

УДК 574.83+574.587

РЕЗУЛЬТАТЫ КОМПЛЕКСНОГО ИССЛЕДОВАНИЯ ПЛАНКТОНА И БЕНТОСА ЛАГУН ЮЖНОГО САХАЛИНА

В. С. Лабай (labay@sakhniro.ru), **Д. С. Заварзин,**
Н. В. Коновалова, И. А. Атаманова,
Т. А. Могильникова, И. В. Мотылькова,
О. Н. Мухаметова, П. В. Полупанов

Сахалинский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии (Южно-Сахалинск)

Результаты комплексного исследования планктона и бентоса лагун южного Сахалина [Текст] / **В. С. Лабай, Д. С. Заварзин, Н. В. Коновалова и др.** // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях : Труды Сахалинского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. – Южно-Сахалинск : СахНИРО, 2013. – Т. 14. – С. 153–179.

По результатам исследований лаборатории гидробиологии СахНИРО в 2001–2010 гг. описаны состав, структура и основные закономерности распределения и сезонной динамики планктона и бентоса лагун южного Сахалина. Приведены продукционные характеристики лагун. Кратко описаны основные причины и факторы, определяющие эволюцию водной биоты лагун.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: Сахалин, лагуна, фитопланктон, зоопланктон, ихтиопланктон, бентос, сезонная динамика, продукция.

Табл. – 1, ил. – 17, библиогр. – 71.

Results of complex plankton and benthos researches in lagoons of southern Sakhalin [Text] / **V. S. Labay, D. S. Zavarzin, N. V. Konovalova et al.** // Water life biology, resources status and condition of inhabitation in Sakhalin-Kuril region and adjoining water areas : Transactions of the Sakhalin Research Institute of Fisheries and Oceanography. – Yuzhno-Sakhalinsk : SakhNIRO, 2013. – Vol. 14. – P. 153–179.

Composition, structure and basic rules of distribution and seasonal dynamics of plankton and benthos from lagoons of southern Sakhalin are described based on the results of researches of Hydrobiological Laboratory of SakhNIRO in 2001–2010. Productivity characteristics of lagoons are given. There is also a short description of principal causes and factors defining the evolution of water biota in lagoons.

KEYWORDS: Sakhalin, lagoon, phytoplankton, zooplankton, ichthyoplankton, benthos, seasonal dynamics, production.

Table – 1, fig. – 17, ref. – 71.

ВВЕДЕНИЕ

Лагуна – это отчлененная аккумулятивной формой (рифом, искусственным сооружением) часть океана, моря с отличными от основной акватории гидрологическим режимом, специфическими условиями рельефообразования и осадконакопления, развитием своеобразных биоценозов в условиях пониженной или повышенной солености (Бровко, 1990; Бровко и др., 2002).

Лагуны занимают 1/5 часть побережья о. Сахалин. Наиболее значимые лагунные акватории, занимающие более 200 км береговой полосы, наблюдаются на северо-востоке острова, значительную часть побережья лагуны формируют также на юге острова (рис. 1). Лагуны представляют собой экосистемы с уникальной фауной и флорой, своеобразным ледовым и гидродинамическим режимом. Лагуны соединяются с морем проливами постоянного или сезонного типа. По своей сути лагуны являются буферными системами мезоэкологического масштаба между пресноводными и морскими системами.

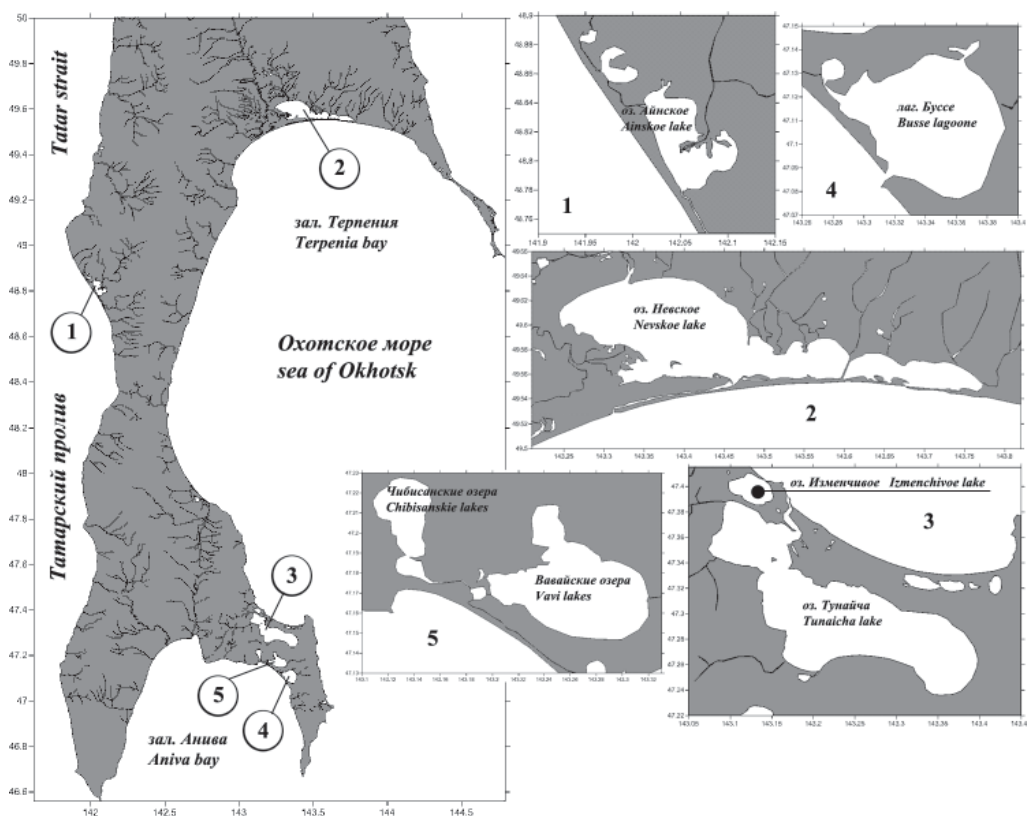


Рис. 1. Карта-схема обследованных водоемов
Fig. 1. A schematic map of the studied water bodies

Типы лагун, кроме их размера, определяются связью с морем, а их гидрологическая и биологическая эволюция отличаются значительно большей скоростью, по сравнению с прилегающим морским побережьем, что позволяет использовать лагуны как удобные объекты мониторинга.

Большинство лагун южного Сахалина почти не затронуты антропогенной деятельностью, только в районе проток, соединяющих озера Айнское, Тунай-

ча и Чибисанские, расположены поселки без промышленных предприятий. К проявлениям антропогенной деятельности относятся дамба, разделяющая оз. Невское на два гидрологически изолированных водоема, автомобильные мосты через протоки озер Айнское, Тунайча и Вавайские. Лагунные водоемы южного Сахалина имеют преимущественно рекреационное значение, на многих лагунах организован рыболовный промысел, ориентированный на зимний вылов наваги в протоках, в озере Айнское добывается двустворчатый моллюск *Corbicula japonica* Prime, 1864. В оз. Изменчивое с 1974 г. санаторием «Синегорские минеральные воды» осуществляется добыча лечебных грязей. Относительная замкнутость лагун, их слабая связь с открытой морской акваторией, более благоприятные, чем на собственно шельфе, температурные и кормовые условия позволяют рассматривать лагуны как водоемы, перспективные для развития промысла рыб, а также для организации хозяйств марикультуры.

Основой прогнозирования любых изменений в окружающей среде является понимание происходящих процессов на основе анализа ретроспективных данных. Сообщение является кратким обзором накопленных литературных данных и собственных исследований СахНИРО планктона и бентоса лагунных водоемов южного Сахалина.

Краткая история изучения

Изучение водной биоты лагунных водоемов южного Сахалина началось довольно поздно – в первой половине XX в. во время японского губернаторства Карафутто. В это время изучение лагунных водоемов неразрывно связано с двумя японскими учеными – Дензабуро Мияди (Miyadi, 1935, 1937) и Масузо Уено (Ueno, 1935, 1935a, 1936). Значительный объем исследований проведен рыбопромысловыми станциями и был нацелен на повышение рыбохозяйственной ценности лагунных водоемов. Именно по результатам этих исследований была осуществлена интродукция из Японии в озера Вавайско-Чибисанской системы карася и сазана, в оз. Невское была заселена корбикула, принудительно была расширена связь озера Изменчивое с морем, и, вероятно, в него был заселен приморский гребешок *Mizuhopecten yessoensis* (Jay, 1856) (Комплексное промыслово-биологическое..., 1935).

Следующий этап изучения лагун приходится на 50-е гг. XX столетия, когда водная биота лагунных водоемов изучалась экспедициями Московского государственного университета, с одной стороны, и экспедициями Сахалинрыбвода – с другой (Отчет по исследованию..., 1956; Отчет по обследованию..., 1956; Боруцкий, Богословский, 1964; Григорьев, 1964; Ключарева и др., 1964; Коптяева, 1964; Гидрологический режим..., 1969). Последние исследования послужили основанием для акклиматизации в лагуны южного Сахалина ряда видов рыб, среди которых наиболее успешно прижились амурские вселенцы – карась и сазан, а также кижуч (оз. Тунайча). Недостаточная изученность гидрологических и биологических процессов в этих водоемах не позволила прижиться ряду промыслово значимых видов: пеляди, сига и др. (Сафронов, 1990).

В дальнейшем, на протяжении второй половины XX в. научный интерес к изучению отдельных лагунных водоемов южного Сахалина реализовывался в спорадических исследованиях СахТИНРО, Дальневосточного университета, Института биологии моря и других организаций (Результаты обследования..., 1977; Материалы по зоопланктону..., 1978; Сафронова, Сафронов, 1980; Усова и др., 1980;

К исследованиям зоопланктона..., 1981; Чернышева, Сабитов, 1981; Вялова, 1983; Рекомендации по освоению..., 1988; Геолого-геоморфологические условия..., 1989; Бровко, 1990; Геоэкология озера..., 1991; Микишин и др., 1995; Природа Корсаковского..., 1995; Иванков и др., 1999; Биологическая характеристика..., 2001; Бровко и др., 2002). Данные исследования обычно носили характер разовых летних съемок, что не позволяло получить объективную картину биологических процессов, происходящих в лагунах.

В настоящее время СахНИРО в содружестве с другими организациями проводит планомерные тщательные исследования водной биоты лагун южного Сахалина (Moukhametova, 2002, 2006; Саматов и др., 2002; Заварзин, 2003, 2004, 2005, 2007; Лабай и др., 2003, 2003а, 2004; Макаренченко, 2003; Мотылькова, Коновалова, 2003, 2008, 2010; Полтева, 2003, 2005; Роготнев, 2003; Labay, 2003; Мухаметова, 2004, 2005, 2006, 2008, 2008а, 2010; Растительный и животный..., 2004, 2005; Лабай, Роготнев, 2005; Никулина, 2005; Роготнев и др., 2005; Немчинова, 2006, 2008; Печенева, Лабай, 2006; Nemchinova, 2006; Лабай, 2008, 2009; Лабай, Чижиков, 2008; Френкель, 2008; Лабай и др., 2010).

Для комплексного изучения водной биоты лагун исследователям приходится решать несколько задач:

- Определение видового состава.
- Описание основных биотопов и населяющих их биоценозов (сообществ).
- Описание сезонной и межгодовой динамики отдельных компонентов водной биоты и всей биоты в целом.
- Биология ключевых видов и важных промысловых видов во взаимосвязи с абиотическими и биологическими условиями окружающей среды.
- Описание продукционных характеристик и энергетических взаимодействий отдельных компонентов и всего биоценоза в целом.

Классификация и основные биотопы лагун

Морфологическая классификация лагун приведена по П. Ф. Бровко (Бровко, 1990; Бровко и др., 2002). По размеру выделяются лагуны: крупные (100–500 км²) – оз. Тунайча; средние (10–100 км²) – оз. Айнское, лаг. Буссе, оз. Большое Вавайское, оз. Большое Чибисанское, оз. Невское в современной конфигурации, оз. Птичьё и др.; малые (1–10 км²) – оз. Выселковое, оз. Малое Чибисанское, оз. Малое Вавайское и др. По глубине выделяются лагуны: мелкие (менее 1 м) – оз. Мерья; средней глубины (1–5 м) – большинство лагун; глубокие (5–20 м) – оз. Птичьё; очень глубокие (более 20 м) – оз. Тунайча. По изолированности от моря лагуны разделяются на полузакрытые – соединенные с морем одним или двумя проливами и с коэффициентом водообмена от 0,1 до 0,3 (зал. Буссе, оз. Изменчивое, оз. Птичьё); закрытые (коэффициент водообмена менее 0,1) (оз. Айнское, Невское, Тунайча); отчлененные – озера Вавайско-Чибисанской системы.

