# УДК 581.526.325(265.54)

# П.П. Тищенко, П.Я. Тищенко, О.А. Еловская, В.И. Звалинский, Ю.В. Федорец\*

Тихоокеанский океанологический институт им. В.И. Ильичева ДВО РАН, 690041, г. Владивосток, ул. Балтийская, 43

# УСЛОВИЯ ФОРМИРОВАНИЯ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ФИТОПЛАНКТОНА В ЗАЛИВЕ ВОСТОК (ЯПОНСКОЕ МОРЕ) ВЕСНОЙ 2016 Г.

Установлено, что в весенний сезон фотосинтетическая активность фитопланктона была ограничена содержанием в воде нитратов. Проникновение в залив вод из открытой части зал. Петра Великого обеспечивало дополнительный поток биогенных веществ, который усиливал интенсивность фотосинтеза. В северной части залива развитие фитопланктона наиболее интенсивно происходило на глубинах 8–10 м, а в южной его части — на глубинах 10–16 м. Первичная продукция вод залива изменялась в диапазоне от 200 до 2100 мгС/(м<sup>2</sup> · сут). Общая продуктивность вод зал. Восток составила 12,5 тС/сут. Видовой состав фитопланктона в заливе формировали два отдела микроводорослей: диатомовые (Bacillariophyta) и динофитовые (Dinophyta). Максимальная биомасса фитопланктона наблюдалась в верхнем слое залива, а высокие концентрации Chl — в придонном горизонте. Видовой состав зоопланктона был типичен для весеннего сезона. Его основу, как во всех прибрежных акваториях северо-западной части Японского моря, составляли копеподы, представленные большей частью неритическми видами. В момент исследований соотношение между биомассами зоо- и фитопланктона оценивалось как 1 : 12.

**Ключевые слова:** залив Восток, первичная продукция фитопланктона, фитопланктон, зоопланктон, залив Петра Великого.

DOI: 10.26428/1606-9919-2019-198-164-185.

**Tishchenko P.P., Tishchenko P.Ya., Elovskaya O.A., Zvalinsky V.I., Fedorets Yu.V.** Conditions for primary production of phytoplankton in the Vostok Bay (Japan Sea) in spring 2016 // Izv. TINRO. — 2019. — Vol. 198. — P. 164–185.

2019

<sup>\*</sup> Тищенко Петр Павлович, кандидат географических наук, старший научный сотрудник, e-mail: eq15@poi.dvo.ru; Тищенко Павел Яковлевич, доктор химических наук, заведующий лабораторией, e-mail: tpavel@poi.dvo.ru; Еловская Олеся Александровна, младший научный сотрудник, e-mail: olesya-sharova@mail.ru; Звалинский Владимир Иванович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: vis@mail.ru; Федорец Юлия Владимировна, кандидат биологических наук, научный сотрудник, e-mail: lulya81@mail.ru.

Tishchenko Petr P., Ph.D., senior researcher, Pacific Oceanological Institute, Russian Ac. Sci., Baltiyskaya Street, 43, Vladivostok 690041, Russia, e-mail: eq15@poi.dvo.ru; Tishchenko Pavel Ya., D.Chem., head of laboratory, Pacific Oceanological Institute, Russian Ac. Sci., Baltiyskaya Street, 43, Vladivostok 690041, Russia, e-mail: tpavel@poi.dvo.ru; Elovskaya Olesya A., junior researcher, Pacific Oceanological Institute, Russian Ac. Sci., Baltiyskaya Street, 43, Vladivostok 690041, Russia, e-mail: olesya-sharova@mail.ru; Zvalinsky Vladimir I., D.Biol., leading researcher, Pacific Oceanological Institute, Russian Ac. Sci., Baltiyskaya Street, 43, Vladivostok 690041, Russia, e-mail: ru; Fedorets Julia V., Ph.D., researcher, Pacific Oceanological Institute, Russian Ac. Sci., Baltiyskaya Street, 43, Vladivostok 690041, Russia, e-mail: ulya81@mail.ru.

The Vostok Bay was surveyed on March 16-18, 2016 with measuring of water properties profiles by oceanographic sondes Sea-Bird SBE-19plus V2 and Rinko Profiler ASTD-102 with sensors of pressure, temperature, conductivity, turbidity, chlorophyll fluorescence, dissolved oxygen, and photosynthetically active radiation (PAR) and collecting of water samples by SBE-32 carousel sampler with 10 liter bottles for further measuring of nutrients (P. Si and N in forms of nitrate and ammonium) and chlorophyll a concentration and phyto- and zooplankton abundance and species composition. Assimilation number  $(P^b)$  of phytoplankton was determined using the optical sensor of dissolved oxygen mounted on logger Rinko AR01-USB and primary production was calculated from the measured values of  $P^b$ , Chl a and PAR. Values of primary production ranged from 200 to 2100 mgC/(m<sup>2</sup>·day). The highest phytoplankton growth was detected at the depth of 8–10 m in the northern Vostok Bay and 10–16 m in its southern part. The total daily production of phytoplankton within the Bay was estimated as 12.5 tC. Species composition of phytoplankton was formed mainly by diatoms (Bacillariophyta) and dinophytes (Dinophyta). The highest biomass of raw phytoplankton was registered at the sea surface, whereas the highest values of chlorophyll concentration occurred mainly at the bottom of the bay. Species composition of zooplankton was typical for spring season, with domination of copepods presented mainly by neritic species; its biomass was in 12 times lower than the phytoplankton biomass, on average. There was concluded that photosynthetic activity of phytoplankton was limited by nitrate availability, therefore it was intensified by penetration of relatively cold, nitrogen-rich waters from the deep-water sea to the Vostok Bay.

**Key words:** Vostok Bay, primary production, phytoplankton, zooplankton, Peter the Great Bay.

### Введение

В настоящее время в прибрежных акваториях Мирового океана происходит существенное уменьшение концентрации кислорода во времени [Doney, 2010; Cai et al., 2011; Breitburg et al., 2018]. Для прибрежных акваторий такие изменения объясняются главным образом эвтрофикацией (обогащением биогенными веществами) прибрежных вод, увеличением интенсивности продукции и деструкции органического вещества [Rabalais et al., 2009, 2014; Battye et al., 2017]. Общее количество в мире экосистем, подвергшихся эвтрофикации, превышает 415 [Selman et al., 2008]. Многие исследователи указывают, что именно эвтрофикация приводит к ухудшению состояния прибрежных экосистем по всему миру [Selman et al., 2008]. Наиболее опасными ее последствиями становятся гипоксия (или кислородное истощение) и цветение опасных видов водорослей («красные приливы»), содержащих высокотоксичные вещества, что может приводить к разрушению функционирования прибрежных экосистем.

Известно, что некоторые части акватории зал. Петра Великого подвержены сезонной гипоксии. Систематически это явление наблюдается в летне-осенний сезон в Амурском заливе [Тищенко и др., 2008] и в Дальневосточном морском заповеднике (зал. Посьета) [Стунжас и др., 2016]. Для Амурского залива установлена высокая межгодовая скорость уменьшения содержания кислорода [Tishchenko et al., 2016]. В результате гидрохимических изменений произошли и гидробиологические изменения: на смену видам, чувствительным к содержанию кислорода (например, приморский гребешок), пришли сообщества, устойчивые к низким содержаниям кислорода (полихеты) [Коновалова, 1972; Климова, 1988; Мокеева, 1988; Ткалин и др., 1990]. В 2008 г. в Амурском заливе был обнаружен замор рыб в осенний период [Тищенко и др., 2011], а в летний сезон 2013 г. произошла гибель зообентоса в Дальневосточном морском заповеднике из-за отсутствия кислорода в придонной воде [Стунжас и др., 2016].

Очевидно, что эвтрофикация прибрежных вод приводит к интенсификации формирования первичной продукции (ПП). Образование автохтонного органического вещества — один из ключевых процессов, который недостаточно рассматривался в литературе. Являясь первичным звеном трофической цепи, величина ПП определяет видовое разнообразие и численность последующих звеньев цепи. В акваториях, подверженных эвтрофикации, роль ПП возрастает, поскольку высокие значения ПП способны дестабилизировать функционирование экосистем рассматриваемых акваторий. Это может привести к резкому уменьшению видового разнообразия и численности живых организмов, а также к формированию так называемых «мертвых зон», где регистрируется отсутствие содержания кислорода и аэробная жизнь невозможна. Ранее нами была выполнена оценка ПП для наиболее эвтрофированного бассейна — Амурского залива.

В данной работе исследуются условия продукции органического вещества в зал. Восток в весенний сезон, они включают в себя распределение биогенных веществ, хлорофилла *a*, фитопланктона, оценку ПП и биомассы зоопланктона. В отличие от большинства акваторий зал. Петра Великого, находящихся под антропогенным прессом, зал. Восток долгие годы оставался наиболее чистой акваторией [Христофорова и др., 2005]. На побережье залива отсутствуют крупные города, промышленные предприятия. Залив является приемником всего около 0,1 % всего объема сточных вод, поступающих в зал. Петра Великого [Огородникова, 2001]. Некоторую антропогенную нагрузку испытывает только бухта Гайдамак, где расположены поселки Ливадия и Южно-Морской, в которых происходит обработка рыбы. С определенными оговорками зал. Восток можно рассматривать в качестве фоновой акватории.

