

УДК 574.583(265.54)

Н.Т. Долганова, В.В. Надточий*

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

СОСТАВ, СЕЗОННАЯ И МЕЖГОДОВАЯ ДИНАМИКА ЗООПЛАНКТОНА ЗАЛИВА ПЕТРА ВЕЛИКОГО (ЯПОНСКОЕ МОРЕ)

По материалам планктонных съемок 2002–2013 гг. в зал. Петра Великого обобщены сведения о видовом составе, численности и биомассе зоопланктона, его сезонной и межгодовой динамике в различных районах залива. Выявлено, что максимальная концентрация планктона повсеместно наблюдается в весенне-летний период (в среднем 1280 мг/м^3 — в 1,4 раза выше, чем в осенне-зимний период). Во все сезоны максимальная плотность и биомасса планктона отмечаются в неритической зоне — в среднем $53,17 \text{ тыс. экз./м}^3$ и 1370 мг/м^3 . По мере удаления от берега количество планктона постепенно уменьшается, характеризуясь минимальными значениями в глубоководной зоне — $3,43 \text{ тыс. экз./м}^3$ и 485 мг/м^3 . Общий запас зоопланктона в зал. Петра Великого составляет в среднем весной 428 тыс. т, летом — 636 тыс. т. По сравнению с началом 2000-х гг. количество планктона во всех ландшафтных зонах увеличилось в 1,2–2,5 раза, достигнув максимума в 2010–2012 гг. за счет постепенного роста численности главного биомассообразующего вида — *Pseudocalanus newmani*. Резкое снижение его численности в заливе в 2013 г. вызвало уменьшение общей биомассы планктона на 20 %. Флюктуации численности крупных океанических видов вызывают временное увеличение доли крупной фракции, но не оказывают существенного влияния на величину общей биомассы и запасов планктона.

Ключевые слова: массовые виды, пространственное распределение, численность, биомасса, запасы, сезонная и межгодовая изменчивость.

Dolganova N.T., Nadtochy V.V. Composition, seasonal and interannual dynamics of zooplankton in Peter the Great Bay (Japan Sea) // Izv. TINRO. — 2015. — Vol. 181. — P. 169–190.

Species structure, abundance and biomass of zooplankton, its seasonal and interannual dynamics are considered on the data of plankton surveys conducted in Peter the Great Bay in 2002–2013. All zooplankton species dwelling in the northwestern Japan Sea are presented in the fauna of Peter the Great Bay. Small-sized fraction of zooplankton prevails everywhere in the Bay (> 80 % of total number of animals). The zooplankton concentration in spring-summer (1280 mg/m^3 on average) is in 1.4 times higher than in fall-winter. Both abundance and biomass of zooplankton are higher in the neritic zone in all seasons: the mean annual values are $53.17 \text{ thousand ind./m}^3$ and 1370 mg/m^3 , respectively. The highest values are observed in the secondary bays, as the Amur Bay and Ussuri Bay (1455 mg/m^3 on average). The Amur Bay is distinguished by high abundance of meroplankton, as well, in particular

* Долганова Наталья Такеновна, кандидат биологических наук, заведующая сектором, e-mail: dolganova19@mail.ru; Надточий Виктория Васильевна, старший научный сотрудник, e-mail: nadtochy@tinro.ru.

Dolganova Natalia T., Ph.D., head of section, e-mail: dolganova@tinro.ru; Nadtochy Victoria V., senior researcher, e-mail: nadtochy@tinro.ru.

in its northern shallow area; its annual mean value is 3.65 thousand ind./m³ (twice higher than in the Ussuri Bay), the peaks are observed in summer and autumn. Abundance and biomass of zooplankton decrease gradually with the distance from the coast to the minimum values in the deep-water zone: 3.43 thousand ind./m³ and 485 mg/m³ on average, respectively. The total stock of zooplankton in Peter the Great Bay is estimated as 428 · 10³ t in spring and 636 · 10³ t in summer. Both seasonal and interannual dynamics of zooplankton abundance are more significant in the coastal areas, as the Amur and Ussuri Bays, where the changes are either similar (as in 2008, 2010–2013) or not (as in 2007, 2009). For example, low abundance of *P. newmani* but extremely high abundance of warm-water copepods (10 times higher than usually) and *Bivalvia* larvae were recorded in both bays in 2013. Fluctuations of large-sized oceanic species abundance have no essential impact on the total biomass of zooplankton in Peter the Great Bay. In general, the zooplankton abundance increased in 1.2–2.5 times during the decade, up to the maximum in 2010–2012, mainly because of *Pseudocalanus newmani* stock growth, but this species abundance decreased sharply in 2013 that caused 20 % reduction of the total zooplankton biomass.

Key words: zooplankton species, spatial distribution, zooplankton abundance, zooplankton biomass, zooplankton stock, seasonal variability, interannual variability.

Введение

Основные потоки вещества и энергии в морских экосистемах формируются планктонными сообществами — звеньями низших трофических уровней. Структурные компоненты планктонных сообществ — соотношение численности и биомассы видового, трофического и размерного состава — определяют функциональные (продукционные) характеристики. При этом биомасса является одной из важнейших экологических характеристик, так как поток энергии в сообществах водных организмов пропорционален их биомассе (Алимов, 1990).

Зоопланктон зал. Петра Великого отличается самыми высокими в Японском море значениями биомассы (Маркина, Чернявский, 1985; Долганова, 2010). Однако пространственное распределение общего количества зоопланктона и его массовых видов неоднородно: минимальные концентрации отмечаются в юго-западной части, максимальные — в Амурском заливе; в мелководных районах абсолютно доминирует мелкоразмерный планктон, в открытых водах — крупноразмерный (Долганова, 2010, 2013). В теплое время года ход сезонной динамики плотности зоопланктона, как правило, характеризуется двумя устойчивыми максимумами: в июне и сентябре-октябре (Надточий, 2012; Дегтярева, 2014). Предполагается, что межгодовая изменчивость обилия и соотношения массовых видов определяется в основном изменчивостью температурного режима, интенсивности речного стока и водообмена с открытыми водами (Кос, 1969; Бродский, 1981; Кун, Пущина, 1981; Надточий, Зуенко, 2000; Надточий и др., 2012).

Целью настоящей работы является современная оценка структурных компонентов планктонного сообщества: его видового состава, общего количества и пространственного распределения в зал. Петра Великого — и особенностей его сезонной и межгодовой динамики.

Материалы и методы

Материалом для работы послужили пробы зоопланктона, собранные по всей акватории зал. Петра Великого в различные сезоны 2002–2013 гг. на мотоботах и НИС в соответствии с Комплексной программой рыбохозяйственных исследований на Дальневосточном бассейне. Обловы планктона проводились большой сетью Джели (с площадью входного отверстия 0,1 м² и капроновым фильтрующим конусом с ячейей 0,168 мм). Большая часть проб собрана в дневное время (90 %) в пределах 200-метровой изобаты (табл. 1) totally от дна до поверхности: в Амурском заливе, Уссурийском заливе и других районах — соответственно по 32 %, 30 и 38 % проб. За пределами шельфа пробы отбирали в верхнем 200-метровом слое как в дневное (73 % проб), так

и в ночное (27 % проб) время. Всего собрано 2490 проб, большая их часть — в летнее время (табл. 1).

Таблица 1
Объем материала (кол-во собранных и обработанных проб), 2002–2013 гг.

Data description					
Ландшафтная зона	Весна (III декада марта — май)	Лето (июнь — I декада сент.)	Осень (II декада сент. — ноябрь)	Зима (декабрь)	Всего
Неритическая (2–10 м)	90	259	74	–	423
Внутренний шельф (11–50 м)	352	787	261	26	1426
Внешний шельф (51–200 м)	221	194	35	41	491
Глубоководная (220–3000 м)	112	28	5	5	150

Основной объем проб (94 %) обработан авторами, а часть проб из Уссурийского залива — м.н.с. В.А. Дегтяревой.

Обработка планктона проводилась в соответствии со стандартными методиками*, с применением методов фракционной обработки (МФ — мелкая фракция с животными менее 1,2 мм; СФ — средняя фракция (1,2–3,3 мм); КФ — крупная фракция с животными более 3,3 мм) и использованием поправочных коэффициентов (от 1 до 10 для разных планктеров, различающихся размерами и степенью подвижности) на уловистость сети Джеди (Волков, 2008). Концентрацию фитопланктона оценивали путем вычитания от общей массы планктонной пробы (Долганова, 2013). При оценке пространственного распределения планктона применяли выделенные ранее ландшафтные зоны (Долганова, 2010, 2013; Шунтов и др., 2010) и биостатистические районы площадью от 0,15 до 2,64 тыс. км² (Макрофауна бентали ..., 2014) (рис. 1).

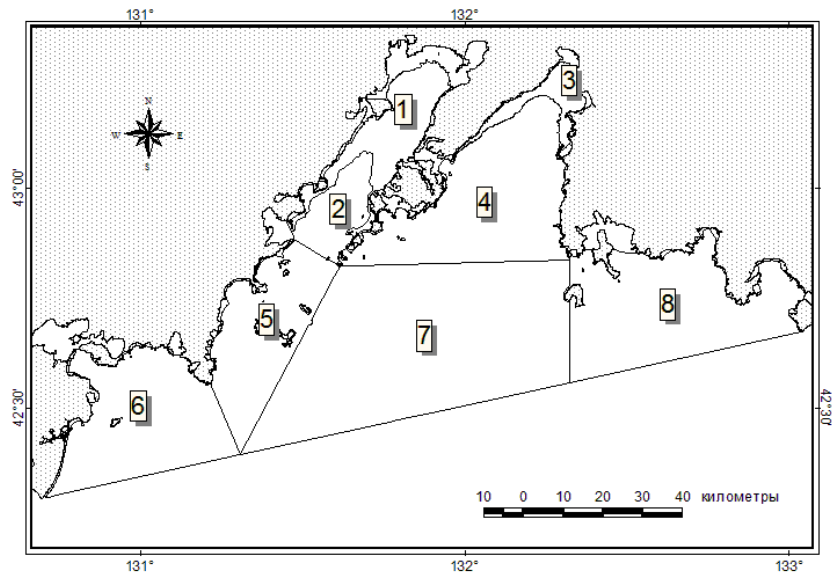


Рис. 1. Биостатистические районы зал. Петра Великого
Fig. 1. Biostatistical areas of the Peter the Great Bay

Отбор проб в биостатистических районах был неравномерным: от 15 (район 5) до 554 (район 4). При тотальных обловах учитывали среднесуточные значения численности и биомассы, при облове верхнего 200-метрового слоя — отдельно дневные и ночные значения. По гидротермическим условиям выделили теплый (апрель–сентябрь) и холодный (октябрь–март) периоды года.

Результаты и их обсуждение

Фитопланктон

Средняя биомасса сетного фитопланктона* в заливе составляет от 190 мг/м³ в апреле-мае до 690 мг/м³ в декабре. Летнее «цветение» немногим уступает зимнему, составляя в среднем 560 мг/м³. В осенний период средняя биомасса микроводорослей вдвое ниже летней. В открытых водах залива осеннее «цветение» кратковременно и локально. В прибрежных районах пятна «цветения» фитопланктона присутствуют в планктоне во все сезоны, составляя в среднем 260 мг/м³. При этом в мелководных бухтах залива непродолжительные, но мощные вспышки «цветения» в холодное время года характеризуются максимальной биомассой (Коновалова, 1972, 1980; Вышкварцев, Карапетян, 1979; Стоник, 1999; Шевченко, Орлова, 2010; Алексанин и др., 2012; Надточий, 2012).

По нашим данным, максимальные концентрации микроводорослей в теплый период года отмечаются в Амурском заливе и в юго-восточной части зал. Петра Великого, а в холодный период года — в западной части залива (рис. 2).

