

УДК 595.383.1(265.53)

К.М. Горбатенко*Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4**КОЛИЧЕСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ПИТАНИЕ ЭВФАУЗИИД
В ОХОТСКОМ МОРЕ**

В эпипелагиали Охотского моря эвфаузииды по биомассе являются одной из самых массовых групп зоопланктона. По среднемноголетним данным (1986–2012 гг.) в различные сезоны их доля в биомассе зоопланктона составляет от 25,4 до 37,4 %. Самые высокие биомассы характерны для весеннего периода, в среднем 369 мг/м^3 , а минимальные для осеннего — 256 мг/м^3 . Наиболее многочисленны среди эвфаузиид *Thysanoessa raschii* и *Thysanoessa longipes*. Биомасса эвфаузиид в разные годы различалась в 5 раз и более. После значительного снижения она так же резко увеличивалась. Среднемноголетняя (1986–2012 гг.) валовая биомасса эвфаузиид в эпипелагиали Охотского моря оценена для весны в 83,2 млн т, лета — 66,3, осени — 57,4 и зимы — 73,3 млн т. Величина суточного пищевого рациона эвфаузиид в Охотском море в среднем составляет 7,5–8,5 % от массы тела. В течение года они в рассматриваемый период в среднем потребляли 2012,7 млн т пищи: фитопланктона — 1636,5 млн т, микрогетеротрофов — 341,8 млн т. На обеспечение годового рациона эвфаузиид уходит 11,4 % годовой продукции фитопланктона и 26,0 % годовой продукции микрогетеротрофов.

Ключевые слова: распределение, питание, биомасса, межгодовая динамика, эвфаузииды, Охотское море.

Gorbatenko K.M. Quantitative distribution and feeding of euphausiids in the Okhotsk Sea // Izv. TINRO. — 2016. — Vol. 185. — P. 204–214.

Euphausia in the Okhotsk Sea is one of the most abundant groups of zooplankton, its portion in the total zooplankton biomass in the epipelagic layer is 25.4–37.4 %, depending on season, the total stock is $83.2 \cdot 10^6 \text{ t}$ in spring, $66.3 \cdot 10^6 \text{ t}$ in summer, $57.4 \cdot 10^6 \text{ t}$ in autumn, and $73.3 \cdot 10^6 \text{ t}$ in winter (mean assessments for 1986–2012). The highest biomass is observed in spring — 369 mg/m^3 , on average, and the minimum one in autumn — 256 mg/m^3 , on average. Two species, *Thysanoessa raschii* and *Thysanoessa longipes*, are the most abundant. Year-to-year fluctuations of Euphausia abundance are prominent: up to 5 times, but it never causes any catastrophic change in their populations. Sharp declines usually are followed by sharp rises in their number. Mean daily ration of euphausiid in the Okhotsk Sea is 7.5–8.5 % of the body weight. Annually they consume $2012.7 \cdot 10^6 \text{ t}$ of prey, including $1636.5 \cdot 10^6 \text{ t}$ of phytoplankton and $341.8 \cdot 10^6 \text{ t}$ of micro-heterotrophs. About 11.4 % of the annual production of phytoplankton and 26.0 % of the annual production of micro-heterotrophs are grazed by euphausiids.

Key words: zooplankton distribution, feeding, biomass, dynamics of zooplankton, euphausiid, Okhotsk Sea.

* Горбатенко Константин Михайлович, кандидат биологических наук, заведующий сектором, e-mail: gorbatenko@tinro.ru.

Gorbatenko Konstantin M., Ph.D., head of section, e-mail: gorbatenko@tinro.ru.

Введение

Эвфаузииды — одна из доминирующих групп в зоопланктоне дальневосточных морей (Волков, 1996; Горбатенко, 1997; Шунтов, 2001). В Охотском море они представлены 5 видами: *Thysanoessa raschii*, *Th. longipes*, *Th. inspinata*, *Th. inermis*, *Euphausia pacifica* (Пономарева, 1955; Ломакина, 1978; Журавлев, 1984; Афанасьев, 1985). Эвфаузииды размножаются половым путем, в процессе участвуют самцы и самки. Икра эвфаузиид в Охотском море появляется в массовых количествах в мае-июне, их молодь перезимовывает и созревает в течение следующего лета (Горбатенко, 2009). В жизненном цикле эвфаузиид до достижения половозрелости выделяется несколько стадий развития — науплиус, метонауплиус, калиптопис, фурцилия и циртопия.