### Материалы и методы

Залив Восток расположен в юго-восточной части зал. Петра Великого между мысом Пещурова (42°51' с.ш. 132°42' в.д.; рис. 1) и мысом Подосенова (42°50.5' с.ш. 132°45.9' в.д.; рис. 1). Западный берег зал. Восток возвышенный, в него вдается несколько бухт, наиболее значимые из которых Гайдамак, Средняя, Тихая Заводь и Восток. Берег вершины залива низкий и песчаный. В северо-западную часть бухты Тихая Заводь впадает р. Волчанка. В восточной части залива находится бухта Литовка, куда впадает река с одноименным названием. В зал. Восток впадает еще несколько речек и ручьев, сток которых подвержен сильным сезонным и межгодовым колебаниям. Мак-



Рис. 1. Географическое расположение района исследований (а) и схема станций (б) при проведении исследований зал. Восток 16–18 марта 2016 г.: *1* — мыс Пещурова; *2* — бухта Гайдамак; *3* — мыс Пущина; *4* — бухта Средняя; *5* — мыс Пашенинникова; *6* — бухта Тихая Заводь; *7* — р. Волчанка; *8* — бухта Восток; *9* — р. Волчанец; *10* бухта Литовка; *11* — р. Литовка; *12* — мыс Елизарова; *13* — мыс Подосенова. Сплошной линией отмечен разрез

Fig. 1. Scheme of study area (a) and the Vostok Bay survey conducted on March 16–18, 2016 (6): l — Cape Peshchurov; 2 — Gaydamak Bight; 3 — Cape Pushchin; 4 — Srednyaya Bight; 5 — Cape Pasheninnikov; 6 — Tikhaya Zavod Bight; 7 — Volchanka River; 8 — Vostok Bight; 9 — Volchanets River; 10 — Litovka Bight; 11 — Litovka River; 12 — Cape Elizarov; 13 — Cape Podosenov. Transect with plankton samplings is shown by *solid line*  симальная глубина залива составляет 31,0 м, а средняя глубина — 12,9 м. В средней части залива грунт — ил. К вершине залива глубины постепенно уменьшаются, а грунт становится песчаным [Лоция..., 1996\*; Гайко, 2006].

Гидролого-гидрохимическая съемка в зал. Восток проводилась в течение трех суток с 16 по 18 марта 2016 г. на НИС «Профессор Гагаринский». Схема расположения 26 гидролого-гидрохимических станций, выполненных в ходе работ, представлена на рис. 1.

В ходе работ использовали гидрологический зонд Sea-Bird SBE 19plus V2, оснащенный датчиками давления, температуры, электропроводности, мутности, флюоресценции хлорофилла *a*, содержания растворенного кислорода и фотосинтетически активной радиации (ФАР). Отбор воды проводили при помощи пробоотборного устройства SBE 32 на 12 батометров объемом по 10 л каждый и бортового устройства SBE 11. Дополнительно зондирующий комплекс оснащался профилографом Rinko Profiler с датчиками давления, температуры, электропроводности, мутности, хлорофилла *a* и оптическим датчиком кислорода.

Для анализа концентраций биогенных веществ, хлорофилла *a*, измерения ассимиляционного числа и расчета ПП использовали нижеприведенные методики.

Определение основных биогенных элементов (фосфатов, силикатов, нитритов, нитратов, аммонийного азота) выполняли по стандартным методикам\*\*.

Определение содержания хлорофилла а и феофитина выполняли спектрофотометрическим методом [Jeffrey and Humphrey, 1975]. Пробы воды фильтровали через мембранные фильтры Владипор МФАС-ОС-3 диаметром 35 мм с диаметром пор 0,8 мкм. Затем фильтры высушивали и растворяли в 5 мл 90 %-ного раствора ацетона и помещали в холодильник. Через сутки на спектрофотометре фирмы Shimadzu, модель UV-3600, проводили измерение оптической плотности поглощения света в экстракте. Перед измерением феофитина экстракт предварительно подкисляли 2–3 каплями приготовленного раствора соляной кислоты в ацетоне.

Концентрацию хлорофилла а в пробе С<sub>х<sub>л</sub></sub>, мкг/л, вычисляли по формуле

$$C_{X_{\eta}} = 2,44 \frac{D_{664} - D_{664}^{k}}{D_{664}} C_{X_{\eta}}^{'},\tag{1}$$

где  $D_{664}$  и  $D_{664}^{k}$  — оптические плотности экстракта при длине волны 664 нм до и после его подкисления. Концентрацию хлорофилла *а* в пробе, мкг/л, без поправки на присутствие феофитина *a* ( $C_{\chi_{7}}$ ) вычисляли по формуле

$$C'_{X_{n}} = (11,85D_{664} - 1,54D_{647} - 0,08D_{630})\frac{V_{3}}{V_{np}l},$$
(2)

где  $D_{630}$  и  $D_{647}$  — оптические плотности экстракта при длинах волн 630 и 647 нм;  $V_{9}$  — объем экстракта, см<sup>3</sup>;  $V_{np}$  — объем пробы, дм<sup>3</sup>; l — длина кюветы, см. Концентрацию феофитина *a* в пробах находили из разницы величин  $C_{X7}$  и  $C'_{X7}$ :

$$C_{\phi eo} = C'_{X_{7}} - C_{X_{7}}.$$
 (3)

Определение интегральной первичной продукции выполняли с помощью измеренного нами асиммиляционного числа и световой модели, предложенной В.И. Звалинским [Звалинский и др., 2008]. Модель базируется на информации о содержании хлорофилла *а* в эвфотическом слое вод акватории, значении ассимиляционного числа и долготы дня во время проведения исследований. Формула для расчета первичной продукции для глубины «Z» в пределах эвфотического слоя имеет следующий вид:

$$P = P^{m} \frac{1 + I/I_{k}}{2\gamma} \left\{ 1 - \sqrt{1 - \frac{4\gamma I/I_{k}}{(1 + I/I_{k})^{2}}} \right\},$$
(4)

где  $P^m$  — скорость фотосинтеза при световом насыщении, мгС/(м<sup>2</sup> · сут); I — солнечная радиация на глубине Z, мкмоль/(м<sup>2</sup> · сут);  $I_k$  — световая константа, соответствующая

<sup>\*</sup> Лоция северо-западного берега Японского моря от реки Туманная до мыса Белкина. М.: Министерство обороны СССР; Главное управление навигации и океанографии, 1996. № 1401. 354 с.

<sup>\*\*</sup> Методы гидрохимических исследований основных биогенных элементов. М.: ВНИРО, 1988. 120 с.

интенсивности света I<sub>0</sub>, при которой световая кривая переходит к состоянию полунасыщения и равна 10 % от падающей на поверхность воды фотосинтетически активной радиации, мкмоль/( $m^2 \cdot cyt$ );  $\gamma$  — параметр непрямоугольной гиперболы, равный 0,95 для реальных световых кривых морских водорослей. В пределах эвфотического слоя, Z, интенсивность света экспоненциально уменьшается с глубиной [Gordon, McCluney, 1975]:

$$I_{Z} = I_{o} \cdot \exp(-k_{d} \cdot Z), \qquad (5)$$

где k<sub>d</sub> — коэффициент диффузного ослабления света; Z — глубина, м. Принимая во внимание, что на нижней границе эвфотического слоя, т.е. на компенсационной глубине  $Z_c$ , интенсивность света  $I_c \approx 1$  % ФАР [Ryther, 1956], т.е.  $I_c = 0.01 \cdot I_0$ ,

$$k_d = \frac{\ln(I_0/I_c)}{Z_c} = \frac{\ln(I_0/0,0\,II_0)}{Z_c} = 4,6/Z_c.$$
(6)

Учитывая, что  $I_k = 0, 1 \cdot I_0$ , получим

$$I/I_k = \frac{I_0 \exp(-k_d Z)}{0, II_0} = 10 \exp(-4, 6Z/Z_c).$$
(7)

При численном интегрировании уравнения (4) от поверхностного горизонта, соответствующего световому насыщению, до Z с учетом уравнения (7) получен коэффициент 0,66. В этом случае уравнение для расчета интегральной ПП принимает вид

$$P = 0,66 \cdot P^b \cdot C_{eu} \cdot T_d, \tag{8}$$

где 
$$P^b$$
 — ассимиляционное число, мгС/(мгХл · ч);  $C_{eu} = (\sum_i Chl_i) \cdot Z_c$  — содержание

хлорофилла *а* в слое фотосинтеза, мг/м<sup>2</sup>; *Chl<sub>i</sub>* — объемная концентрация хлорофилла на горизонте, мг/м<sup>3</sup>;  $T_d$  — долгота дня, ч/сут.

Рассматриваемая методика определения ПП ранее была успешно применена нами при изучении Амурского залива [Тищенко и др., 2017]. Однако область применения уравнения (8) ограничена условиями, когда фактическая глубина места равна или превышает глубину эвфотического слоя Z. В том случае, когда глубина места меньше Z. коэффициент в формуле (8) превышает значение 0,66 и зависит от глубины бассейна.