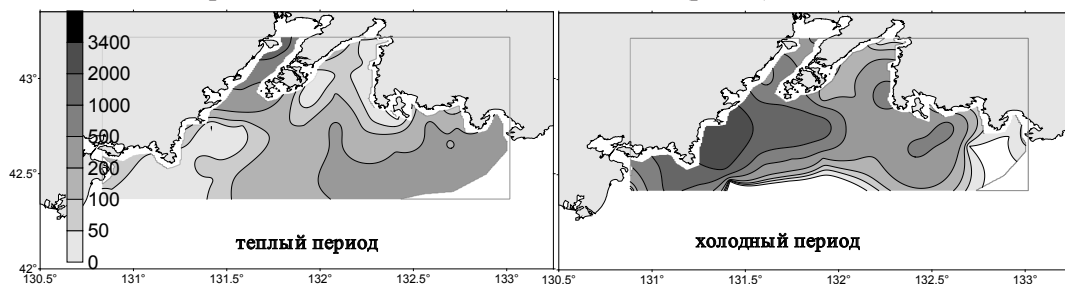


Рис. 2. Пространственное распределение средней биомассы (мг/м³) сетного фитопланктона в теплый и холодный периоды года

Fig. 2. Spatial distribution of mean biomass (mg/m³) of net phytoplankton in warm (left) and cold (right) halves of year

В Уссурийском заливе концентрации микроводорослей характеризуются минимальными значениями в теплый период года и максимальными — в холодный (рис. 2). Во многом схожий характер сезонной изменчивости и пространственного распределения фитопланктона описан и по сборам традиционным орудием лова — батометром (Зуенко, 2008; Алексанин и др., 2012).

Зоопланктон: численность, биомасса, таксономический состав, запасы

Численность зоопланктона в заливе составляет в среднем 31 тыс. экз./м³ — от 3,88 тыс. экз./м³ зимой до 39,0–43,0 тыс. экз./м³ в другие сезоны года. Во все сезоны общая плотность планктона существенно снижается по мере удаления от берега: от максимальной в неритической зоне (в среднем 55,0 тыс. экз./м³) до минимальной в глубоководной зоне (в среднем 2,26 тыс. экз./м³). Основу численности планктона повсеместно составляют представители МФ. Характер сезонной изменчивости численности планктона в водах верхнего шельфа аналогичен таковому в неритической зоне, а в водах нижнего шельфа — глубоководной (рис. 3, А).

Общая **биомасса** зоопланктона в заливе составляет в среднем 1250 мг/м³. В течение года наибольшие концентрации планктона отмечаются на акватории в пределах 50-метровой изобаты, т.е. в неритической зоне и зоне верхнего шельфа, — около 1400 мг/м³, в 1,5 раза больше, чем в зоне нижнего шельфа, и почти втрое больше, чем в глубоководной зоне (рис. 3, Б). В теплое время года общая биомасса в заливе в среднем на 30 % выше, чем в холодное. На большей части акватории залива величина общей биомассы в теплое время года превышает 1000 мг/м³, а в холодное — 750 мг/м³, при

* Сетной (т.е. — обловленный БСД, а не специализированными орудиями лова) фитопланктон представляет в основном только среднюю и крупную фракции микроводорослей и практически не учитывает мелкую, создающую значительную часть продукции.

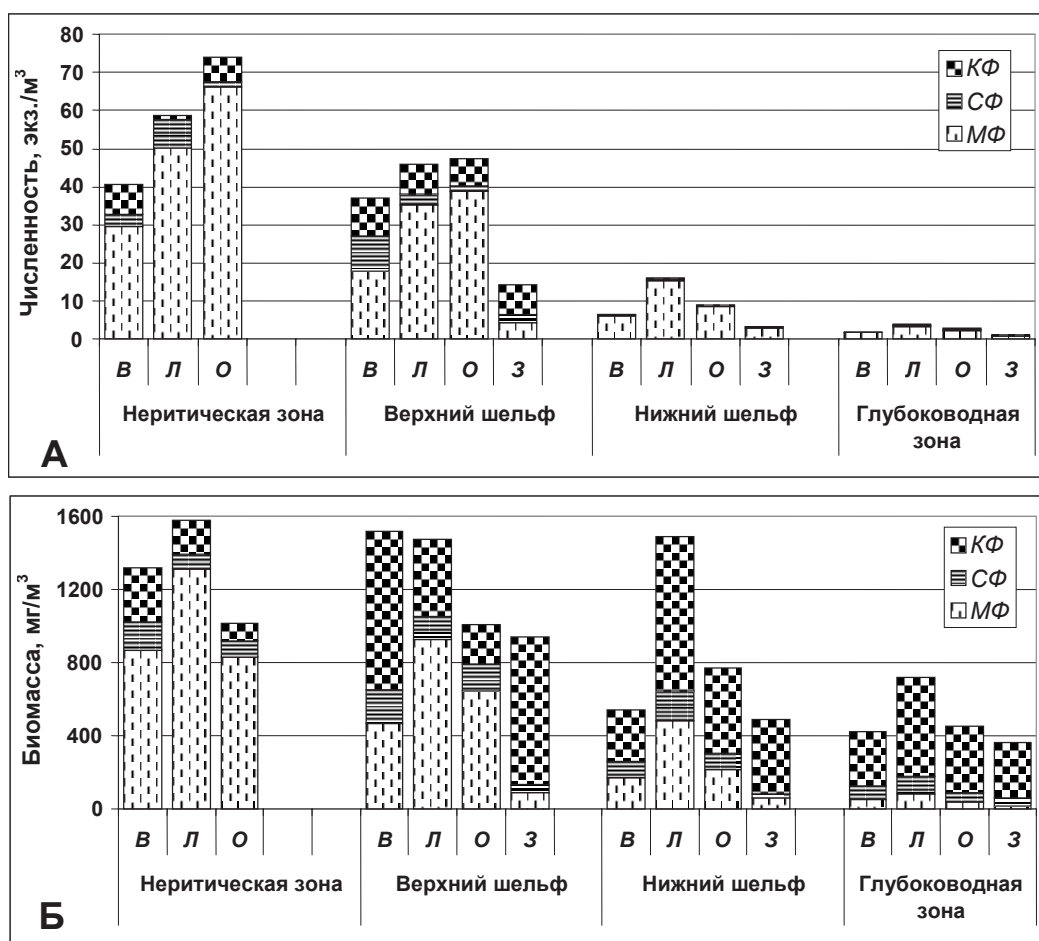


Рис. 3. Сезонная изменчивость размерной структуры, общей численности (А) и биомассы (Б) зоопланктона в различных ландшафтных зонах залива: В — весна, Л — лето, О — осень, З — зима; КФ — крупная фракция, СФ — средняя фракция, МФ — мелкая фракция

Fig. 3. Seasonal variability of size structure, total number (А) and biomass (Б) of zooplankton in certain landscape zones of Peter the Great Bay: В — spring, Л — summer, О — autumn, З — winter; КФ — large fraction, СФ — medium fraction, МФ — small fraction

этом в течение всего года максимальные биомассы отмечаются в заливах второго порядка, Амурском и Уссурийском (рис. 4), — в среднем 1455 мг/м³. За пределами этих заливов концентрация планктона вдвое ниже, а в глубоководной зоне — минимальна (рис. 4).

За счет различий в размерной структуре планктона, населяющего разные ландшафтные зоны, характер сезонной изменчивости общей биомассы заметно отличается от изменчивости численности, особенно в двух прибрежных зонах (рис. 3, Б). Вообще доля мелкой фракции планктона в Японском море значительно выше, чем в других дальневосточных морях (Шунтов, 2001), а в зал. Петра Великого — выше, чем в прилегающих водах Японского моря (Долганова, 2010). В теплый период года МФ здесь абсолютно доминирует, формируя около 2/3 общей биомассы. Пространственное распределение разноразмерного планктона в заливе такое же, как и во всем море: по мере удаления от берегов постепенно снижается концентрация МФ и увеличивается концентрация КФ планктона. Максимальные биомассы МФ отмечаются в Амурском заливе (район 1 и 2) в течение всего года, а в Уссурийском (район 3 и 4) — в весенне-летний период. Максимальные биомассы КФ отмечаются в Уссурийском заливе в весенне-летний период, а в открытых водах (район 7, 8) — в течение всего года (рис. 5).

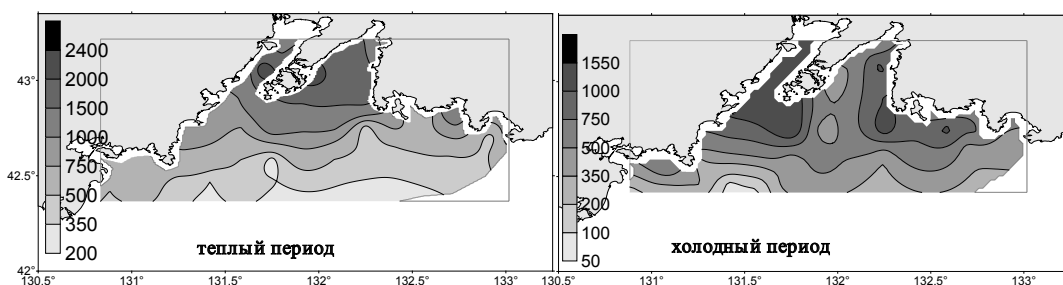


Рис. 4. Пространственное распределение средней биомассы (мг/м^3) зоопланктона в теплый и холодный периоды года

Fig. 4. Spatial distribution of mean biomass (mg/m^3) of zooplankton in warm (left) and cold (right) halves of year

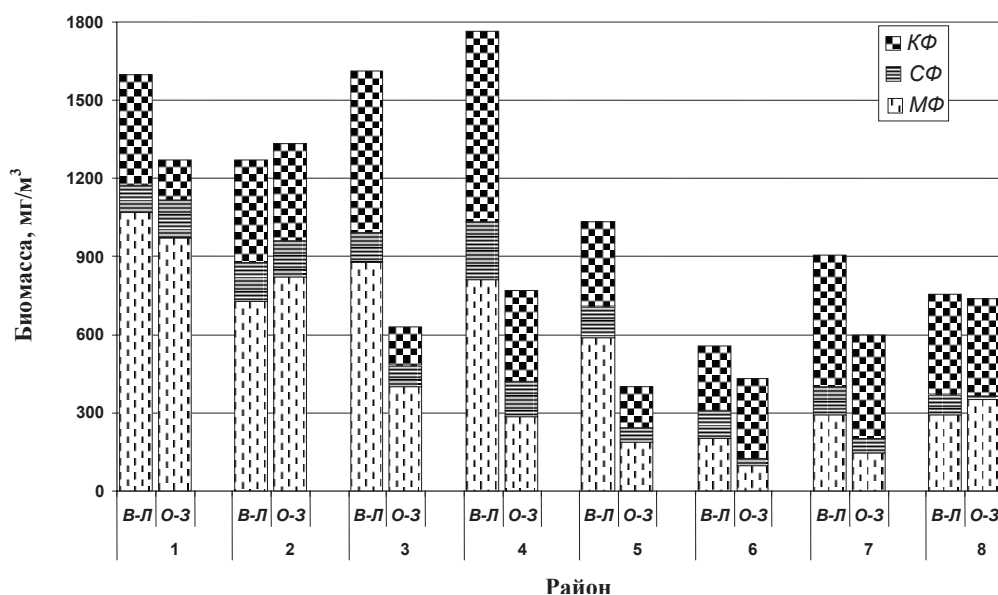


Рис. 5. Значения средних биомасс размерных фракций зоопланктона в теплый и холодный периоды года в биотопических районах зал. Петра Великого: *В-Л* — весна-лето, *О-З* — осень-зима

Fig. 5. Mean biomass of size fractions of zooplankton in warm and cold halves of year, by biotopes: *В-Л* — spring-summer, *О-З* — autumn-winter, 1–8 — biotopes

В планктонной фауне залива присутствуют все виды, обитающие в северо-западной части Японского моря. Здесь насчитывается более 100 видов голопланктона* (Микулич, 1977; Школдина, Погодин, 1999; Долганова, 2001) и 7 групп меропланктона, в составе которого — представители более 100 таксонов различного ранга (Омельяненко, Куликова, 2009, 2011; Колпаков и др., 2010). Во все сезоны основу биомассы планктона составляют две основные группы: копеподы и щетинкочелюстные — в среднем 61 и 22 %. Их концентрация и доля в планктоне заметно меняются как в пространстве (по ландшафтным зонам), так и во времени (в сезонном аспекте). У копепод больше выражена сезонная изменчивость их общего количества (804 и 442 мг/м^3 соответственно в теплый и холодный периоды года), а у щетинкочелюстных — пространственная, с максимальным количеством в шельфовой зоне и минимальным — в неритической (рис. 6). Другие группы планктона в заливе отличаются неравномерностью пространственного распределения, входя в состав различных трансконтинентальных ландшафтных группировок (Шунтов и др., 2010): кладоцеры, гидромедузы и меропланктон тяготеют к прибрежным водам, а эвфаузииды и гиперииды — к открытым водам (рис. 6).

