

УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ ОБЪЕКТОВ

УДК 574.583(265.2+265.5)

В.П. Шунтов, И.В. Волвенко*Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4**ДОПОЛНЕНИЯ К КОЛИЧЕСТВЕННЫМ ОЦЕНКАМ
ЗООПЛАНКТОНА ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ
И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ВОД СЕВЕРНОЙ ПАЦИФИКИ**

Дан обзор опубликованных и новых оценок плотности концентраций и биомассы зоопланктона с учетом суточной, сезонной и межгодовой динамики в дальневосточных морях и северо-западной части Тихого океана (СЗТО), полученных в большом количестве экспедиций ТИНРО-центра в 1980–2010-е гг. Среднеголетняя плотность концентраций зоопланктона (тыс. экз./м³) в эпипелагиали составила в Беринговом море 4,386, Охотском — 3,695, Японском — 6,842, в СЗТО — 3,399, а биомасса (г/м³) — соответственно 1,079; 0,821; 0,626; 0,800. Показаны существенные различия в пространственном распределении и временной динамике обилия мелкого, среднего и крупного планктона, а также в его суточных вертикальных миграциях в разных районах. Подтверждаются выводы о значительных в рассматриваемом регионе запасах зоопланктона, основу которых составляет его крупная фракция. При больших межгодовых флюктуациях обилия в конкретных районах общий для дальневосточного бассейна запас планктона изменяется несильно: его убыль в одних районах компенсируется ростом в других.

Ключевые слова: зоопланктон, плотность концентраций, биомасса, вертикальные миграции, суточная, сезонная и межгодовая изменчивость, дальневосточные моря, Северная Пацифика.

DOI: 10.26428/1606-9919-2017-191-130-146.

Shuntov V.P., Volvenko I.V. Supplements to quantitative assessments of zooplankton in the Far Eastern Seas and adjacent waters of the North Pacific // *Izv. TINRO.* — 2017. — Vol. 191. — P. 130–146.

An overview of published and new estimates of zooplankton density and biomass in the Far-Eastern Seas and North-West Pacific with their daily, seasonal and interannual dynamics is presented on the materials of numerous marine expeditions conducted by Pacific Fish. Res. Centre (TINRO) in the 1980–2010s. The mean annual concentration of zooplankton (10³ ind./m³) in the epipelagic layer is amounted as 4.386 for the Bering Sea, 3.695 for the Okhotsk Sea, 6.842 for the Japan Sea, and 3.399 for the North-West Pacific, whereas its biomass (g/m³) — 1.079, 0.821, 0.626, and 0.800, respectively. Significant differences are shown for spatial distribution and temporal dynamics of the small-, medium- and large-sized zooplankton abundance and its daily vertical migrations in different areas. Zooplankton stocks in all these regions are evaluated as high; their bulks are formed by large-sized fraction. Interannual fluctuations of the zooplankton abundance could be con-

* Шунтов Вячеслав Петрович, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник, e-mail: shuntov.vp@yandex.ru; Волвенко Игорь Валентинович, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, e-mail: volvenko@tinro.ru.

Shuntov Vyacheslav P., D.Sc., professor, principal researcher, e-mail: shuntov.vp@yandex.ru; Volvenko Igor V., D.Sc., principal researcher, e-mail: volvenko@tinro.ru.

siderable in certain areas, but its total resource within the Far Eastern basin does not change much: the abundance decline in some areas is compensated by its growth in other ones.

Key words: zooplankton, abundance, biomass, vertical migration, daily migration, seasonal succession, interannual change, Far Eastern Seas, North Pacific.

С начала 1980-х гг. ежегодный мониторинг состояния биологических ресурсов дальневосточных российских вод был усилен экосистемными исследованиями структуры и динамики биоценозов, в состав которых входят промысловые виды, слагающие сырьевую базу рыболовства. Обязательной составной частью этих исследований стали работы по количественной оценке концентраций и запасов зоопланктона, формирующего основу кормовой базы рыб и многих других гидробионтов.

Уже в 1980-е гг. представления о запасах планктона в целом, а следовательно и биопродуктивности низших трофических уровней в дальневосточных морях, кардинально изменились. Только частично это было связано с организацией ТИНРО ежегодно 3–5 комплексных экспедиций, в которых траловыми, планктонными, трофологическими и гидрологическими съемками охватывалась почти вся акватория дальневосточной экономической зоны России и смежные с ней тихоокеанские воды. Не меньшее значение имело внедрение А.Ф. Волковым (1996, 2008а–в) в методики сбора и обработки планктонных проб двух принципиальных изменений. Во-первых, при расчетах концентраций и биомасс планктона стали вноситься поправки на уловистость сетей (коэффициенты уловистости) — до 10 у особей крупных подвижных видов. Во-вторых, для ускорения обработки пробы подразделялись на 3 размерные фракции — мелкую (длина животных от 0,6 до 1,2 мм), среднюю (1,2–3,2 мм) и крупную (> 3,2 мм), что позволило обратить внимание на соотношение в уловах мелкого, среднего и крупного зоопланктона.

Из принципиальных результатов планктонных исследований того времени в первую очередь следует подчеркнуть два вывода. Во-первых, оказалось, что основу биомасс зоопланктона на абсолютно преобладающей части морской и океанической акватории составляет не средняя (как предполагалось ранее), а крупная размерная фракция. Этот вывод подтвердился при параллельных исследованиях питания нектона. Во-вторых, стало очевидным, что био- и рыбопродуктивность морских и океанических ландшафтов ранее сильно занижалась. Данный вывод получил подтверждение при одновременных оценках численности и запасов нектона и нектобентоса, а также практикой рыболовства — на долю дальневосточной экономической зоны приходится 65–70 % российского вылова во всех морях, океанах и пресных водах.

Результаты исследований экспедиций ТИНРО (ТИНРО-центра) по планктону регулярно публиковались. Помимо А.Ф. Волкова большой цикл публикаций принадлежит К.М. Горбатенко, Е.П. Дулеповой, Н.Т. Долгановой и Н.А. Кузнецовой. Эти работы использовались (с соответствующими ссылками) при подготовке серии крупных обобщений (Шунтов и др., 1993, 2007; Шунтов, 2001, 2016; Шунтов, Темных, 2008, 2011).

После первого бонитировочного этапа (1980-е — начало 1990-х гг.) эпипелагиаль различных районов по биомассе зоопланктона на единицу площади в летний период ранжировалась следующим образом: Охотское море — 223 г/м², прикурильские океанические воды — 222, Берингово море — 161, Японское море — 150, камчатско-командорские океанические воды — 130 г/м² (Шунтов, 2001).

Существенное влияние на этот расклад оказал батиметрический фактор — соотношение мелководных и глубоководных акваторий в каждом районе: с учетом мезопелагиали (и более глубоких слоев) ранги некоторых районов менялись (табл. 1), но при всех вариантах расчетов наиболее богатыми зоопланктоном оставались прикурильские воды и Охотское море.

По данным экспедиций в 1980-е гг. была сделана и первая прикидка общей биомассы зоопланктона в дальневосточных российских водах: летом — 1814–1934 млн т, осенью — 1122–1244 млн т, — а также продукции — около 10 млрд т (Шунтов и др., 1993).

По мере накопления новых данных в результате продолжающегося мониторинга стало очевидным, что первые генерализованные оценки нельзя полностью переносить

Таблица 1

Средние летние биомассы и продукция зоопланктона в различных районах дальневосточных вод России в 1980–1990-е гг. (Шунтов, 2001), г/м²

Table 1

Mean summer biomass and production of zooplankton in certain areas of the Far-Eastern waters of Russia in 1980–1990s (from: Шунтов, 2001), g/m²

Район	0–200 м	0–500 м	0–4000 м
Берингово море	161 (617)	209	276
Охотское море	223 (807)	298	353
Японское море	150 (746)	201	244
Тихоокеанские воды Камчатки	130 (537)	185	275
Тихоокеанские воды Курильских островов	222 (899)	315	480

Примечание. В скобках — продукция за летний период (90 сут), рассчитанная Е.П. Дулеповой.

на последующие периоды. Была установлена значительная межгодовая изменчивость в составе и обилии планктона, при этом синхронность изменений в различных районах отсутствовала или была слабо выраженной (Шунтов, 2016). Эти обстоятельства пришлось учитывать, в частности, при оценке запасов крупного планктона — главной составной части кормовой базы тихоокеанских лососей, нагульные акватории которых охватывают миллионы квадратных километров дальневосточных морей и Северной Пацифики.