Поскольку вертикальная изменчивость ассимиляции углерода фитопланктоном соответствует вертикальной изменчивости ФАР (4), из уравнений (4), (7) можно получить величину ПП, отнесенную к произвольному горизонту Z:

$$P_{i} = \frac{1 + 10\exp(-4.6Z_{i}/Z_{dep})}{1.9} \left\{ 1 - \sqrt{1 - \frac{3.8 \cdot 10\exp(-4.6Z_{i}/Z_{dep})}{(1 + 10\exp(-4.6Z_{i}/Z_{dep}))^{2}}} \right\} \cdot P^{b} \cdot Chl_{i} \cdot T_{d},$$
(9)

где  $Z_{_{dep}}$  — глубина места при условии, что  $Z_{_{dep}} < Z_{_c}$ . Интегральная величина ПП в столбе жидкости рассчитывается как

$$P = (\sum_{i} P_i) \cdot Z_{dep}.$$
 (10)

Измерение ассимиляционного числа. При измерении ассимиляционного числа за основу принята кислородная модификация скляночного метода определения ПП. В нашем варианте метода пробы воды отбирались в большие (1,7 л) склянки, к горловинам которых крепились датчики измерения кислорода. Темная и светлая склянки погружались с борта корабля на глубину 1,0-1,5 м для экспозиции в условиях *in situ*. С помощью датчиков осуществлялась непрерывная регистрация кислорода в светлой и темной склянках с интервалом 1 мин. Такой подход позволял проследить временную изменчивость содержания кислорода не на основе двух величин (до и после экспозиции), а на основе полученного ряда данных. Расчет ассимиляционного числа проводился по формуле

$$P^{b} = \frac{dO_{2}}{Chl \cdot PQ \cdot t},\tag{11}$$

где  $dO_2$  — разница между начальными и конечными разностями показаний датчиков в «темной» и «светлой» склянках, мкмоль/кг; *Chl* — концентрация хлорофилла *a*, мг/м<sup>3</sup>; *PQ* — фотосинтетический коэффициент; *t* — время экспозиции, ч. *PQ* приняли равным

1,42, соответствующим мезотрофным водам при доминировании фитопланктона вида *Skeletonema* spp. [Laws, 1991; Smith et al., 2012].

Обработка проб фитопланктона. Пробы морской воды объемом 1 л для анализа фитопланктона отбирали у дна и у поверхности в пластиковые бутылки из батометра Нискина и фиксировали раствором Утермеля из расчета 2 мл на 1 л пробы. Зафиксированную пробу хранили в темном прохладном месте до анализа. Всего было собрано и обработано 48 проб на 24 станциях. Численность клеток подсчитывали в счетных камерах объемом 0,05 и 1,0 мл [Федоров, 1979]. Биомассу водорослей оценивали объемным методом, используя оригинальные и литературные данные измерений объема клеток для каждого вида [Коновалова, 1972; Федоров, 1979]. Под плотностью понимали численность клеток микроводорослей в 1 л воды. Доминирующими считали виды, плотность которых составляла не менее 20 % от общей плотности остальных видов в сообществе [Коновалова, 1984]. К субдоминирущим относили виды, плотность которых составляла не менее 10 % от общей плотности остальных видов в сообществе.

Обработка проб зоопланктона. Пробы зоопланктона отбирали на каждой станции вертикальным ловом от дна до поверхности с помощью планктонной сети с ячеей около 150 мкм. Собранные пробы переливали в маркированные пластиковые емкости и фиксировали 4 %-ным раствором формалина, хранили в темном прохладном месте до начала анализа в лаборатории.

Количественный подсчет особей проводился в соответствии со стандартными гидробиологическими методиками. Пробу промывали в пресной воде, в чашке Петри отбирали крупный планктон (более 10 мм), сагитты просчитывались полностью. Проба разбавлялась водой в зависимости от густоты планктона до 100–150 см<sup>3</sup>. После тщательного перемешивания пробы с помощью штемпель-пипетки отбиралась порция в 1 см<sup>3</sup>, которая переносилась в камеру Богорова. Здесь производился подсчет массовых форм зоопланктона. Для каждой пробы обрабатывалось от 1 до 10 см<sup>3</sup>. В камере просчитывали планктон по видам, размерным и возрастным стадиям [Инструкция..., 1982]. Подсчет производился под стереомикроскопом, оснащенным камерой АхіоСат Ісс 3, модель Stemi 2000-С. Организмы, встреченные в небольшом количестве, подсчитывались во всей пробе. Биомассу находили при помощи таблиц стандартных весов и номограмм Численко [Численко, 1968; Микулич, Родионов, 1975] или по формуле

$$W = qL^b, \tag{12}$$

где W — масса животного, мг сырого вещества; L — линейный размер, мм; q — константа, равная массе при длине 1 мм. Если рост животного идет без изменения формы тела (изометрический рост), то b = 3. При аллометрическом росте форма тела становится менее (b > 3) или более (b < 3) удлиненной, т.е. она меняется так, что отношение линейного размера к массе снижается или увеличивается. Коэффициенты уловистости для сети не применяли. Все данные в дальнейшем пересчитаны на экземпляр на кубический метр.

### Результаты и их обсуждение

### Гидрологические параметры

Исследования в зал. Восток проводили во время начала весеннего прогрева вод. Температура воды на поверхности была повсеместно выше нуля и изменялась от 0,5 до 1,9 °C. Минимальные значения температуры наблюдались в западной части залива на траверзе бухты Гайдамак, соленость воды на поверхности составляла 32,6–33,7 рѕи (рис. 2, а, в). Наблюдался рост значений солености в юго-восточном направлении. Низкие значения солености в бухте Средней, очевидно, вызваны таянием льда в бухте. Распределение поверхностных вод из открытой части зал. Петра Великого в зал. Восток вдоль восточного побережья, которое указывает на циклонический тип циркуляции поверхностных вод на момент исследования. В придонном слое вод пространственное распределение температуры и солености определянось затоком холодных соленых вод



Fig 2. Spatial distribution of the water temperature at the sea surface (a) and at the bottom (6), salinity at the sea surface (B) and at the bottom (r); depth (A), and нижней границы фотического слоя, м (е) вод зал. Восток 16-18 марта 2016 г. photic layer depth (e) in the Vostok Bay on March 16-18, 2016 из внешней части зал. Петра Великого. С ростом глубины происходили уменьшение температуры воды и рост солености, которые изменялись соответственно от плюс 1,2 до минус 0,1 °С и от 33,58 до 33,84 рѕи (рис. 2, б, г). Максимальные значения солености были зарегистрированы в юго-западной части залива. На рис. 3 представлены меридиональные разрезы условной плотности, температуры и солености. В кутовой части залива наблюдался фронт теплых и пресных вод и более соленых холодных вод основной части залива. Этот фронт обусловлен силами плавучести [Franks and Walstad, 1997]. В центральной части залива происходил подъем холодных вод, что, по-видимому, связано с циклонической циркуляцией вод (рис. 3, б). В момент исследований воды зал. Восток характеризовались высокой прозрачностью. Практически на всей акватории нижняя граница фотического слоя была равна глубине места (см. рис. 2, д, е). Продуцирование органического вещества происходило во всей толще вод, за исключением его юго-западной части, где толщина фотического слоя достигала 33,1 м при глубине места 36,0 м.

### Биогенные элементы

Неорганические формы биогенных веществ (нитриты, нитраты, аммоний, ортофосфаты) являются необходимыми макроэлементами при росте фитопланктона. Их изобилие в эвфотическом слое (эвтрофикация) приводит к «цветению» фитопланктона. Низкие же концентрации ограничивают скорость первичной продукции. Для зал. Восток ранее была изучена сезонная изменчивость биогенных элементов на разных глубинах для одной станции [Пропп, Пропп, 1981]. В ходе исследований, проведенных нами в марте 2016 г., содержание нитратов изменялось в диапазоне 0,05–0,64 мкмоль/л на поверхности и 0,02–0,34 мкмоль/л в придонном слое вод (рис. 4, а, б). Наибольшие концентрации нитратов (0,64 мкмоль/л) были зарегистрированы на поверхности в бухте Средней. Для этой акватории также характерно повышенное содержания растворенного фосфора и кремния (рис. 4). Источником биогенных веществ для придонных вод зал. Восток могут быть воды открытой части зал. Петра Великого. Притоком этих вод мы объясняем увеличение концентрации нитратов в придонном слое возле южной границы залива до 0,18–0,30 мкмоль/л. В восточной части залива для обоих горизонтов существовал минимум значений параметра, соответственно 0,05–0,16 и 0,02–0,10 мкмоль/кг.

