

УДК 591.524.11(289):(265.54:571.6)

А. Ю. Комендантов, М. И. Орлова

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

ДАЛЬНЕЙШЕЕ ИЗУЧЕНИЕ МАКРОЗООБЕНТОСА  
РЕКИ ГЛАДКОЙ  
(ЗАЛИВ ПОСЪЕТА, ЯПОНСКОЕ МОРЕ)

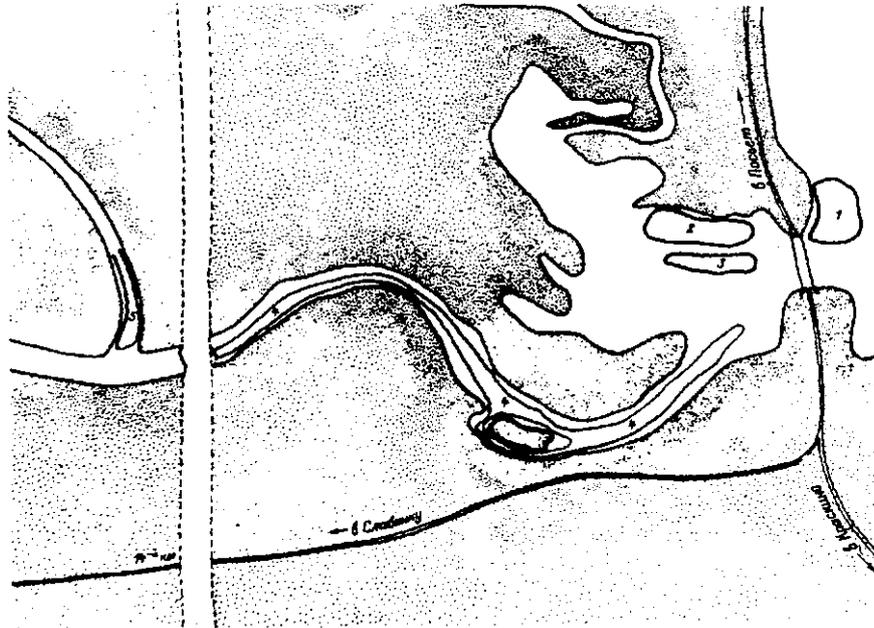
Продолжено изучение макрозообентоса нижнего течения р. Гладкой, начатое в 1982 г. В результате разборки 103 количественных проб и статистической обработки результатов выявлена ведущая роль двустворчатых моллюсков в бентических сообществах. В дополнение к ранее опубликованным материалам описано два новых биоценоза, приведены значения средней плотности поселений и биомассы ведущих видов для каждого сообщества. На основании полученных данных был рассчитан вклад поселений *Bivalvia* в энергетический бюджет изученных макрозооценозов.

Фауна и экология солоноватоводных лагун и эстуариев Дальнего Востока изучена еще явно недостаточно. Значительная и непериодическая смена солености, обусловленная муссонным климатом, делает изучение соленостных реакций эстуарной фауны весьма актуальным. Настоящее исследование является продолжением работ, проводившихся нами в 1981—1986 гг. (Комендантов, 1984; Комендантов и др., 1985; Комендантов, 1986; Комендантов и др., 1989 а и б и др.) почти исключительно в нижней осолоняемой части эстуария р. Гладкой и прилегающей части морского залива (рисунок). Летом 1987 и 1988 гг. нами были повторены сборы на станциях, намеченных в 1983—1984 гг. (Комендантов, 1986). В 1988 г. был обследован участок реки до пос. Дачи в 30 км вверх по течению. Сборы проводились по методике, описанной ранее (Комендантов, 1986). Всего в 1987—1988 гг. были разобраны 103 количественные пробы.

Характеристика биоценозов

1. Биоценоз *Zostera nana* + *Laternula limicola*

Ранее в данном биоценозе отмечались значительные колебания численности и биомассы доминирующих видов. Так, в 1981—82 гг. основу поселения составляли *L. limicola* (*Bivalvia*) — 45 экз./м<sup>2</sup>, 100 г/м<sup>2</sup>. В 1983—84 гг. отмечалась практически полная гибель



Карта-схема распределения биоценозов в нижнем течении р. Гладкой:  
 1 — *Zostera nana* + *Laternula limicola*; 2 — *Zostera nana* + *Macoma sicca*; 3 — *Corbicula japonica* +  
 + *Macoma sicca*; 4 — *Corbicula japonica*; 5 — *Corbicula japonica* + *Unionidae*

двустворок. В 1987 г. в этом биоценозе пробы отбирались трижды (табл. 1). Плотность поселения и биомасса латернул в этот период составила 171.4 экз./м<sup>2</sup> и 343.9 г/м<sup>2</sup> соответственно, т. е. была самой высокой за весь период наблюдений; к августу 1988 г. плотность поселения вновь упала до 1–2 экз./м<sup>2</sup>. Мы предполагаем, что осенние длительные полные распреснения переживают лишь немногие моллюски, которые в благоприятные годы способны быстро восстановить численность.