Из данных табл. 2 видно, что в Охотском море после 1980-х гг. происходило поступательное снижение концентраций макропланктона, а в Беринговом море увеличение. В результате Охотское море на рубеже 20-го и 21-го столетий уступило Берингову свое приоритетное место. Оказалось, что несинхронно происходят изменения в количестве планктона и в пределах каждого моря, и в разных макрорайонах океана, а на различные обобщенные количественные показатели концентраций и запасов планктона в целом, кроме того, существенное влияние оказывает соотношение станций, выполненных в разные сезоны, даже месяцы и время суток (Шунтов и др., 2007; Волвенко, 2016; Шунтов, 2016).

Таблица 2

Многолетняя динамика средней биомассы макропланктона в глубоководных районах дальневосточных российских вод в теплое время года (Шунтов, 2010), мг/м³

Table 2

Long-term dynamics of mean macroplankton biomass in the deep-water areas of the Far-Eastern waters of Russia in warm seasons (from: Шунтов, 2010), mg/m³

Район	Период лет			
	1980–1990	1991–1995	1996–2005	2006–2010
Берингово море	519	564	928	578
Охотское море	1159	1022	793	334
Японское море	381	516	412	429
СЗТО	597	518	643	871

В течение всего периода (более 30 лет) экосистемного изучения биологических ресурсов дальневосточных вод в ТИНРО-центре по стандартной методике формировалась база данных сетного зоопланктона. Уже к 2013 г. она включала информацию 25512 планктонных станций, взятых в 235 экспедициях ТИНРО-центра (Волвенко, 2016, 2017). Ранее (Шунтов, 2016) уже приводились сделанные по ней генерализованные карты количественного распределения зоопланктона (мг/м³) в дальневосточных морях и сопредельных водах Северной Пацифики — крупной, средней и мелкой размерных фракций и всего зоопланктона в 1984–2011 гг., а также для периодов 1984–1990, 1991–1995, 1996–2005 и 2006–2011 гг. Аналогичные схемы в этой монографии представлены для копепод, эвфаузиид, амфипод, крылоногих моллюсков, щетинкочелюстных и желетельных. Плотность концентраций (средние за все сезоны) при этом давалась по одноградусным трапециям, а в таблицах приводились оценки и по сезонам.

С включением в обобщение данных еще двух лет, а также значительного количества станций из смежных районов (главным образом из американской части Берингова моря и открытых вод северо-западной части Тихого океана), общая картина (рис. 1) распределения концентраций зоопланктона в эпипелагиали (на акватории около 7 млн км²) принципиально не изменилась, но панорамно стала более наглядной для межрегиональных сравнений.

В табл. 3 приводятся некоторые количественные показатели зоопланктона в целом при использовании данных всех указанных выше 25512 станций.

Таблица 3

Среднегодовое количество концентраций и суммарная абсолютная биомасса зоопланктона в эпипелагиали дальневосточных морей и Северной Пацифики (Волвенко, 2017)

Table 3

Mean annual abundance and biomass of zooplankton in the epipelagic layer of the Far Eastern Seas and North Pacific (from: Волвенко, 2017)

Район	Обследованная площадь, тыс. км ²	Относительная численность, тыс. экз./м ³	Относительная биомасса, г/м ³	Абсолютная биомасса, млн т
Берингово море	1810,6	4,386	1,079	341,696
Охотское море	1507,7	3,695	0,821	203,607
Японское море	569,8	6,842	0,626	73,901
СЗТО	2904,3	3,399	0,800	893,960

Общий запас (около 1,5 млрд т) в данном случае оказался несколько ниже упомянутых выше оценок (около 2 млрд т) для теплого периода года в 1980-е и в начале 1990-х гг. Имеются различия и в ранжировании водоемов по концентрациям планктона. Заметно более высокой оказалась его биомасса (1,079 г/м³) в Беринговом море по сравнению с Охотским и СЗТО. Напротив, по концентрациям (6,842 тыс. экз./м³) выделяется Японское море. Это связано с обилием здесь мелких южных видов (особенно в теплое время года). Несколько повышенная плотность концентраций (4,386 мг/м³) в Беринговом море также обусловлена наличием на обширном северо-восточном шельфе массовых мелких видов.

Отличающееся от прежних оценок приведенное в табл. 3 ранжирование районов по биомассам требует дополнительного анализа, в первую очередь — учета сезонных различий. Из данных табл. 4 видно, что по среднегодовым данным летом и осенью на первом месте остается Берингово море, хотя находящееся на втором месте Охотское море отличается от него незначительно. По рассматриваемому показателю Охотское море на первом месте оказывается только зимой. Но весной это море уступает всем районам, что, скорее всего, связано с поздним освобождением его от обширного ледового покрова. Последнее место Японского моря в наиболее показательные теплые сезоны логично объяснить пониженным биогенным фоном его вод, что отражается на продуцировании фитопланктона (Шунтов, 2001). В целом более низкие летом и осенью концентрации зоопланктона в СЗТО по сравнению с Охотским и Беринговым морями, несмотря на близость зоны Субарктического фронта, в основном результат

Таблица 4

Среднегодовое количество сезонной плотности концентраций зоопланктона в эпипелагиали дальневосточных морей и Северной Пацифики, г/м³

Table 4

Mean abundance of zooplankton in the epipelagic layer of the Far Eastern Seas and North Pacific, by seasons, g/m³

Район	Лето	Осень	Зима	Весна
Берингово море	1,191	0,977	0,347	1,050
Охотское море	1,126	0,878	0,617	0,808
Японское море	0,528	0,477	0,433	0,862
СЗТО	0,876	0,616	0,516	1,082

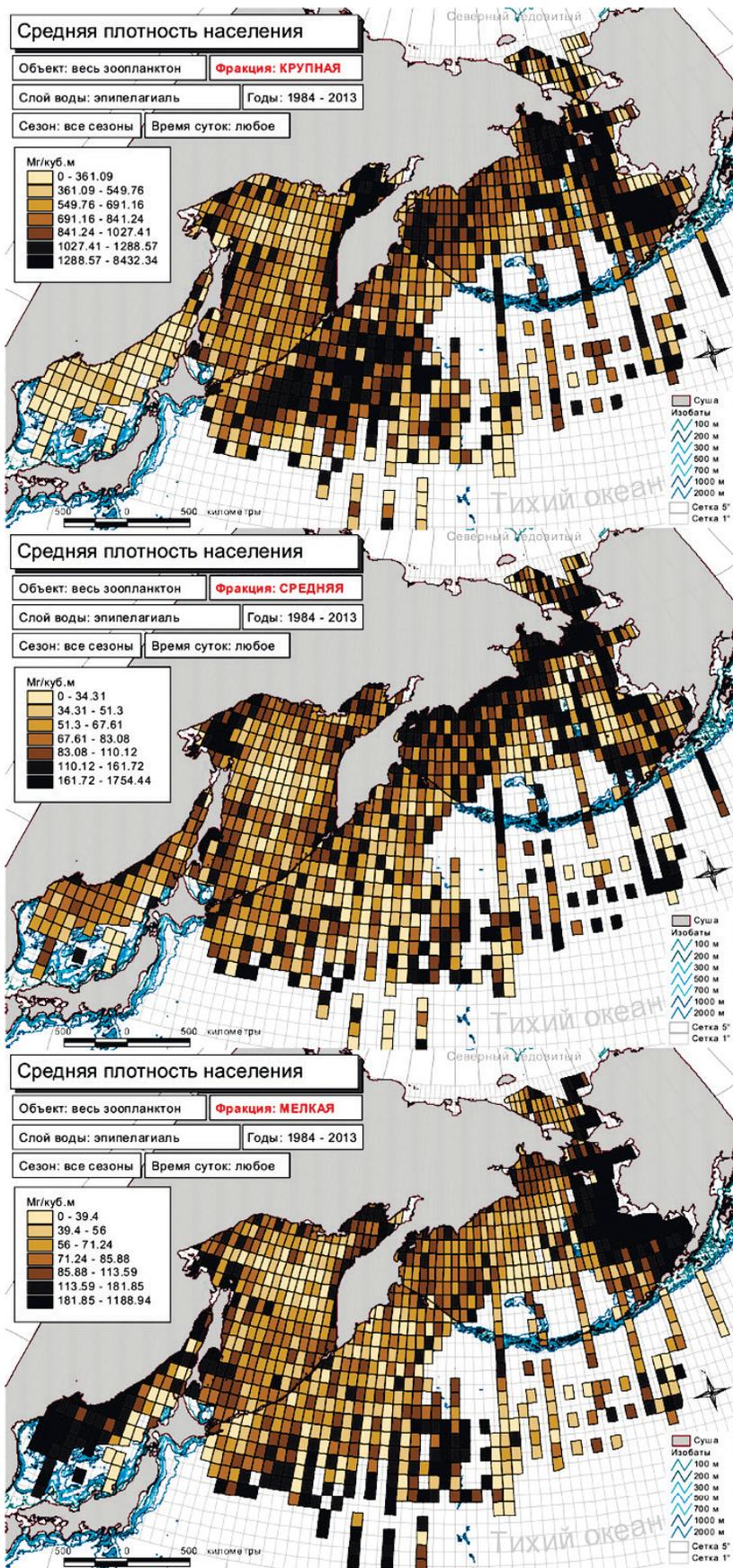


Рис. 1. Пространственное распределение биомассы ($\text{мг}/\text{м}^3$) зоопланктона мелкой (1,6–1,2 мм), средней (1,2–3,2 мм) и крупной ($> 3,2$ мм) размерных фракций по усредненным данным в период 1984–2013 гг. (Волвенко, 2016)

