 %) давали также местные морские виды (навага *Eleginus gracilis*, полосатая камбала *Liopsetta pinnifasciata*, чешуеголовый маслюк *Pholis nebulosa*, темный окунь *Sebastes schlegelii* и др., в эстуариях к северу от мыса Поворотного к ним добавлялась южная дальневосточная широколобка *Megalocottus platycephalus taeniopterus*) и южные мигранты (лобан *Mugil cephalus*, пятнистый коносир *Konosirus punctatus*, японский полурыл *Hyporhamphus sajori*, дальневосточный сарган *Strongylura anastomella* и др.). В мезо- и олигогалинных водоемах доля морских видов и южных мигрантов снижалась до минимума, существенно дополняли продукцию полупроходных видов пресноводные рыбы (10,8–25,6 %): большеголовый пескарь, серебряный карась *Carassius gibelio*, голяны

* И лишь в самых опресненных водоемах большая часть продукции формировалась за счет пресноводных видов. Например, в оз. Соленом их доля составляла 98 %, оставшиеся 2 % давали полупроходные и амфидромные виды.

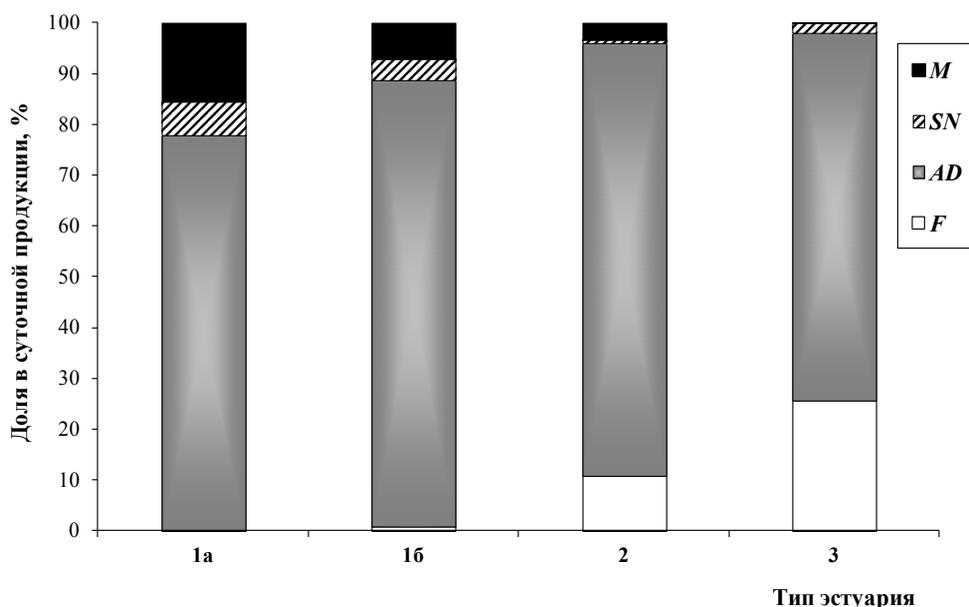


Рис. 8. Осредненное соотношение продукции рыб различных экологических группировок в эстуариях разного типа: 1 — полигалинные (1а — внешние полигалинные эстуарии, 1б — внутренние полигалинные); 2 — мезогалинные; 3 — олигогалинные. *M* — местные морские виды; *SN* — южные неритические мигранты; *AD* — проходные, полупроходные и амфидромные; *F* — пресноводные виды

Fig. 8. Averaged ratio (% of total daily production) of different ecological groupings of fish in estuaries of Primorye, by the types of estuaries: 1 — polyhaline (1a — external, 1b — internal); 2 — mesohaline; 3 — oligohaline. *M* — marine resident species; *SN* — southern neritic migrants; *AD* — anadromous, semi-anadromous and amphidromous species; *F* — freshwater species

рода *Phoxinus*, горчаки *Rhodeus sericeus*, *Acanthorhodeus* spp., псевдоразбора *Pseudorasbora parva*, туменский язь *Leuciscus tumensis*, ротан *Percocottus glenii* и др.