Концентрации аммония в поверхностном и придонном слоях вод изменялись в пределах соответственно 0,13–1,08 и 0,12–0,99 мкмоль/л (рис. 4, д, е). В центральной и восточной частях залива содержание аммония колебалось в пределах 0,13–0,30 мкмоль/л на поверхности и 0,12–0,25 мкмоль/л у дна. На пространственное распределение аммония заметное влияние оказывала р. Волчанец, впадающая в залив на севере. Вблизи устья реки концентрация аммония достигала 0,75 мкмоль/л на поверхности и 0,99 мкмоль/л у дна. В юго-западной части залива наибольшие значения данного параметра составляли 1,08 мкмоль/л на поверхности и 0,74 мкмоль/л у дна. Сложный характер пространственного распределения концентраций нитратов и аммония был обусловлен активным участием этих веществ в микробиологической деятельности, а также возможным потоком аммония из донных осадков, на что указывалось ранее [Пропп, Пропп, 1981].

Концентрации фосфатов для поверхностного и придонного горизонтов изменялись в диапазонах соответственно 0,06–0,17 и 0,10–0,30 мкмоль/л (рис. 4, в, г). Очевидно, что основным поставщиком фосфатов в придонные воды зал. Восток являлись воды открытой части зал. Петра Великого. На это указывают схожие характеры пространственного распределения температуры, солености и фосфатов (см. рис. 2, 4).

Содержание силикатов изменялось на поверхности от 0,33 до 3,83 мкмоль/л, у дна от 0,33 до 1,33 мкмоль/л (рис. 4, ж, з). Наблюдалась тенденция уменьшения их концентраций в юго-восточном направлении в поверхностном слое вод. Максимальное содержание силикатов зарегистрировано в бухте Средней. В придонном слое вод пространственное распределение силикатов было более однородным. Минимум концентраций наблюдался в восточной части залива.

Для распределения всех биогенных веществ в поверхностном слое вод в период исследований существовала тенденция уменьшения их концентраций от западного





Fig. 4. Spatial distribution of nitrate nitrogen (μmol/L; **a**, **6**), phosphorus (μmol/L; **b**, **r**), ammonium nitrogen (μmol/L; μ, e), and silicon (μmol/L; **w**, 3) at the sea surface (upper panel) and at the bottom (bottom panel) in the Vostok Bay on March, 16–18, 2016 побережья к восточному. Наиболее явно это проявлялось в пространственных распределениях нитратов и силикатов, что, по-видимому, обусловлено затоком поверхностных вод зал. Петра Великого, обедненных биогенными элементами, в зал. Восток вдоль восточного побережья. К такому же выводу мы пришли при рассмотрении пространственных распределений температуры и солености поверхностных вод.

Распределение азота и фосфора в придонном слое вод было сформировано проникновением в залив вод из внешней части зал. Петра Великого. Влияние этих вод для фосфатов проявляется до траверза мыса Пашенинникова, в то время как в случае азота их влияние ограничено траверзом мыса Пещурова (рис. 4, б, г, е). На наш взгляд, основная причина в разнице дальности проникновения вод, обогащенных фосфором и нитратами, является кажущейся, поскольку нитраты более интенсивно извлекаются из водной среды в сравнении с фосфором. Это происходит по двум причинам. Во-первых, извлечение нитратов происходит в результате денитрификации, т.е. восстановления нитрат-ионов до молекулярного азота денитрифицирующими бактериями на границе раздела вода-илы [Дульцева, Одинцов, 1991], которые занимают южную и центральную части зал. Восток [Кашенко, 2014]. Во-вторых, именно биологически доступные неорганические формы азота (нитриты, нитраты, аммоний) являются лимитирующим компонентом скорости роста фитопланктона в экосистеме. Это следует из азот-фосфорных отношений. В том случае, когда отношение суммарной концентрации неорганических форм азота (DIN — dissolved inorganic nitrogen) к неорганическому фосфору (DIP dissolved inorganic phosphorus) меньше соотношения Редфилда [Redfield, 1958], 16:1, лимитирующим фактором скорости роста фитопланктона становятся концентрации DIN. В зал. Восток отношения DIN : DIP изменялись в диапазоне от 2 : 1 до 12 : 1 в поверхностных и от 1:1 до 9:1 в придонных водах.

## Продукционные характеристики

Ассимиляционное число фитопланктона. Значение *P<sup>b</sup>* получали с использованием работы датчиков кислорода Rinko, которыми на протяжении двух часов каждую минуту проводили регистрацию показания кислорода в склянках с водой. Результаты работы датчиков представлены на рис. 5.



Рис. 5. Временная изменчивость растворенного кислорода (а) и температуры (б) при определении ассимиляционного числа фитопланктона: *белые кружки* — светлая склянка, *темные* — темная склянка

Fig. 5. Conditions of assimilation number determination: dissolved oxygen content (mg/L; **a**) and water temperature ( $^{\circ}$ C, **6**); *white circles* light bottle, dark circles — dark bottle Величина  $P^b$ , рассчитанная по уравнению (11), составила 4,7 мгС/(мгХл · ч). Поскольку измерения проводились *in situ* и при световом насыщении, то  $P^b$  является отношением максимальной скорости продукции углерода к концентрации хлорофилла. Для морских акваторий, в которых фотосинтез ограничен концентрацией биогенных веществ, ассимиляционное число изменяется, как правило, в пределах 2–8 мгС/(мгХл · ч) [Cullen et al., 1992]. Ранее для Амурского залива в летний сезон нами было получено  $P^b$ , равное 4,3 мгС/(мгХл · ч) [Тищенко и др., 2017], что очень близко для зал. Восток.

Хлорофилл а и первичная продукция. Разрезы гидрологических характеристик, представленные на рис. 3, указывают на сложную гидрологическую ситуацию в зал. Восток, которая оказывает непосредственное влияние на распределение продукционных характеристик (рис. 6). В кутовой части залива существует область низких концентраций Chl (порядка 0,4 мг/м<sup>3</sup>), ограниченная фронтальной зоной (рис. 6, б). Сразу за фронтом содержание Chl резко возрастает, достигая 4,4 мг/м<sup>3</sup>. Воды, характеризующиеся повышенными концентрациями Chl, на севере ограничены фронтальной зоной, а на юге — подъемом холодных соленых вод (см. рис. 3, 6), в которых наблюдается низкое содержание Chl. Очевидно, что наблюдаемое распределение гидрологических характеристик на разрезе характеризуется высокой динамикой вод, которая приводит к разрушению вертикальной стратификации хлорофилла, что неоднократно отмечалось в литературе [Cullen, Eppley, 1981; Franks and Walstad, 1997; Calliari, 2007]. Наиболее важными факторами, влияющими на вертикальное распределение Chl, являются физиологические (рост фитопланктона и его способность к вертикальной миграции), световые



Рис. 6. Распределение хлорофилла a (мг/м<sup>3</sup>; **a**) и первичной продукции (мгС/(м<sup>3</sup> · сут); **б**) Fig. 6. Distribution of chlorophyll a (mg/m<sup>3</sup>; **a**) and primary production (mg C/(m<sup>3</sup> · day); **б**) at section across the Vostok Bay

условия, нитроклин и, вероятно, пикноклин [Cullen, Eppley, 1981]. Ранее для летнего сезона нами [Тищенко и др., 2013] в Амурском заливе была обнаружена связь между глубинами залегания максимума Chl и пикноклина. Попытки обнаружить подобную связь для зал. Восток оказались безуспешными. Придонные воды Амурского залива содержали высокие концентрации биогенных веществ. Пикноклин ограничивал их поставку в эвфотический слой, приводя к формированию нитроклина. Залив Восток характеризуется низким содержанием биогенных веществ, постоянным источником которых могут быть продукты минерализации органического вещества на границе раздела вода–дно, что было отмечено и ранее [Пропп, Пропп, 1981]. По-видимому, по этой причине наиболее высокие концентрации Chl сосредоточены в придонном слое, что наиболее характерно для южной части залива (см. рис. 6, а). Расчет ПП по уравнению (9) позволил получить вертикальный разрез ПП (рис. 6, б). Вертикальный профиль ПП не совпадает с вертикальным профилем концентрации Chl, что также отмечалось ранее [Cullen, Eppley, 1981; Calliari, 2007]. Очевидно, что интенсивность ФАР в придонном слое залива низкая, что служит причиной низкой ПП в придонных горизонтах.

Пространственное распределение Chl в поверхностном слое вод характеризовалось высокой однородностью. Концентрации Chl практически на всей акватории изменялись от 0,2 до 0,7 мг/м<sup>3</sup>, лишь в юго-западной части полигона увеличиваясь до 1,5 мкг/л (рис. 7, а). В придонном слое вод диапазон изменения Chl был значительно выше — от 0,8 до 4,2 мг/м<sup>3</sup> (рис. 7, б). Характер пространственного распределения Chl у дна во многом совпадает с распределением биогенных элементов и солености: максимальные значения параметра наблюдаются в южной части залива. Очевидно, что проникновение вод из внешней части зал. Петра Великого стимулирует фотосинтетическую деятельность фитопланктона в зал. Восток.



Рис. 7. Распределение хлорофилла a (мг/м<sup>3</sup>) на поверхностном (**a**) и придонном (**б**) горизонтах вод в зал. Восток 16–18 марта 2016 г.