* Не определены до вида раки сем. Gammaridae, Caprellidae, отр. Mysidacea, Isopoda, Ostracoda, Cumacea, Decapoda и молодёжь донных беспозвоночных.

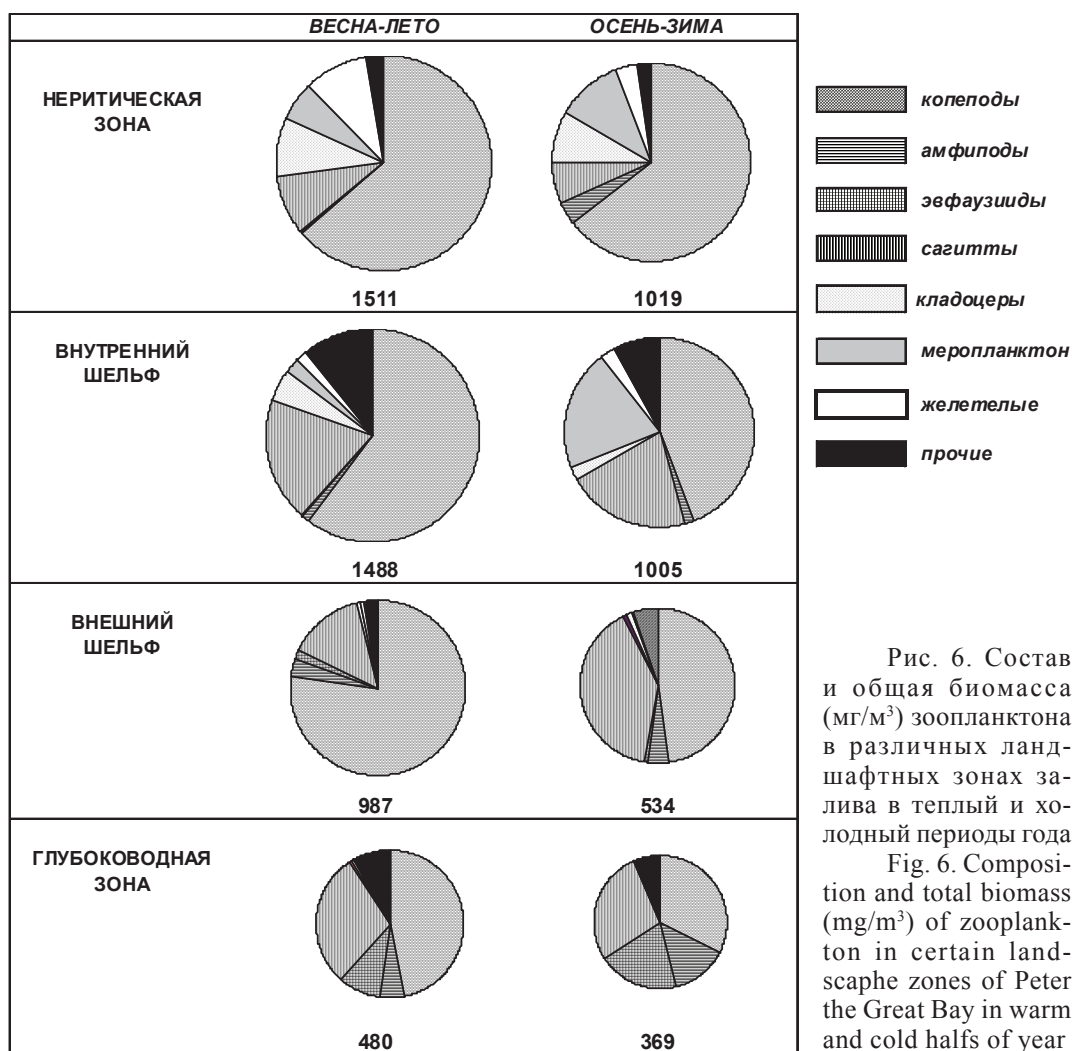


Рис. 6. Состав и общая биомасса (мг/м³) зоопланктона в различных ландшафтных зонах залива в теплый и холодный периоды года

Fig. 6. Composition and total biomass (mg/m³) of zooplankton in certain landscape zones of Peter the Great Bay in warm and cold halves of year

В голопланктоне копеподы превосходят все другие группы не только количественно, но и качественно: в каждой из ландшафтных зон насчитывается не менее 25 видов*, большая часть которых — широкораспространенные, обитающие во всех водных массах (табл. 2).

Тепловодные виды копепод встречаются в заливе в течение всего года: в среднем от 0,15 мг/м³ в феврале-марте до 155,0 мг/м³ в июле-октябре. Мелкие неритические виды: *Oithona brevicornis*, *Acartia pacifica*, *A. stelleri*, *Centropages tenuiremis*, *Labidocera japonica*, *Eurytemora pacifica* — развиваются в прибрежье после летнего прогрева вод, достигая максимума в августе-сентябре (до 170 мг/м³), распространяясь не только в неритической зоне, но и в зонах внутреннего (верхнего) и внешнего (нижнего) шельфа (табл. 2). Океанические виды: *Calanus pacificus*, *Mesocalanus tenuicornis*, *Oncaea conifera*, *Paracalanus parvus*, — по-видимому, заносимые поверхностными вихрями с южных районов моря, единично встречаются круглый год, а наибольшее их количество бывает в конце лета — осенью, в период максимального притока теплых вод. Не исключено также, что моноциклические виды (*C. pacificus*, *M. tenuicornis*) способны выживать в заливе даже в зимний период.

Наибольшее количество видов копепод традиционно отмечается в неритической и верхнешельфовой зонах (табл. 2). В этих же зонах наблюдается и большее

* Не определены до вида копеподы отряда Harpacticoida и молодь некоторых неритических видов.

Таблица 2

Состав и биомасса (мг/м³) планктона в весенне-летний период 2002–2013 гг.

Table 2

Composition and biomass (mg/m³) of plankton in spring-summer of 2002–2013

Состав планктона	Биотоп. х-ка*	Неритич. зона	Верхний шельф	Нижний шельф	Глубоковод. зона	В среднем
Copepoda		963,25	896,31	760,84	255,91	834,91
<i>Calanus glacialis</i>	ДН	33,90	68,33	40,56	5,08	52,35
<i>Calanus pacificus</i>	ОК	5,29	6,24	15,65	0,62	7,59
<i>Neocalanus cristatus</i>	ОК	0,15	3,71	19,42	35,85	8,56
<i>Neocalanus plumchrus</i>	ОК	4,14	114,55	337,17	139,69	142,62
<i>Eucalanus bungii</i>	ОК	0,02	1,35	4,15	7,15	2,10
<i>Pareuchaeta japonica</i>	ОК	0,10	0,03	1,75	3,87	0,67
<i>Gaidius variabilis</i>	ОК	—	—	0,01	0,18	0,01
<i>Metridia okhotensis</i>	ДН	—	—	0,36	—	0,07
<i>Metridia pacifica</i>	ОК	0,50	7,73	33,21	23,77	12,80
<i>Oithona similis</i>	ПП	45,61	54,99	24,96	7,91	43,98
<i>Oithona brevicornis</i>	Н	95,64	28,64	1,20	—	32,47
<i>Oithona atlantica</i>	ОК	0,07	0,28	0,15	0,07	0,20
<i>Oncaea borealis</i>	ОК	0,21	0,77	1,48	1,24	0,85
<i>Oncaea conferta</i>	ОК	0,01	0,15	—	—	0,08
<i>Scolecithricella minor</i>	ОК	0,03	0,28	2,41	6,70	1,12
<i>Mesocalanus tenuicornis</i>	ОК	0,11	0,10	0,15	0,12	0,12
<i>Centropages tenuiremis</i>	Н	4,11	2,44	0,18	—	2,09
<i>Centropages abdominalis</i>	Н	2,39	1,21	0,04	—	1,09
<i>Pseudocalanus minutus</i>	ДН	2,55	13,89	11,29	1,07	10,52
<i>Pseudocalanus newmani</i>	ПП	339,80	436,56	246,03	19,79	351,95
<i>Pseudocalanus acuspes</i>	Н	0,14	0,23	1,18	—	0,39
<i>Sinocalanus tenellus</i>	Н	0,79	0,12	0,25	—	0,25
<i>Paracalanus parvus</i>	ОК	15,60	16,70	4,23	0,03	12,80
<i>Tortanus discaudatus</i>	Н	2,61	3,23	0,65	—	2,37
<i>Pseudodiaptomus marinus</i>	Н	27,74	10,23	0,16	—	10,45
<i>Microcalanus pygmaeus</i>	ОК	—	0,02	0,12	0,18	0,05
<i>Microsetella rosea</i>	ОК	0,38	0,54	0,11	0,32	0,41
<i>Harpacticoida</i> fam. spp.	Н	8,61	3,24	0,26	—	3,32
<i>Labidocera bipinnata</i>	Н	3,41	1,62	—	—	1,48
<i>Labidocera japonica</i>	Н	0,32	0,14	0,03	—	0,14
<i>Epilabidocera longipedata</i>	Н	0,01	0,12	0,01	—	0,07
<i>Eurytemora herdmanni</i>	Н	0,46	0,13	0,01	—	0,15
<i>Eurytemora pacifica</i>	Н	5,19	1,68	—	—	1,82
<i>Eurytemora</i> sp.	Н	0,30	0,09	0,06	—	0,12
<i>Acartia tumida</i>	Н	15,30	13,69	0,36	—	10,29
<i>Acartia pacifica</i>	Н	95,25	4,23	—	—	18,59
<i>Acartia clausi</i>	ПП	224,12	59,01	0,30	0,02	71,07
<i>Acartia longiremis</i>	Н	6,77	3,83	0,05	0,01	3,30
<i>Acartia stelleri</i>	Н	0,02	0,05	0,35	—	0,10
Copepoda subcl. spp.	Н	0,03	0,07	0,01	—	0,05
Copepoda — nauplii		21,57	36,08	12,53	2,24	26,44
Amphipoda		4,06	17,89	32,23	25,30	19,06
<i>Themisto japonica</i>	ОК	1,94	15,46	30,77	22,42	16,75
<i>Primno macropa</i>	ОК	—	0,03	0,27	2,86	0,37
<i>Vibilia australis</i>	ОК	—	0,04	0,02	—	0,03
Gammaridae fam. spp	Н	1,99	1,88	0,22	0,02	1,43
Caprellidae fam. spp.	Н	0,13	0,48	0,95	—	0,48
Euphausiacea		4,08	2,24	18,63	45,31	7,93
<i>Euphausia pacifica</i>	ОК	3,99	0,75	3,41	13,68	2,75
<i>Thysanoessa longipes</i>	ОК	—	0,30	6,12	13,39	1,36
<i>Thysanoessa raschii</i>	ДН	—	0,09	2,04	17,32	1,70