Репродуктивные адаптации эстуарных моллюсков — тема самостоятельной публикации; здесь мы отметим только, что занос личинок латернул из других поселений (например, из устья р. Карасик) представляется маловероятным, поскольку оболочки яйцеклеток липкие и сразу после вымета и оплодотворения приклеиваются к субстрату. Личинка развивается внутри яйцевых оболочек и не имеет свободноплавающей стадии. Мы считаем, что это — приспособление, направленное на удержание в узкой, пригодной для моллюсков зоне эстуария при сильных и непериодически меняющихся течениях. Надо отметить высокую эффективность этого механизма удержания: за все годы наблюдений латернулы обнаруживались лишь на небольшом, четко ограниченном участке.

В то же время молодь *Potamocorbula amurensis* (Bivalvia), *Musculista senchousia* (Bivalvia), *Arenicola marina* (Polychaeta),

Т а б л и ц а

Состав биоценоза *Laternula limicola* эстуария р. Гладкой

Вид	Средняя биомасса, г/м	Процент от общей биомассы	Средняя плотность, экз./м	Частота встречаемости, %
<i>Laternula limicola</i>	343.9 ± 43.3	83.1	171.4 ± 112.5	100
<i>Zostera nana</i>	55.3 ± 14.3	13.4	—	100
<i>Batillaria cumingii</i>	3.9	0.9	12.9	43
<i>Musculista senchousia</i>	2.7	0.7	21.4	71
<i>Nereis japonica</i>	3.9 ± 3.0	0.9	22.9 ± 15.3	71
<i>Corbicula japonica</i>	3.3	0.9	1.4	*
<i>Potamocorbula amurensis</i>	0.2	Менее 0.1	1.4	*
Decapoda Natantia **	0.3		17.1	43
<i>Assimenea lutea</i>	0.1		2.9	*
Nemertini	0.05		4.3	43
Insecta larv.	0.02		1.4	43
Amphipoda	0.02		4.3	28
Polychaeta ***	0.07		8.8	*
Pisces	0.006		1.4	*
Ulvae	0.02	—	—	*
<i>Gracillaria</i>	0.07		—	*

\* Вид обнаружен в одной пробе.

\*\* В составе группы обнаружены *Crangon septemspinosa*, *Palaemon macrodactylus*.

\*\*\* В составе группы обнаружены *Nereis japonica*, *Heteromastus giganteus*, *Heteromastus filiformis*, *Arenicola claparedii*.

*Batillaria cumingii* (Gastropoda) и *Macoma sicca* (Bivalvia) отмечалась нами в 1987 г. на нескольких станциях (табл. 2, 3, 4), хотя устойчивые поселения первых 4 видов находятся у мыса Андреева, примерно в 5 км от описываемого биоценоза. В конце августа, с началом дождей и длительных полных распреснений, эти моллюски исчезли, но оседание их молоди позволило предположить, что иногда сильные морские нагоны, совпадающие по времени с размножением, заносит пелагических личинок в эстуарий. Молодь оседает там, но при первом же длительном полном распреснении погибает, не образуя устойчивых псевдопопуляций, как это было отмечено для *Rangia cuneata* (Bivalvia) в эстуарии р. Джеймс (Cain, 1975). В 1987 г. условия для роста спата были благоприятными до августа, и поэтому эти виды были отмечены нами.

## 2. Биоценоз *Corbicula japonica*+*Macoma sicca*

В нижней, наиболее осолоняемой части эстуария, в районе шоссе моста, на глубине 3.0—3.5 м, на мягком илу с небольшой примесью ракуши, где ранее отмечались только единичные корбикулы, обнаружено поселение *C. japonica* и *M. sicca* (см. табл. 2). *M. sicca* (определение К. А. Лутаенко) была известна ранее по мертвым створкам, и, вероятно, ее молодь нами ошибочно принималась за *M. balthica takahokoensis*. Взрослые макомы имеют весьма длинные сифоны, позволяющие им находиться в грунте