Fig. 7. Spatial distribution of chlorophyll  $a (mg/m^3)$  at the sea surface (a) and at the bottom (6) in the Vostok Bay on March 16–18, 2016

Пространственная изменчивость значений интегральной ПП, рассчитанной по уравнению (10), географически совпадает с распределением Chl в придонном слое. Наблюдается тенденция роста ПП в южном направлении, при этом максимум значений совпадает с максимумом глубин. ПП изменяется в диапазоне от 200 мгC/(м<sup>2</sup> · сут) в кутовой части залива до 2100 мгC/(м<sup>2</sup> · сут) в южной части (рис. 8). Для Амурского залива в летний сезон были получены сравнимые величины ПП, которые изменялись в диапазоне 300–1300 мгC/(м<sup>2</sup> · сут) [Тищенко и др., 2017]. Однако в паводок р. Раздольной ПП на большей части Амурского залива резко возрастала до 2000–6000 мгC/(м<sup>2</sup> · сут) [Звалинский и др., 2008]. Общая продуктивность вод зал. Восток составляет 12,5 тС/сут. Значения ПП Амурского залива и зал. Восток в условиях малого влияния рек оказываются соизмеримы.

Рис. 8. Распределение величины интегральной первичной продукции (мгС/(м<sup>2</sup> · сут)) в фотическом слое зал. Восток 16–18 марта 2016 г.

Fig. 8. Spatial distribution of integral primary production (mgC/( $m^2 \cdot day$ )) in the photic layer in the Vostok Bay on March 16–18, 2016



Фитопланктон. В ранних исследованиях Г.В. Коноваловой [1984] в период с 1975 по 1978 г. в зал. Восток были обнаружены 216 видов, разновидностей и форм микроводорослей, относящихся к 6 отделам: диатомовые (120 видов, разновидностей и форм; 56,0 % общего числа видов), динофлагелляты (70; 32,0 %), зеленые водоросли (12; 5,5 %), золотистые водоросли (9; 4,0 %), сине-зеленые (4; 2,0 %) и эвгленовые (1; 0,5 %). В дальнейших исследованиях для зал. Восток было установлено 319 видов и внутривидовых таксонов микроводорослей [Селина, 1998], выделено три периода «цветения» фитопланктона — зимний, летний, осенний [Селина, 1998; Морозова, Орлова, 2005]. Наши исследования проводились позднее периода зимнего цветения фитопланктона, который обычно приходится на февраль.

Видовой состав фитопланктона в зал. Восток в марте 2016 г. формировали два отдела микроводорослей — диатомовые (Bacillariophyta) и динофитовые (Dinophyta). Всего обнаружено 24 вида и внутривидовых таксона микроводорослей. По числу видов ведущее положение занимал отдел диатомовых (18 видов и внутривидовых таксонов). Динофитовых водорослей было отмечено всего 6 видов. Сообщество фитопланктона характеризовалось высокими количественными показателями: в поверхностном слое плотность варьировала от 82500 до 174500 кл./л, а биомасса — от 1016,7 до 3938,7 мг/м<sup>3</sup>. В придонном слое показатели были несколько ниже — 42000-89000 кл./л и 851,4–1937,1 мг/м<sup>3</sup> (рис. 9). Наибольшие концентрации фитопланктона отмечены в поверхностном и придонном горизонтах воды в северной мелководной части залива (см. рис. 8). Высокие показатели формируются благодаря стоку р. Волчанка, а также в связи с близостью хозяйства по выращиванию тихоокеанской мидии Mytilus trossulus, площадью около 2,5 га, расположенного в бухте Тихая Заводь, которое может оказывать влияние на количественный и качественный состав фитопланктона [Морозова, Орлова, 2005]. Второй максимум численности и биомассы приходился на юго-восточную часть полигона. Высокие значения обусловлены развитием комплекса диатомей. Минимум биомассы и численности приходился на юго-западную часть зал. Восток. Диатомовые водоросли были доминирующей группой фитопланктона. Их плотность в период исследования составляла 90 % общей плотности, биомасса достигала 97 % суммарной биомассы микроводорослей. Динофитовые водоросли внесли небольшой вклад в общую биомассу и численность. В поверхностном и придонном слоях воды отмечалось массовое развитие одних и тех же микроводорослей. Пик цветения создавали диатомовые: Sceletonema costatum (от 9000 до 25500 кл./л), Coscinodiscus oculus iridis (от 12000 до 35500 кл./л) и Chaetoceros debilis (от 15500 до 30500 кл./л).

Существует несоответствие между высокими значениями биомассы фитопланктона и низким содержанием хлорофилла в поверхностном слое вод зал. Восток (см. рис. 7, 9). Такое несоответствие наблюдалось многими исследователями ранее [Cullen



Рис. 9. Распределение суммарной биомассы (мг/м<sup>3</sup>; **a**, **б**) и численности (10<sup>3</sup> кл./л; **в**, **г**) фитопланктона на поверхностном (слева) и придонном (справа) горизонтах вод зал. Восток 16–18 марта 2016 г.

Fig. 9. Spatial distribution of total biomass (mg/m<sup>3</sup>; **a**, **6**) and abundance (10<sup>3</sup> cell/L; **b**, **r**) of phytoplankton at the sea surface (**left panel**) and at the bottom (**right panel**) in the Vostok Bay on March 16–18, 2016

et al., 1992; Kruskopf and Flynn, 2006]. Вероятная причина заключается в большой изменчивости отношений концентраций хлорофилла к углероду в клетке фитопланктона. Как правило, эта величина изменяется в пределах 20–100 [Cullen et al., 1992].

Зоопланктон. Основу фауны зоопланктона зал. Восток формируют представители 9 таксономических групп: Cladocera, Copepoda, Chaetognatha, Cnidaria, Ctenophora, Appendicularia, Pteropoda, Amphipoda и Ciliophora [Школдина, 2001; Касьян, 2014].

В ходе работ в марте 2016 г. в зал. Восток обнаружено 6 таксономических групп зоопланктона: Сорероda, Chaetognatha, Amphipoda, Cumacea, личиночные формы донных беспозвоночных Polychaeta и Mollusca. Среди всех организмов доминировали веслоногие ракообразные (13 видов) — 72,22 %, остальные таксоны представлены одной формой (в случае неидентифицированных личинок) либо видом (см. таблицу).

По количеству видов доминировал неритический комплекс, представленный прибрежными видами голопланктона (66 %) и меропланктона.

Трофическую структуру сообщества формировали две группы — нехищный и хищный зоопланктон. В группу «мирного» планктона вошли растительноядные виды из нескольких категорий — тонкие фильтраторы, грубые фильтраторы и фитофаги, а также эврифаги (их общая доля составляла 69 %). «Хищный» зоопланктон (собирающие зоофаги и хвататели) составил около 31 % от общей биомассы зоопланктона.

Группа	Кол-во видов	Доля, %
Copepoda	13	72,22
Amphipoda	1	5,55
Mollusca	1	5,55
Chaetognatha	1	5,55
Cumacea	1	5,55
Polychaeta	1	5,55
Всего	18	

Таксономический состав зоопланктона в зал. Восток 16–18 марта 2016 г. Species composition of zooplankton in the Vostok Bay on July 16–18, 2016

Фауна зоопланктона зал. Восток по обобщенным данным Л.С. Школдиной [2001] за 1998–2000 гг. на <sup>2</sup>/<sub>3</sub> состоит из видов бореального происхождения (умеренных и холодноводных видов) и на <sup>1</sup>/<sub>3</sub> — из тропических и субтропических видов. Зимой, весной и в начале лета в планктоне доминируют холодноводные океанические и интерзональные виды открытых вод зал. Петра Великого [Касьян, 2014]. Зоопланктон марта 2016 г. по результатам настоящего исследования представлен умеренно холодноводными (50,0 %) и холодноводными (25,0 %) видами, на тепловодные виды приходилось 16,7 %, доля океанических видов составила 8,3 %.

Общая биомасса колебалась на разных станциях в пределах от 143,38 до 342,05 мг/м<sup>3</sup>, а численность варьировала от 2009 до 4276 экз./м<sup>3</sup> (рис. 10). Максимальные значения показателей были приурочены к кутовой части залива. Также повышенные значения численности и биомассы зоопланктона наблюдались в юго-восточной части исследуемого полигона. В январе 2009 г. наибольшие значения плотности (2596–5095 экз./м<sup>3</sup>) зоопланктона были отмечены на станциях, расположенных в открытой части, где сказывается влияние зал. Петра Великого (Приморское течение), воды которого богаты зоопланктоном, однако в северной части зал. Восток, где низкая гидродинамика и невысокое планктонное разнообразие, отмечаются невысокие значения плотности (1577–1850 экз./м<sup>3</sup>) [Касьян, 2014].



Рис. 10. Пространственное распределение суммарной биомассы (мг/м<sup>3</sup>; **a**) и численности (экз./м<sup>3</sup>; **б**) зоопланктона в зал. Восток 16–18 марта 2016 г.