Состав планктона	Биотоп. х-ка*	Неритич. зона	Верхний шельф	Нижний шельф	Глубоковод. зона	В среднем
<i>Thysanoessa inermis</i>	ДН	—	0,75	6,79	0,63	1,84
<i>Furcilia</i> , <i>Calyptopsis</i> , <i>Nauplii</i>		0,09	0,35	0,27	0,29	0,28
Chaetognatha cl. spp.	ШП	130,60	379,80	137,70	139,90	271,30
Tunicata		29,78	41,84	13,96	1,01	31,21
<i>Oikopleura</i> sp.	ШП	22,59	37,85	13,88	1,01	27,77
<i>Fritillaria</i> sp.	ШП	7,19	3,99	0,08	—	3,46
Pteropoda		0,02	1,44	0,94	1,49	1,10
<i>Clione limacine</i>	ШП	—	0,33	0,63	1,10	0,38
<i>Limacina helicina</i>	ШП	0,02	1,11	0,31	0,39	0,72
Cladocera		113,68	71,01	4,16	—	63,65
<i>Podon leuckartii</i>	Н	44,06	10,11	0,25	—	13,18
<i>Pleopsis polyphemoides</i>	Н	0,57	1,50	—	—	0,96
<i>Penilia avirostris</i>	Н	9,44	7,32	0,05	—	5,69
<i>Evadne nordmanni</i>	Н	73,89	47,10	3,68	—	39,53
<i>Pseudoevadne tergestina</i>	Н	8,72	4,98	0,18	—	4,29
Meroplankton		86,81	35,19	3,83	0,92	35,20
Phoronidae — L	Н	0,95	1,44	1,76	0,01	1,32
Cirripedia (<i>Balanus</i> — N)	Н	10,75	2,17	0,04	—	3,05
Bivalvia — L	Н	13,15	6,50	0,48	0,01	5,95
Gastropoda — L	Н	31,80	9,45	0,41	0,25	10,77
Polychaeta — L	Н	23,08	11,43	0,90	0,47	10,50
Echinodermata — L	Н	2,79	1,96	0,08	0,15	1,59
Decapoda (<i>Brachyura</i>) — L	Н	4,29	2,24	0,16	0,03	2,02
Medusae		106,12	18,41	3,33	3,93	29,28
<i>Aglantha digitale</i>	ШП	0,01	0,12	0,54	2,86	0,38
<i>Obelia longissima</i>	Н	3,59	1,89	—	—	1,66
<i>Euphysa aurata</i>	Н	5,54	0,78	—	—	1,37
<i>Euphysa flammea</i>	Н	39,80	0,99	—	—	7,34
<i>Sarsia tubulosa</i>	Н	6,30	0,18	—	—	1,17
<i>Rathkea octopunctata</i>	Н	32,56	8,50	—	—	10,28
Hydromedusae cl. spp.	Н	18,32	5,95	2,79	1,07	7,08
Ctenophora (<i>Beroe cucumis</i>)	Н	38,17	5,33	0,54	0,10	9,58
Siphonophora	Н	0,02	0,04	0,02	0,37	0,05
Decapoda (Caridea) — L	Н	8,39	10,84	2,20	1,25	7,99
Mysidacea ord. spp.	Н	1,34	4,16	6,51	0,63	3,91
Isopoda ord. spp.	Н	0,01	0,02	1,08	0,62	0,28
Ostracoda ord. spp.	ШП	0,82	0,70	0,09	0,44	0,58
Cumacea ord. spp.	Н	—	1,77	0,01	—	0,99
Foraminifera (<i>Globigerina</i>)	ШП	—	0,02	0,52	2,42	0,29
Прочие**		0,85	0,99	0,41	0,40	1,67
Весь зоопланктон		1511	1488	987	480	1319
МФ		1197	787	316	61	710
СФ		98	142	126	77	127
КФ		216	559	545	342	482
Фитопланктон		786	392	135	170	391

* Биотопическая характеристика: Н — неритические виды, ДН — дальненеритические, ОК — океанические, ШП — широкораспространенные.

** Суммарно — группы планктона с биомассой менее 1 мг/м³: Tintinnidae, Cypridina, Radiolaria, Nemertini, Bryozoa, Annelida.

фаунистическое разнообразие за счет неритических видов из второстепенных групп голопланктона, — амфипод, кладоцер, мизид, медуз и прочих (табл. 2). Океанический комплекс видов, составляющий основу биомассы в открытых водах Японского моря и

зал. Петра Великого в частности, характеризуется меньшим разнообразием и большей стабильностью во времени (Шунтов, 2001; Долганова, 2010, 2013).

Внутрисезонная изменчивость гидрологического режима в прибрежных районах приводит к существенным перестройкам в планктонных сообществах. В конце весны — начале лета планктон здесь относительно однороден, а к концу лета, благодаря более высокой динамке вод, притоку тепла и материковому стоку, обычно наблюдается от 5 до 10 группировок планктона (Школдина, Погодин, 1999; Долганова и др., 2004).

По нашим данным, методом кластерного анализа с помощью коэффициентов сходства Брея-Куртиса (Clarke, Warwick, 1986) в июне-июле в заливе отчетливо выделяются 6 биотопических группировок с высокими — более 80 % — коэффициентами сходства внутри каждой из них и заметно меньшим сходством (до 50 %) между самими группировками (рис. 7). В большинстве случаев границы выделенных группировок соответствуют статистическим районам: I — южная часть Уссурийского залива (район 4), II — открытые воды залива (районы 7 и 8), III — северная мелководная часть Уссурийского залива (район 3), IV — зал. Посыета с прилегающими водами (район 6), V — южная часть Амурского залива (районы 2 и 5), VI — северная мелководная часть Амурского залива (район 1).

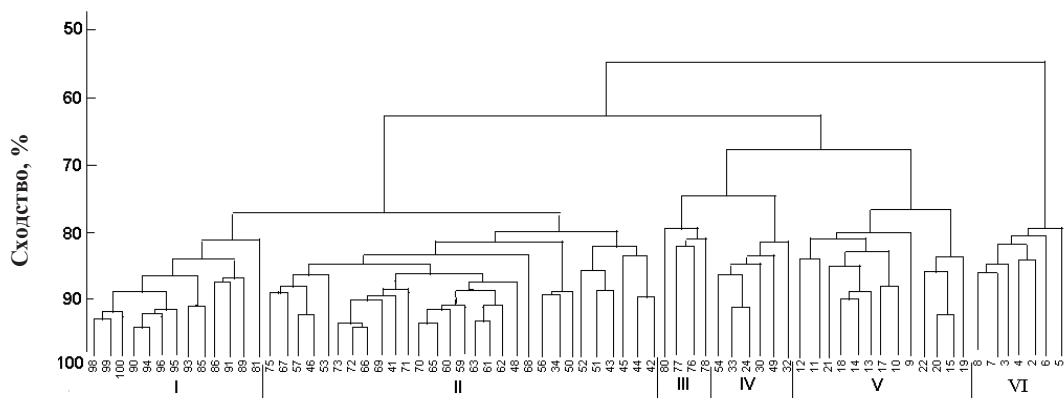


Рис. 7. Дендрограмма сходства видового состава зоопланктона в летний (июнь-июль) период в различных районах зал. Петра Великого. *Арабские цифры* — условные номера станций, *римские* — группировки сходных станций

Fig. 7. Dendrogram of species composition similarity for zooplankton in summer (June-July), by areas of Peter the Great Bay. *Arabic figures* — station number, *Roman figures* — groups of similar stations

В составе всех группировок в летний период преобладают широкораспространенные виды, в основном *Pseudocalanus newmani*, *Oithona similis* и *Sagitta elegans*, — более 50 % как по численности, так и по биомассе. Крупные океанические и дальненеритические виды незначительны по численности (от 4,0 до 8,5 %), но составляют существенную долю в общей биомассе — от 7 до 45 % (в среднем 24 %). Мелкие неритические виды, напротив, составляя в среднем четверть общей численности, по биомассе не столь значительны — от 7 до 33 % (в среднем 17 %).

Прибрежные группировки V и VI, населяющие воды Амурского залива, характеризуются максимальной плотностью планктона в летний период (до 50 тыс. экз./м³) и абсолютным доминированием мелкой фракции, т.е. высокой кормовой значимостью для молоди обитающих здесь рыб, в том числе заводской молоди лососей.

Глубоководные группировки I и II характеризуются вдвое меньшей численностью, но высокой биомассой (более 1000 мг/м³), значительную часть которой формируют крупные океанические виды.

Запасы зоопланктона в различных статистических районах залива составляют от 4,3 до 319,5 тыс. т (табл. 3). В большей по площади восточной части залива (р-ны 3, 4, 7, 8) общий запас планктона в 4 раза больше, чем в западной (р-ны 1, 2, 5 и 6). Кроме того, в восточной части залива количество планктона на единицу площади вдвое

выше, чем в западной, — в среднем 77,49 тыс. т/км². Высокая концентрация планктона здесь создается не только за счет массовых широкораспространенных видов, но и за счет «дополнительного» ресурса, — крупных океанических видов (рис. 8): *Neocalanus plumchrus*, *N. cristatus*, *Themisto japonica*, *Thysanoessa longipes*, заносимых в залив из открытой части моря.

Таблица 3

Общий и пофракционный запас планктона в биотопических районах (1–8) зал. Петра Великого в весенний (числитель) и летний (знаменатель) периоды, тыс. т

Table 3

Total and fractional stock of zooplankton (10³ t) in spring (numerator) and summer (denominator), by biotopes of Peter the Great Bay

Запас	1	2	3	4	5	6	7	8	Весь залив
	Площадь*, тыс. км²								
	0,70	0,30	0,15	1,31	0,83	1,11	2,64	1,38	8,42
Общий	16,456	9,662	5,137	65,411	29,316	51,210	153,20	97,737	428,13
	14,328	9,985	4,298	91,363	24,813	59,345	319,55	112,650	636,33
МФ	5,248	2,481	2,487	27,137	16,356	18,396	43,96	33,319	149,38
	11,766	7,431	2,466	43,074	14,540	22,274	106,84	48,834	257,23
СФ	1,573	1,649	0,479	15,951	3,363	9,155	25,282	9,899	67,351
	0,759	0,903	0,264	9,280	2,986	12,352	33,206	12,249	71,999
КФ	9,636	5,533	2,171	22,323	9,597	23,658	83,958	54,518	211,39
	1,803	1,651	1,568	39,009	7,287	24,719	179,500	51,562	307,10

* В настоящей работе изменены в сторону увеличения площади районов 1 и 2, учитывающие приэстуарные зоны, охваченные планктонными съемками. Данные по площадям рассчитаны Л.Ю. Матюшенко (ТИНРО-центр) с помощью ГИС ARC/VIEW.

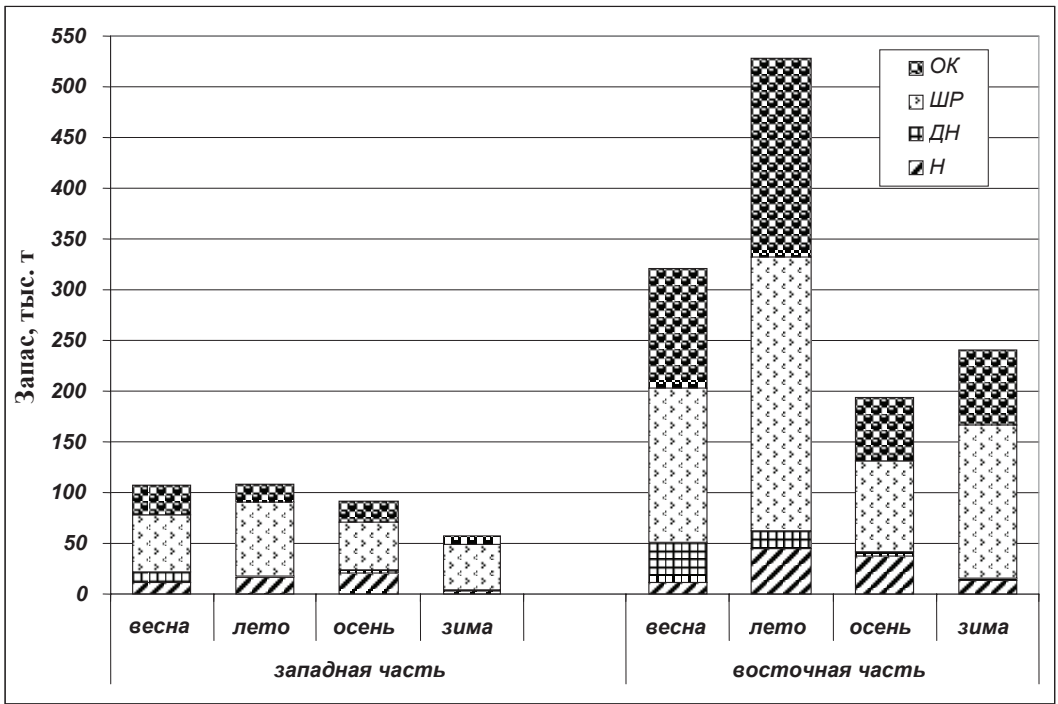


Рис. 8. Сезонная изменчивость общего запаса и соотношения группировок видов зоопланктона в западной и восточной частях зал. Петра Великого. Условные обозначения как в табл. 2.