Состав биоценоза *Corbicula japonica*+*Macoma sicca* эстуария р. Гладкой

Вид	Средняя плотность поселения, экз./м <sup>2</sup>			Средняя биомасса, г/м <sup>2</sup>			Процент от общей биомассы	Частота встречаемости, %
	16.06.87.	24.07.87.	12.06.88.	16.06.87.	24.07.87.	12.06.88.		
<i>Corbicula japonica</i>	110 ± 94	547 ± 156	140 ± 76	1401 ± 1663	6640 ± 2007	1762 ± 888	74.0	100
<i>Macoma sicca</i>	113 ± 51	0.67	52 ± 32	1094 ± 398	12.5	884 ± 538	25.5	100
<i>Musculista senhousia</i>	6.7	0	0	1.16	0	0	Менее 1	18
<i>Assimenea lutea</i>	6.7	0.33	0	0.14	0.7	0		27
<i>Decapoda Natantia</i> *	6.7	0	0	20.83	0	0		18
<i>Isopoda Sphaeromatidae</i>	3.3	0.33	0	0.14	0.04	0		18
<i>Amphipoda</i>	3.3	0.33	0	0.01	0.03	0		18
<i>Nemertini</i>	0	13 ± 8	0	0	1.23	0		27
<i>Fluviacignula nipponica</i>	0	0.67	0	0	0.38	0		18
<i>Potamocorbula amurensis</i>	0	1.00	0	0	14.57	0		18

Состав биоценоза *Zostera nana* + *M. sicca* эстуария р. Гладкой

<i>Zostera nana</i>	—	31.94
<i>Macoma sicca</i>	25.00 ± 13.24	8.19
<i>Laternula limicola</i>	0.33	1.43
<i>Decapoda Natantia</i> *	1.67 ± 1.35	0.54 ± 0.45
<i>Assimenea lutea</i>	20.33 ± 10.77	0.43 ± 0.23
<i>Nemertini</i>	3.33 ± 2.93	0.01 ± 0.009
<i>Planorbidae</i>	0.33	0.008
<i>Fluviacignula nipponica</i>	0.67	0.001

\* В составе группы обнаружен *Crangon septemspinosa* v. *propingua* Stimpson

\*\* Организм обнаружен в 1 экз.

Состав биоценоза *Corbicula japonica* основного русла р. Гладкой

Таблица 3

Вид	Средняя плотность поселения, экз./м <sup>2</sup>				Средняя биомасса, г/м <sup>2</sup>			
	станция 1	станция 2	станция 3	среднее	станция 1	станция 2	станция 3	среднее
<i>C. japonica</i>	162 ± 108	350 ± 146	643 ± 190	377 ± 112	763 ± 701	1788 ± 1030	2502 ± 532	1710 ± 473
Polychaeta *	5.0	66.0	102 ± 9	54.0	0.075	0.52	1.32 ± 0.99	0.623
Nemertini	8.8	2.0	0	4.0	0.89	0.39	0	0.453
Decapoda Natantia **	5.0	0	0	2.0	4.8	0	0	1.91
Chironomidae larv.	1.25	0	0	0.4	0.012	0	0	0.005
<i>N. japonica</i>	0	2.0	2.85	1.5	0	0.024	0.196	0.22
Amphipoda	0			0.5				0.0035

\* В составе группы обнаружены *Eteone logna*, *Nereis japonica*, *Lycastopsis augeneri*, *Glycinde* sp., *Prionospio cirrifera*, *P. japonicus*, *Capitella capitata*, *Heteromastus giganteus*.

\*\* В составе группы обнаружены *Crangon septemspinosa*, *Palaemon macrodactylus*

Таблица 4

Состав биоценоза *Corbicula japonica* + Unionidae

Виды	Плотность поселения, экз./м <sup>2</sup>			Биомасса, г/м <sup>2</sup>			Частоте встречаемости, %
	13.06.88	16.09.88	19.09.89	13.06.88	16.09.88	19.09.89	
<i>C. japonica</i>	53.0 ± 29.0	120 ± 39.0	128 ± 26.4	420 ± 317	848 ± 287	1005.2 ± 205	100
<i>Sinandonta</i> sp.	12.0 ± 11.7	13.3	8 ± 7.1	1271 ± 1141	540	1020 ± 55.4	45.5 – 20
<i>Middendorfinia</i> sp.	—	13.3	—	—	2	—	27.3 – 0
<i>Palaemon macrodactylus</i>	—	1.1	6 ± 2.2	—	0.3	4 ± 1.5	60 – 0
Odonata larv.	—	1.1	—	—	0.3	—	•
<i>Nereis japonica</i>	—	51.1 ± 28.5	10 ± 4	—	Нет данных	1.2 ± 0.5	60 – 0

• Вид обнаружен в одной пробе.

на глубине около 30 см, что сильно затрудняет их учет \*. В данном биоценозе нами были взяты 11 проб.

Участок мелководья у левого берега, на котором в массе встречаются молодые *M. sicca*, выделяется нами в самостоятельное сообщество в силу доминирования *Z. nana*. В 1987—88 гг. здесь были взяты 15 проб (см. табл. 2). Из сравнения материалов таблицы с данными за 1983—84 гг. (Комендантов, 1986) следует высокая стабильность данного поселения, необходимо лишь отметить исчезновение *Nereis japonica* (Polychaeta).