Средняя за вегетационный сезон биомасса сообществ рыб в исследованных эстуариях составляла 143–1463 мгС/м², годовая продукция изменялась в пределах 174–4267 мгС/м²*, *P/B*-коэффициенты — от 0,2 до 3,2 (табл. 5). 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 (рис. 9). Максимум биомассы отмечен в мезогалинных эстуариях (897 мгС/м²), в олигогалинных эстуариях эта величина была несколько ниже — 784 мгС/м², а в полигалинных эстуариях она была минимальной (572 мгС/м² во внутренних, 549 мгС/м² во внешних) (табл. 5). Величины продукции и *P/B*-коэффициента изменялись практически в противофазе с биомассой. Их максимумы отмечены в олигогалинных и внутренних полигалинных эстуариях, минимумы — в мезогалинных и внешних полигалинных эстуариях (рис. 9).

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 отмечено 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

* В р. Артемовка в 2007 г. продукция рыб (доминант — молодь пиленгаса высокоурожайного поколения 2006 г.) составила 9,36 гС/м², средняя биомасса — 1,50 гС/м². По-видимому, эти величины следует рассматривать как максимальные потенциально возможные для эстуариев Приморья при особо благоприятных условиях.

Таблица 5

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

Table 5

Mean annual production (P_b , mgC/m²), mean biomass (B , mgC/m²), and P/B -ratio for fish communities in estuaries of Primorye of different types

Тип эстуария	P_b	B	P/B	Число наблюдений
Полигалинный внешний	653,1 ± 122,4 174,4–1078,1	549,0 ± 111,2 142,7–1010,3	0,67 ± 0,11 0,17–1,23	8
Полигалинный внутренний	2364,4 ± 315,5 1190,4–4088,8	572,3 ± 48,6 291,4–862,4	2,06 ± 0,19 1,24–3,24	12
Мезогалинный	1813,4 ± 411,4 707,3–3113,6	897,1 ± 165,7 470,9–1462,9	0,97 ± 0,06 0,75–1,14	6
Олигогалинный	2940,0 ± 594,3 1375,1–4266,9	784,4 ± 123,1 488,4–1087,0	1,87 ± 0,29 1,40–2,61	5