Fig. 8. Seasonal variability of total stock and ratio of species groups for zooplankton in the western (left) and eastern (right) parts of Peter the Great Bay. Legend as for Table 2

В Амурском и Уссурийском заливах запасы планктона в теплый период года составляют соответственно около 40 и 83 тыс. т, вместе — 20,5 % общего запаса в зал. Петра Великого.

Сезонная динамика зоопланктона

Сезонный ход развития планктона повсеместно в заливе характеризуется повышенными значениями средней численности и биомассы в теплый период года и пониженными — в холодный (Кун, Пушина, 1981; Маркина, Чернявский, 1985; Чучукало, Слабинский, 1987; Колпаков и др., 2010). В каждый из периодов года отмечается несколько спадов и подъемов количественных показателей, связанных как с круглогодичным размножением короткоциклового вида, так и с сезонным перераспределением концентраций планктона, обусловленным особенностями гидродинамики залива. В течение года среднемесячная биомасса планктона меняется в пределах 300–1000 мг/м³: с максимальной изменчивостью в прибрежной зоне (от 400 до 2300 мг/м³) и минимальной — в глубоководной (рис. 9).

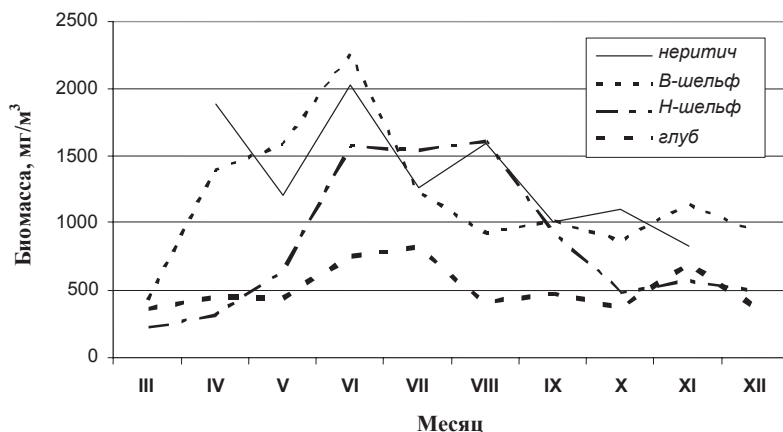


Рис. 9. Годовой ход общей биомассы зоопланктона в различных ландшафтных зонах залива
Fig. 9. Annual variability of total zooplankton biomass, by landscape zones of Peter the Great Bay

По последним данным, в двух основных заливах второго порядка, Амурском и Уссурийском, ход сезонного развития планктона приблизительно одинаков, с максимумом в июне (Долганова, 2010; Колпаков и др., 2010; Надточий, 2012; Дегтярева, 2014). Кроме того, в обоих заливах северные мелководные районы отличаются от относительно глубоководных южных районов большими концентрациями планктона на единицу объема (рис. 10).

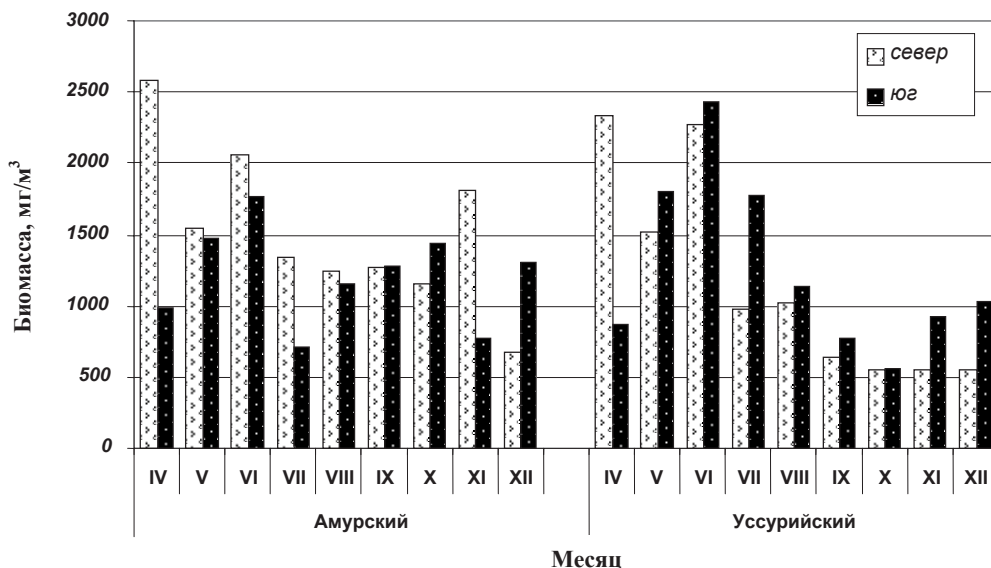


Рис. 10. Годовой ход общей биомассы зоопланктона в заливах второго порядка

Fig. 10. Annual variability of total zooplankton biomass in the secondary bays of Peter the Great Bay

В период летнего максимума развития планктона основу его биомассы в заливах составляют копеподы (61–64 %) и щетинкочелюстные (11–20 %), а второстепенными группами являются клadoцеры (3–10 %) и меропланктон (4–7 %).

Ветвистоусые раки (*Cladocera*), типичные представители неритического планктона, образуют максимальные концентрации в Амурском заливе — в среднем 2566 экз./м³, в 3,5 раза больше, чем в Уссурийском. В относительно открытых южных районах заливов плотность клadoцер в несколько раз ниже, чем в мелководных северных. Сезонная изменчивость состава и количества этих раков проявляется в одном годовом максимуме развития, приходящемся на середину лета, и в повышенных концентрациях тепловодных форм (*Pleopis polyphemoides*, *Penilia avirostris* и *Pseudoevadne tergestina*) в конце лета — начале осени, составляющих около 50 % всех ветвистоусых раков.

Гидроидные медузы, представленные мелкоразмерными (0,5–6,0 мм) особями двух десятков прибрежных видов, встречаются в обоих заливах в теплое время года повсеместно, достигая численности 500 экз./м³ (Даутова, Петрова, 2010; Петрова и др., 2011). Наибольшие концентрации медуз наблюдаются в кутовой части Амурского залива — в среднем 372 экз./м³, в 4–5 раз больше, чем в его южной части и во всем Уссурийском заливе. Вклад гидроидных медуз в формирование общей биомассы планктона невелик — не более 5 %.

Меропланктон (личинки донных беспозвоночных) присутствует в водах залива в течение всего года, но максимальные концентрации — в 2–3 раза выше средних — бывают в теплый период года, достигая численности в несколько десятков тысяч экземпляров на кубический метр (Куликова и др., 1999; Омеляненко и др., 2004). При этом для многих групп характерны два сезонных максимума обилия: в конце весны — начале лета и в конце лета — начале осени (Корн, Куликова, 1997; Даутов, 2000; Омеляненко, 2006; Куликова и др., 2011).

Наиболее изучен на сегодняшний день меропланктон двух основных заливов — Амурского и Уссурийского. Среди множества личинок донных животных, относящихся к нескольким десяткам таксонов различного ранга, по численности доминируют три группы: многощетинковые черви, двустворчатые и брюхоногие моллюски. Первые две доминируют также и по видовому разнообразию, а третья уступает десятиногим ракам (Куликова и др., 2009; Омеляненко, Куликова, 2011). В Амурском заливе численность меропланктона (в среднем за год — 3,65 тыс. экз./м³) вдвое выше, чем в Уссурийском, а в северных мелководных районах обоих заливов плотность личинок донных беспозвоночных втрое выше, чем в южных (табл. 4). Здесь же в летний сезон отмечаются и наибольшие концентрации личинок прибрежных видов крабов (табл. 5), в основном представителей сем. *Varunidae*. В южных районах обоих заливов в летние месяцы постоянно встречаются личинки размножающихся здесь промысловых видов крабов: 4- и 5-угольного волосатого, краба-стригуна опилио и камчатского (Щербакова и др., 2008; Щербакова, Корн, 2011). Численность усоногих раков также в десятки раз выше в кутových частях заливов (табл. 4). В Амурском заливе их плотность составляет в среднем 325 экз./м³, на порядок выше, чем в Уссурийском. Известно, что в летний период в обоих заливах доминируют личинки *Amphibalanus improvisus*, а осенью — *Balanus rostratus* (Корн, Щербакова, 2012).

По нашим данным, во все сезоны наиболее богата личиночным планктоном западная часть зал. Петра Великого, включающая весь Амурский залив и бухты Баклан и Бойсмана с прилегающими водами, — районы 1, 2 и 5 (табл. 4). В Амурском заливе наблюдается два сезонных максимума плотности меропланктона: летний — в кутовой части и осенний — в открытой части (табл. 4, рис. 11). Оба сезонных максимума здесь формируются за счет представителей трех крупных таксонов: двустворчатых моллюсков, многощетинковых червей и усоногих раков, но в осеннем максимуме велика доля форонид — почти четверть общей численности (табл. 4). Аналогичную роль играют форониды и в 5-м районе, также характеризующемся годовым максимумом в осенний период. Здесь же зафиксирована самая высокая в заливе концентрация личинок иглокожих (табл. 4).

Таблица 4

Пространственная и сезонная изменчивость плотности меропланктона в прибрежных водах зал. Петра Великого, экз./м³

Table 4

Spatial and seasonal variability of meroplankton abundance in the coastal waters of Peter the Great Bay, ind./m³

Район	Сезон	Bivalvia	Gastro-poda	Poly-chaeta	Echino-dermata	Brachyura	Cirri-pedia	Phoro-nidae	Прочие*	Общая
1	Весна	251,2	1776,0	411,9	1,8	1,84	39,5	1,40	0,36	2484
	Лето	1638,0	1174,0	755,9	312,5	36,80	481,0	22,80	—	4421
	Осень	1193,0	87,0	1891,0	64,5	0,50	405,4	755,60	—	4397
	Зима	75,5	25,0	476,0	—	—	39,3	0,75	0,45	617
2	Весна	332,6	37,1	259,9	15,4	3,31	2,40	—	0,29	651
	Лето	887,9	673,6	429,7	362,3	27,46	76,84	9,2	—	2467
	Осень	547,1	51,2	1756,0	589,5	14,36	337,30	1715,0	—	5010
	Зима	41,5	—	675,8	—	—	48,60	193,1	—	959
3	Весна	159,1	790,8	150,2	7,2	3,24	13,4	0,01	0,05	1124
	Лето	623,8	308,9	218,2	233,9	35,0	68,8	9,40	—	1498
	Осень	377,6	37,0	1121,0	24,8	0,30	157,0	697,30	—	2415
	Зима	57,5	—	29,2	—	—	0,3	28,90	0,10	116
4	Весна	120,2	16,5	67,4	4,1	2,6	0,1	—	0,10	211
	Лето	557,2	157,8	157,5	352,1	23,5	24,1	13,80	—	1286
	Осень	417,2	54,1	1020,0	39,2	0,5	65,8	448,20	—	2045
	Зима	135,4	5,7	831,3	—	—	15,6	8,74	0,26	997
5	Весна	460,3	18,5	106,2	—	—	—	—	—	585
	Лето	409,7	79,1	149,2	90,1	0,08	17,0	45,42	—	791
	Осень	Нет данных								
	Зима	«								
6	Весна	20,1	8,3	16,0	3,1	0,78	—	—	—	49
	Лето	193,1	76,1	65,3	98,2	2,75	5,25	6,3	—	447
	Осень	Нет данных								
	Зима	37,1	13,5	183,1	1,7	—	0,50	—	0,1	236
7	Весна	3,6	6,7	11,0	6,6	0,10	—	—	—	28
	Лето	177,4	18,3	20,9	23,3	2,05	3,4	31,30	0,35	277
	Осень	81,5	26,1	177,9	41,8	0,14	7,2	186,36	—	521
	Зима	13,6	9,8	108,7	9,3	0,01	0,7	0,89	—	143
8	Весна	29,8	197,2	21,7	5,3	1,0	6,0	—	—	261
	Лето	371,9	187,6	192,8	129,6	121,1	22,1	13,9	—	1039
	Осень	251,7	17,8	873,2	24,7	—	258,5	59,1	—	1485
	Зима	19,4	16,5	67,9	—	—	1,0	—	0,2	105

* Суммарно Bryozoa, Nemertini, Annelida.