По классификации П. Ф. Бровко (Бровко и др., 2002), протоки делятся на три типа: собственно проливы – стабильные, длительно существующие каналы, обычно относительно короткие с выраженными приливоотливными течениями; прораны (прорвы, проходы) – временные, с коротким временем существования проливы (протока Невская); протоки узкие, длинные протоки, расположенные параллельно береговой линии с однонаправленным стоком. В последнем типе возникают условия, аналогичные речным руслам.

По солености лагуны разделяются на несколько типов (классификация приведена по В. В. Хлебовичу [1989]): соленые или морские – до 22–26‰ (нижняя граница называется β -хорогалинной зоной) – зал. Буссе, оз. Птичьё, оз. Изменчивое; солоноватоводные – от 22–26 до 5–7‰ (нижняя граница – α -хорогалинная зона) – лагуна Лебяжья; олигогалинные – от 5–7 до 0,1–0,01‰ – оз. Тунайча, оз. Невское, оз. Айнское; и пресноводные – менее 0,1–0,01‰ – Вавайские и Чибисанские озера.

Основные биотопы лагун: литораль, sublитораль, профундаль. В морских и солоноватых лагунах наблюдается типичная литораль приливоотливного типа; в олигогалинных и пресноводных водоемах отмечается волновая и заплесковая литораль (супралитораль). В морских и солоноватоводных лагунах водная толща по гидрологическим характеристикам двухслойная: нижний слой формируют поступающие через протоку вдоль дна морские воды, верхний слой представлен собственно лагунными водами, имеющими меньшую соленость и более высокую температуру (летом) (**рис. 2**). Большинство олигогалинных и пресноводных лагунных озер характеризуются однослойной структурой, иногда с выраженной летней термостратификацией; только в очень глубоком оз. Тунайча существует реликтовый нижний слой повышенной солености с высокой концентрацией сероводорода (**рис. 3**).

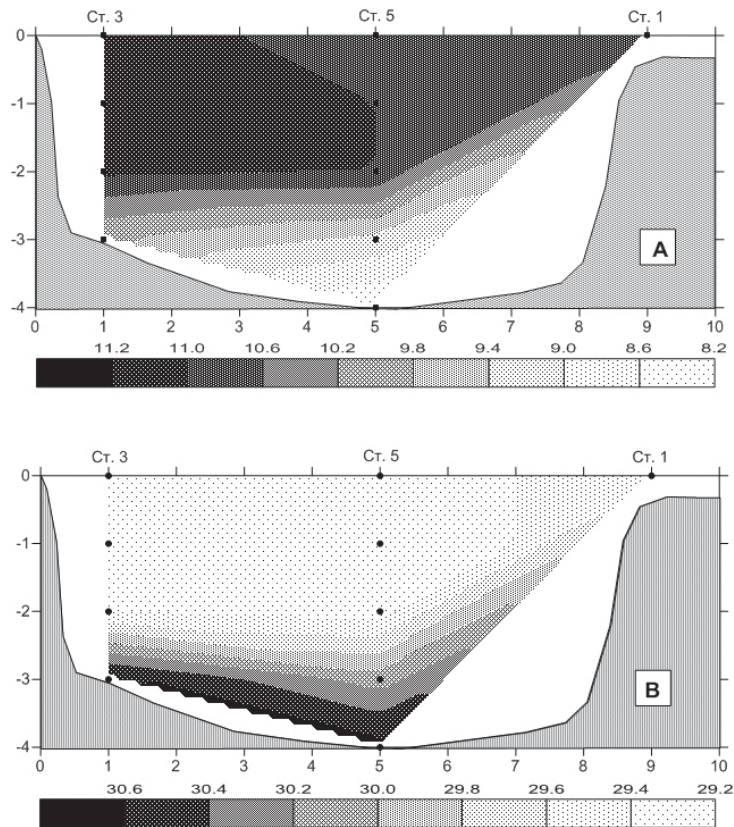


Рис. 2. Двухслойная стратификация водной толщи в морских лагунах (оз. Изменчивое, июнь 2007 г.): А – температура воды (°С), В – соленость (psu)

Fig. 2. A two-layer water stratification in marine lagoons (Izmenchivoe Lake, June 2007): А – water temperature (°C), В – salinity (psu)

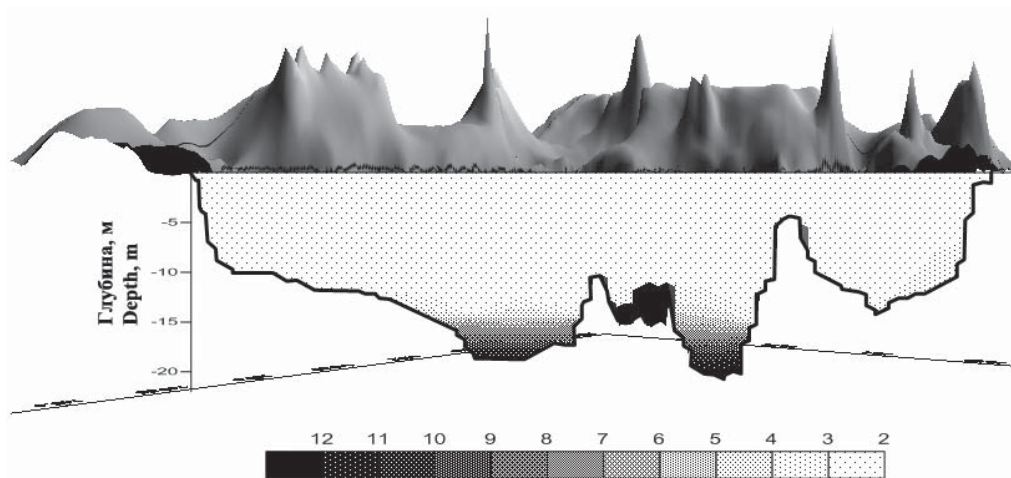


Рис. 3. Двухслойная стратификация водной толщи в олигогалинных лагунах (оз. Тунайча, август 2002 г.): соленость (psu)

Fig. 3. A two-layer water stratification in oligosaline lagoons (Tunaicha Lake, August 2002): salinity (psu)

Состав водной биоты

Лагуны о. Сахалин характеризуются небольшим возрастом (не более 7 тыс. лет [Бровко и др., 2002]). Поэтому состав их населения характеризуется низкой степенью и рангом эндемизма. К безусловным эндемикам лагун южного Сахалина можно отнести только бокоплава *Melita nitidaformis* Labay 2003 из оз. Тунайча (Labay, 2003). В Вавайских озерах встречается эндемичный вид девятиглай колюшки *Pungitius polyakovi* S. Shedko, M. Shedko et Pitch, 2005. Прочие виды лагунной фауны характеризуются относительно широким ареалом.

Сравнение водной биоты лагун различной солености показывает, что количество видов фитопланктона сокращается при снижении солености от 355 в морской лагуне оз. Изменчивое до 194 в пресноводной Вавайско-Чибисанской системе (**рис. 4**). Для водных животных (зоопланктон и зообентос) наблюдается снижение видового списка в олигогалинных озерах, что связано с негативным влиянием зон критической солености (α -хорогалинная зона). В ихтиофауне влияние зон критической солености гораздо ниже, что связано с преобладанием проходных рыб.

Массовые и индикаторные виды планктона и бентоса, характеризующие тот или иной тип лагун, приведены в последующих описаниях.

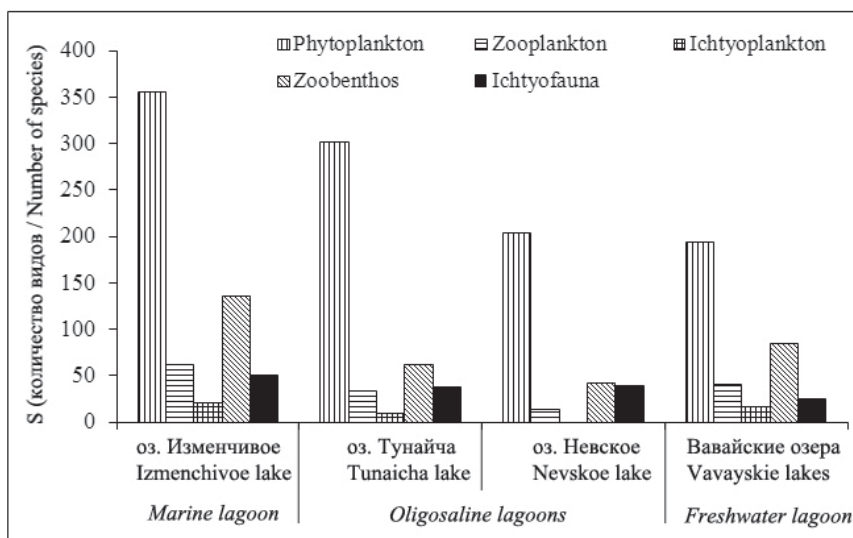


Рис. 4. Сравнительный состав водной биоты лагун различной солености
Fig. 4. Comparative structure of water biota in lagoons with different salinity

Динамика биологических процессов в лагунах различной солености

Водная биота лагунных водоемов является физически контролируемой, то есть состав, структура и динамика водного населения находятся под контролем внешних факторов среды (Кафанов и др., 2003).

Морские лагуны (оз. Изменчивое)

Озеро Изменчивое – это лагуна полузакрытого типа с параметрами среды, близкими к морским, и с преимущественно морской флорой и фауной, с преобладанием термофильных элементов во многих группах гидробионтов.

Для него характерны следующие особенности гидрологического режима: в течение суток с приливом морские воды проникают в озеро и по дну доходят до его крайней западной части, после чего происходит трансформация морских вод в озерные, имеющие пониженные значения температуры и солености. В отлив происходит вытекание поверхностных лагунных распресненных вод из озера. Сезонный и межгодовой ход основных гидрологических параметров в озере (температура и соленость) повторяют ход аналогичных параметров в прилегающей части Охотского моря (рис. 5). Зимой температура в озере несколько выше, чем в море, за счет теплоизоляции ледяного покрова. Весенний прогрев и осеннее охлаждение идут быстрее, а амплитуда колебания температуры значительно больше. Величина pH и содержание кислорода увеличиваются от зимы к лету.

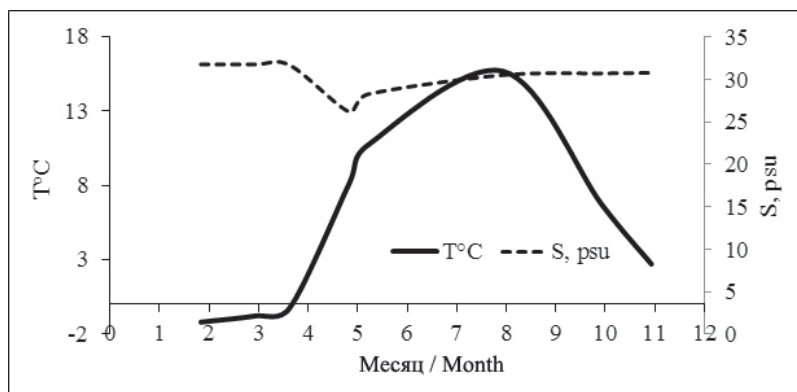


Рис. 5. Сезонная динамика температуры и солености воды миксолимниона оз. Изменчивое (2004–2005 гг.)

Fig. 5. Seasonal dynamics of temperature and salinity of mixolimnion in Izmenchivoe Lake (2004–2005)

В динамике фитопланктона в течение года было выделено три сезонных пика численности – в апреле, августе и январе (рис. 6), обусловленных развитием характерных для каждого из периодов видов: диатомовых *Navicula halophila* (Grunow) Cleve и *Nitzschia frigida* Grunow – весной; диатомовой *Skeletonema costatum* (Grev.), криптофитовой *Plagioselmis punctata* Butcher и эвгленовой *Eutreptia lanowii* Steuer – летом; диатомовой *Thalassiosira nordenskiöldii* Cleve – зимой. Границами развития того или иного фитопланктонного комплекса выступала температура воды миксолимниона, равная 12°C. В зимний период были зарегистрированы самые высокие значения биомассы (в среднем 900 мг/м³; до 2 г/м³). Доминирующие по биомассе виды относились преимущественно к неритическим морским, солоноватоводным, солоноватоводно-морским (Мотылькова, Коновалова, 2010).