Fig. 1. Spatial distribution of biomass (mg/m^3) for the small-sized (1.6–1.2 mm: bottom panel), medium-sized (1.2–3.2 mm: central panel) and large-sized (> 3.2 mm: top panel) fractions of zooplankton (averaged data for 1984–2013, from: Волвенко, 2016)

преобладания здесь открытых океанических акваторий над акваториями шельфа и свала глубин. Эти различия подтверждают давно известную закономерность, что концентрации зоопланктона (и фитопланктона) по окраинам океана чаще всего выше, чем на значительном удалении от свала глубин.

В Беринговом и Охотском морях, занимающих более северные широты, максимальные запасы (млн т) зоопланктона бывают летом, в Японском море и СЗТО — весной (табл. 5). В северных морях это связано с некоторым запаздыванием весенних процессов в планктонных сообществах. Такая же ситуация наблюдается в северных частях Японского моря и СЗТО. Но южные части двух последних районов простираются на юг до 40° с.ш., т.е. захватывают северную часть зоны Субарктического фронта, где весна начинается раньше и зимнее обеднение зоопланктона в эпипелагиали не бывает таким контрастным, как в северобореальных районах. Данные обстоятельства важны для понимания сезонных циклов (размножения, миграций и нагула) представителей нектона, совершающих протяженные миграции с юга на север и обратно.

Таблица 5

Среднемноголетние сезонные запасы (млн т) зоопланктона и в скобках их весовые доли (%) в эпипелагиали дальневосточных морей и Северной Пацифики

Table 5

Mean stock (10⁶ ton) of zooplankton in the Far Eastern Seas and North Pacific, by seasons. In parentheses: percentage of the stock in the epipelagic layer

Район	Лето	Осень	Зима	Весна
Берингово море	377,1 (22,2)	309,3 (24,3)	109,7 (12,3)	332,5 (18,0)
Охотское море	279,2 (16,5)	217,7 (17,1)	153,1 (17,2)	200,3 (10,9)
Японское море	62,3 (3,7)	56,2 (4,4)	51,1 (5,7)	101,7 (5,5)
СЗТО	978,5 (57,6)	688,8 (54,2)	576,4 (64,8)	1208,9 (65,6)
Всего	1697,1 (100,0)	1272,0 (100,0)	890,3 (100,0)	1843,4 (100,0)

Определенный отпечаток на количественное распределение зоопланктона в целом накладывают межрегиональные различия в распределении мелкого, среднего и крупного планктона (рис. 1). Более высокими биомассами мелкого планктона выделяются Японское море и обширное мелководье восточной части Берингова моря. Выше уже отмечалось, что в Японском море это во многом связано с многочисленностью мелких южных видов, тем более что на теплое время года здесь в базе данных пришлось большая часть выполненных станций. Также отмечалось, что обилие мелкого планктона в восточной части Берингов моря является результатом обширности шельфа и более мягкого гидрологического режима по сравнению с западной частью моря.

С другой стороны, крупного планктона в Японском море сравнительно немного, что выражается пониженным уровнем его суммарной биомассы. По осредненным данным относительно низким уровнем биомассы крупного планктона по сравнению с Беринговым морем и СЗТО неожиданно выделяется и Охотское море (рис. 1). В какой-то степени это может быть связано с тем, что в Охотском море в отличие от Берингова помимо теплого времени много съемок выполнялось в зимний и ранневесенний периоды, когда количество планктона в эпипелагиали существенно снижается. Кроме того, важно и то, что в Охотском море на обилии макропланктона в эпипелагиали сказываются его суточные вертикальные миграции (рис. 2). На различие морей в этом смысле обращалось внимание и раньше (Шунтов и др., 2007). Правда, при этом подчеркивалось, что в целом нет четких различий в дневных и ночных уловах мелкой фракции зоопланктона, хотя в Охотском море более высокие биомассы чаще наблюдались в светлое время суток. Более высокие биомассы средней фракции чаще отмечались в ночное время, особенно в Охотском море. А у слагающей основу общих биомасс зоопланктона крупной фракции наблюдались наибольшие региональные различия (табл. 6 и 7). В Беринговом море они чаще были выше днем или мало различались в светлое и темное время суток. В Тихом океане ситуации дневного и ночного преобладания биомасс находились, как и в Беринговом море, примерно в равных соотношениях. В Охотском

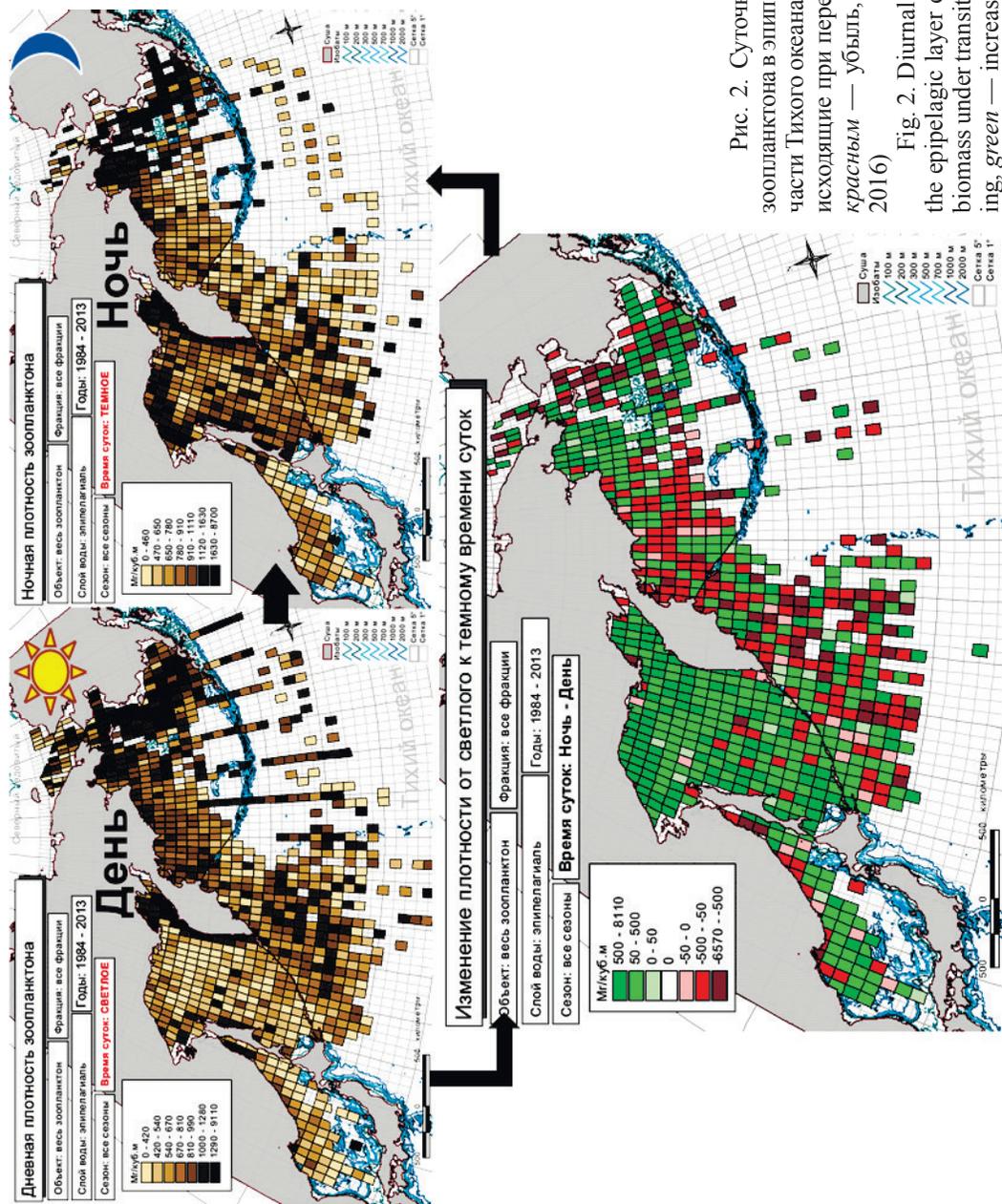


Рис. 2. Суточная динамика суммарной биомассы (мг/м³) зоопланктона в эпипелагиали дальневосточных морей и северной части Тихого океана. На нижней карте показаны изменения, происходящие при переходе от светлого к темному времени суток: **красным** — убыль, **зеленым** — прирост биомассы (Волвенко, 2016)