Для Уссурийского залива также характерны два сезонных максимума плотности меропланктона: ранее известный летний — в обоих районах (Колпаков и др., 2010) — и впервые выделенный осенний — в южном районе (рис. 11).

К сожалению, мы не располагаем сборами планктона в мелководных бухтах за пределами Амурского и Уссурийского заливов, поэтому наши осредненные данные для некоторых районов сильно занижены. Однако известно, что именно на мелководье отмечаются наибольшие концентрации личиночного планктона: в летний период в западной части залива (район 6) концентрация одних только иглокожих — личинок звезд, ежей, офиур и голотурий — составляет от 2 до 13 тыс. экз./м³ (Даутов, 2000), а в юго-восточной части залива (район 8) концентрация двух доминирующих групп — полихет и двусторчатых моллюсков — более 1 тыс. экз./м³ (Омельяненко, Куликова, 2011). Следовательно, общая численность меропланктона в заливе исчисляется десятками тысяч.

В открытых водах залива (районы 7 и 8), в отличие от прибрежных, максимальные концентрации личиночного планктона наблюдаются в холодное время года, — они в

Таблица 5

Межгодовая изменчивость биомассы зоопланктона в летний период, мг/м³

Table 5

Year-to-year changes of zooplankton biomass in summer, mg/m³

Вид	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013
Амурский залив							
Сopepoda	529	728	850	707	1336	1913	1351
<i>N. plumchrus</i>	2,0	5,8	9,0	158,0	0,3	8,0	10,0
<i>C. glacialis</i>	0,2	5,0	0,4	64,0	4,0	2,7	0,1
<i>C. pacificus</i>	1,7	13,8	1,1	1,6	6,4	4,0	2,7
<i>M. pacifica</i>	0,1	0,1	6,7	3,1	0,7	0,1	0,1
<i>P. newmani</i>	194	203	322	190	607	1491	204
<i>P. minutus</i>	1,8	0,8	0,9	0,4	2,7	—	0,1
<i>A. clausi</i>	188	169	160	136	192	168	73
<i>A. pacifica</i>	6,7	15,5	11,3	13,3	4,3	8,6	567,0
<i>O. similis</i>	44	10	64	32	102	151	34
<i>O. brevicornis</i>	25	110	198	8	253	16	271
<i>P. parvus</i>	27	40	2	11	9	10	89
Прочие виды*	22,5	113,0	57,6	88,6	73,6	50,6	63,0
Ova and nauplii	16	42	17	1	81	3	37
Chaetognatha	156	307	82	189	42	93	52
Cladocera	159	42	377	71	69	161	250
Холодноводные	65,6	25,1	374,2	67,9	55,4	148,6	204,4
Тепловодные	93,4	16,9	2,8	3,1	13,6	12,4	45,6
Meroplankton	92	71	74	59	93	71	105
Tunicata	106	9	38	28	186	18	120
Medusae	50,7	15,0	209,0	1,3	1,0	39,6	7,1
Прочие**	28,3	20,0	11,0	22,7	8,0	19,4	1,9
Общая биомасса	1121	1192	1641	1078	1735	2315	1887
Уссурийский залив							
Сopepoda	1151	830	1130	1838	1125	1248	473
<i>N. plumchrus</i>	79,0	59,0	131,0	1215,0	85,0	160,0	0,3
<i>C. glacialis</i>	17,0	7,0	10,0	89,0	15,0	6,0	0,2
<i>C. pacificus</i>	49,2	14,5	9,3	32,6	12,5	3,7	1,1
<i>M. pacifica</i>	14,0	3,6	24,0	66,0	17,0	10,5	0,1
<i>P. newmani</i>	540	530	781	284	690	868	130
<i>P. minutus</i>	130,0	22,7	1,2	1,6	2,5	1,5	—
<i>A. clausi</i>	74,0	6,5	0,9	73,0	139,0	72,0	49,0
<i>A. pacifica</i>	0,2	13,0	0,1	0,2	—	—	59,0
<i>O. similis</i>	68	52	69	38	85	89	15
<i>O. brevicornis</i>	20,0	3,2	17,0	1,8	1,3	2,3	124,0
<i>P. parvus</i>	24,0	34,0	15,0	9,0	7,4	5,2	68,0
Прочие виды	22,6	21,5	51,5	24,8	32,3	27,8	22,3
Ova and nauplii	113	63	20	3	38	2	4
Chaetognatha	268	804	109	239	28	315	88
Cladocera	117	15	143	7	32	71	214
Холодноводные	112,1	1,7	135,2	6,1	31,4	68,5	188,5
Тепловодные	4,9	13,3	7,8	0,9	0,6	2,5	28,5
Meroplankton	35	16	23	17	16	32	80
Tunicata	57	14	11	17	7	51	56
Medusae	0,9	3,2	15,5	8,1	1,1	11,1	25,2
Прочие	7,9	1,2	1,4	1,7	49,9	1,3	1,1
Общая биомасса	1679	1731	1448	2151	1275	1743	938

* Около 30 видов копепод, главным образом неритические виды сем. Harpacticoida и родов Centropages, Pseudodiaptomus, Eurytemora, Tortanus, Labidocera.

** Представители отрядов Amphipoda, Euphausiacea, Mysidacea, Pteropoda, Cumacea, Isopoda, Ostracoda.

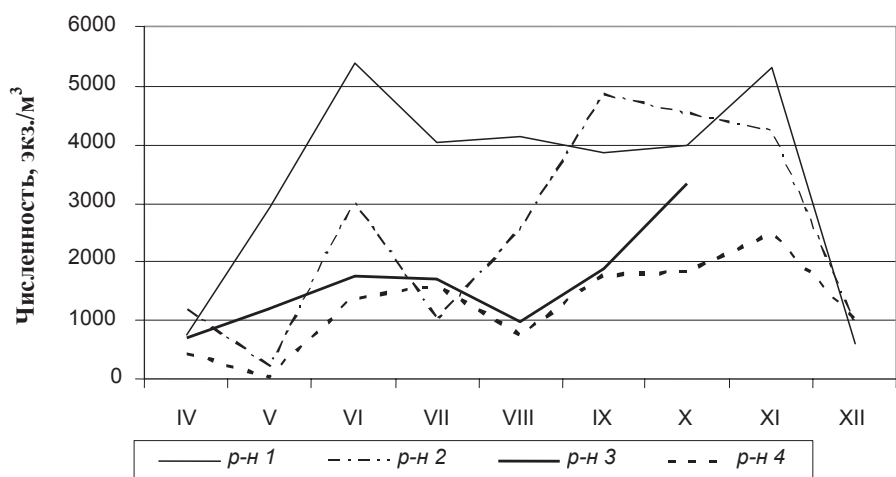


Рис. 11. Сезонная изменчивость общей численности (экз./м³) меропланктона в Амурском (районы 1 и 2) и Уссурийском (районы 3 и 4) заливах

Fig. 11. Seasonal variability of total meroplankton abundance (ind./m³) in the Amur Bay (areas 1 and 2) and the Ussuri Bay (areas 3 and 4)

2–3 раза выше, чем в теплое. Сезонная смена доминирующих групп меропланктона здесь аналогична смене в прибрежных районах.

Межгодовая динамика

Межгодовая изменчивость планктона в заливе зависит от множества факторов, среди которых определяющие — водообмен с открытыми водами и температурный режим. Изменчивость общей биомассы зоопланктона проявляется в изменчивости обилия самых массовых видов (Надточий, Зуенко, 2000; Долганова, 2010). В годы, отличающиеся термическим режимом, как правило, заметно отличается и соотношение численности тепловодных и холодноводных видов зоопланктона (Кос, 1969; Бродский, 1981; Кун, Пущина, 1981; Надточий, Зуенко, 2000). Последние, составляя основу планктона в северо-западной части моря, в том числе и в зал. Петра Великого, как правило, характеризуются повышенными значениями биомассы в холодные годы, обеспечивая, таким образом, более высокие показатели общей биомассы (Долганова, 2001; Dolganova, Zuenko, 2004; Рачков, Надточий, 2013). Однако рост биомассы планктона, наметившийся с начала 2000-х гг. в северо-западной части моря, совпал по времени с периодом ослабления зимнего и летнего муссонов, что вызвало увеличение температуры поверхностного слоя и более интенсивное распространение теплых вод из южной части моря (Зуенко, 2008; Никитин, 2009). При этом увеличение биомассы планктона произошло за счет интенсивного развития не только тепловодных, но и (в большей степени) холодноводных видов. Два из них — копепода *N. plumchrus* и щетинкочелюстные *S. elegans* — за счет существенного увеличения своей численности способствовали увеличению биомассы крупной фракции планктона на большей части акватории северо-западной части моря на 15 % (Долганова, 2010). По-видимому, теплая гидрологическая весна (весенние положительные аномалии поверхностного слоя воды) способствует бурному развитию некоторых массовых видов, в частности *N. plumchrus*, биомасса которого к лету может достигать 500–2000 мг/м³ и составлять более 70 % общей биомассы планктона (Маркина, Чернявский, 1985; Kobari, Ikeda, 2001).

В зал. Петра Великого в 2010 и 2011 гг. биомасса крупных копепод летом была максимальной за рассматриваемый период, а ее основу (до 90 %) составлял *N. plumchrus*. Основные же концентрации крупноразмерных копепод в заливе отмечались в нижнешельфовой зоне (рис. 12).