### 3. Биоценоз *Corbicula japonica*

Занимает все зоны эстуария со сколько-нибудь заметным течением и грунтами без обилия гниющей органики. Внизу граничит с поселением *M. sicca* и тянется вверх по течению примерно на 3 км. В 1987 г. пробы отбирались на 4 из 5 намеченных в 1983 г. станциях. Результаты их обработки представлены в табл. 3. Состав и структура биоценоза не претерпели существенных изменений. Далее течение становится более быстрым, грунты представлены чистым крупным песком и гравием, плотность корбикул быстро падает. В главном русле отмечено одно небольшое поселение моллюсков в 2 км выше основного.

В 500 м выше железнодорожного моста река образует систему стариц глубиной 1.5—2.0 м со слабым течением, сильно заиленных и заросших водяным орехом. Совершенно очевидно, что сюда никогда не проникает морская вода, однако здесь было обнаружено сообщество, включающее как типично пресноводных представителей — семейство Unionidae, так и морских *N. japonica* и *Pandalus latirostris* (Crustacea). Существенную долю биомассы составляют корбикулы (см. табл. 4). В июне 1988 г. были разобраны 5 проб и зообентос был представлен только корбикулами и синанодонтами, в сентябре же в 6 пробах было обнаружено 6 видов бентосных организмов. Вероятно, корбикулы и синанодонты — крупные, долгоживущие формы, постоянные компоненты данного поселения. Миддендорфинеи представлены только молодью — вероятно, весной занесены рыбами, хотя в грунте было обнаружено несколько крупных мертвых створок. По сообщению В. В. Богатова, в нескольких километрах выше по течению, тоже в старице, обнаружено плотное поселение унионид нескольких видов. В июньских сборах взрослые нереисы были обнаружены лишь при качественных обловах (вероятно, вследствие их малочисленности), осенью часто встречались сеголетки длиной 30—60 мм. В 1989 г. сборы были повторены, но каких-либо качественных изменений в биоценозе не выявлено.

Таким образом, в результате обработки полученных материалов отмечено доминирование в донных сообществах нижнего течения р. Гладкой двустворчатых моллюсков. По сравнению

\* Мы благодарим Д. Д. Габаева за помощь в сборе материала.

с 1982—83 гг. замечены существенные изменения видового состава макрозообентоса. Увеличение видового разнообразия, по нашему мнению, связано с заносом пелагических личинок в осолоняемую часть эстуария и образованием более или менее устойчивых псевдопопуляций.

Оценка вклада *Bivalvia* в энергетический поток, проходящий через основные биоценозы макрозообентоса

Учитывая доминирование двустворчатых моллюсков во всех рассмотренных биоценозах, нами была предпринята попытка дать приближенную оценку их вклада в энергетический бюджет сообщества.

Основой для расчетов, касающихся популяций корбикул, послужили собственные экспериментальные данные по закономерностям фильтрации и обмена. Эксперименты по определению зависимости скорости фильтрации от живой массы тела были проведены на моллюсках различных размерно-возрастных групп. Размах весов животных составил 3—25 г, уравнение  $F = 89,72W^{0,734}$  рассчитано на основании 50 измерений. Для расчетов коэффициентов уравнений нами использовались программы БРП-3 к микрокалькулятору МК-52. Для всех остальных популяций двустворчатых моллюсков уравнения фильтрации были взяты из литературных источников (табл. 5).

Таблица 5

Уравнения, использованные для оценки фильтрации и дыхания макрозообентоса

Группа, вид	Уравнение зависимости скорости фильтрации от массы тела	Уравнение зависимости СПК от массы тела	Автор
<i>Bivalvia</i>			
<i>C. japonica</i>	$89,72 W^{0,734}$	$0,09 W^{0,54}$ (мгО <sub>2</sub> /ч)	Наши данные
<i>L. limicola</i>	$180 W^{0,70}$	$0,5 W^{0,74}$ (кал/ч)	Winter, 1969 Голиков и др., 1985
<i>M. senchousia</i>	$240 W^{0,61}$		Winter, 1969
<i>P. amurensis</i>	$270 W^{0,66}$		Hughes, 1969
Unionidae	$85,5 W^{0,6}$		Алимов, 1981
Gastropoda		$0,42W^{0,71}$	Голиков и др., 1985
Polychaeta			
Errantia		$0,74 W^{0,78}$	
Nemertini		$0,50 W^{0,75}$	
Crustacea			
Amphipoda		$0,69 W^{0,79}$	
Isopoda		$0,69 W^{0,82}$	
Decapoda		$1,1 W^{0,87}$	
Insecta larv.		$0,10 W^{0,717}$ (мгО <sub>2</sub> /ч)	Полякова, 1976

В условиях эксперимента *C. japonica* с примерно одинаковой скоростью фильтровала взвеси различной природы, как органические, так и неорганические. Концентрационный оптимум для фильтрационной активности этого вида довольно высок и по нашим данным составляет 10—15 мг/л. В средах от пресной воды до солености 12‰ скорость фильтрации наиболее высока.