Fig. 2. Diurnal dynamics of zooplankton biomass (mg/m³) in the epipelagic layer of the North Pacific. Bottom panel: change of biomass under transition from the light to dark time (**red** — decreasing, **green** — increasing)

Таблица 6

Средняя биомасса макропланктона в эпипелагиали в различные периоды в Охотском и западной части Берингова моря (Шунтов и др., 2007), мг/м³

Table 6

Mean macroplankton biomass in the epipelagic layer of the Okhotsk Sea and western Bering Sea, by long-term periods (from: Шунтов и др., 2007), mg/m³

Состав планктона		1984–1990 гг.	1991–1995 гг.	1996–2006 гг.	1984–1990 гг.	1991–1995 гг.	1996–2006 гг.	1984–1990 гг.	1991–1995 гг.	1996–2006 гг.
		Внутренний шельф			Внешний шельф			Глубоководные районы		
<i>Берингово море</i>										
Крупная фракция	День	657	912	759	749	862	898	565	677	821
	Ночь	831	397	1006	806	708	901	519	564	928
Copepoda	День	227,1	558,8	297,0	416,8	505,7	486,8	352,4	260,3	455,5
	Ночь	215,2	125,8	278,8	285,5	331,6	351,1	195,7	122,2	471,5
Euphausiacea	День	90,9	45,8	50,3	59,5	55,0	72,4	6,2	43,9	39,7
	Ночь	274,7	98,7	121,9	194,2	114,9	155,4	60,9	90,8	83,1
Amphipoda	День	51,8	14,5	116,2	18,6	38,6	23,7	6,1	21,3	8,3
	Ночь	86,1	8,6	192,9	25,4	22,9	60,0	26,4	26,1	22,1
Chaetognatha	День	241,2	270,3	201,9	222,0	234,5	275,4	185,7	328,5	276,8
	Ночь	215,0	141,1	160,0	278,2	217,9	303,8	219,4	302,7	284,4
<i>Охотское море</i>										
Крупная фракция	День	630	474	557	663	491	715	601	434	538
	Ночь	1261	1525	1218	1055	812	1139	1159	1022	793
Copepoda	День	338,3	84,4	153,9	435,1	213,3	247,8	380,6	209,9	259,9
	Ночь	411,8	138,3	210,7	520,6	212,1	400,9	595,8	323,9	352,5
Euphausiacea	День	55,3	138,4	139,2	33,0	72,2	76,4	16,8	35,2	41,0
	Ночь	485,6	993,9	721,3	249,3	352,8	444,8	207,0	373,9	258,3
Amphipoda	День	42,1	41,0	24,5	14,7	22,5	9,3	15,9	17,5	12,1
	Ночь	75,1	98,0	46,5	48,2	57,6	23,6	57,9	82,5	34,3
Chaetognatha	День	184,5	199,6	217,4	174,1	160,1	299,5	181,6	163,4	209,8
	Ночь	230,8	261,4	217,1	206,8	155,8	242,6	289,7	211,1	129,3

Таблица 7

Средняя биомасса макропланктона в эпипелагиали в различные многолетние периоды в северо-западной части Тихого океана (Шунтов и др., 2007), мг/м³

Table 7

Mean macroplankton biomass in the epipelagic layer of the North-West Pacific, by long-term periods (from: Шунтов и др., 2007), mg/m³

Состав планктона		1984–1990 гг.	1991–1995 гг.	1996–2006 гг.	1984–1990 гг.	1991–1995 гг.	1996–2006 гг.
		Внешний шельф			Глубоководные районы		
Крупная фракция	День	706,6	420,0	491,0	460,2	600,9	1187,0
	Ночь	446,9	899,0	551,0	597,4	518,6	643,0
Copepoda	День	277,8	98,2	246,5	142,9	243,4	883,5
	Ночь	103,5	226,5	311,9	101,9	123,4	370,3
Euphausiacea	День	23,1	131,6	82,1	41,6	50,3	41,0
	Ночь	69,0	198,3	105,1	171,4	108,4	46,0
Amphipoda	День	124,3	26,4	7,4	17,8	19,4	16,8
	Ночь	25,3	48,7	22,2	58,6	23,9	9,3
Chaetognatha	День	273,2	152,5	129,7	218,8	270,5	202,2
	Ночь	230,2	399,0	94,7	230,9	236,1	161,3

море во все периоды ночные концентрации макропланктона были значительно выше дневных. По-видимому, суточная динамика концентраций крупного планктона (и общая биомасса всех фракций) в эпипелагиали субарктической части Японского моря аналогична охотоморской (рис. 2), но здесь на отдельных участках в разные сезоны и годы эта тенденция нарушается, т.е. более высокие биомассы бывают в дневное время, к тому же кроме мелкого планктона это наблюдается у щетинкочелюстных и копепоид из крупной фракции (Долганова, 1998, 2010, 2013).

Описанная картина региональных различий в суточной динамике зоопланктона несколько проясняется в результате анализа данных по таксономическим группам, формирующим основную часть биомассы крупной фракции зоопланктона (табл. 6, 7). В Беринговом море по осредненным данным эвфаузииды всегда более многочисленны в темное время. Это за некоторыми исключениями характерно и для гиперриид. Но эти две группы здесь даже по суммарной биомассе уступают и копеподам, и щетинкочелюстным, у которых более высокие биомассы в эпипелагиали чаще бывают в дневное время. В итоге это отражается и на общих биомассах планктона (см. табл. 6).

В Тихом океане в целом наблюдается аналогичная картина. Эвфаузииды и гиперрииды, совершающие значительные миграции, в сумме также уступают копеподам и щетинкочелюстным, более высокие биомассы которых в эпипелагиали чаще отмечаются в дневное время (табл. 7). В Охотском море все 4 самых массовых вида более многочисленны в эпипелагиали в ночное время, и только сагитты иногда в этом смысле представляют исключение (см. табл. 6). Кроме того, в общей биомассе крупного планктона в этом море значительно выше доля эвфаузиид, для которых характерен наиболее значительный размах вертикальных миграций.

Приведенные данные наглядно показывают, почему Охотское море по суточной динамике макропланктона и общей биомассы зоопланктона контрастно отличается от других районов, но в то же время это не объясняет, в связи с чем формируются отмеченные региональные особенности в поведении одних и тех же видов и групп планктонов.

На нижней карте рис. 2, построенной с использованием среднесезонных данных за все сезоны, видно, что в каждом регионе на преобладающем цветовом фоне одноградусных трапеций выделяются отдельные трапеции или их группы другого цвета, т.е. отражающие другие тенденции в суточной динамике биомасс. Дислокации преобладания трапеций красного или зеленого цветов в летний (рис. 3) и осенний (рис. 4) сезоны в общем имеют сходство между собой, а также со среднегодовой картиной (см. рис. 2). Это несомненно может свидетельствовать о наличии неких общих закономерностей или тенденций.

На рис. 2–4 хорошо заметно, что в Охотском и Японском морях преобладает зеленый цвет, означающий возрастание плотности концентраций зоопланктона от светлого к темному времени суток. Почти аналогичная ситуация наблюдается и в водах мелководной северо-восточной половины Берингова моря. С другой стороны, в СЗТО и глубоководной половине Берингова моря преобладает красный цвет, показывающий снижение концентраций от светлого к темному времени. Таким образом, обозначаются две группы макрорайонов, в каждой из которых просматриваются черты однотипной суточной динамики концентраций зоопланктона в эпипелагиали. Объединяющим началом глубоководной части Берингова моря с океаном является хорошо выраженный водообмен через многочисленные проливы Командорско-Алеутской гряды. Не случайно в связи с этим Берингово море иногда рассматривается как большой открытый залив Северной Пацифики, все подрайоны которой объединяет Северотихоокеанский макрокруговорот. Хотя правильнее говорить в этом смысле только о глубоководной части моря. В таком контексте вторая группа регионов — это внутреннее Японское и Охотское моря и северная мелководная часть Берингова моря, имеющие относительно ограниченный водообмен с океаном.