Продолжительность жизни эвфаузиид по оценкам различных исследователей составляло от 1–2 (Волков, 2002) до 3–4 лет (Nemoto, 1957; Пономарева, 1963, 1990; Афанасьев, 1985). Наши исследования по размерно-возрастной структуре и жизненным циклам эвфаузиид в Охотском море (Горбатенко, 2009; Чучукало и др., 2013) позволили предположить, что в Охотском море жизненный цикл у всех видов эвфаузиид в общих чертах одинаков. Продолжительность жизни составляет от 2 до 3 лет, в среднем 24–28 мес. Максимальная продолжительность жизни у *E. pacifica* — 24–28 мес., у видов рода *Thysanoessa* она составляет до 3 лет. Однако большая часть особей популяций не доживают до предельного возраста, так как продолжительность жизни во многом определяется их выеданием. Эвфаузииды составляют существенное звено в морских пищевых цепях, связывающих первичных продуцентов с потребителями зоопланктона — nekтоном, китами, морскими птицами и другими гидробионтами (Ломакина, 1978).

Нерестятся эвфаузииды 2 раза в жизни, в возрасте 1+ и 2+, при этом растут в течение всей жизни. Прирост массы тела происходит скачкообразно. Наибольший прирост наблюдается в первый год жизни при длине тела 5–15 мм, на втором году жизни максимальное увеличение массы отмечено у рачков с длиной тела 20–25 мм. Сроки размножения всех рассматриваемых видов эвфаузиид растянуты с апреля по август, что связано и с постепенным включением в процесс размножения самок разного размера. Размножение *Th. raschii* в северной части Охотского моря длится с апреля по июнь, а массовый нерест происходит в мае, у *Th. longipes* — в июне (Журавлев, 1984; Горбатенко, 2009).

Эвфаузиидам дальневосточных морей посвящен целый ряд работ (Журавлев, 1984; Афанасьев, 1985; Пономарева, 1990; Горбатенко, 1997; Nakagava et al., 2004), в которых освещены некоторые черты их биологии. Следует отметить, что в предыдущих исследованиях биомассы эвфаузиид в северной части Охотского моря были занижены более чем на порядок, что во многом было связано с использованием для облова эвфаузиид малоприспособленного для этих целей трала Айзекса-Кидда в верхнем 50-метровом горизонте (Журавлев, 1984; Афанасьев, 1985). Результаты исследований эвфаузиид в последние годы были представлены в работе В.И. Чучукало с соавторами (2013), в которой были рассмотрены их жизненные циклы и рассчитана соматическая продукция в Охотском море.

В настоящей статье обобщаются результаты изучения эвфаузиид в комплексных экспедициях ТИНРО-центра в Охотском море более чем за 25-летний период исследований (1986–2012 гг.).

Материалы и методы

Планктон облавливался в слое 0–200 м (0 — дно при глубине менее 200 м) сетью БСД (площадь входного отверстия 0,1 м², сито с ячейей 0,168 мм) и обработан по принятой в ТИНРО-центре методике (Волков, 2008). Скорость подъема сети всегда была одинаковой — 0,7–1,0 м/с. Поскольку все орудия лова планктона фильтрующего типа дают заниженные результаты, в полученные данные вводились поправки на уловистость. Для особей эвфаузиид длиной до 10 мм вводился коэффициент 2, до 20 мм — 5, более 20 мм — 10.

Среднегодовые показатели биомасс планктона без учета сезонности могут давать искаженную картину, поэтому расчет данных проводился по сезонам. Сезонные сроки, как и ранее (Волков, 2008), приняты следующие: зима — декабрь-март, весна — апрель — 15 июня, лето — 16 июня — 15 сентября, осень — 16 сентября — ноябрь.

В северной части Охотского моря начиная с 1997 г. ежегодно исследования проводились в зимне-весенний период — с марта по начало июня — и летне-осенний — с сентября по декабрь. При анализе межгодовых изменений и составлении карт горизонтального распределения эвфаузиид данные были сгруппированы по двум периодам — зимне-весеннему и летне-осеннему (рис. 1).