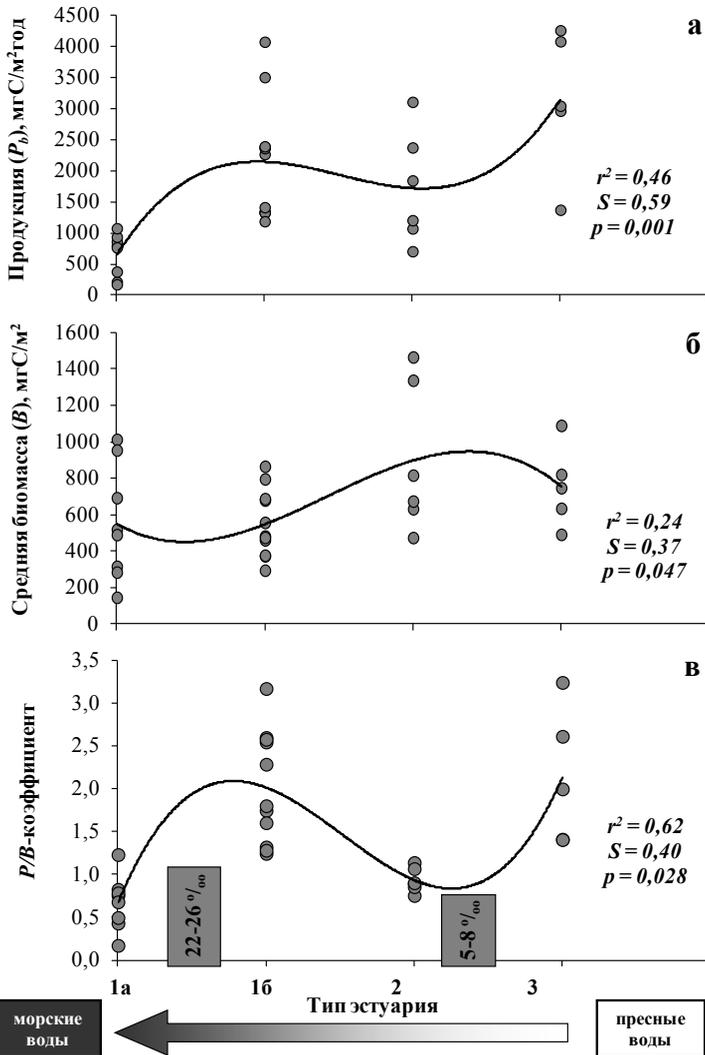


Рис. 9. Зависимости от типа эстуария: а — годовой продукции сообщества рыб P_b ; б — средней биомассы B ; в — P/B -коэффициента. Тип эстуария: 1 — полигалинный (1а — внешний полигалинный, 1б — внутренний полигалинный); 2 — мезогалинный; 3 — олигогалинный. Серые столбики схематически показывают положение α -хорогалинной (5–8 ‰) и β -хорогалинной (22–26 ‰) барьерных зон

Fig. 9. Dependence of annual production of fish community (а, P_b); mean biomass (б, B); and P/B -ratio (в) on the type of estuary: 1 — polyhaline (1а — external, 1б — internal); 2 — mesohaline; 3 — oliohaline. Grey columns schematically show positions of α -horohalinic (5–8 ‰) and β -horohalinic (22–26 ‰) barriers

солености около 3–7 ‰, а при солености более 7–8 ‰ происходит перелом кривой и начинается резкое снижение величины первичной продукции (Важова, Зуенко, 2015а).

Краткий обзор литературы (табл. 6) показал, что продукция рыб в солоноватых водоемах мира изменяется в пределах 0,04–103,40 гС/м². По мнению Коули и Вайт-

Таблица 6

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

Table 6

Annual production (gC/m²) of fish communities in waterbodies of different type, from scientific literature

Продукция*	Район	Источник данных	
Умеренная зона			
0,6–5,7	Эстуарий Ист Клейнемонде, Южная Африка	Cowley, Whitfield, 2002	
0,5	Эстуарии Южной части Северного моря	Korringa, 1967	Цит. по: Cowley, Whitfield, 2002
1,0	Эстуарии Вадденского моря, Нидерланды	Postma, Rauck, 1979	
0,9–1,7	Эстуарии Италии	DeAngelis, 1960	
11,1–15,0	Эстуарий Флакс Понд, Нью-Йорк	Hall, Woodwell, unpubl. data	
0,4	Эстуарий Форс, Северное море	Elliot, Taylor, 1989	
0,4–4,8	Лагунные системы зал. Кадис, Испания	Drake et al., 1984	
Субтропики			
1,2–5,9	Лагуна Мадре, Техас, США	Hellier, 1962; Jones et al., 1963	
3,6–7,5	Зал. Баратария, Луизиана, США	Day et al., 1973; Wagner, 1973	
3,5	Эстуарии тихоокеанского побережья Мексики	Warburton, 1979	Цит. по: Cowley, Whitfield, 2002
1,9	Эстуарий Бофорт, Северная Каролина, США	Adams, 1976	
0,3	Заросли морских трав	Лагуна Москито, Флорида, США	Цит. по: Stevens et al., 2006
3,2–4,1	Соленый марш		
3,8	Эстуарий зал. Ньюпорт, Калифорния, США	Allen, 1982	
2,3–3,2	Соленый марш, Банана Крик, Флорида	Stevens et al., 2006	
0,04–0,08	Эстуарий Мондегу, Португалия	Dolbeth et al., 2008	
Тропики			
0,6–12,7	Эстуарии Индии	Pakrasi et al., 1964	
4,8–5,1	Эстуарии Филиппин	Rabanal, 1961	
2,3–2,8	Лагуны о. Куба	Holcik, 1970	
2,5–6,9	Лагуны тихоокеанского побережья Мексики	Yanez-Arancibia, 1978	
2,1	Лагуна Терминос, Мексика	Yanez-Arancibia, Lara-Dominiguez, 1983	
7,6–40,8	Нарушенные эстуарии (мангры) о. Андрос, Багамы	Valentine-Rose et al., 2011	
76,7–103,4	Ненарушенные мангровые эстуарии о. Андрос		
Другие			
1,8–6,6	10 эстуарных систем мира	Houde, Rutherford, 1993	Цит. по: Cowley, Whitfield, 2002
0,3	Реки Литвы	Virbickas, 1998	
0,1–0,3	Р. Варта, Польша	Penczak, 1999	
3,6–33,6	Р. Дунай (рукав), Венгрия	Holcik, 1996	
28,8	Р. Амазонка, Южная Америка	Welcomme, 1985	
0,08–3,56	Озера северо-запада России	Руденко, 2000	
0,02	Белое море	Бергер, 2007	
0,20	Северная часть Японского моря (до глубины 500 м)	Дулепова, 2002	
0,21	Охотское море (до глубины 500 м)		
0,28	Берингово море (до глубины 500 м)		
0,28	Зал. Петра Великого	Дулепов и др., 2002	
0,17–9,36	Эстуарии Приморья	Настоящая работа	