В то же время очевидно, что обобщенные среднесезонные структурные соотношения видов и групп и количественные (концентрация и абсолютная биомасса) показатели зоопланктона в пределах конкретных трапеций не являются естественными

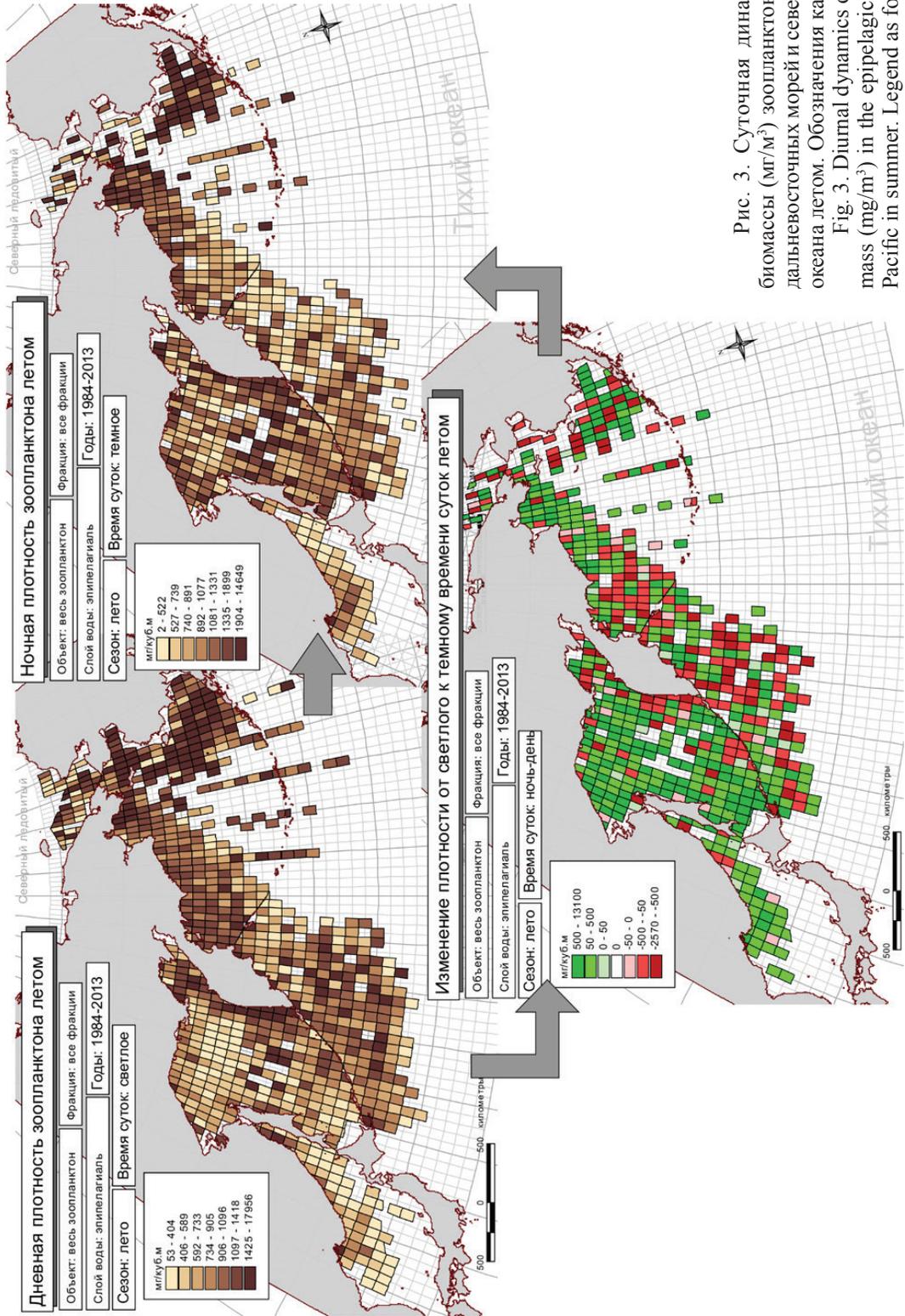


Рис. 3. Суточная динамика суммарной биомассы (мг/м³) зоопланктона в эпипелагиали дальневосточных морей и северной части Тихого океана летом. Обозначения как на рис. 2

Fig. 3. Diurnal dynamics of zooplankton biomass (mg/m³) in the epipelagic layer of the North Pacific in summer. Legend as for Fig. 2

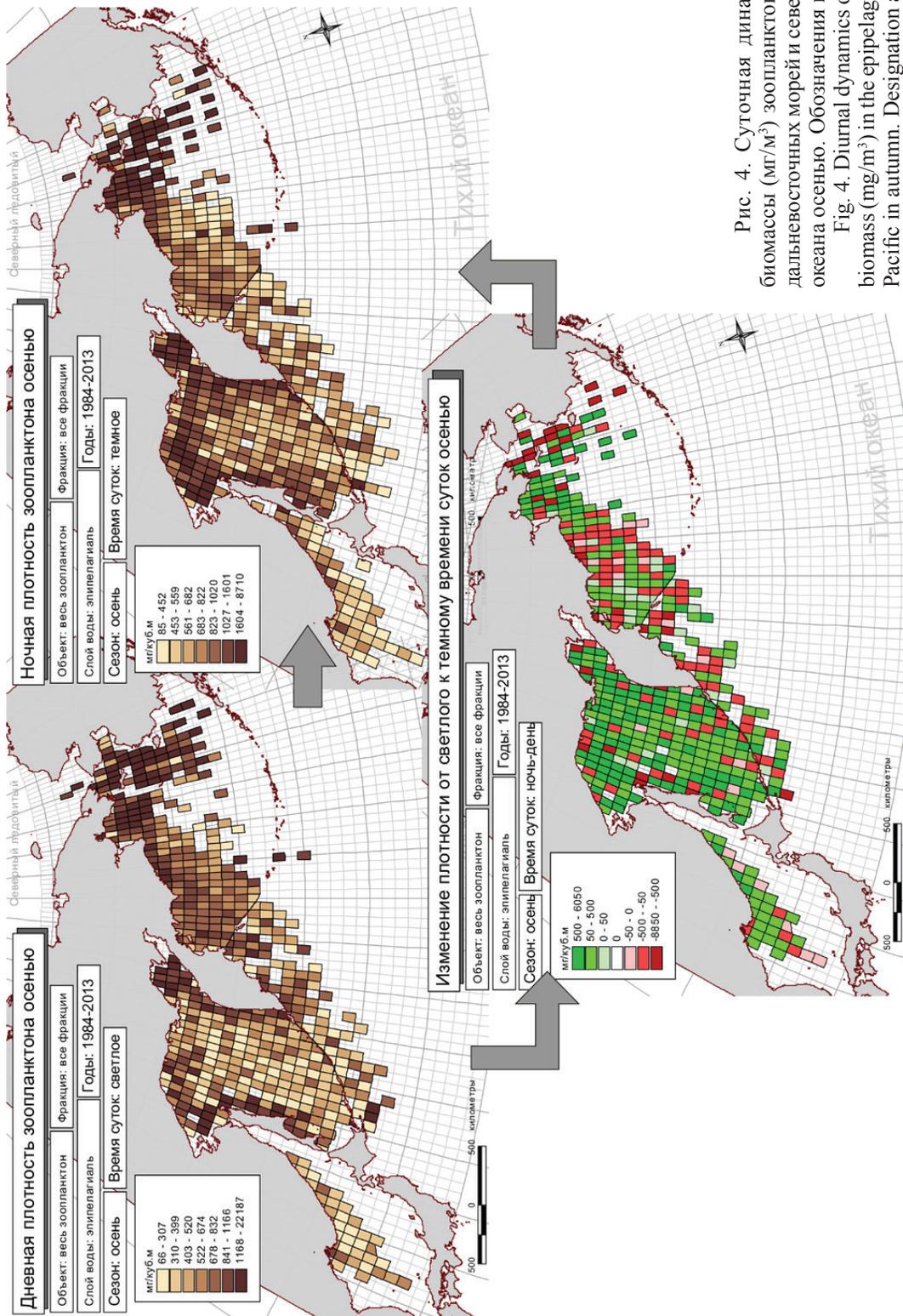


Рис. 4. Суточная динамика суммарной биомассы (мг/м³) зоопланктона в эпипелагиали дальневосточных морей и северной части Тихого океана осенью. Обозначения как на рис. 2