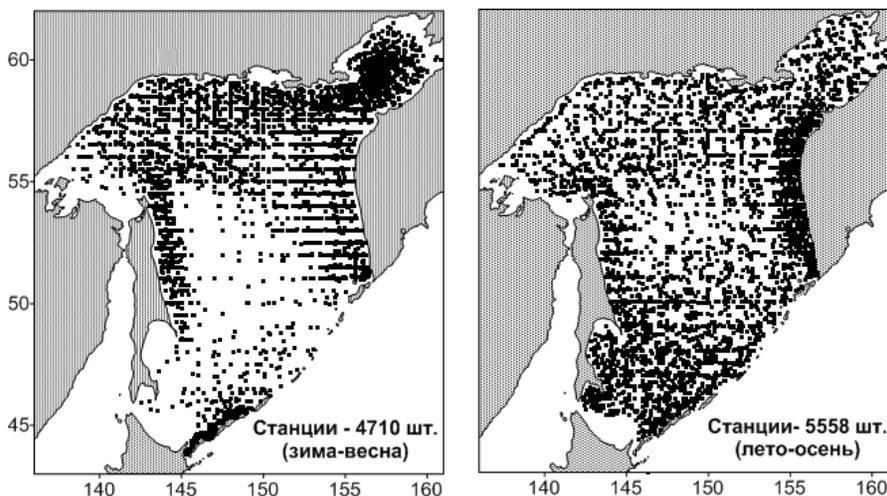


Рис. 1. Схема станций взятия проб сетного зоопланктона за период 1986–2012 гг.
Fig. 1. Scheme of zooplankton sampling in the 1986–2012

При построении карт горизонтального распределения координаты округлялись: долгота до $1,0^\circ$, широта — до $0,5^\circ$, поэтому данные, попадавшие в округленные координаты, автоматически усреднялись.

Результаты и их обсуждение

Из встречающихся в пелагиали Охотского моря 5 видов эвфаузиид в северной части многочисленны только два, причём *Th. raschii* в основном обитает в шельфовой зоне, а *Th. longipes* — в глубоководной. Три других вида — *Th. inspinata*, *Th. inermis* и *E. pacifica* — привносятся в море с тихоокеанскими водами и, видимо, могут существовать здесь только в виде зависимых популяций. Поэтому их обилие в Охотском море должно зависеть от интенсивности притока вод из океана.

Доля эвфаузиид в зоопланктоне в различных зонах Охотского моря варьировала от 16,7 до 50,1 % по массе, а на всей акватории моря — от 25,3 до 37,8 % (табл. 1). В прибрежной зоне (воды верхней части шельфа) максимальные концентрации эвфаузиид наблюдались в весенний и зимний периоды, средняя биомасса здесь составляла соответственно 1142,2 и 514,3 мг/м³ (табл. 1, рис. 2). В надшельфовой зоне (воды нижней части шельфа) концентрации эвфаузиид ниже, а их максимальное количество

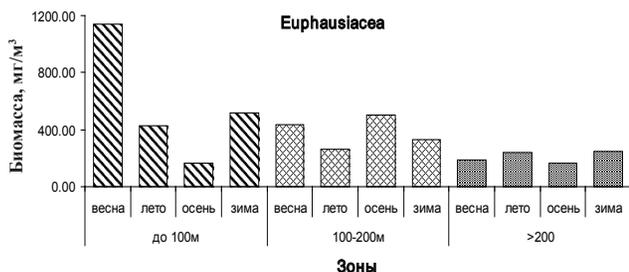


Рис. 2. Сезонные изменения средней величины биомассы эвфаузиид в различных ландшафтных зонах эпипелагиали Охотского моря в период 1986–2012 гг.

Fig. 2. Seasonal changes in mean biomass of euphausiids for certain habitats within the epipelagic layer of the Okhotsk Sea in the 1986–2012

Среднегодовое количество биомассы и доля эвфаузиид в планктонном сообществе
в Охотском море по сезонам (1986–2012 гг.)

Table 1

Mean biomass of euphausiids and their percentage in the zooplankton community
of the Okhotsk Sea in the 1986–2012, by seasons

Показатель	Весна				Лето			
	< 100	100–200	> 200	Вся акватория	< 100	100–200	> 200	Вся акватория
Зона по глубине, м								
Слой облова, м	73	133	200	140,8	62	151	200	142,3
Биомасса, мг/м ³	1142,2	432,5	187,3	369,3	424,1	265,2	238,0	291,4
Запас, млн т	28,0	19,5	35,7	83,2	6,9	13,7	45,8	66,3
Доля, % от биомассы зоопланктона	50,1	44,2	18,9	28,8	20,7	24,1	26,6	25,3
	Осень				Зима			
Зона по глубине, м								
Слой облова, м	75	136	200	139,7	75	141	200	134,5
Биомасса, мг/м ³	164,6	502,9	163,5	256,7	514,3	329,7	246,6	340,5
Запас, млн т	4,1	21,5	31,8	57,4	12,6	12,9	47,8	73,3
Доля, % от биомассы зоопланктона	16,7	41,1	26,4	29,1	34,7	35,6	39,4	37,8