Fig. 10. Spatial distribution of total biomass  $(mg/m^3; a)$  and abundance  $(ind./m^3; \mathbf{6})$  of zooplankton in the Vostok Bay on March 16–18, 2016

В марте 2016 г. доминирующей группой по количественным показателям были веслоногие ракообразные (Сорероda). Их численность варьировала от 1990 до 4248 экз./м<sup>3</sup>, а биомасса колебалась от 122,77 до 250,09 мг/м<sup>3</sup>. На долю остальных групп зоопланктона приходилось в среднем не более 1 %. Присутствие Сорероda в качестве доминирую-

щей группы зоопланктона указывает на благоприятную экологическую обстановку. Соотношение биомасс зоо- и фитопланктона составляет ≈ 1 : 12 (рис. 11), что близко к классическому соотношению 1 : 10 [Одум, 1975].



Рис. 11. Корреляционная связь между биомассами фито- и зоопланктона Fig. 11. Correlation between biomasses of phytoplankton and zooplankton,  $mg/m^3$ 

### Заключение

В период проведения исследований в зал. Восток наблюдались благоприятные гидрохимические условия для жизни водных объектов. Гидрологический режим исследуемой акватории и фотосинтетическая деятельность фитопланктона обусловлены проникновением в зал. Восток япономорских вод из открытой части зал. Петра Великого. Эти холодные соленые воды — основной поставщик биогенных элементов. Влияние рек на пространственное распределение гидрохимических параметров практически не прослеживается.

В марте 2016 г. максимальное развитие фитопланктона происходило в диапазоне глубин 8–10 и 10–16 м соответственно для северной и южной акваторий залива. При этом вертикальное распределение Chl не отражало интенсивность продукции фитопланктона, поскольку высокие концентрации Chl в придонных горизонтах залива соответствовали низкой интенсивности ФАР. Фотосинтетическая активность фитопланктона была ограничена содержанием в воде нитратов. ПП вод залива изменялась в диапазоне от 200 до 2100 мгС/(м<sup>2</sup>. сут) соответственно в северной и южной частях залива. Общая продуктивность вод зал. Восток составила 12,5 тС/сут.

Видовой состав фитопланктона в заливе формировали два отдела микроводорослей — диатомовые (Bacillariophyta) и динофитовые (Dinophyta). Распределения биомассы фитопланктона и концентрации Chl не соответствовали друг другу. Максимальная биомасса фитопланктона наблюдалась в верхнем слое залива, а высокие концентрации Chl — в придонном горизонте.

Видовой состав зоопланктона был типичен для весеннего сезона. Его основу, как и во всех прибрежных акваториях северо-западной части Японского моря, составляли копеподы, представленные большей частью неритическими видами. В момент исследований соотношение между биомассами зоо- и фитопланктона оценивалось как 1 : 12.

## Благодарности

Авторы выражают благодарность капитану НИС «Профессор Гагаринский» Э.А. Гавайлеру и членам экипажа за всестороннюю помощь в экспедиционных исследованиях.

### Финансирование работы

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке проекта приоритетной комплексной программы РАН «Дальний Восток» (гранты № 18-1-007; № 18-1-010), программы фундаментальных научных исследований государственных академий наук на 2013–2020 гг. (темы 01201363041 и 01201353055).

### Соблюдение этических стандартов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

#### Информация о вкладе авторов

П.П. Тищенко — сбор данных, анализ и интерпретация полученных результатов, подготовка проекта статьи и окончательное утверждение версии для печати.

П.Я. Тищенко — сбор данных, анализ и интерпретация полученных результатов гидрохимических работ, согласование окончательной версии для печати.

В.И. Звалинский — разработка методики расчета первичной продукции фитопланктона, качественный пересмотр статьи относительно принципиальных аспектов содержания.

О.А. Еловская, Ю.В. Федорец — сбор данных, анализ и интерпретация полученных результатов, подготовка проекта статьи.

### Список литературы

**Гайко Л.А.** Марикультура: прогноз урожайности с учетом воздействия абиотических факторов : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 2006. — 204 с.

**Дульцева О.А., Одинцов В.С.** Численность и активность денитрифицирующих бактерий в мягких грунтах залива Восток Японского моря // Биол. моря. — 1991. — Т. 17, № 5. — С. 56–62.

Звалинский В.И., Тищенко П.П., Тищенко П.Я. и др. Результаты съемки гидрохимических и продукционных параметров на акватории Амурского залива в период паводка реки Раздольной в августе 2005 года // Современное состояние и тенденции изменения природной среды залива Петра Великого Японского моря. — М. : ГЕОС, 2008. — С. 199–229.

Инструкция по количественной обработке морского сетного планктона / сост. Е.П. Каредин. — Владивосток : ТИНРО, 1982. — 29 с.

Касьян В.В. Зимний зоопланктон в районе строительства Приморского нефтехимического завода // Universum: Химия и биология : электрон. науч. журн. — 2014. — № 8(8). URL: http://7universum.com/ru/nature/archive/item/1514.

Кашенко С.Д. Грунты залива Восток Японского моря // Биота и среда заповедников Дальнего Востока. — 2014. — № 1. — С. 25–35.

Климова В.Л. Оценка последствий сброса грунта по биологическим показателям в районах дампинга в Японском море // Итоги исследований в связи со сбросом отходов в море. — М. ; Л. : Гидрометеоиздат, 1988. — С. 137–141.

Коновалова Г.В. Сезонная характеристика фитопланктона в Амурском заливе Японского моря // Океанол. — 1972. — Т. 12, № 1. — С. 123–128.

Коновалова Г.В. Структура планктонного фитоценоза залива Восток Японского моря // Биол. моря. — 1984. — Т. 10, № 1. — С. 13–23.

**Микулич Л.В., Родионов Н.А.** Весовая характеристика некоторых зоопланктеров Японского моря // Тр. ТОИ ДВНЦ АН СССР. — 1975. — № 9. — С. 75–83.

**Мокеева Н.П.** Отклик морских биоценозов на сброс грунта // Итоги исследований в связи со сбросом отходов в море. — М. ; Л. : Гидрометеоиздат, 1988. — С. 89–104.

Морозова Т.В., Орлова Т.Ю. Мониторинг фитопланктона в районе хозяйства марикультуры в заливе Восток Японского моря // Биол. моря. — 2005. — Т. 31, № 1. — С. 11–16.

**Огородникова А.А.** Эколого-экономическая оценка воздействия береговых источников загрязнения на природную среду и биоресурсы залива Петра Великого : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2001. — 193 с.

**Одум Ю.** Основы экологии : моногр. : пер. с 3-го англ. изд. / под ред. Н.П. Наумова. — М. : Мир, 1975. — 740 с.

**Пропп М.В., Пропп Л.Н.** Гидрохимические основы процесса первичного продуцирования в прибрежном районе Японского моря // Биол. моря. — 1981. — Т. 7, № 1. — С. 29–37.

Селина М.С. Фитопланктон залива Восток Японского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1998. — 25 с.

Стунжас П.А., Тищенко П.Я., Ивин В.В. и др. Первый случай аноксии в водах Дальневосточного морского заповедника // ДАН. — 2016. — Т. 467, № 2. — С. 218–221. DOI: 10.7868/S0869565216080211.

**Тищенко П.П., Звалинский В.И., Тищенко П.Я., Семкин П.Ю.** Первичная продукция Амурского залива (Японское море) в летний сезон 2008 года // Биол. моря. — 2017. — Т. 43, № 3. — С. 195–202.

**Тищенко П.П., Тищенко П.Я., Звалинский В.И., Сергеев А.Ф.** Карбонатная система Амурского залива (Японское море) в условиях гипоксии // Океанол. — 2011. — Т. 51, № 2. — С. 246–257.

**Тищенко П.Я., Михайлик Т.А., Тищенко П.П. и др.** Особенности гидрохимических характеристик вод Амурского залива в июле 2008 г. // Вода: химия и экология. — 2013. — № 9. — С. 3–10.

**Тищенко П.Я., Сергеев А.Ф., Лобанов В.Б. и др.** Гипоксия придонных вод Амурского залива // Вестн. ДВО РАН. — 2008. — № 6. — С. 115–125.

**Ткалин А.В., Климова В.Л., Шаповалов Е.Н. и** др. Некоторые региональные последствия антропогенного воздействия на морскую среду : Тр. ДВНИГМИ. — Л. : Гидрометеоиздат, 1990. — Вып. 144. — 107 с.

**Федоров В.Д.** О методах изучения фитопланктона и его активности : моногр. — М. : МГУ, 1979. — 168 с.

Христофорова Н.К., Галышева Ю.А., Коженкова С.И. Оценка антропогенного воздействия на залив Восток (Японского моря) по флористическим показателям макробентоса // Докл. РАН. — 2005. — Т. 405, № 6. — С. 819–821.

**Численко Л.Л.** Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела : моногр. — Л. : Наука, 1968. — 106 с.

Школдина Л.С. О зоопланктоне морского заказника «Залив Восток» // Мат-лы 5-й Дальневост. конф. по заповедному делу. — Владивосток : Дальнаука, 2001. — С. 317–318.

**Battye W., Aneja V.P., and Schlesinger W.H.** Is nitrogen the next carbon? // Earth's Future. — 2017. — Vol. 5, Iss. 9. — P. 894–904. DOI: 10.1002/2017EF000592.

**Breitburg D., Levin L.A., Oschlies A. et al.** Declining oxygen in the global ocean and coastal waters // Science. — 2018. — Vol. 359, Iss. 6371. — P. 1–11. DOI: 10.1126/science.aam7240.