В последние четыре года (2010–2013), относящиеся к «теплым» по термическому режиму в летний период, во всех ландшафтных зонах залива отмечались стабильно высокие концентрации копепод, особенно в 2010–2012 гг., за счет чего общая биомас-

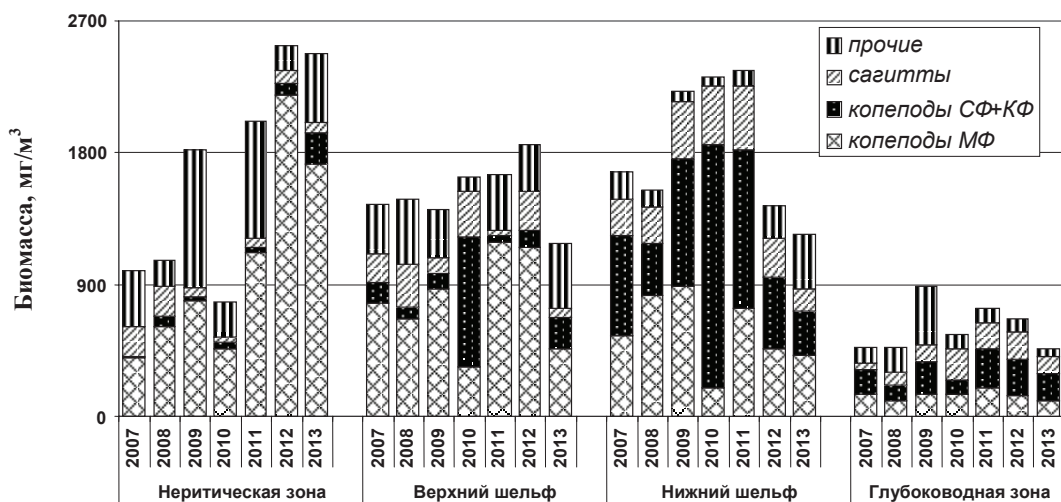


Рис. 12. Межгодовая изменчивость биомассы зоопланктона (мг/м^3) в различных ландшафтных зонах зал. Петра Великого в летний период

Fig. 12. Year-to-year changes of summer zooplankton biomass (mg/m^3), by landscape zones of Peter the Great Bay

са планктона была максимальной — в среднем 1830 мг/м^3 . Однако на большей части акватории залива доминируют не крупные, а мелкие виды копепоид, развитие которых и определяет общую биомассу зоопланктона. В 2012 г. отмечалась рекордная биомасса одного из них, *P. newmani*, — в среднем 958 мг/м^3 , что составило 52 % общей биомассы. В 2013 г. биомасса *P. newmani* снизилась до минимальных значений (табл. 5) — в 1,6 раза меньше среднемноголетней. Несмотря на существенное увеличение в заливе биомассы тепловодных видов копепоид — *O. brevicornis*, *P. parvus* и *A. pacifica*, общая биомасса планктона повсеместно снизилась на 10–20 % (рис. 12, табл. 5).

Вторая по значимости группа планктона — щетинкочелюстные — характеризуется довольно стабильными концентрациями в заливе, составляя в среднем 220 мг/м^3 в летний период — менее 20 % общей биомассы. Основные их концентрации в это время сосредоточены в шельфовой зоне, в отдельные годы распределяясь либо равномерно по всей зоне, либо в одной из подзон, верхней или нижней (рис. 12). Отмечаемый с середины 1990-х гг. рост биомассы щетинкочелюстных повсеместно в северо-западной части моря в заливе прекратился в начале 2000-х гг., более того, началось ее постепенное снижение (рис. 12, табл. 5).

Межгодовая динамика общей биомассы планктона, как и сезонная, наиболее выражена в неритической зоне (рис. 12), так как развитие неритического планктона в большей степени зависит от изменчивости условий среды: интенсивности берегового стока, динамики приливно-отливных течений, температуры и солености (Надточий, Зуенко, 2000). В неритической зоне Амурского и Уссурийского заливов межгодовая изменчивость условий среды, как правило, совпадает, поэтому особенности развития планктона в этих заливах в один и тот же год также схожи. В 2008 г. отмечался максимум развития сагитт, в 2010 г. — крупных копепоид *N. plumchrus* и *Calanus glacialis*, в 2011–2012 гг. — *P. newmani*, а в 2013 г. — трех тепловодных видов копепоид (табл. 5). Однако в отдельные годы условия среды в заливах изменяются, по-видимому, не синхронно и в планктоне отмечается больше различий, чем сходства: в летний период 2007, 2008 и 2010 гг. в Амурском заливе отмечались минимальные значения биомассы, а в Уссурийском — максимальные, в 2007 г. зафиксирован максимум развития тепловодных кладоцер, но только в Амурском заливе, а также максимум развития холодноводного *P. minutus*, но только в Уссурийском заливе (табл. 5).

Межгодовая динамика численности меропланктона определяется главным образом влиянием температуры и солености воды (Омельяненко и др., 2004; Радовец, Христофорова, 2008; Куликова и др., 2011). В последнее десятилетие с ростом температуры воды

в зал. Петра Великого отмечается более раннее появление и менее продолжительное нахождение в планктоне личинок некоторых холодноводных видов двустворчатых моллюсков, а также высокая численность, позднее появление и продолжительное нахождение тепловодных видов (Радовец, Христофорова, 2008).

Концентрация летнего меропланктона составляет в среднем 2,77 тыс. экз./м³, в разные годы — от 2,67 до 5,34 тыс. экз./м³ в Амурском заливе и от 0,56 до 2,67 тыс. экз./м³ в Уссурийском заливе. Межгодовая изменчивость общей плотности личиночного планктона выражается в разной интенсивности нереста донных беспозвоночных и неравномерности пространственного распределения массовых групп.

Минимальная плотность меропланктона отмечалась в 2010 г. — на 30–60 % меньше среднемноголетних значений. Этот год характеризовался аномально низкой численностью личинок иглокожих и полихет, ниже среднемноголетних значений соответственно в 27 и в 6 раз. В то же время в кутовой части Амурского залива отмечалась максимальная за период наблюдений концентрация личинок двустворчатых моллюсков и крабов — соответственно 1561 и 75 экз./м³.

Максимальная плотность меропланктона отмечалась в Амурском заливе в 2011 г., а в Уссурийском — в 2009 г., причем основу численности личиночного планктона формировали одни и те же группы: бивальвии, форониды, полихеты, иглокожие и циррипедии (рис. 13).

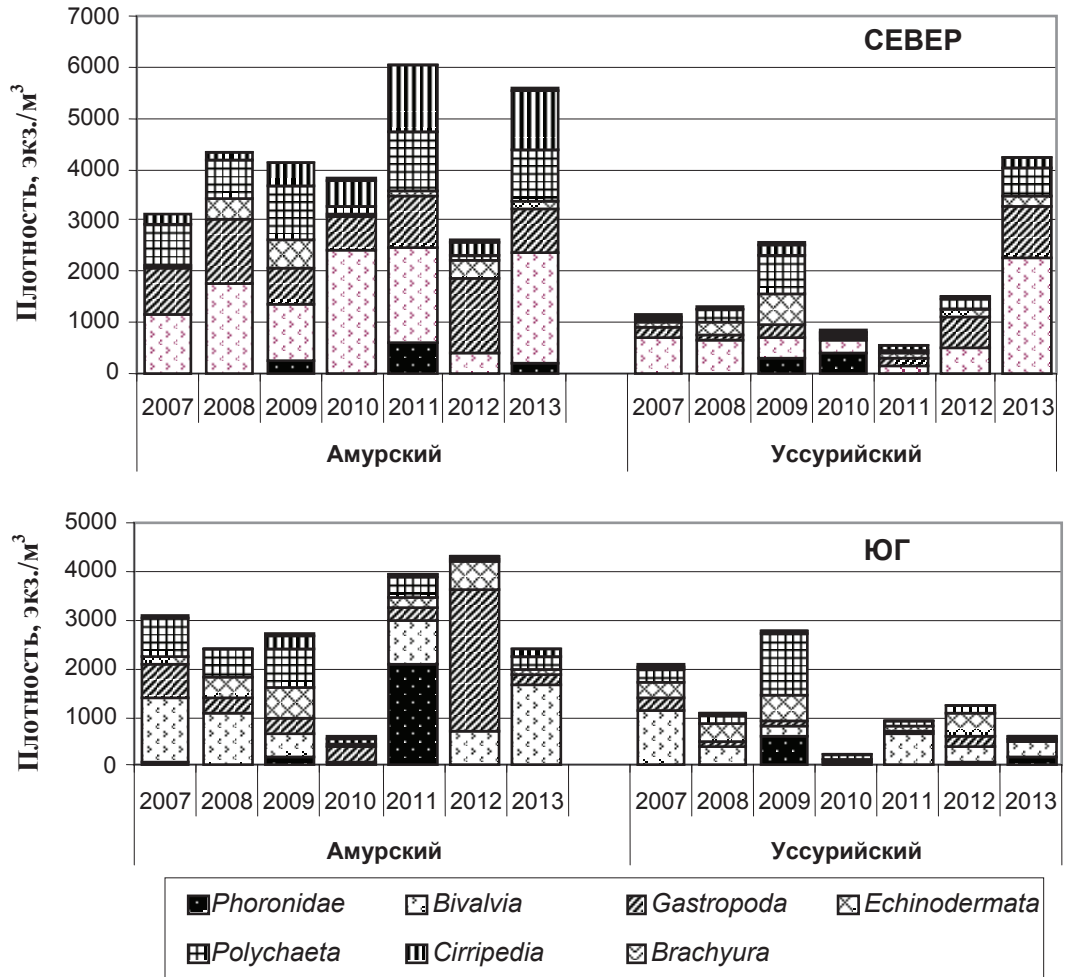


Рис. 13. Межгодовая изменчивость плотности меропланктона (экз./м³) в Амурском и Уссурийском заливах в летний период

Fig. 13. Year-to-year changes of meroplankton abundance (ind./m³) in the Amur and Ussuri Bays in summer

В летний период 2013 г. существенно возросла численность двусторчатых моллюсков в обоих заливах, особенно в их северных мелководных районах, за счет чего общая плотность меропланктона превысила среднемноголетние значения в среднем на 15 % (рис. 13).

Таким образом, межгодовая изменчивость зоопланктона зал. Петра Великого, как и Японского моря в целом, проявляется в изменчивости соотношения массовых видов, интенсивности их развития, размерной структуры планктона. Существенное снижение в последние годы численности крупных океанических видов голопланктона не оказывает негативного влияния на состояние кормовой базы нектона.

В настоящее время в Японском море соотношение биомассы потребителей (нектона) к биомассе кормовых ресурсов (планктона) в 3–5 раз больше, чем в других морях дальневосточного бассейна, что свидетельствует о самом слабом пищевом прессе (Шунтов, Темных, 2011). Объемы потребления планктона здесь снизились в десятки раз по сравнению с 1990-ми гг. (Шунтов и др., 2010).

В зал. Петра Великого основными потребителями планктона являются придонно-пелагические рыбы шельфовой зоны, в меньшей степени — пелагические рыбы (включая южных мигрантов) открытых вод, тихоокеанский кальмар, мальки и молодь большинства нектонных обитателей прибрежной зоны. В прибрежно-эстуарной зоне, населенной преимущественно мелкоразмерным планктоном, его доля в общем потреблении пищи составляет менее 6 % (Колпаков и др., 2010), хотя именно в этой ландшафтной зоне в теплое время года отмечаются самые высокие концентрации планктона. О достаточно высокой обеспеченности пищей и отсутствии конкуренции в заливе свидетельствуют стабильно устойчивая суточная ритмика, высокие значения суточных рационов и избирательность в питании многих его обитателей (Долганова и др., 2008; Пушина, 2012).

Заключение

В планктонной фауне залива присутствуют все виды, обитающие в северо-западной части Японского моря. Более 80 % численности планктона повсеместно составляют представители мелкой фракции.

Численность зоопланктона составляет в среднем 31 тыс. экз./м³, от 3,88 тыс. экз./м³ зимой до 39,0–43,0 тыс. экз./м³ в теплый период года. Общая биомасса зоопланктона составляет в среднем 1250 мг/м³. В теплое время года биомасса на 30 % выше, чем в холодное. На большей части акватории залива величина общей биомассы в теплое время года превышает 1000 мг/м³, а в холодное — 750 мг/м³, при этом в течение всего года максимальные биомассы отмечаются в заливах второго порядка — Амурском и Уссурийском — в среднем 1455 мг/м³.

Основу биомассы планктона составляют две основных группы: копеподы и щетинкочелюстные — в среднем 61 и 22 %. У копепод больше выражена сезонная изменчивость их общего количества (в теплый период вдвое больше, чем в холодный), а у щетинкочелюстных — пространственная, с максимальным количеством в шельфовой зоне и минимальным в неритической.

Максимальная плотность меропланктона отмечается в Амурском заливе — в среднем за год 3,65 тыс. экз./м³, вдвое выше, чем в Уссурийском, а сезонные максимумы наблюдаются летом и осенью. В северных мелководных районах обоих заливов плотность личинок втрое выше, чем в южных.