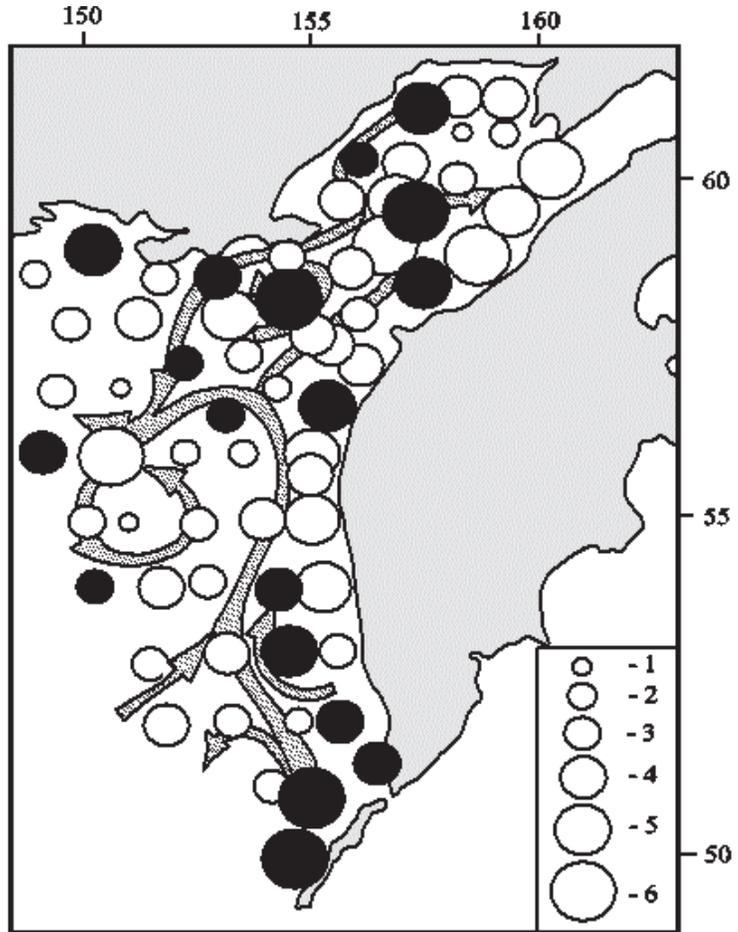
Fig. 4. Diurnal dynamics of total zooplankton biomass (mg/m³) in the epipelagic zone of the North Pacific in autumn. Designation as in Fig. 2

локальностями. Это результат случайных комбинаций проб из разных сезонов и лет с неодинаковыми соотношениями в них размерных и таксономических групп гидробионтов. Их конкретные представители могут иметь в одно и то же время различные биологические и физиологические состояния с соответствующими потребностями, характерными для этапов сезонных и онтогенетических циклов. В этом смысле не так редки случаи, когда вертикальные суточные миграции сильно отличаются от среднеемноголетней картины в конкретном регионе. Так, по А.Ф. Волкову (2013) увеличение днем концентраций макропланктона (в том числе эвфаузиид и копепод) в верхних слоях присахалинских вод может быть обусловлено потребностью гидробионтов находиться в ультрафиолетовой зоне.

Ситуация, во многом отличающаяся от среднеемноголетней картины, была отмечена и в западнокамчатских водах в начале лета (июнь — начало июля) 1995 г. (рис. 5). Комплексная съемка в данном случае пришлось на маловетренную солнечную погоду и период белых ночей. Дневные обловы планктона в эпипелагиали не отличались от ночных, значительная часть планктона находилась в световой зоне. К верхней эпипелагиали тяготела часть пелагических планктоноядных видов, в частности минтай *Theragra chalcogramma* и сельдь *Clupea pallasii*. При штилевой погоде попадались «лежащие» на поверхности моря крупные желтоперые камбалы *Limanda aspera* (Шунтов и др., 1998). Их, конечно, привлекала к поверхности не пища, а, по-видимому, как и для планктона, возможность погреться и принять «солнечные ванны».

Рис. 5. Количественное распределение макропланктона в эпипелагиали (0–200 м) северо-восточной части Охотского моря в июне-июле 1995 г.: 1 — < 100, 2 — 100–200, 3 — 200–500, 4 — 500–1000, 5 — 1000–2000, 6 — > 2000 мг/м³; стрелки — генерализованная схема течений; светлые кружки — дневные ловы, темные — ночные (Шунтов и др., 1998)

Fig. 5. Quantitative distribution of macroplankton in epipelagial zone (0–200 m) of the North-Eastern part of the Okhotsk sea in June-July 1995: 1 — < 100, 2 — 100–200, 3 — 200–500, 4 — 500–1000, 5 — 1000–2000, 6 — > 2000 mg/m³; arrows — generalized diagram of currents; open circles — day, dark — night catches (Шунтов и др., 1998)



Возвращаясь к вопросу о влиянии на среднеемноголетние количественные оценки планктона соотношения данных за разные годы и сезоны или станций, выполненных в темное и светлое время суток, к изложенному выше следует добавить, что в табл. 3 не включены данные по Чукотскому морю, где биомасса зоопланктона оказалась выше,

чем во всех дальневосточных морях и СЗТО — 1,153 г/м³ (Волвенко, 2017). Но в этом море исследования ТИНРО-центра проводились только в конце августа — начале сентября, т.е. во время наибольшего развития зоопланктона. В 2000-е гг. в части моря, прилегающей к Чукотскому полуострову, средняя биомасса всего зоопланктона в разные годы находилась в пределах 660,8–2347,8 мг/м³, а макропланктона — 402,4–2087,7 мг/м³ (Слабинский, Фигуркин, 2014). Несомненно, что среднегодовые биомассы при наличии данных за другие сезоны здесь были бы значительно более низкими.

Очевидно, что среднегодовые многолетние данные по численности и биомассам зоопланктона при межрегиональных сравнениях могут быть достоверными и полностью соответствовать реальной картине только при условии методической сопоставимости исходных данных. Учитывая обширность рассматриваемых акваторий, их ландшафтную и биотопическую неоднородность, выполнение данных условий практически невозможно. Более правдоподобными бывают сравнения, когда сопоставляются данные по конкретным годам, сезонам, зонам, биотопам и биостатистическим районам. Выше уже упоминалось, что при анализе многолетней динамики кормовой базы тихоокеанских лососей в открытых водах разных макрорайонов сопоставлялись биомассы макропланктона по 4 периодам в основной период нагула, включающий летний и осенний сезоны (см. табл. 2). Очевидно, что в 1980-е и первой половине 1990-х гг. по обилию макропланктона заметно выделялось Охотское море. Однако со второй половины 1990-х и в первой декаде 2000-х гг. в Беринговом море биомассы макропланктона были выше. Видно также, что просматривается противофазность в динамике биомасс в Охотском море и в Тихом океане.

Сезонная и межгодовая динамика в планктонных сообществах, как видно из приведенных выше данных, — процесс сложный и не совсем понятный. Поэтому в большом количестве современных публикаций при анализе состава и структуры сообществ, а также тенденций в количественном развитии планктона дальневосточных вод данные рядов наблюдений и новая информация, получаемая в экспедициях ТИНРО-центра, представляются с учетом сезонности, межгодовой динамики и биотопической (также ландшафтной) подразделенности (Волвенко, 2015а–в). Предыдущие этапы исследований планктологов с таким контекстом частично включались и в монографические обобщения, которые цитировались выше. Структура современной базы данных (Волвенко, 2016) дает возможность в деталях рассмотреть сезонную и многолетнюю динамику биомассы зоопланктона (рис. 6, 7)* путем сравнения ситуации в одноградусных трапециях.

От зимы к весне почти повсеместно происходит прирост биомасс (рис. 6). Только на ледовитом севере Охотского моря, по-видимому, происходит некоторое запаздывание весенних процессов. От весны к лету в Японском море и Тихом океане уменьшение биомасс происходит несколько чаще (на большей части акватории), чем прирост. Но в Охотском и Беринговом морях за исключением некоторых участков чаще наблюдается прирост. От лета к осени почти везде происходит уменьшение биомасс, хотя на отдельных участках морей биомассы увеличиваются.

На рис. 7 аналогичным способом сопоставлены средние биомассы в разные периоды лет. От 1980–1990 к 1991–1995 гг. в Охотском и Японском морях биомассы уменьшились, а в Беринговом море и особенно в Тихом океане увеличились. От 1991–1995 к 1996–2005 гг. в Охотском и Японском морях и частично в прикурильских водах продолжалось уменьшение биомасс, а в Беринговом море и прикамчатских океанических водах, напротив, увеличение. От 1996–2005 к 2006–2013 гг. на шельфе Охотского и Берингова морей происходил прирост биомасс, а в глубоководных районах — уменьшение, в Японском море и океанических водах — в основном прирост.