* Переведено в единицы массы углерода на основе следующих соотношений: 1 г сырой массы рыб = 1,1 ккал = 0,103 гС.

филда (Cowley, Whitfield, 2002), продукция эстуарных сообществ рыб увеличивается в направлении от умеренной зоны к тропикам, однако данные табл. 6 свидетельствуют, что явных различий между эстуариями умеренной, субтропической и тропической зон по величине рыбной продукции не наблюдается. Полученные нами оценки продукции рыб в эстуариях Приморья (см. табл. 5) хорошо согласуются с величиной продукции рыб как в эстуариях умеренной зоны, так и в эстуариях тропиков и субтропиков. Исключением являются лишь несколько высокопродуктивных (эстуарии лагуны Флакс Понд и о. Андрос) и низкопродуктивных эстуариев (р. Мондегу).

Сравнение с данными по водоемам других типов показывает, что продукция рыб в эстуариях Приморья сопоставима с таковой мезо- и эвтрофных озер северо-запада России (Руденко, 2000), существенно ниже, чем в крупных равнинных реках (Welcomme, 1985; Holcik, 1996), но выше, чем в небольших реках (Virbickas, 1998; Penczak, 1999). Продукция рыб в морях, в том числе в Японском (Дулепов и др., 2002; Дулепова, 2002; Бергер, 2007), в большинстве случаев существенно ниже, чем в эстуариях Приморья (табл. 6).

Заключение

В результате оценки продукции сообществ рыб в разнотипных эстуариях Приморья установлено, что основной вклад в формирование их продукции во всех исследованных водоемах, за исключением лишь самых опресненных, вносили полупроходные виды рыб (пиленгас, дальневосточные красноперки, японская речная корюшка и др.). Во внешних и внутренних полигалинных эстуариях существенную долю продукции давали также местные морские виды (в основном навага, полосатая камбала, чешуеголовый маслюк) и южные мигранты (лобан, пятнистый коноisir, японский полурыл, дальневосточный сарган). В мезо- и олигогалинных водоемах доля морских видов и южных мигрантов снижалась до минимума, существенно дополняли продукцию полупроходных видов пресноводные рыбы (большеголовый пескарь, серебряный карась, голяны, горчаки и т.д.). Удельная суточная продукция рыб увеличивались от весны к лету, наиболее высокие значения продукции характерны для июля-сентября, в октябре продуцирование замедлялось. Средняя за вегетационный сезон биомасса сообществ рыб в исследованных эстуариях составляла 143–1463 мгС/м², годовая продукция в основном изменялась в пределах 174–4267 мгС/м², P/B-коэффициент — от 0,2 до 3,2. В 2007 г. в р. Артемовка годовая продукция рыб составила 9356 мгС/м², такую высокую величину дала молодь пиленгаса высокоурожайного поколения 2006 г. В среднем минимальные значения продукции и P/B-коэффициентов рыб наблюдаются в водоемах, соленость которых наиболее часто близка к барьерным соленостям α и β (5–8 и 22–26 ‰), т.е. в мезогалинных и внешних полигалинных эстуариях. Это определяется особенностями осмотической регуляции у рыб различного происхождения и ее онтогенетическими изменениями. В частности, в мезогалинных эстуариях соленость воды наиболее часто близка к критической (5–8 ‰ — α -хорогалинная зона), поэтому здесь в уловах у большинства видов рыб снижается доля молоди (наименее устойчивых к изменениям солености особей). Это и приводит к увеличению средних значений удельной и абсолютной продукции сообществ рыб в поли- и олигогалинных эстуариях по сравнению с мезогалинными. Оценки продукции рыб в эстуариях Приморья (на единицу площади) в целом хорошо согласуются с величиной продукции рыб в эстуариях как умеренной зоны, так и тропиков и субтропиков. Кроме того, полученные значения продукции сопоставимы с таковыми для мезо- и эвтрофных озер северо-запада России, существенно ниже, чем в крупных равнинных реках, но выше, чем в небольших реках. Продукция рыб в морях, в том числе в Японском море, и в частности в зал. Петра Великого, в большинстве случаев существенно ниже, чем в эстуариях Приморья.