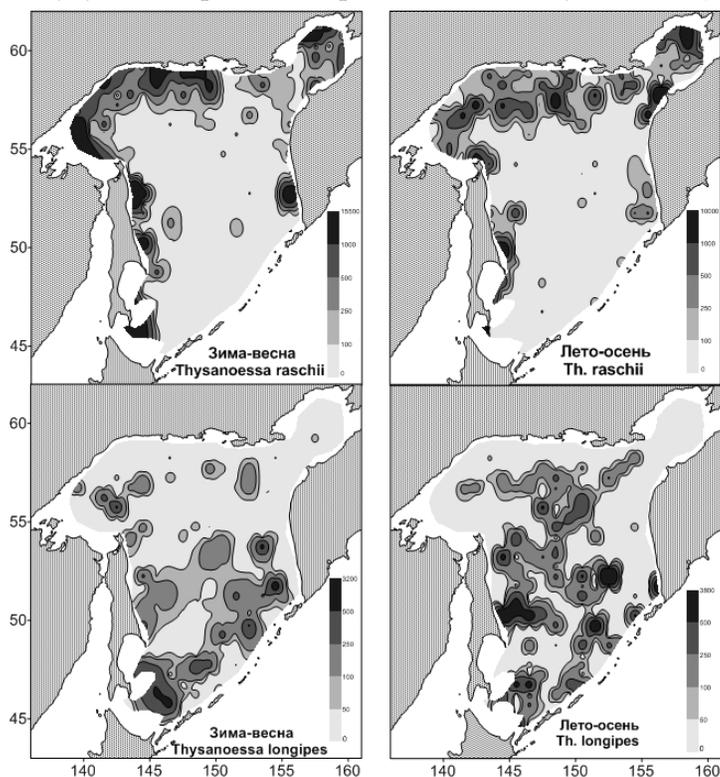
наблюдалось в весенний (432,5 мг/м³) и осенний (456,0 мг/м³) периоды. Для открытых вод характерны самые низкие концентрации, при этом средняя величина биомассы в различные сезоны варьировала от 163,5 до 246,6 мг/м³.

Среднегодовое горизонтальное распределение эвфаузиид в Охотском море в различные сезоны представлено на рис. 3. Полученные схемы распределения самых массовых видов эвфаузиид *Th. raschii* и *Th. longipes* в Охотском море подтверждают отмеченные ранее особенности (Журавлев, 1984; Чучукало и др., 1996; Горбатенко, 1997; Шунтов, 2001).

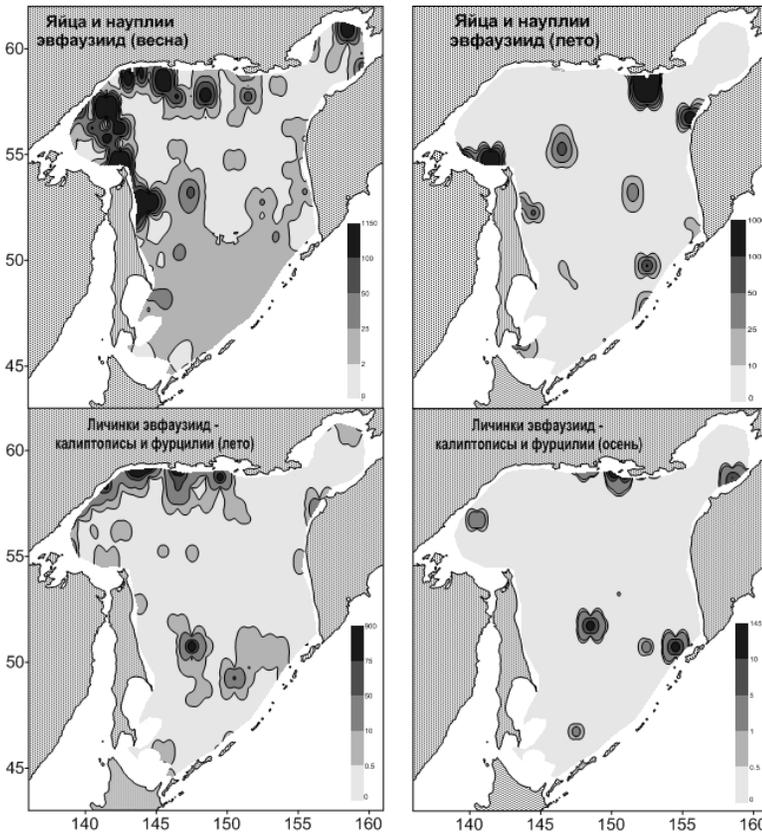
Th. raschii распространена по всей шельфовой зоне моря, участки с высокой биомассой располагаются на североохотоморском шельфе, а также в водах Сахалина (рис. 3). *Th. longipes* в основном тяготеет к глубоководной части Охотского моря, однако часть её популяции (в основном молодёжь) выносятся и в шельфовую зону.