* На рис. 6 и 7 видно, как неравномерно охватывались в разные сезоны и периоды и моря, и северная часть Тихого океана. Это связывалось исключительно с возможностями (мониторинг проводил только один институт — ТИНРО-центр), а не с методическими ошибками.

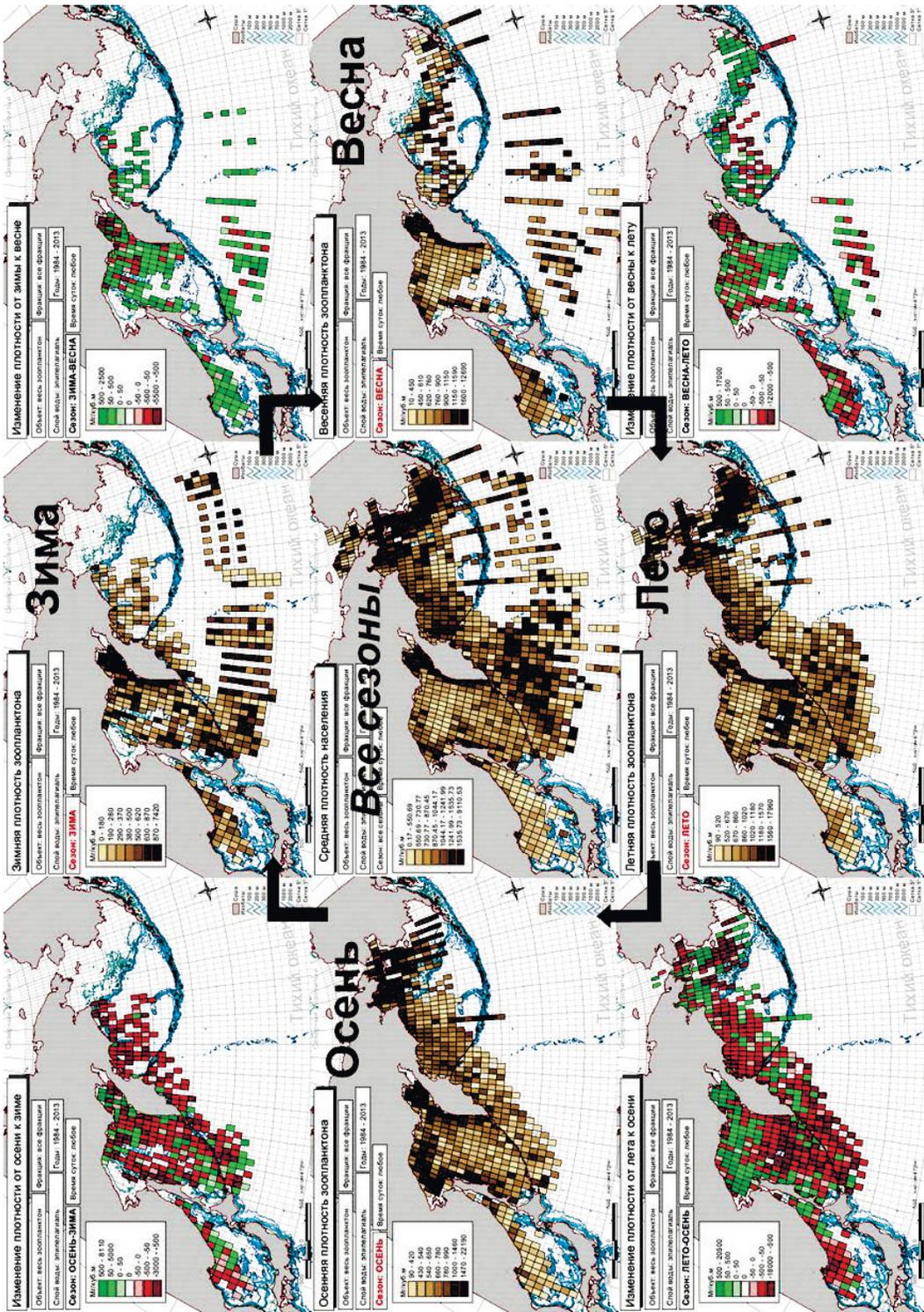


Рис. 6. Сезонная динамика суммарной биомассы зоопланктона (мг/м³) в эпипелагиали Северной Пацифики. На угловых картах показаны межсезонные изменения: *красным* — убыль, *зеленым* — прирост биомассы (Волвенко, 2016)

Fig. 6. Seasonal dynamics of total zooplankton biomass (mg/m³) in the epipelagic zone of the North Pacific. Corner inserts shows interseasonal change of the biomass: *red* — decreasing, *green* — increasing (Волвенко, 2016)

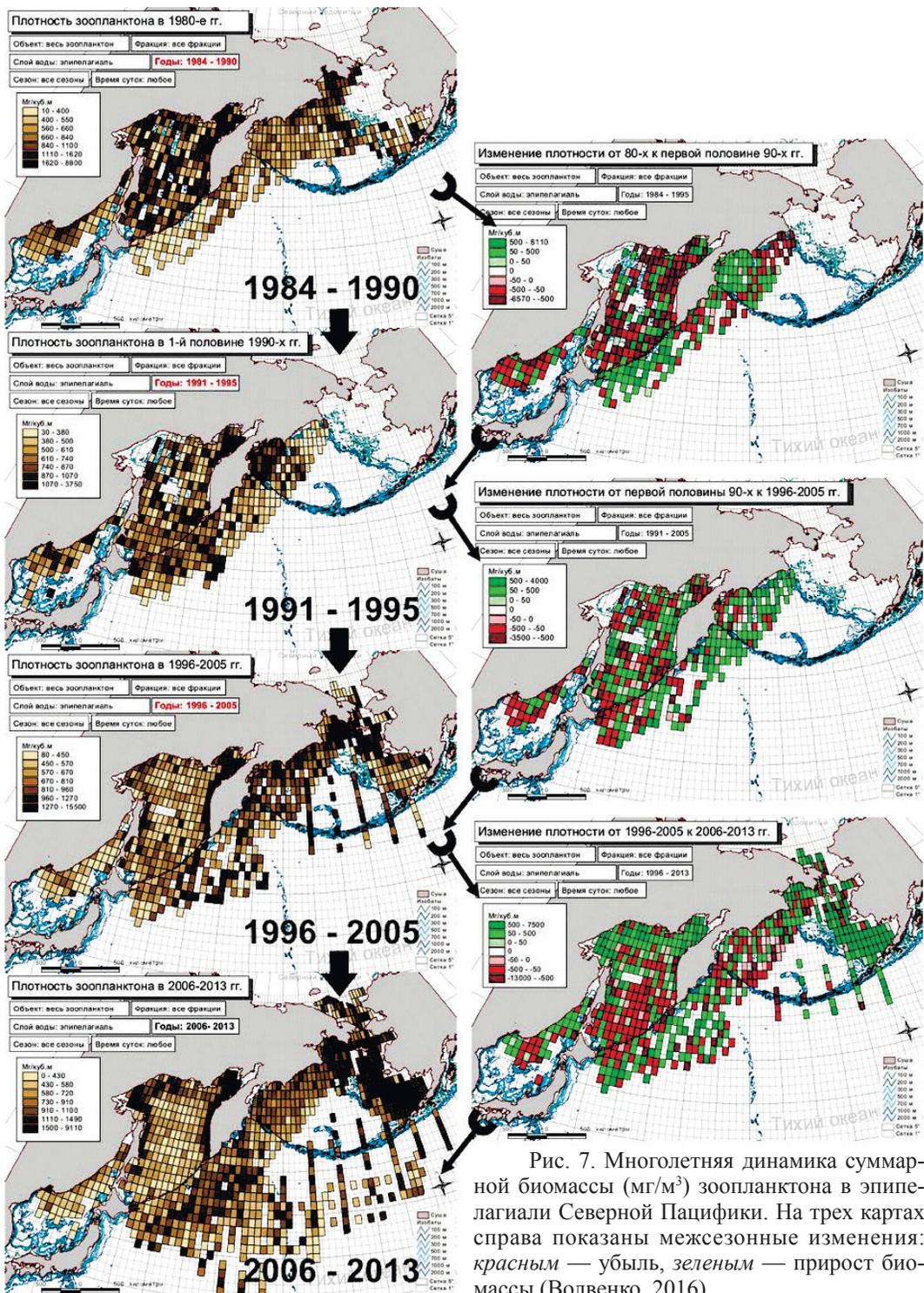


Рис. 7. Многолетняя динамика суммарной биомассы (mg/m^3) зоопланктона в эпипелагиали Северной Пацифики. На трех картах справа показаны межсезонные изменения: красным — убыль, зеленым — прирост биомассы (Волвенко, 2016)

Fig. 7. Long-term dynamics of total zooplankton biomass (mg/m^3) in the epipelagic layer of the North Pacific. Right inserts shows interdecadal change of the biomass: red — decreasing, green — increasing (Волвенко, 2016)

В самых общих чертах значительная часть тенденций, показанных на рис. 7, перекликается с динамикой биомассы в табл. 2. Однако полного соответствия в данном случае быть не может, так как биомассы в таблице относятся только к макропланктону глубоководных районов, при этом только к летнему и осеннему периодам.