**Cai W.-J., Hu X., Huang W.-J. et al.** Acidification of subsurface coastal waters enhanced by eutrophication // Nature Geoscience. — 2011. — Vol. 4, Iss. 11. — P. 766–770. DOI: 10.1038/NGEO1297.

**Calliari D.** Short-term changes in the concentration and vertical distribution of chlorophyll and in the structure of the microplankton assemblage due to a storm // Pan Am. J. Aquat. Sci. — 2007. — Vol. 2,  $N_{2}$  1. - P. 13–22.

**Cullen J.J., Eppley R.W.** Chlorophyll maximum layers of the Southern California Bight and possible mechanisms of their formation and maintenance // Oceanol. Acta. — 1981. — Vol. 4,  $N_{2}$  1. — P. 23–32.

**Cullen J.J., Yang X., MacIntyre H.L.** Nutrient Limitation of Marine Photosynthesis // Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea. — N.Y. : Plenum Press, 1992. — P. 69–88.

**Doney S.C.** The Growing Human Footprint on Coastal and Open-Ocean Biogeochemistry // Science. — 2010. — Vol. 328, Iss. 5985. — P. 1512–1516.

**Franks P.J.S. and Walstad L.J.** Phytoplankton patches at fronts: A model of formation and response to wind events // J. Mar. Res. — 1997. — Vol. 55,  $N_{0}$  1. — P. 1–29. DOI: 10,1357/0022240973224472.

**Gordon H.R., McCluney W.R.** Estimation of the depth of sunlight penetration in the sea for remote sensing // Appl. Opt. — 1975. — Vol. 14, Iss. 2. — P. 413–416. DOI: 10.1364/AO.14.000413.

**Jeffrey S.W. and Humphrey G.F.** New Spectrophotometric Equations for Determining Chlorophylls  $a, b, c_1$  and  $c_2$  in Higher Plants, Algae and Natural Phytoplankton // Biochem. Physiol. Pflanzen. — 1975. — Vol. 167, Iss. 2. — P. 191–194. DOI: 10.1016/S0015-3796(17)30778-3.

**Kruskopf M. and Flynn K.J.** Chlorophyll content and fluorescence responses cannot be used to gauge reliably phytoplankton biomass, nutrient status of growth rate // New Phytologist. — 2006. — Vol. 169, Iss. 3. — P. 525–536. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2005.01601.x.

Laws E.A. Photosynthetic quotients, new production and net community production in the open ocean // Deep-Sea Res. I. — 1991. — Vol. 38, Iss. 1. — P. 143–167. DOI: 10.1016/0198-0149(91)90059-O.

**Rabalais N.N., Cai W.-J., Carstensen J. et al.** Eutrophication-driven deoxygenation in the coastal ocean // Oceanography. — 2014. — Vol. 27, N 1. — P. 172–183. DOI: 10.5670/oceanog.2014.21. Rabalais N.N., Turner R.E., Díaz R.J., Justić D. Global change and eutrophication of coastal waters // ICES J. Mar. Sci. — 2009. — Vol. 66, Iss. 7. — P. 1528–1537. DOI: 10.1093/icesjms/fsp047.

**Redfield A.C.** The biological control of chemical factors in the environment // Am. Sci. — 1958. — Vol. 46. — P. 205–221.

**Ryther J.H.** The measurement of primary production // Limnology and Oceanography. — 1956. — Vol. 1, Iss. 2. — P. 72–84. DOI: 10.4319/lo.1956.1.2.0072.

Selman M., Greenhalgh S., Diaz R., Sugg Z. Eutrophication and Hypoxia in Coastal Areas: A Global Assessment of the State of Knowledge // WRI Policy Note Water Quality: Eutrophication and Hypoxia № 1. — Wash., DC : World Resources Institute, 2008. https://www.wri.org/publication/ eutrophication-and-hypoxia-coastal-areas

Smith L.M., Silver C.M., Oviatt C.A. Quantifying variation in water column photosynthetic quotient with changing field conditions in Narragansett Bay, RI, USA // J. Plankton Res. — 2012. — Vol. 34,  $N_{2}$  5. — P. 437–442. DOI: 10.1093/plankt/fbs011.

**Tishchenko P., Tishchenko P., Lobanov V. et al.** Summertime in situ monitoring of oxygen depletion in Amursky Bay (Japan/East Sea) // Cont. Shelf Res. — 2016. — Vol. 118. — P. 77–87. DOI: 10.1016/j.csr.2016.02.014.

### References

Gaiko, L.A., Marikul'tura: prognoz urozhaynosti s uchetom vozdeystviya abioticheskikh faktorov (Mariculture: forecast of productivity in view of influence of abiotic factors), Vladivostok: Dal'nauka, 2006.

**Dultseva**, **O.A. and Odintsov**, **V.S.**, The number and activity of denitrifying bacteria in soft soils of the Vostok Bay of the Sea of Japan, *Russ. J. Mar. Biol.*, 1994, vol. 20, no. 3, pp. 56–62.

Zvalinsky, V.I., Tishchenko, P.P., Tishchenko, P.Ya., Lobanov, V.B., Sagalaev, S.G., Shvetsova, M.G., Volkova, T.I., Sergeev, A.F., and Propp, L.N., Results of hydrochemical and production parameters survey in the Amur Bay water area during the Razdolnaya river flood in August 2005, in *Sovremennoe sostoyanie i tendentsii izmeneniya prirodnoi sredy zaliva Petra Velikogo Yaponskogo morya* (Current State and Trends in the Natural Environment of Peter the Great Bay, Sea of Japan), Moscow: GEOS, 2008, pp. 199–229.

**Karedin, E.P.,** *Instruktsiya po kolichestvennoy obrabotke morskogo setnogo planktona* (Instructions for the quantitative processing of marine net plankton), Vladivostok: TINRO, 1982.

**Kas'yan, V.V.,** Winter zooplankton in the water where the construction of Primorsky petrochemical plant, *Universum: Chemistry and Biology*: electron. scientific journals, 2014, no. 8(8). URL: http://7universum.com/ru/nature/archive/item/1514.

Kashenko, S.D., Soils of Vostok Bay, Sea of Japan, *Biodiversity and Environment of Far East Reserves*, 2014, no. 1, pp. 25–35.

**Klimova, V.L.,** Assessment of the impact of soil dumping, based on biological parameters, at the dumping sites of the Sea of Japan, in *Itogi issledovanii v svyazi so sbrosom otkhodov v more* (Results of Investigations in Connection with Waste Dumping into Sea), Moscow: Gidrometeoizdat, 1988, pp. 137–141.

Konovalova, G.V., Seasonal characteristics of phytoplankton in the Amursky Bay of the Sea of Japan, *Okeanol.*, 1972, vol. 12, no. 1, pp. 123–128.

**Konovalova, G.V.,** Structure of plankton phytocenosis of the East Bay of the Sea of Japan, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1984, vol. 10, no. 1, pp. 13–23.

Mikulich, L.V. and Rodionov, N.A., Weight characteristics of some zooplankters of the Sea of Japan, *Tr. Tikhookean. Okeanolog. Inst. Dal'nevost. Nauchn. Tsentra Akad. Nauk SSSR*, 1975, no. 9, pp. 75–83.

**Mokeeva, N.P.,** The response of marine biocenoses to ground dumping, in *Itogi issledovanii* v svyazi so sbrosom otkhodov v more (Results of Investigations in Connection with Waste Dumping into Sea), Moscow: Gidrometeoizdat, 1988, pp. 89–104.

**Morozova, T.V. and Orlova, T.Yu.,** Monitoring of phytoplankton in the area of a sea farm in Vostok Bay (Sea of Japan), *Russ. J. Mar. Biol.*, 2005, vol. 31, no. 1, pp. 1–6.

**Ogorodnikova, A.A.,** *Ekologo-ekonomicheskaya otsenka vozdeistviya beregovykh istochnikov zagryazneniya na prirodnuyu sredu i bioresursy zaliva Petra Velikogo* (Ecological and Economic Assessment of the Impact of Coastal Pollution Sources on the Natural Environment and Bioresources of Peter the Great Bay), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2001.

Odum, E.P., Fundamentals of Ecology, Philadelphia ; L. ; Toronto : W.B Sounders, 1971.

**Propp, M.V. and Propp, L.N.,** Hydrochemical basis of the process of primary production in the coastal region of the Sea of Japan, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1981, vol. 7, no. 1, pp. 29–37.

Selina, M.S., Phytoplankton Bay East of the Sea of Japan *Extended Abstract of Cand. Sci.* (Biol.) Dissertation, Vladivostok, 1998.

Stunzhas, P.A., Tishchenko, P.Ya., Ivin, V.V., Drummers, Yu.A., Volkova, T.I., Vyshkvartsev, D.I., Zvalinsky, V.I., Mikhailik, T.A., Semkin, P.Yu., Tishchenko, P.P., Khodorenko, N.D., Shvetsova, M.G., and Golovchenko, F.M., The first case of anoxia in the waters of the Far Eastern Marine Reserve, *Dokl. Earth Sci.*, 2016, vol. 467, no. 2, pp. 218–221. doi 10.7868/S0869565216080211

Tishchenko, P.P., Zvalinsky, V.I., Tishchenko, P.Ya., and Semkin, P.Yu., The primary production of Amursky Bay (Sea of Japan) in the summer of 2008, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2017, vol. 43, no. 3, pp. 224–231.