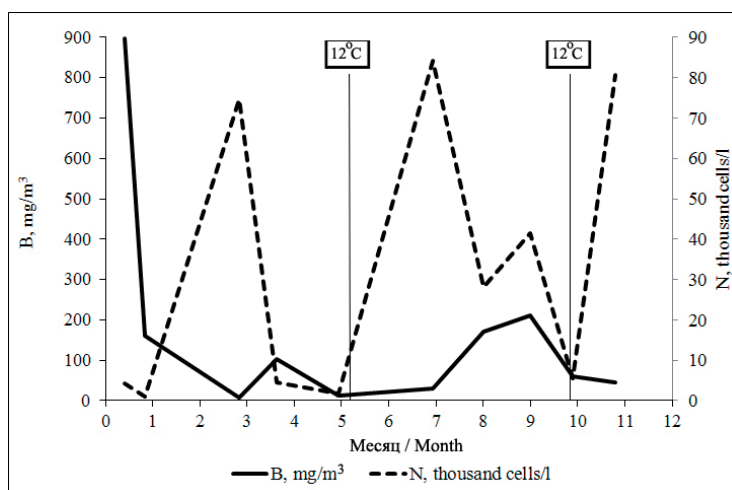


Рис. 6. Сезонная изменчивость плотности (N , тыс. кл./л) и биомассы (B , мг/м³) фитопланктона в морской лагуне (оз. Изменчивое, 2004–2005 гг.)

Fig. 6. Seasonal variability of phytoplankton density (N , th. cells/l) and biomass (B , mg/m³) in a sea lagoon (Izmenchivoe Lake, 2004–2005)

Наименьшие биомассы зоопланктона, напротив, отмечались в зимний период (рис. 7). Биомасса не превышала 4 мг/м³. Максимальные биомассы приходились на летний и раннеосенний периоды, когда происходило массовое развитие меропланктонных форм, неритических и морских эпипелагических видов зоопланктона. В это время биомасса зоопланктона могла достигать 8 г/м³, а в среднем составила около 6 г/м³. Как по численности, так и по биомассе доминировали копеподы.

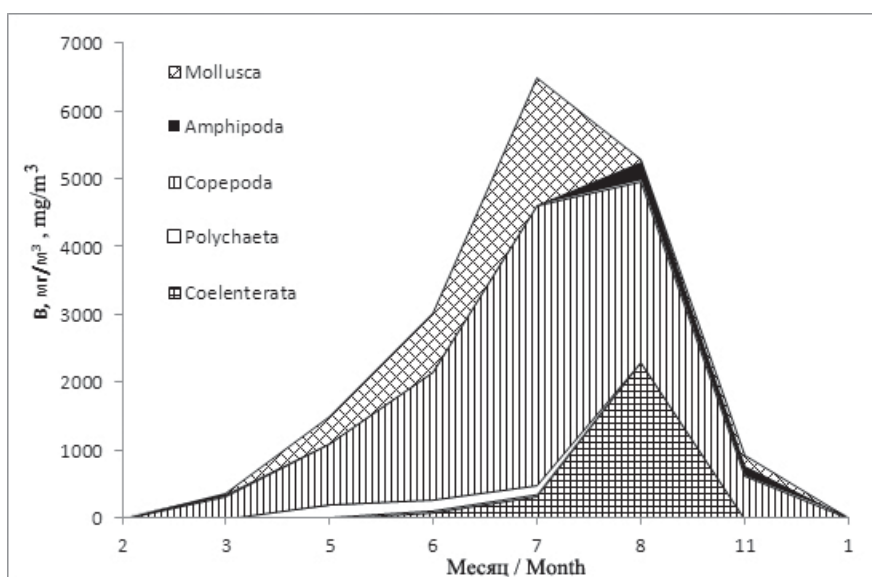


Рис. 7. Сезонная изменчивость биомассы (B , мг/м³) зоопланктона в морской лагуне (оз. Изменчивое, 2004–2005 гг.)

Fig. 7. Seasonal variability of zooplankton biomass (B , mg/m³) in a sea lagoon (Izmenchivoe Lake, 2004–2005)

В зимний период при температуре воды миксолимниона от 0°C и ниже наблюдалось превалирование по биомассе копепод *Pseudocalanus minutus* Kröyer и *Oithona similis* Claus. Весной (май) при прогреве поверхностного слоя до 7–8°C и более доминанта переходит к другому виду копепод – *Acartia (Acartiura) longiremis* (Lilljeborg) – при массовом развитии меропланктона: науплиусов копепод, личинок брюхоногих и двустворчатых моллюсков. В конце весеннего периода наблюдается монодоминанта личинок двустворчатых моллюсков, которая совпадает с наступлением переходного периода индексированного температурой воды миксолимниона 12°C. Летняя фаза развития зоопланктонного сообщества лимитируется превалированием копепод *Acartia (Acartiura) hudsonica* Pinhey, *A. tumida* Willey при продолжающемся массовом присутствии личинок двустворчатых моллюсков. После прогрева воды до 15–16°C в зоопланктоне массово развиваются гидромедузы *Polyorchis karafutoensis* Kishinouye при кодоминанте веслоногих рачков *Centropages abdominalis* Sato, массово в зоопланктоне в этот период представлены копеподы *A. longiremis* и *A. hudsonica*. Летняя фаза развития зоопланктона завершается при наступлении температуры воды 12°C. В это время отмечается переходное сообщество с преобладанием копепод *P. minutus* и *A. hudsonica*. Можно

отметить, что зимой (январь) наблюдается еще одна вспышка численности личинок двустворчатых моллюсков.

Из 50 видов рыб, отмеченных в ихтиоценое оз. Изменчивое, в составе ихтиопланктона были обнаружены икра и личинки 21 вида из 7 семейств. Наибольшее количество семейств рыб в ихтиопланктоне было представлено в весенний период (май). Основу ихтиопланктонного комплекса формировали представители маслюковых Pholididae и стихеевых Stichaeidae – более 55% суммарной численности. В меньшем количестве встречались икра и личинки весенненерестящихся видов камбал: звездчатой, темной, японской и полосатой. Наибольшие концентрации ихтиопланктона отмечались вблизи протоки. В июне и июле икра и личинки рыб были распределены по всей акватории озера. Ихтиопланктонный комплекс более чем на 95% был сформирован личинками весенненерестящихся камбал (темной) и икрой и личинками камбал с летним типом нереста (длиннорылой, желтоперой и желтополосой). В наиболее теплый период (август), а также в октябре в составе ихтиопланктона преобладали икра и личинки японского анчоуса – 65–95%. Максимум тотальной численности ихтиопланктона в озере (53 млн экз.), сформированной на 83% икрой длиннорылой камбалы, пришелся на июль. К августу численность резко сократилась в результате значительного прогрева всей толщи воды в озере и превышения верхней границы температур, необходимых для икротетания большинства видов рыб озера (Мухаметова, 2008).

Зообентос объединял 136 видов донных беспозвоночных. Биомасса макрозообентоса изменялась по станциям от 1 до 700 г/м². Станции с высокой биомассой были приурочены к прибрежным участкам на глубине 1 м. Основную биомассу здесь формировали двустворчатые моллюски. Донные организмы формировали 4 основных сообщества зообентоса, имевших поясное распределение (рис. 8). На литорали наиболее значимым было сообщество *Macoma balthica*. В сублиторали, по мере роста глубины, – *Musculista senhousia*, *Macoma calcarea* и *Scoloplos armiger* (Печенева, Лабай, 2006).

Олигогалинная лагуна (оз. Тунайча)

Водная масса озера разделена на два слоя: миксолимнион с активной динамикой и нижний застойный – монолимнион, что оказывает значительное влияние на ход всех процессов в озере (см. рис. 3). Температура на поверхности воды за весь период наблюдений колебалась от точки замерзания 0,0°C (февраль) до 19,3°C в период наибольшего прогрева (сентябрь), реже – до 28°C на мелководье. Весенний прогрев воды продолжается до конца июня. В октябре начинается процесс осенне-зимней конвекции, летний термоклин исчезает, происходит охлаждение поверхностных вод до 12°C и их «проваливание» до глубинных соленых слоев с большей плотностью. Соленость миксолимниона за все время исследований составляла 2,2–2,6 psu при солености монолимниона 10–12 psu. Двуслойная структура вод отчетливо проявляется в распределении растворенного кислорода, сероводорода и биогенов. Минимальная концентрация растворенного кислорода, при максимальных концентрациях сероводорода и биогенов, свойственна нижнему слою, что позволяет охарактеризовать его как абиотический. Водные организмы в этом слое не обнаружены.

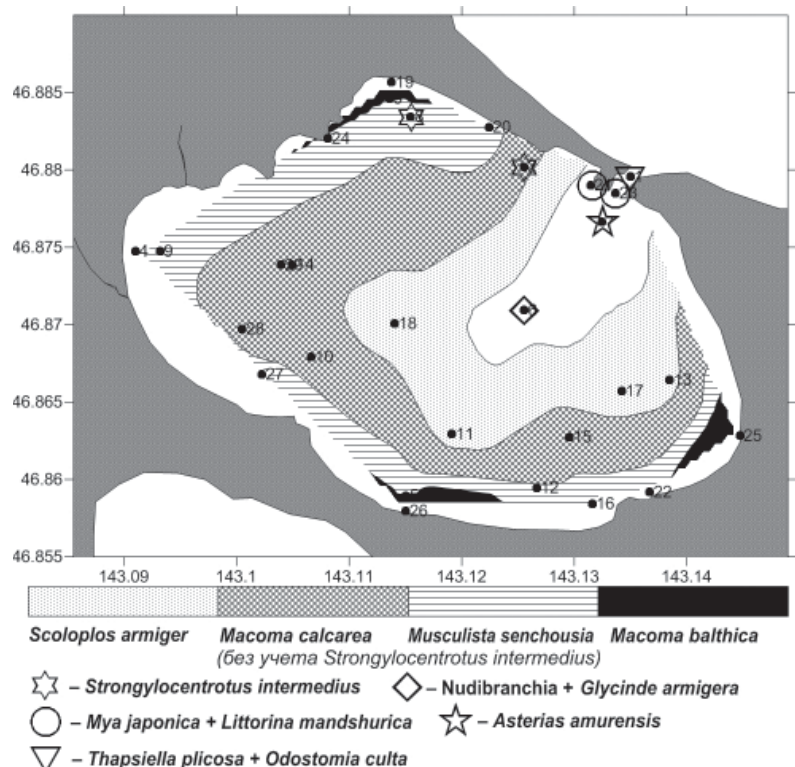


Рис. 8. Распределение сообществ макрозообентоса в морской лагуне (оз. Изменчивое, 2004–2005 гг.) (по: Печенева, Лабай, 2006)

Fig. 8. Distribution of macrozoobenthos communities in a sea lagoon (Izmenchivoe Lake, 2004–2005) (from: Печенева, Лабай, 2006)

Основу видового состава фитопланктона образуют пресноводные и пресноводно-солонатоводные виды. Количественные характеристики фитопланктона по годам держатся приблизительно на одном уровне. Исключение составлял период конец августа – начало сентября 2003 г., когда численность и биомасса были в несколько раз больше, чем в 2001 и 2002 гг. Максимальные показатели обилия наблюдаются летом. В сезонной динамике сообщества фитопланктона озера зафиксировано три фазы развития: весенняя, летняя и осенняя. Переход от одной фазы к другой сопровождался изменением температуры и понижением численности и биомассы фитопланктона, которые достигали максимума в середине фазы (рис. 9). Весенняя фаза определяется массовым развитием кокколитофорид из отдела золотистых и переходит в летнюю при температуре воды миксолимниона 12–13°C. Летняя фаза определяется массовой вегетацией сине-зеленой *Anabaena spiroides* Klebahn и завершается температурой 15–16°C. В годы, когда прогрев миксолимниона превышает верхний порог в 15–16°C, наблюдается еще один пик развития фитопланктона, также обусловленный «цветением» *A. spiroides*, однако биомасса фитопланктона предельно высока и достигает десятков граммов в 1 м³. Третья фаза (осенняя) завершается в зимний период (вероятно, после установления ледового покрова). В этот период наиболее значимы диатомовые водоросли и золотистые. В ходе цветения сине-зеленые водоросли угнетают развитие диатомей.