Рис. 3. Среднегодовое (1986–2012 гг.) данные распределения биомассы доминирующих видов эвфаузиид, мг/м³ (по ночным станциям)

Fig. 3. Mean distribution of the dominant Euphausia species biomass in the 1986–2012, mg/m³ (night stations only)



Наступление биологической весны и нереста эвфаузиид в разных участках моря происходит неодновременно. Освобождение поверхности моря ото льда всегда начинается с востока и заканчивается на западе. Так как весенние съемки выполнялись по мере отступления ледового покрова, они охватывали разные периоды биологической весны и начинались в переходный зимне-весенний период (апрель). В восточной части моря нерест эвфаузиид в это время еще не начался. Заканчивались съемки в разгар нереста — в мае — начале июня — в западной части моря. Поэтому наиболее плотные скопления яиц и науплиев наблюдались в весенний период в шельфовой зоне северо-западной части Охотского моря (рис. 4), где традиционно происходит основной нерест



Th. raschii (Горбатенко, 1997). Летом высокие концентрации науплиев и единичные яйца были обнаружены и в восточной части моря — в шельфовой зоне западно-камчатского шельфа и притауйского района, а также в западной части моря — в Сахалинском заливе.

Рис. 4. Средне-многолетние данные (1986–2012 гг.) распределения численности ранних стадий эвфаузиид в период 1986–2012 гг., экз./м³

Fig. 4. Mean distribution of the early stages of euphausiids abundance in the 1986–2012, ind./m³

В открытых водах летом на локальных участках наблюдались повышенные концентрации науплиев (рис. 4), в меньшей степени — яиц эвфаузиид, что, видимо, связано с более поздним нерестом *Th. longipes* в глубоководной части моря при сравнении с шельфовым видом *Th. raschii* (Горбатенко, 2009).

По пятнистости горизонтального распределения яиц и науплиев эвфаузиид можно судить о том, что нерест протекает неравномерно, более интенсивно на отдельных участках, что, несомненно, обусловлено неравномерностью распределения нерестовых скоплений производителей, связанной с мозаичностью динамической циркуляции и других гидрологических элементов (Шунтов, 2001). Максимальные скопления личинок — калиптопосов и фурцилий — наблюдались летом в зоне охотоморского шельфа, а также на локальных участках глубоководной части моря (рис. 4). Осенью яйца и науплии не встречались, а личинки образовывали локальные скопления как в шельфовой, так и в глубоководной частях моря.

Межгодовые изменения биомассы эвфаузиид. Весной общая биомасса эвфаузиид в различные годы варьировала от 12,9 до 90,2 млн т (табл. 2). Можно предположить, что изменения биомассы эвфаузиид, очевидно, могут происходить вследствие изменений условий обитания, и прежде всего термических, которые отражаются на температуре деятельного слоя и ледовитости, изменяющейся в зависимости от климатического режима от 54,1 до 97,5 % (табл. 2). Однако зависимости биомассы эвфаузиид от конкретных

гидрологических факторов выявить не удалось (табл. 2). В холодные годы биомасса изменялась от 16,7 до 82,2 млн т, а в теплые — от 12,9 до 90,2 млн т. При рассмотрении межгодовых изменений биомасс у доминирующих видов эвфаузиид (*Th. raschii* и *Th. longipes*) зависимость их от температурного режима также выявить не удалось.