**Tishchenko, P.P., Tishchenko, P.Ya., Zvalinskii, V.I., and Sergeev, A.F.,** The carbonate system of Amur Bay (Sea of Japan) under conditions of hypoxia, *Oceanology*, 2011, vol. 51, no. 2, pp. 235–246.

Tishchenko, P.Ya., Mikhailik, T.A., Tishchenko, P.P., Shvetsova, M.G., Shkirnikova, E.M., Koltunov, A.M., Sergeev, A.F., and Zvalinskii, V.I., Peculiarities of hydrochemical characteristics of water of the Amur Bay in July 2008, *Voda: Khim. Ekol.*, 2013, no. 9, pp. 3–10.

Tishchenko, P.Ya., Sergeev, A.F., Lobanov, V.B., Zvalinsky, V.I., Koltunov, A.M., Mikhailik, T.A., Tishchenko, P.P., and Shvetsova, M.G., Hypoxia of the bottom waters of Amursky Bay, *Vestn. Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk*, 2008, no. 6, pp. 115–125.

Tkalin, A.V., Klimova, V.L., Shapovalov, E.N., Kulinich, N.M., Sevost'yanov, A.V., Belan, T.A., and Borisov, B.M., Some regional consequences of anthropogenic impacts on the marine environment, *Tr. Dal'nevost. Nauchno–Issled. Gidrometeorol. Inst.*, Leningrad: Gidrometeoizdat, 1990, vol. 144.

**Fedorov, V.D.,** *O metodakh izucheniya fitoplanktona i ego aktivnosti* (On the Methods for the Study of Phytoplankton and Its Activity), Moscow: Moscow Gos. Univ., 1979.

Khristoforova, N.K., Galysheva, Yu.A., and Kozhenkova, S.I., Assessment of human impact on Vostok Bay (Sea of Japan): Evidence from macrobenthic algae, *Dokl. Earth Sci.*, 2005, vol. 405A, no. 9, pp. 1423–1425.

**Chislenko, L.L.,** *Nomogrammy dlya opredeleniya vesa vodnykh organizmov po razmeram i forme tela* (Nomograms for determining the weight of aquatic organisms by size and body shape), Leningrad: Nauka, 1968.

**Shkoldina, L.S.,** On the zooplankton of the marine reserve «Gulf of Vostok», in *Mater. 5 Dal'nevost. konf. po zapovednomu delu* (Materials of the V Far East. Conf. on Conservation Matter), Vladivostok: Dal'nauka, 2001, pp. 317–318.

Battye, W., Aneja, V.P., and Schlesinger, W.H., Is nitrogen the next carbon?, Earth's Future, 2017, vol. 5, no. 9, pp. 894–904. doi 10.1002/2017EF000592

Breitburg, D., Levin, L.A., Oschlies, A., Grégoire, M., Chavez, F.P., Conley, D.J., Garçon, V., Gilbert, D., Gutiérrez, D., Isensee, K., Jacinto, G.S., Limburg, K.E., Montes, I., Naqvi, S.W.A., Pitcher, G.C., Rabalais, N.N., Roman, M.R., Rose, K.A., Seibel, B.A., Telszewski, M., Yasuhara, M., and Zhang, J., Declining oxygen in the global ocean and coastal waters, *Science*, 2018, vol. 359, no. 6371, pp. 1–11. doi 10.1126 / science.aam7240

Cai, W.-J., Hu, X., Huang, W.-J., Murrell, M.C., Lehrter, J.C., Lohrenz, S.E., Chou, W.-C., Zhai, W., Hollibaugh, J.T., Wang, Y., Zhao, P., Guo, X., Gundersen, K., Dai, M., and Gong, G.-C., Acidification of subsurface coastal waters enhanced by eutrophication, *Nature Geoscience*, 2011, vol. 4, no. 11, pp. 766–770. doi 10.1038/NGEO1297

**Calliari, D.,** Short-term changes in the concentration and vertical distribution of chlorophyll and in the structure of the microplankton assemblage due to a storm, *Pan Am. J. Aquat. Sci.*, 2007, vol. 2, no. 1, pp. 13–22.

**Cullen, J.J. and Eppley, R.W.,** Chlorophyll maximum layers of the Southern California Bight and possible mechanisms of their formation and maintenance, *Oceanol. Acta*, 1981, vol. 4, no. 1, pp. 23–32.

**Cullen, J.J., Yang, X., and MacIntyre, H.L.,** Nutrient Limitation of Marine Photosynthesis, in *Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea*, New York: Plenum Press, 1992, pp. 69–88.

**Doney, S.C.,** The Growing Human Footprint on Coastal and Open-Ocean Biogeochemistry, *Science*, 2010, vol. 328, no. 5985, pp. 1512–1516.

**Franks, P.J.S. and Walstad, L.J.,** Phytoplankton patches at fronts: A model of formation and response to wind events, *J. Mar. Res.*, 1997, vol. 55, no. 1, pp. 1–29. doi 10,1357/0022240973224472

Gordon, H.R. and McCluney, W.R., Estimation of the depth of sunlight penetration in the sea for remote sensing, *Appl. Opt.*, 1975, vol. 14, no. 2, pp. 413–416. doi 10.1364/AO.14.000413

**Jeffrey, S.W. and Humphrey, G.F.,** New Spectrophotometric Equations for Determining Chlorophylls a, b,  $c_1$  and  $c_2$  in Higher Plants, Algae and Natural Phytoplankton, *Biochem. Physiol. Pflanzen*, 1975, vol. 167, no. 2, pp. 191–194. doi 10.1016/S0015-3796(17)30778-3

**Kruskopf M. and Flynn K.J.** Chlorophyll content and fluorescence responses cannot be used to gauge reliably phytoplankton biomass, nutrient status of growth rate, *New Phytologist*, 2006, vol. 169, no. 3, pp. 525–536. doi 10.1111/j.1469-8137.2005.01601.x

Laws, E.A., Photosynthetic quotients, new production and net community production in the open ocean, *Deep-Sea Res. I*, 1991, vol. 38, no. 1, pp. 143–167. doi 10.1016/0198-0149(91)90059-O

Rabalais, N.N., Cai, W.-J., Carstensen, J., Conley, D.J., Fry, B., Hu, X., Quiñones-Rivera, Z., Rosenberg, R., Slomp, C.P., Turner, R.E., Voss, M., Wissel, B., and Zhang, J., Eutrophicationdriven deoxygenation in the coastal ocean, *Oceanography*, 2014, vol. 27, no. 1, pp. 172–183. doi 10.5670/oceanog.2014.21

Rabalais, N.N., Turner, R.E., Díaz, R.J., and Justić, D., Global change and eutrophication of coastal waters, *ICES J. Mar. Sci.*, 2009, vol. 66, no. 7, pp. 1528–1537. doi 10.1093/icesjms/fsp047

**Redfield, A.C.,** The biological control of chemical factors in the environment, *Am. Sci.*, 1958, vol. 46, pp. 205–221.

**Ryther, J.H.,** The measurement of primary production, *Limnology and Oceanography*, 1956, vol. 1, no. 2, pp. 72–84. doi 10.4319/lo.1956.1.2.0072

Selman, M., Greenhalgh, S., Diaz, R., and Sugg, Z., Eutrophication and Hypoxia in Coastal Areas: A Global Assessment of the State of Knowledge, *WRI Policy Note Water Quality: Eutrophication and Hypoxia № 1*, Washington, DC: World Resources Institute, 2008. https://www.wri.org/publication/eutrophication-and-hypoxia-coastal-areas

Smith, L.M., Silver, C.M., and Oviatt, C.A., Quantifying variation in water column photosynthetic quotient with changing field conditions in Narragansett Bay, RI, USA, *J. Plankton Res.*, 2012, vol. 34, no. 5, pp. 437–442. doi 10.1093/plankt/fbs011

Tishchenko, P., Tishchenko, P., Lobanov, V., Sergeev, A., Semkin, P., and Zvalinsky, V., Summertime in situ monitoring of oxygen depletion in Amursky Bay (Japan/East Sea), *Cont. Shelf Res.*, 2016, vol. 118, pp. 77–87. doi 10.1016/j.csr.2016.02.014

*Lotsiya severo-zapadnogo berega Yaponskogo morya. Ot reki Tumannaya do mysa Belkina* (Northwestern Sea of Japan Coast Pilot. From the Tumen River to Cape Belkin), St. Petersburg: Gl. Upr. Navig. Okeanogr. Minist. Oborony, 1996, no. 1401.

*Metody gidrokhimicheskikh issledovanii osnovnykh biogennykh elementov* (Methods of Hydrochemical Studies of Main Nutrients), Moscow: VNIRO, 1988.

Поступила в редакцию 10.06.2019 г. После доработки 17.06.2019 г. Принята к публикации 26.07.2019 г.