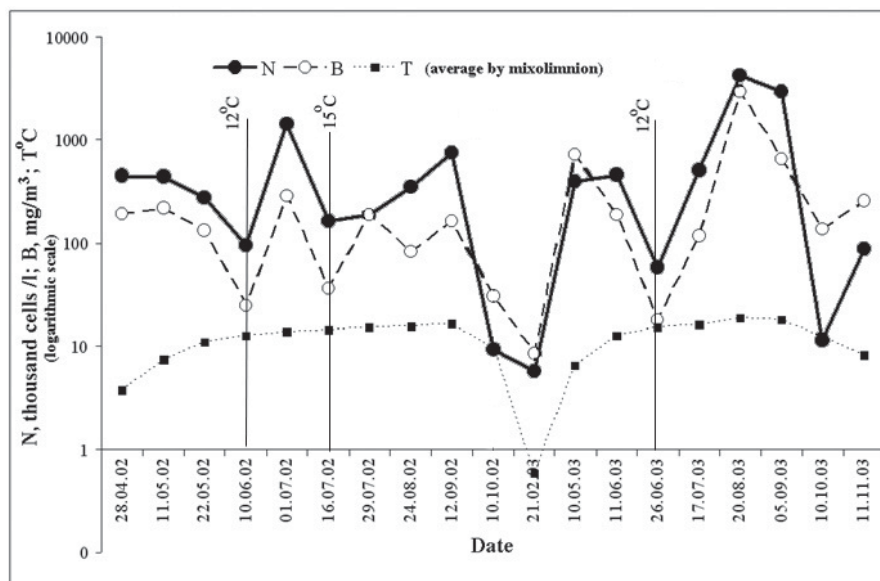


Рис. 9. Сезонная изменчивость плотности (N , тыс. кл./л) и биомассы (B , мг/м³) фитопланктона в олигогалинной лагуне (оз. Тунайча, 2002–2003 гг.)

Fig. 9. Seasonal variability of phytoplankton density (N , th. cells/l) and biomass (B , mg/m³) in an oligosaline lagoon (Tunaicha Lake, 2002–2003)

Зоопланктон представлен широко распространенными пресноводными и солоноватоводными видами. В сезонной динамике биомассы зоопланктона озера выделяется три фазы развития сообщества, смена которых сопровождается падением численности и биомассы зоопланктона (рис. 10). Первая фаза (зимняя) характеризуется низкими показателями обилия зоопланктона с преобладанием по плотности и биомассе коловраток *Synchaeta lakowitziana* Lucks. Весной, после прогрева миксолимниона до 12°C, наблюдается переход к первой летней фазе с преобладанием коловраток *Keratella cruciformis* (Thompson) и веслоногих раков *Sinocalanus tenellus* (Kikuchi). После прогрева воды до 15°C наступает третья фаза, определяемая по доминанте копепоид *S. tenellus* и *Eurytemora affinis* (Porre). Данная фаза продолжается до ледостава и, вероятно, существует какое-то время подо льдом, переходя в первую фазу. Начало фазы совпадает с началом резкого роста численности велигеров брюхоногих моллюсков *Assiminea lutea* A. Adams. В наиболее теплые годы во время пика данной фазы (август, сентябрь) массовым компонентом зоопланктона становятся личинки двустворчатых моллюсков *C. japonica*. В развитии третьей фазы может наблюдаться локальный минимум, связанный с массовым развитием токсичных сине-зеленых водорослей фитопланктона *A. spiroides*. Максимальных значений биомасса достигает летом (Заварзин, 2003, 2005).

В оз. Тунайча происходят нерест и развитие ранних стадий проходных, полупроходных и амфидромных видов рыб, которые являются характерными представителями эстуарного комплекса. Все эти виды имеют демерсальную икру, но икра сельди, малоротых корюшек и саланкса в большом количестве встречается в поверхностном слое в период наиболее интенсивного нереста. Места нереста проходных и полупроходных видов (тихоокеанской сельди,

малоротых корюшек и саланкса) локализованы в районах впадения в озеро рек и проток озер, а также в местах, находящихся под постоянным влиянием стоков пресных вод. Для рыб семейства бычковых связи мест нереста со стоком пресных вод не выявлено, и их размножение происходит по всей прибрежной зоне. Наибольшие плотность и площадь распространения отмечены для личинок японской малоротой корюшки, саланкса и японской абомы, которые имеют и максимальную численность, и частоту встречаемости в поверхностном слое. Полупроходные и проходные корюшковые и саланксовые образуют группировки, различающиеся местами расположения нерестилищ и сроками нереста, что способствует более полному освоению видами этих семейств нерестовых площадей и кормовой базы (Мухаметова, 2005, 2008).

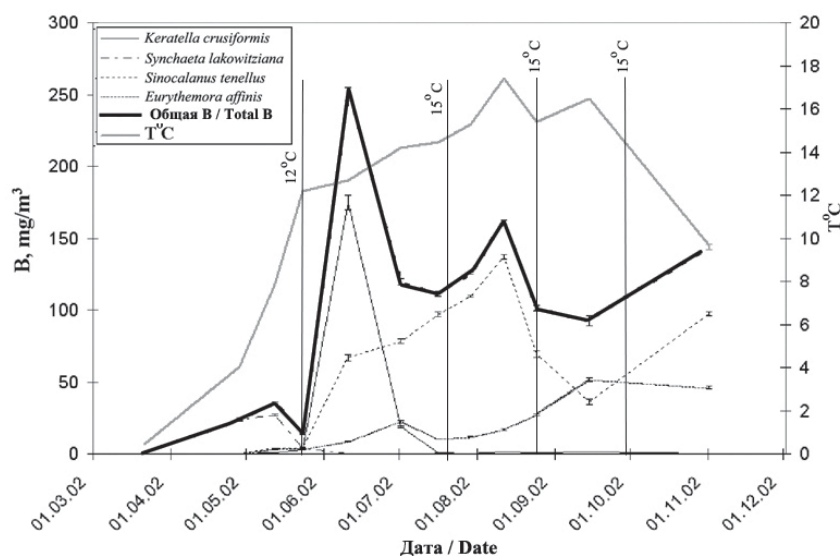


Рис. 10. Сезонная изменчивость биомассы (B , $\text{мг}/\text{м}^3$) зоопланктона в олигогалинной лагуне (оз. Тунайча, 2002 г.)

Fig. 10. Seasonal variability of zooplankton biomass (B , mg/m^3) in an oligosaline lagoon (Tunaicha Lake, 2002)

В развитии ихтиопланктонного комплекса также наблюдается три фазы, смена которых сопровождается падением численности планктонных стадий развития рыб и сменой массовых видов (рис. 11). Весной ихтиопланктон характеризуется монодоминантой сносимой икры и личинок сельди (до 145,96 млн экз. на озеро), икра и личинки прочих видов рыб появляются в пелагиали по достижении водами миксолимниона температуры 12°C . На второй фазе (в июне–июле) доминируют икра сельди, икра и личинки японской малоротой корюшки, демерсальная икра саланкса, отмечен нерест пресноводного дальневосточного бычка. После перехода термограницы $15\text{--}16^\circ\text{C}$ в июле–августе на третьей фазе превалируют личинки саланкса, абомы и щуковидного бычка. Массовое развитие ихтиопланктона в озере завершается осенним снижением температуры воды до $15\text{--}16^\circ\text{C}$.

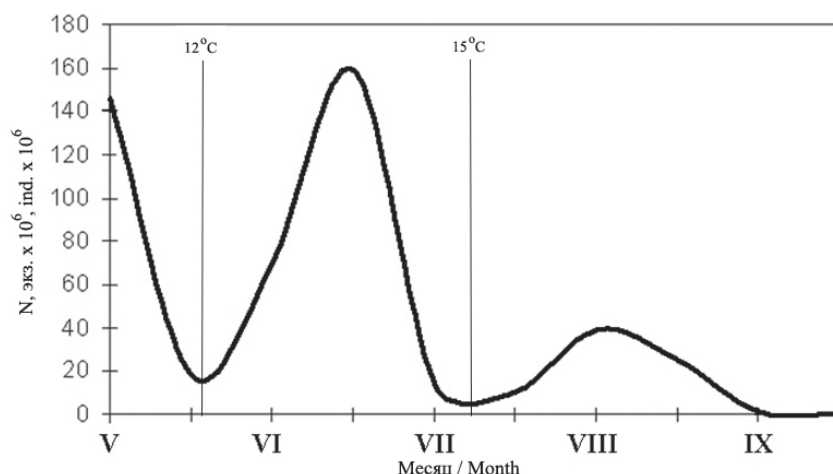


Рис. 11. Сезонная изменчивость плотности (N , экз. $\times 10^6$) икhtiопланктона в олигогалинной лагуне (оз. Тунайча, 2002 г.)

Fig. 11. Seasonal variability of ichthyoplankton density (N , ind. $\times 10^6$) in an oligosaline lagoon (Tunaicha Lake, 2002)

Вертикальное и пространственное распространение погруженных макрофитов ограничено изобатой 6–9 м. В среднем по акватории биомасса макрофитов составляет 102 г/м², осредненный максимум отмечен в диапазоне глубин 1–3 м – 243 г/м². В озере среди макрофитов доминирует кладофора *Cladophora*, которая является фоновым видом, встречаясь во всем диапазоне глубин фотического слоя (**рис. 12**). Массовыми видами макрофитобентоса являются также рдесты *Potamogeton pectinatus* L. и *Potamogeton richardsonii* (A. Bennett) Rydb. (Лабай, Роготнев, 2005).

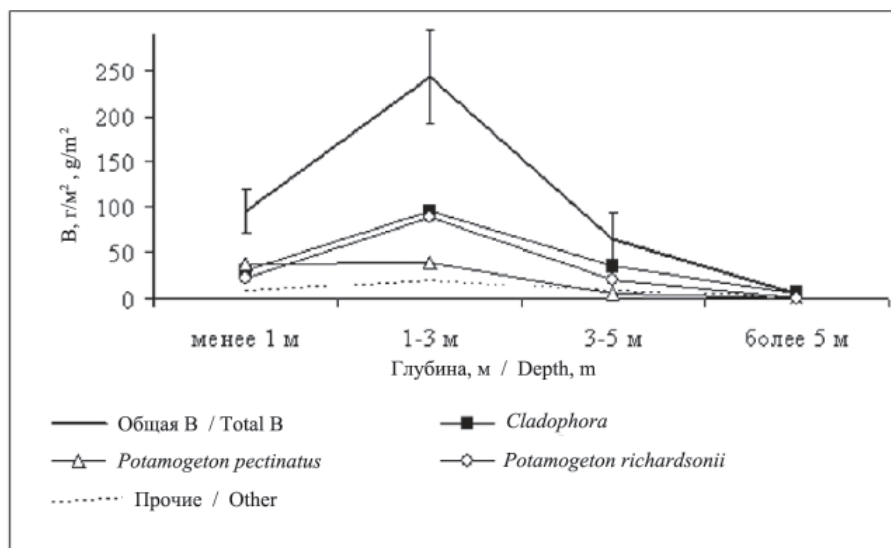


Рис. 12. Изменчивость биомассы (B , г/м²) макрофитобентоса с глубиной в олигогалинной лагуне (оз. Тунайча, 2002 г.) (по: Лабай, Роготнев, 2005)

Fig. 12. Variability of macrophytobenthos biomass (B , g/m²) with the depth in an oligosaline lagoon (Tunaicha Lake, 2002) (from: Лабай, Роготнев, 2005)

Основным фактором, влияющим на смену сообществ макрозообентоса, является волновая динамика: господствующее во всем диапазоне глубин сообщество *Corbicula japonica* в прибойном мелководье сменяется сообществами с преобладанием бенто-нектических ракообразных – *Palaemon paucidens* De Naan и *Eogammarus kygi* (Derzhavin). Характер изменчивости количественных и структурных показателей позволяет выделить три центра обилия – прибойная полоса, диапазон глубин 2–3 м (полоса макрофитов) и максимальная глубина распространения промывных песчаных грунтов (рис. 13). Количественные показатели макрозообентоса и его устойчивость наиболее велики в весенний и осенний периоды, когда сообщество наиболее близко к зимней формации. Летняя формация характеризуется рассредоточением гидробионтов из центров обилия на сопредельные глубины (Лабай, Роготнев, 2005).