Автор глубоко благодарен к.б.н. Н.Т. Долгановой и Е.В. Колпакову за выполнение трудоемких работ по изучению состава пищи рыб из эстуариев Приморья.

Список литературы

- Аладин Н.В.** Концепция относительности и множественности зон барьерных соленостей // Журн. общ. биол. — 1988. — Т. 49, № 6. — С. 825–833.
- Аладин Н.В., Плотников И.С.** Концепция относительности и множественности зон барьерных соленостей и формы существования гидросферы // Тр. ЗИН РАН. Прил. № 3. — 2013. — С. 7–21.
- Алимов А.Ф.** Введение в продукционную гидробиологию : моногр. — Л. : Гидрометео-издат, 1989. — 152 с.
- Барабанщиков Е.И., Колпаков Н.В.** Состав, распределение, динамика и продукция зоопланктона эстуариев Приморья // 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 : Исследования фауны морей. — СПб. : ЗИН РАН, 2007. — Т. 60(68). — 292 с.
- Богатов В.В.** Экология речных сообществ российского Дальнего Востока : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 1994. — 218 с.
- Богатов В.В., Алимов А.Ф., Телеш И.В.** Актуальные проблемы гидробиологии // Вестн. РАН. — 2007. — Т. 77, № 6. — С. 556–559.
- Борец Л.А.** Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 1997. — 217 с.
- Важова А.С., Зуенко Ю.И.** Оценка первичной продукции в эстуариях рек Раздольная и Суходол (залив Петра Великого, Японское море) // Изв. ТИНРО. — 2015а. — Т. 182. — С. 132–143.
- Важова А.С., Зуенко Ю.И.** Особенности распределения биогенных элементов вдоль градиента солености в эстуариях рек Суходол и Раздольная (залив Петра Великого, Японское море) // Изв. ТИНРО. — 2015б. — Т. 180. — С. 226–235.
- 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 : Вышейш. шк., 1968. — С. 9–19.
- Гольд З.Г., Гольд В.М.** Общая гидробиология: учебно-методическое пособие. 2-е изд., перераб. — Красноярск : Сиб. федерал. ун-т, 2013. — 158 с.
- 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 : ТИНРО-центр, 2008. — С. 67–71.
- Дулепов В.И.** Продукционные процессы в популяциях водных животных : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 1995. — 246 с.
- Дулепов В.И., Лелюх Н.Н., Лескова О.А.** Анализ и моделирование процессов функционирования экосистем залива Петра Великого : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 2002. — 248 с.
- Дулепова Е.П.** Продукция донных рыб Берингова и Охотского морей // Математическое моделирование популяционных экологических процессов. — Владивосток : ДВО АН СССР, 1987. — С. 122–128.
- Дулепова Е.П.** Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2002. — 273 с.
- Дулепова Е.П., Борец Л.А.** Продуктивность и трофические связи элементов донных сообществ западнокамчатского шельфа // Биол. моря. — 1994. — Т. 20, № 5. — С. 359–364.
- Ерохин В.Г.** Биология молоди тихоокеанских лососей в прикамчатских водах Охотского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Петропавловск-Камчатский, 2002. — 24 с.
- Жирков И.А.** Жизнь на дне. Биогеография и биоэкология бентоса : моногр. — М. : Тов-во науч. изданий КМК, 2010. — 453 с.
- Зайка В.Е.** Сравнительная продуктивность гидробионтов : моногр. — Киев : Наук. думка, 1983. — 208 с.
- Карамушко Л.И.** Биоэнергетика рыб северных морей : моногр. — М. : Наука, 2007. — 253 с.
- Коваль М.В.** Кормовая база и особенности питания тихоокеанских лососей в прикамчатских водах Охотского и Берингова морей и в северной части Тихого океана : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Петропавловск-Камчатский, 2007. — 24 с.
- Колпаков Н.В.** К оценке продукции микронектона эстуариев залива Петра Великого // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 162. — С. 139–165.