Уравнение, связывающее скорость потребления кислорода и живую массу корбикул, имеет вид  $R = 0,09W^{0,538}$ . Оно также рассчитано по результатам 50 измерений, сделанных на моллюсках различной массы. Анализ проб на содержание кислорода проводили по стандартной методике Винклера. Корбикулы весьма требовательны к насыщению воды кислородом: при снижении его содержания ниже 60% от насыщения при 20°C скорость потребления кислорода у моллюсков начинает стремительно падать. Дыхание оптимально при тех же значениях солености, что и фильтрация. Все эксперименты проводились при 20°C.

На основании количественной зависимости фильтрации от массы моллюска можно рассчитать количество воды, проходящее за вегетационный сезон через вододвижущий аппарат этих животных. Для расчета мы воспользовались формулой  $\Phi_{\text{год}} = m W^p \cdot 12 \cdot N \cdot 180$ , где  $W$  — средняя масса моллюсков в популяции (г), полученная делением средней за вегетационный сезон биомассы на среднюю плотность поселения; 12 — количество часов в сутках, в течение которых моллюски фильтруют;  $N$  (экз./м<sup>2</sup>) — средняя плотность поселения; 180 — длительность вегетационного сезона в сутках.

При оценке количества осажденного и подвергнувшегося деструкции вещества температурные поправки не учитывались, все расчеты были сделаны для температуры 20°C.

Зная количество профильтрованной за сезон воды и концентрацию взвешенного органического вещества (мы благодарим А. В. Кучерявенко за помощь в определении концентраций **POB** и **BOB**), несложно определить количество осажденной популяциями моллюсков взвеси или экологический рацион (Э) (Алимов, 1981), выраженный в единицах массы. Для перевода этой величины в единицы энергии мы воспользовались коэффициентом 5.54 ккал/г (Алимов, 1981).

Экспериментальные исследования истинного или физиологического рациона ( $C$ ) у двустворчатых моллюсков затруднены, поэтому его величина у корбикул и всех остальных двустворок определялась на основании балансового равенства  $C = (R+P)/a$  (Винберг, 1956), где  $R$  — сезонные траты популяции на обменные процессы,  $P$  — продукция за тот же период, сумма  $R+P$  есть ассимилированная часть энергии ( $A$ ),  $a$  — усвояемость пищи, принятая равной 0.6 (Методические рекомендации., 1983). Это балансовое равенство в дальнейшем использовалось для расчета рационов всех групп макрозообентоса. Продукция популяций и групп организмов в исследованных сообществах оценивалась

с помощью физиологического метода по формуле  $P = R(K^2/l - K^2)$ , где  $K^2$ , вслед за А. Ф. Алимовым (1981), принят равным **0.26**. Для креветок — **0.41** (Пастернак, 1972), для всех остальных Crustacea — **0.5** (Хмелёва, 1973).

Траты энергии на дыхание в течение вегетационного сезона для поселений всех групп и популяций донных организмов определялись по формуле  $R_{год} = aW^b \cdot 24 \cdot N \cdot 180$ , где  $W$  — средняя масса особи,  $N$  — средняя плотность поселения, **24** — количество часов в сутки, в течение которых организмы осуществляют обмен, **180** — длительность вегетационного сезона, сутки. Исходные уравнения  $R = aW^b$  для всех групп животных были взяты из работы А. Н. Голикова с соавторами (1985), они приведены в табл. 5. При расчетах значений энергии, подвергшейся деструкции в популяциях корбикулы, количество мг  $O_2$  переводили сначала в беззольное органическое вещество, а затем в единицы энергии: **1 мг  $O_2 = 0.635$  мг в-ва, 1 г в-ва = 5.54 ккал**.

В течение вегетационного сезона двустворчатые моллюски извлекают из воды от **1463.45** в биоценозе латернулы до **8110.35** ккал/м<sup>2</sup> в биоценозе корбикула+макома энергии, заключенной в органическом веществе. Большая часть ее моллюсками не используется и попадает на дно в виде псевдофекалий. В конечном итоге в поверхностном слое донных осадков оказываются и непереваренные остатки — фекалии. Энергетическая ценность фекалий и псевдофекалий весьма значительна и составляет от **48.55** до **98.2%** величины экологического рациона моллюсков.

Количество псевдофекалий (т. е. вещества отфильтрованного, но не прошедшего через пищеварительный тракт) находили как разность между экологическим и физиологическим рационами. Фекалии есть разность между физиологическим рационом и потоком энергии, проходящим через поселение.