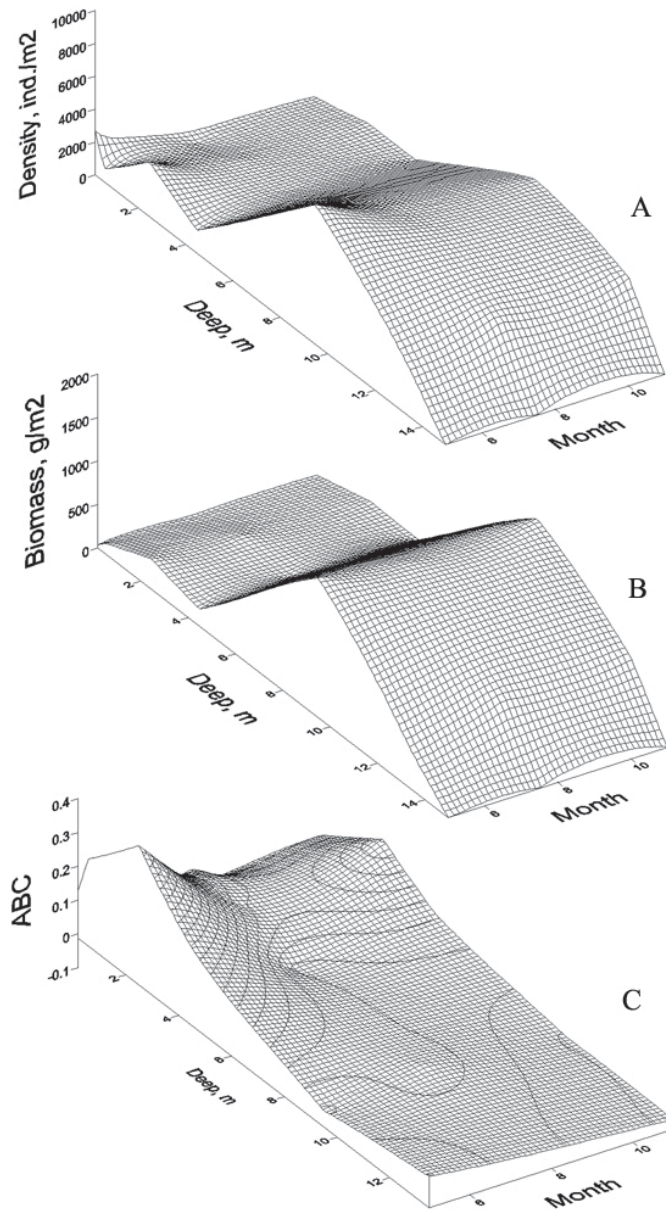


Рис. 13. Сезонная изменчивость плотности (A: N, экз./м²), биомассы (B: B, г/м²) и ABC-показателя (C) макрозообентоса в олигогалинной лагуне (оз. Тунайча, 2002–2003 гг.)
 Fig. 13. Seasonal variability of macrozoobenthos density (A: N, ind./m²), biomass (B: B, g/m²) and ABC index (C) in an oligosaline lagoon (Tunaicha Lake, 2002–2003)

Общим для всех компонентов пелагического и донного сообществ озера является существование весенней, летней и осенней фаз развития, границами между которыми служат температуры миксолимниона в 12–13 и 15–16°C. Их существование обусловлено массовым развитием и размножением трех биогеографических групп организмов: арктическо-бореальной холодноводной (весенняя фаза), широкобореальной умеренно-холодноводной (первая летняя фаза) и субтропическо-низкобореальной тепловодной (вторая летняя фаза). Осенняя фаза отличается прекращением размножения тепловодных организмов.

Пресноводные лагуны (озера Вавайской системы)

В озерах Вавайской системы резкий прогрев наблюдается с мая по июнь, максимальное охлаждение – с августа по ноябрь (рис. 14).

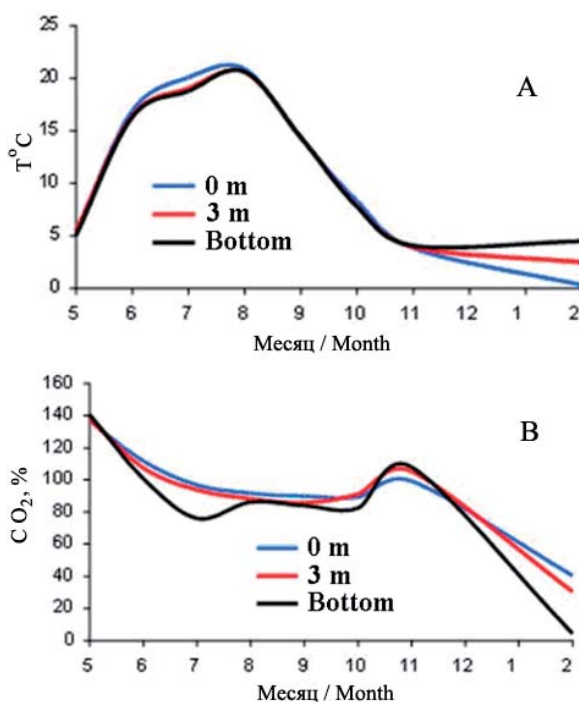


Рис. 14. Сезонная динамика температуры воды (A: T°C) и концентрации растворенного кислорода (B: CO₂, %) оз. Большое Вавайское (2007–2008 гг.) (по: Лабай и др., 2010)

Fig. 14. Seasonal dynamics of temperature (A: T°C) and oxygen concentration (B: CO₂, %) in Big Vavay Lake (2007–2008) (from: Лабай и др., 2010)

В сезонной динамике общей численности фитопланктона наблюдалось два пика развития, приходящиеся на июнь и сентябрь, причем в сентябре была зарегистрирована максимальная численность за весь период исследований (рис. 15). Динамика общей численности фитопланктона совпадала с ходом развития представителей сине-зеленых мелких колониальных *Microcystis pulverea* (Wood) Forti. Минимальное количество клеток этих микроводорослей было отмечено в феврале, максимальное – в сентябре. Сезонная динамика биомассы также описывалась двухвершинной кривой с максимумами в июле и сентябре. К числу массовых видов, определяющих фон фитопланктона в течение года, относились *Aulacoseira italica* (Ehrenberg) Simonsen, *A. islandica*

(O. Müller) Simonsen, *A. granulata* (Ehrenberg) Simonsen, *Tabellaria flocculosa* (Roth) Kütz. Общим для всех периодов являлось доминирование по биомассе диатомовых, по численности – сине-зеленых водорослей (Мотылькова, Конова-лова, 2008; Лабай и др., 2010).

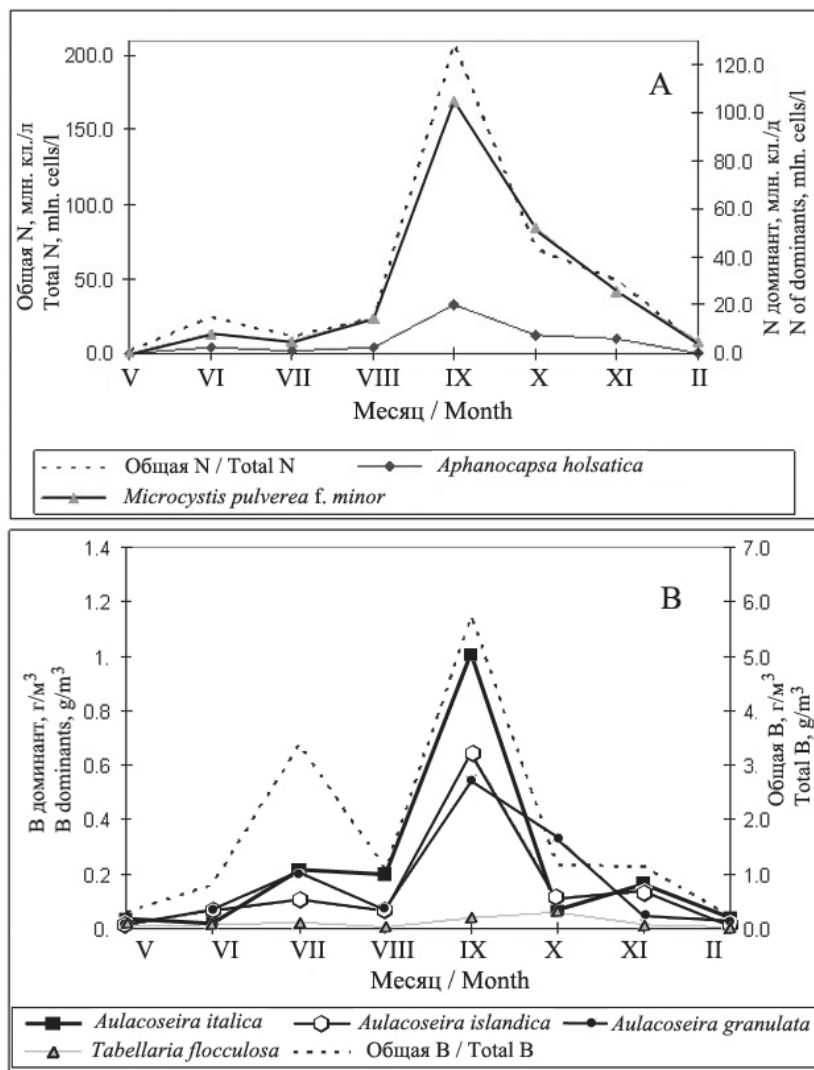


Рис. 15. Сезонная изменчивость плотности (N , тыс. кл./л) и биомассы (B , мг/м³) фитопланктона в пресноводной лагуне (оз. Большое Вавайское, 2007–2008 гг.) (по: Лабай и др., 2010)

Fig. 15. Seasonal variability of phytoplankton density (N , th. cells/l) and biomass (B , mg/m³) in a freshwater lagoon (Big Vavayskoe Lake, 2007–2008) (from: Лабай и др., 2010)

Исходя из распределения максимумов и минимумов в динамике численности и биомассы фитопланктона и смены доминирующих видов, в сезонном развитии фитопланктона наблюдается три фазы. В зимнюю фазу подо льдом отмечаются минимальные показатели обилия при доминанте динофлагеллят *Peridiniella catenata* (Levander) Balech. С прогревом водной толщи более 16°C (июнь) весеннее сообщество *Tabellaria flocculosa* эволюционирует в одно из

основных летних сообществ *Aulacoseira granulata*+*Tabellaria flocculosa*. Кодоминантным в этом сообществе в июне выступает диатомовая водоросль *Amphiprora ornata* Bailey. В августе, с превышением средней температуры воды 20°C, устанавливается второй летний тип сообществ. Значимое ранее сообщество *Aulacoseira granulata*+*Tabellaria flocculosa* трансформируется в сообщества с превалированием видов рода *Aulacoseira*: *A. granulata*, *A. italica* и *A. islandica*. В этих сообществах наблюдался летний тип распределения общей биомассы фитопланктона по отделам: доминанта диатомовых и сине-зеленых водорослей при кодоминанте зеленых. Осенью после падения температуры воды ниже 12°C по всему озеру распространено единое сообщество первой летней формации *Aulacoseira granulata*+*Tabellaria flocculosa*.

Большая часть видов зоопланктона относится к широко распространенным в Палеарктике таксонам. Основным сообществом зоопланктона озера является пелагическое. Доминируют в сообществе пелагиали типично планктонные копеподы и коловратки – *Neutrodiaptomus ostroumovi* (Stepanova), *Mesocyclops leuckarti* (Claus), *Ploesoma truncatum* (Levander). С ростом температуры биомасса зоопланктона растет вместе с биомассой фитопланктона (рис. 16). С июля же по сентябрь наблюдается спад величин биомассы зоопланктона, совпадающий с резким увеличением представленности в планктоне сине-зеленых водорослей, оказывающих токсическое воздействие на животных. Падение биомассы зоопланктона после октябрьского пика обусловлено, вероятно, уже только падением температуры (Заварзин, 2007, Лабай и др., 2010). В период биологической весны зоопланктон водоемов типично коловраточный, летом в основном рачковый с преобладанием копепод, а осенью смешанный. Зимой зоопланктон крайне скуден. Границей между весенней и летней фазами выступает температура воды 12–13°C.