Следует еще раз напомнить, что планктон в любой трапедии не является сколько-нибудь самовоспроизводящейся единицей. Его биомассы в конкретных трапедиях — результат не только воспроизводства и роста, но также перераспределения течениями. Поэтому в части их может преобладать планктон, привнесенный извне. В этом процессе, несомненно, имеет большое значение фактор случайности. И все же по соотношению на рисунках в крупных районах красных и зеленых трапедий представляется возможным отмечать некоторые тенденции в динамике биомасс зоопланктона.

Краткий экскурс на тему количественных исследований зоопланктона дальневосточных морей и Северной Пацифики ТИНРО-центром в течение последних 30 лет позволяет сделать некоторые новые выводы о масштабах запасов и особенностях динамики обилия этого важнейшего компонента гидробиоценозов, формирующего вместе с фитопланктоном и простейшими основу кормовой базы нектона и бентоса. Созданная в ТИНРО-центре в результате работы большого количества экспедиций солидная база данных по планктону является уникальным явлением потому, что, во-первых, объем информации в ней абсолютно превосходит весь собранный за предыдущий многолетний период исследований, а во-вторых, в предвидимом будущем повторить такой объем исследований будет невозможно из-за объективного сокращения экспедиционных работ, а также ослабления кадрового состава планктологов. При всех обстоятельствах данные этой базы в будущем станут исходным уровнем для сравнения и оценок происходящих перестроек и изменений в биоте дальневосточных вод.

В методическом плане для дальнейших исследований особое значение имеет вывод о том, что о составе и количественном развитии планктона в любом море или макрорайоне океана, и тем более в дальневосточном бассейне в целом, невозможно судить по данным локальных полигонов и отдельных разрезов. Это связано с большой неравномерностью пространственного распределения планктона, зависящего от меняющегося океанологического, биотопического и ландшафтного фона. Данные обстоятельства могут быть преодолены только выполнением макросъемок, охватывающих большие акватории.

Принципиальный вывод о более высокой, чем полагали прежде, био- и рыбопродуктивности дальневосточных вод, который был сделан еще в конце 1980-х гг., имел большое ориентирующее значение для развития рыболовства, а позднее и для пастбищного лососеводства. Дальнейшими исследованиями эти заключения были подтверждены. В этом контексте был получен еще один важный результат при количественных исследованиях зоопланктона. В конкретных районах и морях плотность его концентраций и запасов может изменяться в межгодовом плане в 2 и даже 3 раза. Но в дальневосточном бассейне в целом эти различия относительно невелики, так как уменьшение количества зоопланктона в одних районах компенсируется его ростом в других. Существенно и другое: даже при высокой численности нектона (потребителя планктона) за весь рассматриваемый период не отмечалось жесткой конкуренции за пищу, что свидетельствует о ее достаточности. Этот вывод не касается личинок и мальков нектонных, нектобентосных и бентосных видов, кормовой базой которых служат фитопланктон, микрозоопланктон и бактерии, количественные и продукционные характеристики которых слабо изучены.

Приведенные в настоящей статье количественные оценки зоопланктона относятся к концентрациям и суммарным биомассам всего зоопланктона и его крупной фракции. Новая база планктонных данных позволяет делать аналогичные оценки и сравнения по отдельным видам, стадиям их развития и размерным группам. Но и в этом случае, т.е. при описании видовых особенностей в количественном распределении, а также суточной, сезонной и межгодовой динамики, продвинуться дальше простой констатации оценок пока затруднительно и даже невозможно, поскольку экология большинства даже доминирующих видов зоопланктона почти не изучена. Это и создает основные трудности в раскрытии причинно-следственных связей и конкретных механизмов взаимодействия популяций и видов с окружающей средой, которую формируют различные биотические и абиотические факторы.

Список литературы

- Волвенко И.В.** Информационное обеспечение комплексных исследований водных биоресурсов северо-западной Пацифики. Часть 1. Концепция, предыстория, начало реализации // Тр. ВНИРО. — 2015а. — Т. 156. — С. 38–66.
- Волвенко И.В.** Информационное обеспечение комплексных исследований водных биоресурсов северо-западной Пацифики. Часть 2. Базы данных, базы знаний, автоматизированные рабочие места // Тр. ВНИРО. — 2015б. — Т. 157. — С. 71–99.
- Волвенко И.В.** Информационное обеспечение комплексных исследований водных биоресурсов северо-западной Пацифики. Часть 3. ГИС, атласы, справочники, новые перспективы // Тр. ВНИРО. — 2015в. — Т. 157. — С. 100–126.
- Волвенко И.В.** Первый опыт эксплуатации новой базы данных сетного зоопланктона дальневосточных морей и сопредельных вод Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 187. — С. 19–47.
- Волвенко И.В.** Сравнение дальневосточных морей и северной части Тихого океана по интегральным характеристикам сетного зоопланктона эпипелагиали // Изв. ТИНРО. — 2017. — Т. 188. — С. 37–53.
- Волков А.Ф.** Зоопланктон дальневосточных морей: состав сообществ, межгодовая динамика, значение в питании nekтона : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток, 1996. — 70 с.
- Волков А.Ф.** Методика сбора и обработки планктона и проб по питанию nekтона (пошаговые инструкции) // Изв. ТИНРО. — 2008а. — Т. 154. — С. 405–416.
- Волков А.Ф.** Интегральные схемы количественного распределения массовых видов зоопланктона дальневосточных морей и северо-западной части Тихого океана по среднеголетним данным (1984–2006 гг.) // Изв. ТИНРО. — 2008б. — Т. 154. — С. 135–143.
- Волков А.Ф.** Среднеголетние характеристики зоопланктона Охотского и Берингова морей и СЗТО (межгодовые и сезонные значения биомассы, доминирование) // Изв. ТИНРО. — 2008в. — Т. 152. — С. 253–270.
- Волков А.Ф.** Сезонная и многолетняя динамика в планктоне эпипелагиали присахалинских вод Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 174. — С. 170–186.
- Долганова Н.Т.** Вертикальное распределение планктона в Японском море в зимне-весенний период // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 123. — С. 122–149.
- Долганова Н.Т.** Зимний планктон российских вод Японского моря // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 172. — С. 161–180.
- Долганова Н.Т.** Состав, сезонная и межгодовая динамика планктона северо-западной части Японского моря // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 128. — С. 810–889.
- Слабинский А.М., Фигуркин А.Л.** Структура планктонного сообщества южной части Чукотского моря в летний период // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 178. — С. 135–147.
- Шунтов В.П.** Биология дальневосточных морей России. Т. 1 : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2001. — 580 с.
- Шунтов В.П.** Биология дальневосточных морей России. Т. 2 : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2016. — 604 с.
- Шунтов В.П.** Некоторые результаты экосистемного изучения биологических ресурсов дальневосточных морей в связи с задачами дальнейших исследований // Бюл. № 5 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2010. — С. 186–195.
- Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Дулепова Е.П.** Минтай в экосистемах дальневосточных морей : моногр. — Владивосток : ТИНРО, 1993. — 426 с.
- Шунтов В.П., Горбатенко К.М., Надточий В.В. и др.** Современное состояние эпипелагических сообществ северо-восточной части Охотского моря // Биол. моря. — 1998. — Т. 24, № 2. — С. 96–102.
- Шунтов В.П., Дулепова Е.П., Темных О.С. и др.** Глава 2. Состояние биологических ресурсов в связи с динамикой макроэкосистем в экономической зоне дальневосточных морей России // Динамика экосистем и современные проблемы сохранения биоресурсного потенциала морей России. — Владивосток : Дальнаука, 2007. — С. 75–176.
- Шунтов В.П., Темных О.С.** Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — Т. 1. — 481 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С.** Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011. — Т. 2. — 473 с.

Поступила в редакцию 10.10.17 г.

Принята в печать 23.10.17 г.