Энергетический поток  $A$ , непосредственно проходящий через поселение фильтраторов, достигает относительно высокой величины лишь в биоценозе латернулы. Всего через пищеварительный тракт бивальвия, обитающих в данном биоценозе, проходит **83%** осажденного вещества, во всех остальных случаях физиологический рацион не превышает **50.7%**, при этом ассимилируется **51.47%** (табл. 6). Большая часть ассимилированной энергии подвергается деструкции, остается в популяции лишь **8%**. В абсолютном выражении больше всего энергии ассимилируется в биоценозах с двумя доминирующими видами: в сообществе корбикула+макома и корбикула+униониды, соответственно **1678.93** и **1096.32** ккал/м<sup>2</sup>. Продукция поселений двустворчатых моллюсков в различных биоценозах составляет от **27.03** в биоценозе корбикулы в основном русле до **604.9** ккал/м<sup>2</sup> в поселении корбикула+макома, т. е., несмотря на весьма значительные количества осажденной взвеси, энергетический поток, проходящий через поселение корбикул, в основном русле очень низок — **2.3%** от экологического рациона. По-видимому, это свидетельствует о том, что

Таблица 6

## Энергетический баланс поселений двустворчатых моллюсков за вегетационный сезон

Биоценоз	Экологич. рацион Э, ккал/м <sup>2</sup>	Дыхание К		Продукция Р		Ассимиляция А=Р+К		Физиологический рацион С=(Р+К)/а		Фекалии С-А, ккал/м <sup>2</sup>	Псевдо-фекалии Э-С, ккал/м <sup>2</sup>
		ккал/м <sup>2</sup>	% от Э	ккал/м <sup>2</sup>	% от Э	ккал/м <sup>2</sup>	% от Э	ккал/м <sup>2</sup>	% от Э		
Laternula	1463.45	632.78	42.1	120.24	8	753.02	51.5	1255.04	83	502.05	208.42
Corbicula + Mactra	8110.85	1113.73	13.7	604.9	7.5	1678.93	20.7	2798.21	34.5	1119.2	5312.64
Corbicula	4485.04	77.23	1.7	27.03	0.6	104.25	2.3	173.77	3.2	69.52	4311.87
Corbicula + Unionidae	3599.07	811.48	22.55	284.01	7.9	1095.32	30.4	1825.76	50.7	730.44	1773.28

Таблица 7

Распределение энергии, осажженной двустворчатыми моллюсками, но не ассимилированной ими между сопутствующими организмами

Биоценоз	Рацион потенциальных детритофагов, $^2$ ккал/м	Продукция потенциальных детритофагов, $^2$ ккал/м	Рацион хищников, ккал/м	Вынос энергии из системы	
				ккал/м $^2$	в % от э
<i>Lateenula</i>	8.6	4.83	3.35	701.84	47.95
<i>Corbicula</i> + <i>Macoma</i>	48.45	11.51	30.13	6383.39	78.70
<i>Corbicula</i>	30.68	5.4	13.10	4350.71	97.00
<i>Corbicula</i> + <i>Unionidae</i>	6.07	13.61	1.99	2417.6	67.17

корбикулы в эстуарных системах в большей степени, чем другие виды двустворчатых моллюсков, служат связующим звеном между взвешенным веществом водной толщи и его донными потребителями. Неутилизированная часть энергии — фекалии и псевдофекалии — распределяются между сопутствующим двустворкам детритофагами. Вещество этих продуктов жизнедеятельности бивальвия имеет для них повышенную пищевую ценность по сравнению с обычным грунтом. Неиспользованная часть фекалий и псевдофекалий переходит в состав донных осадков или сносится в нижележащие участки эстуария и примыкающую часть морского залива. Энергия, заключенная в фекалиях и псевдофекалиях, зачастую во много раз перекрывает потребности в пище организмов нехищного макрозообентоса. Величина их суммарного рациона составляет в биоценозе латернулы 8.6 ккал/м $^2$ , корбикул и маком — 48.45, корбикул основного русла 30.68, в  $^2$  сообществе корбикул и унионид—ориентировочно 86.07 ккал/м $^2$  (табл. 7). Очевидно, что за счет фильтрационной деятельности двустворчатых моллюсков существуют не только грунтоядные формы макрозообентоса, но и представители мейо- и микробентоса.