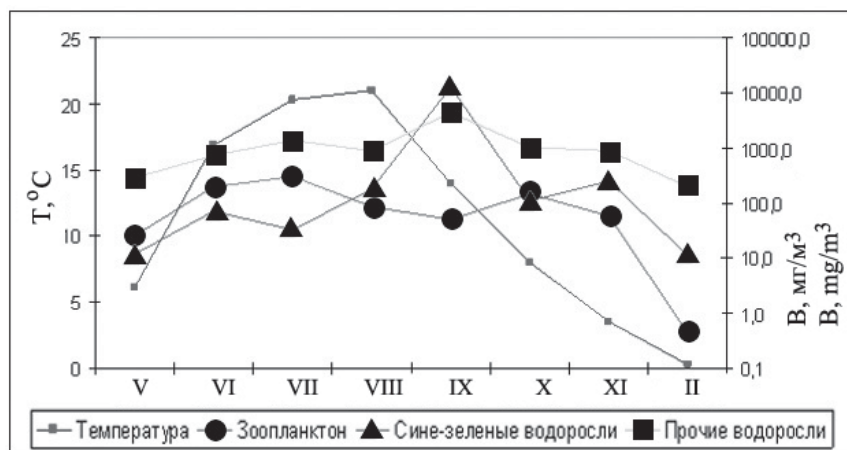


Рис. 16. Сезонная изменчивость биомассы (B , $\text{мг}/\text{м}^3$) зоопланктона и фитопланктона в пресноводной лагуне (оз. Большое Вавайское, 2007–2008 гг.) (по: Лабай и др., 2010)

Fig. 16. Seasonal variability of zooplankton and phytoplankton biomasses (B , mg/m^3) in a freshwater lagoon (Big Vavayskoe Lake, 2007–2008) (from: Лабай и др., 2010)

В ихтиопланктонных сборах встречались икра и личинки 17 видов рыб из 5 семейств. Период развития планктонных стадий рыб сравнительно короткий и ограничивается июнем–июлем. По мере повышения температуры воды про-

исходит замещение видов аркто-бореального и бореального комплексов видами низкобореального комплекса. Ихтиопланктонный комплекс носит монодоминантный характер. В мае основу ихтиопланктона формирует икра зубастой корюшки (0,02 млн экз.). В июне основу численности формируют личинки японской малоротой корюшки (17,8 млн экз.). Пик численности ихтиопланктона (28,8 млн экз.), сформированный личинками трехзубого бычка, приходится на июль (Мухаметова, 2008, 2010; Лабай и др., 2010).

Основными видами макрофитов на полигоне оз. Большое Вавайское являлись камыш *Scirpus tabernaemontani* С. С. Gmel. и полушник *Isoetes asiatica* Makino на литорали, рдесты *Potamogeton perfoliatus* L. и *Potamogeton gramineus* L., а также зеленая водоросль *Nitella* – в сублиторали на глубине до 2 м. Вегетационный период начинается после схода льда, и наибольшей биомассы литоральные виды достигают летом, а сублиторальные – осенью. Перед становлением льда фитомасса литорали отмирает полностью, а в сублиторали отмечается постепенное снижение фитомассы вплоть до полного исчезновения к весне (Лабай и др., 2010).

Общая биомасса бентоса на литорали, соответственно, возрастает летом, а в сублиторали – зимой и весной. По динамике показателей обилия и структурных индексов можно выделить два центра развития донного сообщества в целом. Первый (летний) отмечается на литорали и в верхней сублиторали на глубине 1 м. Второй – зимний, приурочен к сублиторали на глубине более 1 м и профундали (рис. 17). Существование основных сообществ макрозообентоса в озере определяется динамикой развития ключевых видов. Основными сообществами макрозообентоса являются: сообщество *Limnodrilus profundicola* (сублитораль 2–4 м летом, осенью и зимой), сообщество *Chironomus* sp. *plumosus* (сублитораль 2–4 м весной и профундаль в течение всего года), сообщество *Ephemera sachalinensis* (глубина 1 м весной и летом), сообщество *Stictochironomus* sp. *histrion* (глубина 1 м осенью и зимой), сообщество *Palaemon paucidens* (литораль) (Лабай и др., 2010).

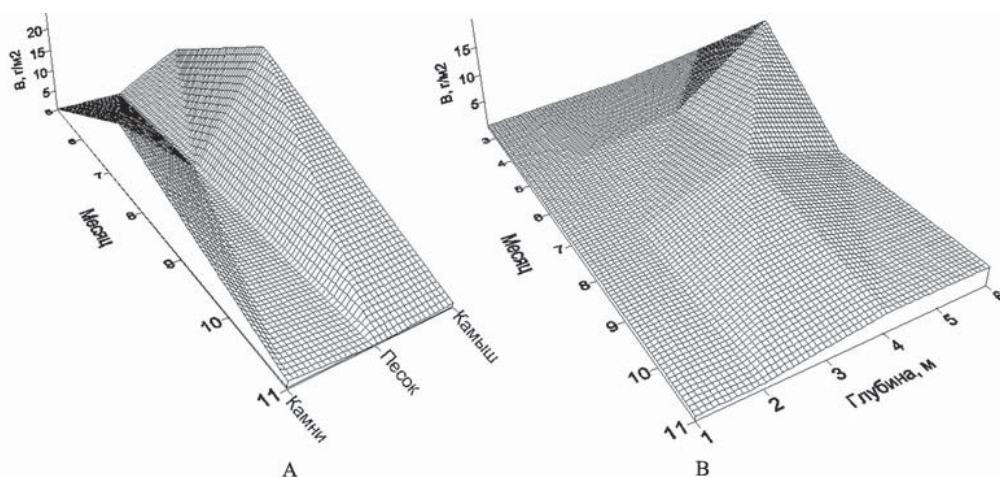


Рис. 17. Сезонная изменчивость биомассы (B , $г/м^2$) макрозообентоса в пресноводной лагуне (оз. Большое Вавайское, 2007 г.) (по: Лабай и др., 2010)

Fig. 17. Seasonal variability of macrozoobenthos biomass (B , $г/м^2$) in a freshwater lagoon (Big Vavayskoe Lake, 2007) (from: Лабай и др., 2010)

В целом по лагунам можно говорить, что существуют единые для лагун температурные границы развития водной биоты, разделяющие между собой фазы, внутри которых формируется тот или иной биогеографический тип сообщества. Наиболее важными термограницами являются 12–13, 15–16 и 20°C.

Продукционные характеристики лагун

Продукционные схемы полно раскрыты только для олигогалинных и пресноводных лагун, так как для морских лагун возник ряд определенных вопросов, которые обсуждаются ниже.

Олигогалинная лагуна (оз. Тунайча). Основу первичной продукции в озере формирует фитопланктон, большая часть его продукции оседает на дно, где используется основным потребителем фитопланктона – зообентосом, или переходит в детрит. Отношение продукции консументов первого порядка (85 434 т сухого вещества) к первичной продукции (1 045 208 т сухого вещества) составляет 1:12.

Расчетный суточный баланс потоков энергии (при 20°C). Выход в виде продукции фитопланктона составляет около 22,4 ккал, или 0,45% падающей солнечной энергии. Напрямую на питание сестонофагов от общей продукции фитопланктона и фитоперифитона переходит 74,7%, остальное оседает в виде мелкодисперсного детрита на дне или выносится в протоку. Вынос в море через протоку составляет 34,4 ккал/м². Общее количество детрита, поступающего на дно, составляет 14,2 ккал/м², или 54,2% всей первичной продукции, из них 876 ккал/м² переходит в абиотический слой на микробную петлю. Из интегральной энергии детритного вещества детритофагами потребляется 3,32 ккал/м², или 23,4% всей энергии детрита. Совокупная продукция организмов второго трофического уровня (консументы I порядка), объединяющая сестонофагов (двусторчатые моллюски и мирный зоопланктон), детритофагов и растительноядных беспозвоночных, составляет 2,7 ккал/м² (10,2% первичной продукции).

Пресноводная лагуна (оз. Большое Вавайское). В целом, первичная продукция в оз. Большое Вавайское за год составляет 8 813 т сухой органики, причем почти 99% этой величины формируются за счет фитопланктона. Общая продукция консументов I порядка и частично (без рыб) II порядка составляет около 862 т сухого вещества. Основу продукции консументов создавали организмы бентоса – 91%. Отношение величины первичной продукции к продукции консументов I порядка составляет 10,2:1.

При расчетной условной температуре 20°C выход в виде продукции фитопланктона составляет около 7,94 ккал, или 0,16% падающей солнечной энергии (5 000 ккал). На питание сестонофагов от общей продукции фитопланктона переходит 5,9% энергии, остальное оседает в виде мелкодисперсного детрита на дне. Общее количество детрита, поступающего на дно, составляет 7 886 ккал/м², или 99,3% всей первичной продукции фитопланктона. Из них детритофагами (донными беспозвоночными) потребляется 366 ккал/м², или 4,6% всей энергии детрита. Совокупная продукция консументов I порядка составляет 114 ккал/м². На питание хищных беспозвоночных переходит 17,6 ккал/м², или 17,6% продукции консументов I порядка. Остальное уходит на питание рыб. Общая продукция беспозвоночных бентоса и планктона, переходящая

на питание рыб (включая хищный планктон и хищный бентос), составляет 119,8 кал/м² (Лабай и др., 2010).

Таким образом, водный биоценоз пресноводной лагуны характеризуется двумя основными этапами развития – безледным и зимним, когда поверхность покрыта льдом. В летний этап наблюдается продуцирование фитомассы и биомассы бентоса литорали и сестонофагов в целом. В зимний этап развития, при отсутствии первичной продукции, наоборот, растет продукция детритофагов сублиторали. Следовательно, наличие зимнего этапа развития препятствует эвтрофикации лагуны.

Диспропорции в соотношении продуцирующей и потребляющей компонент. В таблице показано, что соотношение продуцирующей и потребляющей компонент в морской лагуне гораздо меньше, чем в олигогалинных и пресноводных лагунных озерах, которые потребляют исключительно автохтонное органическое вещество. Следовательно, собственной первичной продукции фитопланктона в морских лагунах не хватает для удовлетворения рациональных потребностей консументов I порядка.

Таблица

Соотношение средневзвешенных биомасс компонент водной биоты в лагунах различной солености

Table

Ratio of weighted average biomasses of water biota's components in lagoons with different salinity

Компонента	Озеро Изменчивое	Озеро Тунайча	Озеро Большое Вавайское
$V_{\text{фитопланктон}} \text{ (г/м}^2\text{)}$	0,440	6,007	2,632
$V_{\text{зоопланктон}} \text{ (г/м}^2\text{)}$	6,927	0,656	0,209
$V_{\text{зообентос}} \text{ (г/м}^2\text{)}$	70,45	179,3	36,99
Соотношение биомасс			
Фитопланктон/Зоопланктон	0,064	9,161	12,621
Фитопланктон/Зообентос × 1 000	6,2	33,5	71,2

Результаты суточной съемки в протоке морской лагуны (оз. Изменчивое, июнь 2004 г.) показали, что во время прилива через протоку в лагуну проникает почти в 2,3 раза больше фитопланктона, чем выходит из нее. То есть минимум 57% привносимого фитопланктона утилизируется в лагуне (на самом деле – даже больше, так как с отливом через протоку выносятся фитопланктон собственно лагунного происхождения). Аналогичная динамика наблюдается для зоопланктона с потреблением около 60% биомассы. Следовательно, наблюдаются условия потребления сестонофагами лагуны значительной доли привнесенного биологического вещества планктона. Следовательно, складываются условия, когда морские лагуны являются своеобразными «биологическими насосами», высасывающими биологическое вещество планктона из сопредельных морских акваторий.

Таким образом, вопросы продуцирования вещества в морских лагунах и обмена с прилежащими морскими акваториями до сих пор остаются открытыми и требуют новых исследований в будущем.

Сукцессионные процессы под воздействием естественных и антропогенных факторов

Изменения водной биоты при смене режима солености достаточно подробно описаны выше и не зависят от причины (естественные замывания протоков, строительство дамб, искусственное сужение русла и т. д.). Наблюдается тождественность результата при долговременных и быстрых изменениях солености (Лабай, 2011).