Общий запас зоопланктона в зал. Петра Великого составляет в среднем весной 428 тыс. т, летом — 636 тыс. т. В большей по площади восточной части залива общий запас планктона в 4 раза больше, чем в западной, а количество планктона на единицу площади вдвое выше.

По сравнению с началом 2000-х гг. количество планктона во всех ландшафтных зонах увеличилось в 1,2–2,5 раза, достигнув максимума в 2010–2012 гг. за счет постепенного роста численности главного биомассообразующего вида — *P. newmani*. Резкое снижение его численности в заливе в 2013 г. вызвало уменьшение общей биомассы планктона на 20 %.

Межгодовая динамика общей биомассы планктона, как и сезонная, наиболее выражена в неритической зоне. Характер межгодовой изменчивости планктона в Амурском и Уссурийском заливах может быть сходен (2008, 2010–2013 гг.), а может и существенно различаться (2007, 2009 гг.). В 2013 г. в обоих заливах наблюдалась рекордно высокая численность трех тепловодных видов копепод — почти в 10 раз больше, чем в предыдущие годы — и увеличение численности личинок двустворчатых моллюсков.

Список литературы

- Алексанин А.И., Ким В., Орлова Т.Ю. и др.** Фитопланктон залива Петра Великого и задача его дистанционного зондирования // *Океанол.* — 2012. — Т. 52, № 2. — С. 239–250.
- Алимов А.Ф.** Основные положения теории функционирования водных экосистем // *Гидробиол. журн.* — 1990. — Т. 26, № 6. — С. 3–12.
- Бродский К.А.** Изменения видового состава копепод и кладоцер заливов Посыета и Амурского (Японское море) в связи с многолетними колебаниями температуры // *Биол. моря.* — 1981. — № 5. — С. 21–27.
- Волков А.Ф.** Методика сбора и обработки планктона и проб по питанию нектона // *Изв. ТИНРО.* — 2008. — Т. 154. — С. 405–416.
- Вышкварцев Д.И., Карапетян Т.Ш.** Сезонная динамика первичной продукции в мелководных бухтах залива Посыета (Японское море) // *Биол. моря.* — 1979. — № 2. — С. 28–33.
- Даутов С.Ш.** Распределение, видовой состав и динамика численности личинок иглокожих в районе устья реки Туманная и в Дальневосточном государственном морском заповеднике // *Биол. моря.* — 2000. — Т. 26, № 1. — С. 16–21.
- Даутова Т.Н., Петрова Е.А.** Фауна гидроидных медуз (Cnidaria: Hydrozoa) северо-западной части Японского моря // *Биол. моря.* — 2010. — Т. 36, № 5. — С. 329–337.
- Дегтярева В.А.** Динамика численности и биомассы зоопланктона в весенне-летний период в Уссурийском заливе (залив Петра Великого, Японское море) // *Изв. ТИНРО.* — 2014. — Т. 177. — С. 227–234.
- Долганова Н.Т.** Зимний зоопланктон российских вод Японского моря // *Изв. ТИНРО.* — 2013. — Т. 172. — С. 145–164.
- Долганова Н.Т.** Зоопланктон Японского моря как потенциальная кормовая база для пастбищного выращивания лососей // *Изв. ТИНРО.* — 2010. — Т. 163. — С. 311–337.
- Долганова Н.Т.** Состав, сезонная и межгодовая динамика планктона северо-западной части Японского моря // *Изв. ТИНРО.* — 2001. — Т. 128. — С. 810–889.
- Долганова Н.Т., Колпаков Н.В., Чучукало В.И.** Питание и пищевые отношения молоди рыб и креветок в эстуариях зал. Петра Великого в летне-осенний период // *Изв. ТИНРО.* — 2008. — Т. 153. — С. 334–342.
- Долганова Н.Т., Косенок Н.С., Зуенко Ю.И.** Особенности летнего зоопланктона в некоторых бухтах побережья Приморья // *Изв. ТИНРО.* — 2004. — Т. 136. — С. 249–263.
- Зуенко Ю.И.** Промысловая океанология Японского моря : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — 228 с.
- Инструкция по количественной обработке морского сетного планктона** / Е.П. Каредин. — Владивосток : ТИНРО, 1982. — 29 с.
- Колпаков В.Н., 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.
- Коновалова Г.В.** Макро- и наннопланктон Амурского залива зимой // *Прибрежный планктон и бентос северной части Японского моря.* — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1980. — С. 6–7.
- Коновалова Г.В.** Сезонная характеристика фитопланктона в Амурском заливе Японского моря // *Океанол.* — 1972. — Т. 12, № 1. — С. 123–128.
- Корн О.М., Куликова В.А.** История личиночного планктона в российских водах Японского моря // *Биол. моря.* — 1997. — Т. 23, № 1. — С. 3–14.
- Корн О.М., Щербакова Н.В.** Распределение личинок усоногих ракообразных (Cirripedia: Thoracica) в Амурском и Уссурийском заливах Японского моря // *Биол. моря.* — 2012. — Т. 38, № 2. — С. 153–165.
- Кос М.С.** Уменьшение роли тепловодных элементов в планктоне залива Посыет (Японское море) // *ДАН СССР.* — 1969. — Т. 184, № 4. — С. 951–954.

Куликова В.А., Корн О.М., Колотухина Н.К., Радовец А.В. Меропланктон Амурского и Уссурийского заливов Японского моря // 10-й съезд Гидробиологического общества при РАН : тез. докл. — Владивосток : Дальнаука, 2009. — С. 222.

Куликова В.А., Ляшенко С.А., Колотухина Н.К. Сезонная и межгодовая динамика численности личинок *Mytilus coruscus* Gould, 1861 (Bivalvia, Mytilidae) в Амурском заливе (залив Петра Великого Японского моря) // Биол. моря. — 2011. — Т. 37, № 5. — С. 334–338.

Куликова В.А., Омеляненко В.А., Погодин А.Г. Годовая динамика меропланктона в северной мелководной части Амурского залива (залив Петра Великого Японского моря) // Биол. моря. — 1999. — Т. 25, № 2. — С. 131–132.

Кун М.С., Пушина О.И. Межгодовая изменчивость неритического планктона в заливе Петра Великого // Изв. ТИНРО. — 1981. — Т. 105. — С. 61–65.

Макрофауна бентали залива Петра Великого (Японское море): таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1978–2009 / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014. — 307 с.

Маркина Н.П., Чернявский В.И. Количественное распределение фито-, зоопланктона и условия формирования продуктивных зон в Японском море // Изв. ТИНРО. — 1985. — Т. 110. — С. 129–138.

Микулич Л.В. Сезонная динамика неритического зоопланктона в заливе Петра Великого // 1-я Всесоюз. конф. по морской биологии. — Владивосток, 1977. — С. 100–101.

Надточий В.В. Сезонная динамика планктона Амурского залива // Изв. ТИНРО. — 2012. — Т. 169. — С. 147–161.

Надточий В.В., Зуенко Ю.И. Межгодовая изменчивость весенне-летнего планктона в заливе Петра Великого // Изв. ТИНРО. — 2000. — Т. 127. — С. 281–300.

Надточий В.В., Рачков В.И., Бохан Л.Н. Межгодовая динамика зоопланктона Амурского залива // Изв. ТИНРО. — 2012. — Т. 171. — С. 186–198.

Никитин А.А. Новая схема поверхностной циркуляции Японского моря с учетом синоптических вихрей // Изв. ТИНРО. — 2009. — Т. 157. — С. 158–167.

Омеляненко В.А. Прибрежный меропланктон залива Петра Великого Японского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ИБМ ДВО АН СССР, 2006. — 23 с.

Омеляненко В.А., Куликова В.А. Годовые изменения структуры меропланктона в прибрежных водах залива Петра Великого Японского моря и факторы, их определяющие // 10-й съезд Гидробиологического общества при РАН : тез. докл. — Владивосток : Дальнаука, 2009. — С. 297.

Омеляненко В.А., Куликова В.А. Пелагические личинки донных беспозвоночных залива Восток (залив Петра Великого Японское море): состав, фенология и динамика численности // Биол. моря. — 2011. — Т. 37, № 1. — С. 9–21.

Омеляненко В.А., Куликова В.А., Погодин А.Г. Меропланктон Амурского залива (залив Петра Великого Японского моря) // Биол. моря. — 2004. — Т. 30, № 3. — С. 191–207.

Петрова Е.А., Даутова Т.Н., Школдина Л.С. Видовой состав, сезонная динамика численности и пространственное распределение гидромедуз (Cnidaria: Hydrozoa) в заливе Восток Японского моря // Биол. моря. — 2011. — Т. 37, № 2. — С. 106–115.

Пушина О.И. Питание и трофические связи демерсальных рыб зал. Петра Великого (Японское море) в летний период : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 2012. — 24 с.

Радовец А.В., Христофорова Н.К. Влияние климатических изменений на динамику численности личинок двусторчатых моллюсков в планктоне бухты Миноносок (залив Посыета, Японское море) // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 153. — С. 201–214.

Рачков В.И., Надточий В.В. Межгодовые изменения гидрохимического режим вод в Амурском заливе в теплый период года и их влияние на зоопланктон // Океанография залива Петра Великого и прилегающей части Японского моря : мат-лы конф. ТОИ. — Владивосток : Дальнаука, 2013. — С. 29–33.

Рекомендации по экспресс-обработке сетного планктона в море / А.Ф. Волков. — Владивосток : ТИНРО, 1984. — 31 с.

Стоник И.В. Фитопланктон Амурского залива (Японское море) в условиях евтрофирования : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1999. — 26 с.

Чучукало В.И., Слабинский А.М. Особенности распределения и оценка валовой биомассы мезопланктона залива Петра Великого и прилежащих вод в отдельные биологические сезоны (по материалам ТИНРО 1947–1985 гг.) / ТИНРО. — Владивосток, 1987. — 11 с. — Деп. в ЦНИИТЭИРХ, № 910-рх 87.

Шевченко О.Г., Орлова Т.Ю. Морфология и экология диатомовой водоросли *Chaetoceros contortus*, вызывающей «цветение» в заливе Петра Великого Японского моря // Биол. моря. — 2010. — Т. 36, № 4. — С. 251–258.

Школдина Л.С., Погодин А.Г. Состав планктона и биоиндикация вод юго-западной части залива Петра Великого Японского моря // Биол. моря. — 1999. — Т. 25, № 2. — С. 178–180.

Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей России : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2001. — Т. 1. — 580 с.

Шунтов В.П., Волвенко И.В., Темных О.С. и др. К обоснованию экологической емкости дальневосточных морей и субарктической Пацифики для пастбищного выращивания лососей. Сообщение 2. Состав, запасы и динамика зоопланктона и мелкого нектона — кормовой базы тихоокеанских лососей // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 160. — С. 185–208.

Шунтов В.П., Темных О.С. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011. — Т. 2. — 490 с.

Щербакова Н.В., Дробязин Е.Н., Корн О.М. Особенности биологии размножения и личиночного развития камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в заливе Петра Великого Японского моря // Биол. моря. — 2008. — Т. 34, № 6. — С. 419–428.

Щербакова Н.В., Корн О.М. Период встречаемости, плотность и распределение личинок трех видов промысловых крабов в заливе Петра Великого Японского моря // Биол. моря. — 2011. — Т. 37, № 6. — С. 461–471.

Clarke K.R., Warwick R.M. Statistical analysis and interpretation of marine community data : IOC Training Course Report. — 1986. — № 19, apex. 3. — 116 p.

Dolganova N.T., Zuenko Yu.I. Seasonal and inter-annual dynamics of mesoplankton in the northwestern Japan Sea // Progress in Oceanography. — 2004. — Vol. 61. — P. 227–243.

Kobari T., Ikeda T. Vertical Migration and Life cycle of *Neocalanus plumchrus* (Crustacea: Copepoda) in the Oyashio Region, with Notes on Regional Variations in Body Size // J. Plankton Res. — 2001. — Vol. 23, № 3. — P. 287–302.

Поступила в редакцию 7.11.14 г.