В наших исследованиях мы выделяли только два трофических уровня — мирных животных и хищников. К нехищному макрозообентосу, т. е. потенциально способному питаться неутилизированной двустворками органикой, были отнесены все обнаруженные брюхоногие моллюски и немногочисленные личинки хирономид. Встретившиеся в сборах равноногие раки семейства сфероматид способны питаться бактериальными и водослевыми обрастаниями, древесными остатками и грунтом (Бирштейн, Пастернак, 1988). К животным со смешанным типом питания следует отнести всех полихет, креветок и амфипод; при этом первые являются преимущественно детритофагами (Беклемишев, 1953), а остальные формы в равной мере потребляют как детрит, так и растительную и животную пищу (Бирштейн, Заренков, 1988). Рационы животных со смешанным типом питания рассчитывались следующим образом: половина ассимилированной энергии делилась на 0.6 (усвоя-

Таблица 8

Суммарная продукция и траты на обмен основных биоценозов макрозообентоса и доля участия в этих процессах двустворчатых моллюсков

Биоценоз	$P_5 = P_{\text{ок}} + P_{\text{с}} - C_{\text{с}}$ ккал/м <sup>2</sup>	$R_0 = R_{\text{н}}$ ккал/м <sup>2</sup>	$P_{\text{молл}}/P_{\text{ок}} \times 100\%$	$R_{\text{молл}}/R_{\text{н}} \times 100\%$
<i>Laternula</i>	125.11	648.96	96.11	97.51
<i>Corbicula + Macoma</i>	595.89	1144.61	98.17	97.24
<i>Corbicula</i>	23.82	94.97	83.14	81.32
<i>Corbicula + Unionidae</i>	296.31	850.44	95.42	95.42

емость) и при дальнейших расчетах относилась на счет нехищных форм; вторая половина делилась на 0.8 и соответственно была отнесена к рационам хищников (Методические рекомендации..., 1983).

Рационы хищников в биоценозе макама + корбикула и корбикула основного русла превышают продукцию мелких нехищных форм. Такой дисбаланс возможно обусловлен тем, что креветки в меньшей степени склонны к хищничеству, чем мы предполагали в своих расчетах, или восполняют пищевые потребности вне биоценоза. В свою очередь, рационы бокоплавов и немертин не превышают продукцию грунтоядных форм, потребляя лишь меньшую ее часть и не составляя серьезной пищевой конкуренции рыбам-бентофагам.

Достаточно большое количество энергии, осажженной двустворчатыми моллюсками, внутри поселений макрозообентоса не используется; в процентном отношении это составляет 48—97%.

На основании приведенных данных можно сказать, что наиболее продуктивно из всех исследованных сообществ поселение корбикула + макама, здесь ежегодно образуется вновь органическое вещество, содержащее 595.89 ккал/м<sup>2</sup> энергии. Наименее продуктивно поселение корбикул в основном русле, где в течение вегетационного сезона продукция составляет 23.28 ккал/м<sup>2</sup>. Расчет продукции биоценоза производили по общепринятой формуле  $P_5 = P_{\text{ок}} + P_{\text{нх}} - C_{\text{с}}$  (Методические рекомендации..., 1983).

Суммарные траты на дыхание также весьма значительны, их подсчет производился путем суммирования энергии, подвергшейся деструкции каждой группой, входящей в состав биоценоза — от 94.97 ккал/м<sup>2</sup> в поселении корбикул основного русла до 1144.61 в биоценозе корбикул и маком. Во всех случаях на долю двустворчатых моллюсков приходится 83.44—98.17% продукции нехищного бентоса, а доля энергии, подвергшейся деструкции двустворчатыми моллюсками, составляет 81.32—97.51% от общих трат на дыхание всего биоценоза (табл. 8.).

Приведенные данные позволяют сделать вывод, что биоценозы эстуария и нижнего течения р. Гладкой весьма продуктивны и

играют существенную роль в трансформации взвешенного вещества. Для иллюстрации этого утверждения проведем сравнения с различными по трофности континентальными водоемами. В субарктических озерах, на примере оз. Зеленецкого (Винберг и др., 1973), продукция бентоса составляет лишь 1.5–5.09 ккал/м<sup>2</sup>, траты сообществ макрозообентоса на дыхание — 3.04–6.4 ккал/м<sup>2</sup>. Большая часть продукции мирного бентоса используется хищниками. В мезотрофных озерах Карельского перешейка продукция бентических сообществ составляет 7.6–11.9 ккал/м<sup>2</sup> (Андронникова и др., 1973), в эвтрофном оз. Дривяты (Гаврилов, 1970) при средней биомассе бентоса 61 г/м<sup>2</sup> продуцируется в среднем 45 ккал/м<sup>2</sup>.

В наибольшей степени к энергетическим показателям для биоценозов эстуария и нижнего течения р. Гладкой приближаются данные для Киевского водохранилища (Цееб и др., 1973). За вегетационный сезон бентос потребляет 640 ккал/м<sup>2</sup> энергии; в виде приростов в поселении остается 154 ккал, причем большая часть продукции (82–94%) приходится на долю двустворчатых моллюсков, в основном дрейссенид и сфериид.