Влияние изменения температуры воды на эволюцию водного населения лагун изучено слабо. Принято, что население лагун сформировано видами более тепловодного облика, чем в сопредельной морской среде, и лагуны являются рефугиумами для тепловодных видов (Кафанов и др., 2003). Наши исследования показали, что роль термофактора в формировании состава лагунного населения не менее значима, чем роль солености. Замывание протоки оз. Изменчивое в 2007 г., в котором после прекращения связи с морем соленость почти не изменилась, привело к значительному летнему прогреву вод. В фитопланктоне, кроме сокращения видового состава, это привело к резкому снижению роли динофитовых водорослей при росте общей плотности и преобладании мелкоразмерных видов, особенно криптофитовых. В зоопланктоне также стали превалировать мелкоразмерные тепловодные копеподы. Холодноводные виды исчезли из состава зоопланктона полностью. В зообентосе изменение гидрологического режима привело к значительному сокращению видового списка при параллельном двухкратном увеличении плотности. Наблюдалось значительное увеличение тепловодных элементов: до прекращения водообмена вклад тепловодных низкобореальных видов в видовой список составлял 38%, а после замывания протоки он увеличился до 52%. Еще более заметно влияние прогрева воды при сравнении вклада зоогеографических групп в образование общей биомассы макрозообентоса. Вклад низкобореальных видов с 66% в 2004–2005 гг. возрос до 99% в 2007 г. (Лабай, 2009).

В последнее время еще одним значимым фактором, определяющим эволюцию донных сообществ, является вселение новых видов, которое приводит к изменению структуры донного сообщества и, как следствие, изменению общей биомассы бентоса и трофического статуса лагунных водоемов. Примером такого воздействия является структура бентоса Вавайских озер. Наши исследования 2004–2005 гг. показали вселение в озера и массовое развитие двустворчатых моллюсков *Kunashiria hakonensis* (Ihering). Если не учитывать кунаширий, то наблюдается значительное уменьшение как численности зообентоса, так и его биомассы на илистых грунтах – примерно в четыре раза. Падение показателей обилия сопровождалось сменой преобладающих групп и наиболее значимых в них видов. В начале 60-х гг. прошлого века наиболее значимой группой в бентосе были хирономиды; через 50 лет – малощетинковые черви и хирономиды. Уменьшение численности без параллельного падения биомассы объясняется превалированием более крупных, чем в 1959–1960 гг., видов. В целом, для зообентоса наблюдалось значительное увеличение биомассы, связанное с развитием крупных двустворчатых моллюсков (Лабай и др., 2010).

Ранее, при отсутствии в озерной системе фильтраторов, органический сесстон оседал на дне, создавая условия для развития фауны грунтофагов (черви, хирономиды и мелкие моллюски). В настоящее время кунаширией перехваты-

вается значительная часть сестона. Таким образом, бурное развитие крупных двустворок значительно ослабило процессы накопления органики и эвтрофикации. Еще одной важной причиной уменьшения биомассы мелких форм может являться выедание их акклиматизированными в озерах рыбами (карасем и сазаном).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на разницу в видовом составе, по структуре и динамике отдельных компонентов водной биоты пресноводные лагунные озера близки к олигогалинным и резко отличаются от морских лагун.

Если в морских лагунах основу продукции фитопланктона зимой, весной и осенью формируют диатомовые водоросли, а летом процветает диатомовая, динофитовая и эвгленовая флора, то в олигогалинных и пресноводных лагунах в холодные и переходные периоды преобладают золотистые и диатомовые микроводоросли, а в теплый период – сине-зеленые. Зоопланктон морских лагун на протяжении всего года имеет копепоидный облик, а в пресноводных и олигогалинных лагунных озерах в холодный и переходные периоды он представлен коловратками, в теплый – копеподами. Ихтиопланктон морских лагун характеризуется преобладанием ранних стадий развития камбал, а олигогалинных и пресноводных отличается доминантой личинок корюшек и икры и личинок бычков-гобиид.

Отличия в структуре бентоса также значительны. Только для пресноводных и олигогалинных лагунных озер характерен пояс ригидной (жесткой надводной) растительности – камыша и тростников, с сопутствующей им фауной с доминантой креветок. В морских лагунах на литорали преобладают двустворчатые моллюски и активные ракообразные – бокоплавы и изоподы. На литорали пресноводных и олигогалинных лагунных озер основу зообентоса формируют активные ракообразные – бокоплавы и изоподы. Хотя в сублиторали и профундали всех типов лагун преобладают двустворчатые моллюски, субдоминантные группы меняются от полихет (морские лагуны) до хирономид и малощетинковых червей (пресноводные и олигогалинные лагуны).

Существуют единые для всех типов лагун температурные границы развития водной биоты, разделяющие между собой фазы, внутри которых развивается тот или иной биогеографический тип сообщества. Наиболее важными термограницами являются 12–13, 15–16 и 20°C.

В лагунах, имеющих ограниченную связь с морем (олигогалинные и пресноводные), существование водных сообществ обусловлено почти исключительно поступлением автохтонной органики. Биоценозы морских лагун в значительной мере существуют благодаря поступлению органического вещества из прибрежной морской акватории.

Авторы выражают искреннюю благодарность кандидату биологических наук А. Д. Саматову за благожелательное отношение к участникам исследований, полезные советы и ценные критические замечания в ходе работы.

ЛИТЕРАТУРА

- Биологическая** характеристика сельди оз. Тунайча и перспективы ее промыслового использования [Текст] : Отчет о НИР (промежуточный) / СахНИРО; Исполн. Э. Р. Ившина, Л. С. Ширманкина. – Ю-Сах. : СахНИРО, 2001. – 48 с. – (Науч. арх. СахНИРО, инв. № 8830).
- Боруцкий, Е. В. Зоопланктон Вавайских озер Южного Сахалина [Текст] / **Е. В. Боруцкий, А. С. Богословский** // Озера Южного Сахалина и их ихтиофауна. – М. : МГУ, 1964. – С. 97–140.
- Бровко, П. Ф.** Развитие прибрежных лагун [Текст] / П. Ф. Бровко. – Владивосток : Изд-во ДВГУ, 1990. – 148 с.
- Лагуны Сахалина / **П. Ф. Бровко, Ю. А. Микишин, В. Ф. Рыбаков и др.** – Владивосток : Изд-во ДВГУ, 2002. – 80 с.
- Вялова, Г. П.** Случай эргазилеза рыб в озере Тунайча (южный Сахалин) [Текст] / Г. П. Вялова // Экспресс-информация ЦНИИТЭИРХ, сер. Рыбохоз. использ. внутр. вод. – 1983. – № 1. – С. 14–15.
- Геолого-геоморфологические** условия озера Тунайча [Текст] : Отчет о НИР (промежуточный) / ДВГУ; Отв. исполн. А. Н. Володарский. – Владивосток : ДВГУ, 1989. – 161 с. – (Науч. арх. СахНИРО, инв. № 6234).
- Геоэкология** озера Тунайча [Текст] : Заключ. отчет по ХД 153-89 с СахТИНРО / ДВГУ; Отв. исполн. Л. В. Демин, В. А. Клюканов. – Владивосток : ДВГУ, 1991. – 171 с. – (Науч. арх. СахНИРО, инв. № 6233).
- Гидрологический** режим озера Тунайча [Текст] / СахУГМС; Отв. исполн. В. В. Шкаликова. – Ю-Сах. : СахУГМС, 1969. – 192 с. – (Библиотека СахУГМС, № 118).
- Григорьев, В. И.** Гидрологический очерк некоторых озер Южного Сахалина [Текст] / В. И. Григорьев // Озера Южного Сахалина и их ихтиофауна. – М. : МГУ, 1964. – С. 8–46.
- Заварзин, Д. С.** Сезонная динамика зоопланктона озера Тунайча (Южный Сахалин) [Текст] / Д. С. Заварзин // Тр. СахНИРО. – 2003. – Т. 5. – С. 106–112.
- Заварзин, Д. С.** Состав и пространственное распределение зоопланктонных сообществ озера Тунайча (Южный Сахалин) по данным летней съемки 2001 г. [Текст] / Д. С. Заварзин // Тр. СахНИРО. – 2004. – Т. 6. – С. 331–338.
- Заварзин, Д. С.** Некоторые вопросы сезонной динамики зоопланктона озера Тунайча (южный Сахалин) на современном этапе [Текст] / Д. С. Заварзин // Чтения памяти В. Я. Леванидова. – 2005. – Вып. 3. – С. 95–105.
- Заварзин, Д. С.** Зоопланктон озер Вавайской системы (южный Сахалин) по данным съемок июля 2004 и 2005 гг. [Текст] / Д. С. Заварзин // Тр. СахНИРО. – 2007. – Т. 9. – С. 152–165.
- Биология и кормовая база тихоокеанских лососей в ранний морской период жизни [Текст] / **В. Н. Иванков, В. В. Андреева, Н. В. Тяпкина и др.** – Владивосток : ДВГУ, 1999. – 260 с.
- К исследованиям** зоопланктона оз. Тунайча [Текст] : Отчет о НИР / СахТИНРО; Отв. исполн. Э. Р. Чернышева. – Ю-Сах. : СахТИНРО, 1981. – 8 с. – (Науч. арх. СахНИРО, инв. № 4749).
- Кафанов, А. И. Биота и сообщества макробентоса лагун северо-восточного Сахалина [Текст] / **А. И. Кафанов, В. С. Лабай, Н. В. Печенева.** – Ю-Сах. : СахНИРО, 2003. – 176 с.
- Донные беспозвоночные озер Южного Сахалина [Текст] / **О. А. Ключарева, Т. А. Коренева, Н. Л. Сокольская, Я. И. Старобогатов** // Озера Южного Сахалина и их ихтиофауна. – М. : МГУ, 1964. – С. 47–81.
- Комплексное** промыслово-биологическое исследование озера Невское [Текст] : Тр. водно-сырьевого Отдела Южно-Сахалинской экспериментальной станции (г. Конума). – 1935. – 31 с. – (Пер. с яп. яз. Л. Ховрина, 1958 г.; Науч. арх. СахНИРО, инв. № 434).
- Коптяева, Т. Ф.** Фитопланктон Вавайских озер Южного Сахалина [Текст] / Т. Ф. Коптяева // Озера Южного Сахалина и их ихтиофауна. – М. : МГУ, 1964. – С. 141–153.
- Корбикула *Corbicula japonica* (Bivalvia) озера Тунайча: условия обитания, некоторые аспекты биологии и морфологии вида [Текст] / **В. С. Лабай, Д. С. Заварзин, И. В. Мотылькова, Н. В. Коновалова** // Чтения памяти В. Я. Леванидова. – 2003. – Вып. 2. – С. 143–152.