- Колпаков Н.В.** Новые данные по составу и распределению рыб в эстуариях южного Приморья. 1. Река Раздольная // Изв. ТИНРО. — 2008а. — Т. 153. — С. 155–166.
- Колпаков Н.В.** Новые данные по составу и распределению рыб в эстуариях южного Приморья. 2. Малые водоемы // Изв. ТИНРО. — 2008б. — Т. 153. — С. 167–180.
- Колпаков Н.В.** Продукция макрозообентоса в эстуариях Приморья // Изв. ТИНРО. — 2015. — Т. 182. — С. 197–212.
- Колпаков Н.В.** Продукция макрофитов в эстуариях Приморья // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 174. — С. 135–148.
- Колпаков Н.В., Долганова Н.Т.** Распределение, биологическая характеристика и питание бычков (Gobiidae) в эстуариях зал. Петра Великого // Чтения памяти В.Я. Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2008. — Вып. 4. — С. 378–388.
- Колпаков Н.В., Долганова Н.Т., Милованкин П.Г. и др.** Использование рыбами топических и трофических ресурсов разных биотопов эстуария реки Суходол (залив Петра Великого) // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 174. — С. 187–207.
- 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., Милованкин П.Г., Колпаков Е.В.** Новые данные по биологии молоди кеты *Oncorhynchus keta* эстуариев залива Ольги (центральное Приморье) // Бюл. № 7 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2012. — С. 167–173.
- Колпаков Н.В., Надточий В.А.** Макрозообентос эстуариев южного Приморья: состав, структура, пространственно-временная изменчивость // Мат-лы Всерос. науч. конф., посвящ. 80-летнему юбилею ФГУП «КамчатНИРО». — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2012. — С. 467–480.
- Комендантов А.Ю., Орлова М.И.** Дальнейшее изучение макрозообентоса эстуария р. Гладкой (залив Посьята, Японское море) // Тр. ЗИН АН СССР. — 1990. — Т. 218. — С. 161–174.
- Крогиус Ф.В., Крохин Е.М., Меншуткин В.В.** Тихоокеанский лосось (нерка) в экосистеме оз. Дальнего (Камчатка) : моногр. — Л. : Наука, 1987. — 200 с.
- Крохин Е.М.** Энергетические потоки в экосистеме пелагиали оз. Дальнего (Камчатка) // ДАН СССР. — 1969. — Т. 189, № 5. — С. 1118–1121.
- Кучер А.И., Абакумов А.И.** Рыбопродуктивность и динамика биомассы ихтиоценоза оз. Ханка // Вопр. ихтиол. — 1997. — Т. 37, № 5. — С. 619–624.
- Леванидов В.Я.** Определение веса элиминированной части популяции при расчетах продукции // Изв. ТИНРО. — 1970. — Т. 78. — С. 151–155.
- Манушин И.Е.** Средняя масса особи как показатель скорости оборота вещества в популяциях водных экотермных животных // Мат-лы 10-го науч. семинара «Чтения памяти К.М. Дерюгина». — СПб. : СПбГУ, 2008. — С. 29–34.
- Матюшин В.М.** Рост и продукция восьмилинейного терпуга в сообществе морской травы в бухте Витязь (Японское море) // Биол. моря. — 1991. — Вып. 6. — С. 33–37.
- Радзинская Л.И., Никольская И.С.** Глава 5. Изменение энергетического обмена в онтогенезе животных // Математическая биология развития. — М. : Наука, 1982. — С. 160–168.
- Радченко В.И.** Состав, структура и динамика нектонных сообществ эпипелагиали Берингова моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1994. — 24 с.
- Руденко Г.П.** Продукционные особенности ихтиоценозов малых и средних озер Северо-Запада и их классификация : моногр. — СПб. : ГосНИОРХ, 2000. — 222 с.
- Хлебович В.В.** Критическая соленость биологических процессов : моногр. — Л. : Наука, 1974. — 235 с.
- Хлебович В.В.** Критическая соленость и хорогалиникум: современный анализ понятий // Тр. ЗИН АН СССР. — 1989. — Т. 196. — С. 5–11.
- Хлебович В.В.** Экология особи (очерки фенотипических адаптаций животных) : моногр. — СПб. : ЗИН РАН, 2012. — 143 с.
- Шмальгаузен И.И.** Определение основных понятий и методика исследования роста // Рост животных. — М. ; Л. : Биомедгиз, 1935. — С. 6–8.