Необходимо отметить, что при сравнительно высокой продуктивности донных сообществ, большая часть продукции, произведенной в популяциях двустворчатых моллюсков (главным образом корбикул, обладающих прочной и тяжелой раковиной), практически недоступна для утилизации другими гидробионтами.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алимов А. Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков.—Л.: Наука. 1981.— 247 с.
- Андронникова И. Н., Дробкова В. Г., Кузьменко К. Н. и др. Продукция основных сообществ озера Красного и его биотический баланс // Продукционно-биологические исследования экосистем пресных вод.— Минск: Изд-во БГУ, 1973.— С. 5–18.
- Беклемишев К. В. Очерк по биологии питания некоторых нереид // Тр. ВГБО, 1953.— Т. 5.— С. 283–289.
- Бириштейн Я. А., Заренков Н. А. Отряд десятиногие ракообразные // Жизнь животных.— М.: Просвещение, 1988.— С. 388–413.
- Бириштейн Я. А., Пастернак Р. К. Отряд равноногие ракообразные // Жизнь животных.— М.: Просвещение, 1988 — С. 365–377.
- Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб.— Минск: Изд-во БГУ, 1956.— 253 с.
- Винберг Г. Г., Алимов А. Ф., Бульон В. В. и др. Биологическая продуктивность двух субарктических озер // Продукционно-биологические исследования экосистем пресных вод.— Минск: Изд-во БГУ, 1973.— С. 45–47.
- Гаврилов С. И. Бентос озера Дривяты и его продуктивность // Тр. ВГБО, 1970.— Т. 17.— С. 106–125.
- 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.
- Комендантов А. Ю. Осморегуляторные способности *Corbicula japonica* (Corbiculidae, Bivalvia) в воде различной солености // Зоол. журн., 1984.— Т. 63.— № 5.— С. 769–771.

- Комендантов А. Ю., Хлебович В. В., Аладин Н. В. Особенности осмотической и ионной регуляции двусторчатых моллюсков в зависимости от факторов среды // Экология, 1985.— № 5.— С. 39—46.
- Комендантов А. Ю. Соленостные реакции эстуарных полихет и двусторчатых моллюсков Южного Приморья / Автореф. канд. дис.— Л., 1986, 23 с.
- Комендантов А. Ю., Орлова М. И., Халаман В. В. К вопросу о видовом составе рода *Corbicula* эстуария реки Гладкой (залив Посьета, Японское море) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1989.—Т. 196.—С. 99—117.
- Комендантов А. Ю., Аладин Н. В., Ежова Е. Е. Зависимость осморегуляторных способностей *Lycastopsis augeneri* (Polychaete, Nereidae) от факторов среды // Зоол. журн., 1989 —Т. 68.—№ 4.—С. 137—140.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов на пресноводных водоемах. Зообентос и его продукция.— Л.: Изд-во ГосНИОРХ, 1983.— 52 с.
- Пастернак А. Ф. Усвояемость пищи и коэффициент использованы энергии усвоенной пищи на рост япономорской мизиды *Neomysis mirabilis* (Czernjavsky) // Энергетические аспекты роста и обмена водных животных.— Киев: Наукова думка, 1977.— С. 169.
- Полякова Т. Н. Размерно-весовая характеристика некоторых представителей личинок водных насекомых // Биологические основы самоочищения вод.— Л.: Наука, 1976.— С. 84—87.
- Хмельва Н. Н. Биология и энергетический баланс морских равноногих ракообразных.— Киев: Наукова думка, 1973.— 183 с.
- Цеб Я. Я., Денисова А. И., Приймаченко А. Д. и др. Продуктивность сообществ водных организмов Киевского водохранилища // Продукционно-биологические исследования экосистемы пресных вод.— Минск: Изд-во БГУ, 1973.— С. 60—71.
- Cain Th. D. Reproduction and recruitment of the brackish-water clam *Rangia cuneata* in the James river, Virginia // Fishery Bull., 1975,— Vol. 73.— N 2.— P. 412.
- Hughes R. N. A study of feeding in *Scorbicularia plana* // J. mar. biol. assoc. U. K., 1969,— Vol. 49 — N 3.— P. 805—823.
- Winter J. E. Uber den Einfluss der Nahrungs-Konzentration und anderer Faktoren auf Filterleistung und Nahrungsaus miltzung der Muscheln *Arctica islandica* und *Modiolus modiolus* // Marin biol., 1969.— Vol. 4.— N 2.— P. 87—137.

A. Yu. Komendantov, M. I. Orlova

FURTHER STUDY OF MACROZOOBENTHOS OF GLADKAYA RIVER  
(THE POSSJET BAY OF THE JAPAN SEA)

Summary

It was continued the study of macrozoobenthos from low portion of Gladkaya river, wich has been begun in 1982. 103 quantitative samples were sorted and the results were worked up statistically, on the whole leading role of *Bivalvia* in benthic association was revealed. To addition materials wich has been published earlier two new biocoenosis were described, there are indexes of middle density of settlement and biomass of leading specia of each association. Founding these data the contribution of *Bivalvia* settlements in energetic budget of described macrozoocoenosis was calculated.