- Лабай, В. С. Некоторые аспекты питания мелкочешуйной красноперки *Tribolodon brandti* (Dybowski) озера Тунайча (остров Сахалин) [Текст] / В. С. Лабай, Н. К. Ни, М. Г. Роготнев // Чтения памяти В. Я. Леванидова. – 2003а. – Вып. 2. – С. 444–453.
- Лабай, В. С. Вертикальное распределение и сезонная динамика макрозообентоса озера Тунайча (Южный Сахалин) [Текст] / В. С. Лабай, М. Г. Роготнев, Т. С. Шпилько // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – П-Камчат. : КамчатНИРО, 2004. – С. 111–121.
- Лабай, В. С. Состав, структура и сезонная динамика макробентоса озера Тунайча (южный Сахалин) [Текст] / В. С. Лабай, М. Г. Роготнев // Чтения памяти В. Я. Леванидова. – 2005. – Вып. 3. – С. 62–94.
- Лабай, В. С. Состав и структура макробентоса озер Вавайской системы (южный Сахалин) [Текст] / В. С. Лабай // Чтения памяти В. Я. Леванидова. – 2008. – Вып. 4. – С. 224–238.
- Лабай, В. С. Сравнительный анализ параметров роста некоторых крупных двустворчатых моллюсков (*Bivalvia*) из пресных и солоноватых вод о. Сахалин [Текст] / В. С. Лабай, С. О. Чижиков // Тр. СахНИРО. – 2008. – Т. 10. – С. 147–156.
- Лабай, В. С. Реакция макрозообентоса лагунного озера Изменчивое (остров Сахалин) на прекращение водообмена с морем [Текст] / В. С. Лабай // Биология моря. – 2009. – Т. 35, № 3. – С. 167–174.
- Планктон и бентос озер Вавайской системы (южный Сахалин) и условия их обитания [Текст] / В. С. Лабай, Д. С. Заварзин, О. Н. Мухаметова и др. – Ю-Сах. : СахНИРО, 2010. – 216 с.
- Лабай, В. С. Эволюция бентоса прибрежных лагун острова Сахалин: причины и следствия [Текст] // В. С. Лабай / Чтения памяти В. Я. Леванидова. – 2011. – Вып. 5. – С. 265–274.
- Макарченко, Е. А. Новый вид *Psectrocladius* Kieffer (Diptera, Chironomidae, Orthoclaadiinae) с юга российского Дальнего Востока [Текст] / Е. А. Макарченко // Евразийский энтомолог. журн. – 2003. – Т. 2, вып. 1. – С. 61–66.
- Материалы по зоопланктону озера Тунайча [Текст] : Отчет о НИР / СахТИНРО; Исполн. Э. Р. Чернышева. – Ю-Сах. : СахТИНРО, 1978. – 4 с. – (Науч. арх. СахНИРО, инв. № 4074).
- Микишин, Ю. А. Южный Сахалин. Озеро Тунайча [Текст] / Ю. А. Микишин, В. Ф. Рыбаков, П. Ф. Бровко // История озер Севера Азии. – СПб. : Наука, 1995. – С. 112–120. – (Сер.: История озер).
- Мотылькова, И. В. Весенний фитопланктон озера Тунайча (Южный Сахалин) [Текст] / И. В. Мотылькова, Н. В. Коновалова // Чтения памяти В. Я. Леванидова. – 2003. – Вып. 2. – С. 287–294.
- Мотылькова, И. В. Летний фитопланктон озер Вавайской системы (южный Сахалин) [Текст] / И. В. Мотылькова, Н. В. Коновалова // Чтения памяти В. Я. Леванидова. – 2008. – Вып. 4. – С. 108–117.
- Мотылькова, И. В. Сезонная динамика фитопланктона лагунного озера Изменчивое (юго-восточный Сахалин) [Текст] / И. В. Мотылькова, Н. В. Коновалова // Биология моря. – 2010. – Т. 36, № 2. – С. 88–94.
- Мухаметова, О. Н. Особенности пространственного распределения и развития икры и личинок некоторых промысловых и массовых видов рыб в оз. Тунайча (юго-восточный Сахалин) [Текст] / О. Н. Мухаметова // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана : Сб. науч. тр. – П-Камчат. : КамчатНИРО, 2004. – Вып. 7. – С. 149–159.
- Мухаметова, О. Н. Динамика численности ихтиопланктона в поверхностном слое оз. Тунайча (юго-восточный Сахалин) [Текст] / О. Н. Мухаметова // Чтения памяти В. Я. Леванидова. – 2005. – Вып. 3. – С. 576–584.
- Мухаметова, О. Н. Некоторые результаты исследования ихтиопланктона в лагунном озере Изменчивое [Текст] / О. Н. Мухаметова // Тр. СахНИРО. – 2006. – Т. 8. – С. 244–256.
- Мухаметова, О. Н. Ихтиопланктон лагунных озер юго-восточной части острова Сахалин [Текст] : Дис. ... канд. биол. наук / ИБМ ДВО РАН; О. Н. Мухаметова. – Ю-Сах., 2008. – 197 с. – (Науч. арх. СахНИРО, инв. № 11074).

- Мухаметова, О. Н.** Формирование ихтиопланктонного комплекса лагунного озера Изменчивое в условиях меняющегося гидрологического режима [Текст] / О. Н. Мухаметова // Чтения памяти В. Я. Леванидова. – 2008а. – Вып. 4. – С. 354–363.
- Мухаметова О. Н.** Сравнительная характеристика ихтиопланктона лагунных озер юго-восточного Сахалина [Текст] / О. Н. Мухаметова // Вопр. ихтиологии. – 2010. – Т. 50, № 5. – С. 685–695.
- Немчинова, И. А.** Видовой состав и структура летнего зоопланктона лагунного озера Изменчивое [Текст] / И. А. Немчинова // Тр. СахНИРО. – 2006. – Т. 8. – С. 89–106.
- Немчинова, И. А.** Изменение состава и структуры зоопланктонного сообщества в связи со сменой гидрологического статуса лагунного озера Изменчивое (о. Сахалин) [Текст] / И. А. Немчинова // Чтения памяти В. Я. Леванидова. – 2008. – Вып. 4. – С. 196–208.
- Никулина, Т. В.** Диатомовые водоросли (Bacillariophyta) юга острова Сахалин [Текст] / Т. В. Никулина // Растит. и живот. мир о. Сахалин : Материалы междунар. сах. проекта. – Владивосток : Дальнаука, 2005. – Ч. 2. – С. 8–20.
- Отчет** по исследованию озер Вавайской системы [Текст] : Отчет экспедиций Сахалин-госрыбвода по исследованию озер Сахалина и Курил. – Ю-Сах., 1956. – 23 с. – (Науч. арх. СахНИРО, инв. № 763).
- Отчет** по обследованию озера Тунайча. Экспед. «Сахалин-госрыбвода» / Сахалин-госрыбвод; Исполн. В. Е. Никоноров, Н. М. Золотарева, Р. З. Вахрутдинова. – Ю-Сах. : Сахалин-госрыбвод, 1956а. – 20 с. – (Науч. арх. СахНИРО, инв. № 763).
- Печенева, Н. В. Макрозообентос лагунного озера Изменчивое (юго-восточный Сахалин) [Текст] / **Н. В. Печенева, В. С. Лабай** // Тр. СахНИРО. – 2006. – Т. 8. – С. 67–88.
- Полтева, А. В.** Микробиологическая характеристика воды и донных отложений озера Тунайча [Текст] / А. В. Полтева // Тр. СахНИРО. – 2003. – Т. 5. – С. 251–258.
- Полтева, А. В.** Некоторые характеристики микробного сообщества озера Тунайча (южный Сахалин) [Текст] / А. В. Полтева // Чтения памяти В. Я. Леванидова. – 2005. – Вып. 3. – С. 192–197.
- Природа** Корсаковского района [Текст] / Под ред. П. Ф. Бровко. – Владивосток : Изд-во ДВГУ, 1995. – 96 с.
- Растительный** и животный мир острова Сахалин [Текст] : Материалы Междунар. сах. проекта. – Владивосток : Дальнаука, 2004. – Ч. 1. – 256 с.
- Растительный** и животный мир острова Сахалин [Текст] : Материалы Междунар. сах. проекта. – Владивосток : Дальнаука, 2005. – Ч. 2. – 356 с.
- Результаты** обследования озера Тунайча и рекомендации по его биологической мелиорации [Текст] : Отчет о НИР / СахТИНРО; Исполн. Э. Х. Сабитов. – Ю-Сах. : СахТИНРО, 1977. – 9 с. – (Науч. арх. СахНИРО, инв. № 3993).
- Рекомендации** по освоению сырьевых ресурсов рыб озер Вавайской системы [Текст] : Отчет / СахТИНРО; Отв. исполн. Э. Х. Сабитов. – Ю-Сах. : СахТИНРО, 1988. – 2 с. – (Науч. арх. СахНИРО, инв. № 3994).
- Роготнев, М. Г.** Сезонная динамика биомассы и численности массовых видов высших раков (Crustacea: Malacostraca) озера Тунайча и их продукция [Текст] / М. Г. Роготнев // Тр. СахНИРО. – 2003. – Т. 6. – С. 280–292.
- Роготнев, М. Г. Сравнительная характеристика питания некоторых массовых прибрежных рыб озера Тунайча (юго-восточный Сахалин) [Текст] / **М. Г. Роготнев, В. С. Лабай, Н. К. Заварзина** // Чтения памяти В. Я. Леванидова. – 2005. – Вып. 3. – С. 566–576.
- Краткая характеристика водной биоты оз. Тунайча (Южный Сахалин) в летний период [Текст] / **А. Д. Саматов, В. С. Лабай, И. В. Мотылькова и др.** // Тр. СахНИРО. – 2002. – Т. 4. – С. 258–269.
- Сафронов, С. Н.** Состояние и перспективы рыбохозяйственного освоения внутренних водоемов Сахалина [Текст] / С. Н. Сафронов // Экол. основы рац. природопользования на Сах. и Курил. о-вах : IV науч.-практ. конф. – Ю-Сах. : Сах. книж. изд-во, 1990. – С. 161–164.

- Сафронова, Р. К. Зообентос и питание амурского сазана озер охотской группы южного Сахалина [Текст] / **Р. К. Сафронова, С. Н. Сафронов** // Распред. и рац. использ. вод. зооресурсов Сах. и Курил. о-вов. – Владивосток : Изд-во ДВНЦ АН СССР, **1980**. – С. 22–31.
- Усова, Н. П. О гидробиологическом состоянии озера Тунайча [Текст] / **Н. П. Усова, В. И. Филатова, Э. Р. Чернышева** // Распред. и рац. использ. вод. зооресурсов Сах. и Курил. о-вов. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР, **1980**. – С. 8–17.
- Френкель, С. Э.** Питание молоди заводской кеты в озере Тунайча (южный Сахалин) [Текст] / С. Э. Френкель // Чтения памяти В. Я. Леванидова. – **2008**. – Вып. 4. – С. 284–291.
- Хлебович, В. В.** Критическая соленость и хорогалиникум: современный анализ понятий [Текст] / В. В. Хлебович // Биология солоноватых вод. – Л. : ЗИН АН СССР, **1989**. – С. 5–11.
- Чернышева, Э. Р. К нахождению в озерах Охотской группы (Южный Сахалин) планктонных рачков – паразитов рыб [Текст] / **Э. Р. Чернышева, Э. Х. Сабитов** // Итоги исслед. по вопр. рац. использ. и охраны биол. ресурсов Сах. и Курил. о-вов : Тез. докл. науч.-практ. конф. Секция Медицинская география и охрана природы (Ю-Сах., 1981). – Ю-Сах., **1981**. – С. 43–45.
- Labay, V. S.** A new species of *Melita* Leach (Amphipoda: Melitidae) from oligosaline waters of Russian Far East [Text] / V. S. Labay / Zootaxa. – **2003**. – No. 356. – P. 1–8.
- Miyadi, D.** Limnological reconnaissance of southern Sakhalin. I. General features of the fauna [Text] / D. Miyadi // Bull. Japan. Soc. Scient. Fisher. – **1935**. – Vol. 4, No. 2. – P. 113–121.
- Miyadi, D.** The productivity of molluscs in Japanese lakes [Text] / D. Miyadi // The Venus. – 1937. – Vol. 7, No. 2. – P. 51–74.
- Moukhametova, O. N.** Some data about spawn of Pacific herring *Clupea pallasii* in the Lake of Tunaicha (Southeastern Sakhalin) [Text] / O. N. Moukhametova // Abstracts of 1 First International Symposium on Fish Biodiversity of Amur River fresh waters and adjacent rivers (Abstracts), 29 October – 1 November 2002. Khabarovsk, Russia, 2002. – Khabarovsk, **2002**. – P. 26–27.
- Moukhametova, O. N.** The structure of ichthyoplankton complex and its diurnal variability in the Lagoon of Izmenchivaya (the Eastern Sakhalin) in June [Text] / O. N. Moukhametova // Proceedings of the 21th International Symposium on Okhotsk Sea & Sea Ice, Mombetsu, Hokkaido, Japan, 19–24 February 2006. – **2006**. – P. 208–211.
- Nemchinova, I. A.** Composition and structure of summer zooplankton from Izmenchivaya Lagoon [Text] / I. A. Nemchinova // Proceedings of the 21th International Symposium on Okhotsk Sea & Sea Ice, Mombetsu, Hokkaido, Japan, 19–24 February 2006. – **2006**. – P. 192–199.
- Ueno, M.** Crustacea, collected in the lakes of southern Sakhalin [Text] / M. Ueno // Annot. Zool. Japan. – **1935**. – Vol. 15, No. 1. – P. 88–94.
- Ueno, M.** Limnological reconnaissance of southern Sakhalin. II. Zooplankton [Text] / M. Ueno // Bull. Japan. Soc. Scient. Fisher. – **1935a**. – Vol. 4, No. 3. – P. 190–194.
- Ueno, M.** Zooplankton of lake Taraika and its neighbouring water, Sakhalin [Text] / M. Ueno // Trans. Sapporo Natur. Hist. Soc. – **1936**. – Vol. 14. – P. 173–179.