Шунтов В.П. Биологические ресурсы Охотского моря : моногр. — М. : Агропромиздат, 1985. — 224 с.

Шунтов В.П., Борец Л.А., Дулепова Е.П. Некоторые результаты экосистемных исследований биологических ресурсов дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. — 1990. — Т. 111. — С. 3–26.

Adams S.M. The ecology of eelgrass, *Zostera marina* (L.), fish communities. II. Functional analysis // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. — 1976. — Vol. 22. — P. 293–311.

Allen L.G. Seasonal abundance, composition, and productivity of the littoral fish assemblage in upper Newport Bay, California // Fish. Bull. — 1982. — Vol. 80. — P. 769–790.

Cowley P.D., Whitfield A.K. Biomass and production estimates of a fish community in a small South African estuary // J. Fish Biol. — 2002. — Vol. 61, Suppl. A. — P. 74–89.

Dolbeth M., Martinho F., Viegas I. et al. Estuarine production of resident and nursery fish species: conditioning by drought events? // Estuar. Coast. Shelf Sci. — 2008. — Vol. 78. — P. 51–60.

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.

Edgar G.J., Shaw C. The production and trophic ecology of shallow-water fish assemblages in southern Australia. I. Species richness, size-structure and production of fishes in Western Port, Victoria // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. — 1995. — Vol. 194. — P. 53–81.

Holcik J. Ecological fish production in the inland delta of the Middle Danube, a floodplain river // Env. Biol. Fish. — 1996. — Vol. 46. — P. 151–165.

Penczak T. Fish production and food consumption in the Warta River (Poland): continued post-impoundment study (1990–1994) // Hydrobiologia. — 1999. — Vol. 416. — P. 107–123.

Randall R.G., Minns C.K. Use of fish production per unit biomass ratios for measuring the productive capacity of fish habitats // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 2000. — Vol. 57. — P. 1657–1667.

Steimle F.W., Terranova R.J. Energy Equivalents of Marine Organisms from the Continental Shelf of the Temperate Northwest Atlantic // J. Northw. Atl. Fish. Sci. — 1985. — Vol. 6. — P. 117–124.

Stevens Ph.W., Montague C.L., Sulak K.J. Fate of fish production in a seasonally flooded saltmarsh // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 2006. — Vol. 327. — P. 267–277.

Thayer G.W., Schaaf W.E., Angelovic J.W., LaCroix M.W. Caloric measurements of some estuarine organisms // Fish. Bull. — 1973. — Vol. 71, № 1. — P. 289–296.

Valentine-Rose L., Rypel A.L., Layman C.A. Community secondary production as a measure of ecosystem function: a case study with aquatic ecosystem fragmentation // Bull. Mar. Sci. — 2011. — Vol. 87, № 4. — P. 913–937.

Virbickas T. Regularities of changes in the production of fish populations and communities in Lithuanian rivers of different types. — Vilnius : Inst. of Ecology, 1998. — 67 p. (Acta Zool. Lituanica. Hydrobiologia. — Vol. 8, № 4.)

Welcomme R.L. River fisheries : FAO Fish. Techn. Papers. — 1985. — Vol. 262. — 330 p.

Поступила в редакцию 24.09.15 г.