Таблица 2

Межгодовые изменения биомассы эвфаузиид в северной части Охотского моря весной (апрель-май), тыс. т

Table 2

Interannual changes of Euphausia stock in the northern Okhotsk Sea in spring (April-May), 10³ t

Год	Размерный состав, мм			Всего эвфаузиид	<i>Thysanoessa raschii</i>	<i>Thysanoessa longipes</i>	Ледовитость, %	Тип года*
	0,3–1,1	1,2–3,0	> 3,0					
1997	1762,0	0,0	16663,7	18425,6	14746,2	2108,7	56,9	Т
1998	101,4	0,0	16618,9	16720,3	14612,5	1470,5	86,3	Х
1999	36,4	0,0	82168,0	82204,4	71261,0	4861,1	78,4	Х
2000	421,0	0,0	75757,2	76178,3	62449,0	13261,2	86,6	Х
2001	68,8	0,0	35893,5	35962,3	30287,7	5616,2	97,5	Х
2002	35,7	0,0	51774,7	51810,4	46254,9	5509,5	80,8	Пр
2004	52,4	0,0	45893,6	45946,0	36030,6	9523,2	68,2	Т
2005	109,1	0,0	90108,2	90217,2	81470,4	8533,1	60,6	Т
2006	87,8	0,0	19759,9	19847,7	17772,9	1702,7	54,1	Т
2007	65,3	0,0	32834,2	32899,4	25725,2	7072,3	69,1	Т
2008	35,3	0,0	29167,7	29203,0	24897,2	4270,5	68,9	Т
2009	94,4	0,0	19508,5	19603,0	15647,0	3826,8	67,9	Т
2010	83,7	0,0	12830,4	12914,2	9129,5	2413,1	67,4	Т
2011	21,2	3,4	38128,7	38153,3	35574,2	2522,4	58,0	Т
2012	18,7	0,0	35964,2	35982,8	32050,0	3914,2	71,7	Пр
2013	15,9	0,0	48765,9	48781,8	44153,9	3413,2	75,8	Пр

* Типизация лет по атмосферному режиму и ледовым условиям: Т — теплый, Х — холодный, Пр — промежуточный.

Данные по биомассе в летне-осенний период, представленные в табл. 3, также не обнаруживают зависимости количества эвфаузиид от гидрологических условий.

Таблица 3

Межгодовые изменения биомассы эвфаузиид в летне-осенний период в северной части Охотского моря, тыс. т

Table 3

Interannual changes of Euphausia stock in the northern Okhotsk Sea in summer-autumn, 10³ t

Год	Месяц	Сезон	Размерный состав, мм			Всего эвфаузиид	<i>Th. raschii</i>	<i>Th. longipes</i>	Тип года*
			0,3–1,1	1,2–3,0	> 3,0				
1997	Июль-август	Лето-осень	104,3	1434,0	18718,0	20256,3	14869,1	3825,3	Т
1998	Сентябрь-октябрь	То же	191,2	243,3	12754,6	13189,2	11097,6	1575,9	Х
2000	Август-октябрь	«	100,4	34,9	50557,1	50692,4	40022,2	10100,1	Х
2001	Август-октябрь	«	44,5	104,9	24020,5	24169,9	19388,1	4622,6	Х
2007	Ноябрь	Осень	5,4	4,6	18873,1	18883,1	17587,6	1270,3	Т
2008	Ноябрь	«	2,7	1,0	29866,5	29870,2	24004,8	5694,2	Т
2009	Август-ноябрь	Лето-осень	0,1	44,1	33735,7	33779,9	30669,2	2890,9	Т
2011	Сентябрь-ноябрь	То же	35,4	0,0	45919,8	45955,2	43285,3	2612,2	Т

* Типизация лет по атмосферному режиму и ледовым условиям: Т — теплый, Х — холодный.

В мелкой размерной фракции зоопланктона (0,3–1,1 мм) учитывались яйца и науплии, а в средней (1,2–3,0 мм) — калиптописы и фурцилии эвфаузиид. По данным табл. 2 и 3 видно, что максимальные концентрации калиптописов и фурцилий наблюдались в 1997 г. Так, в аномально теплый 1997 г. биомасса яиц и науплиев в мелкой фракции была оценена в 1762 тыс. т, а в летне-осенний период биомасса подросших личинок в средней фракции была 1434 тыс. т, т.е. их биомассы были на порядок выше, чем в другие годы периода исследований. Учитывая 2–3-летний жизненный цикл эвфаузиид, максимальные концентрации ранних стадий эвфаузиид в 1997 г. повлекли за собой соответствующее увеличение биомассы взрослых эвфаузиид в 1999 и 2000 гг. Однако следует отметить, что это был единичный случай зафиксированного сверхурожайного поколения 1997 года рождения. Так, в 2005 г. также была зафиксирована максимальная биомасса эвфаузиид — более 90 млн т (в основном за счет *Th. raschii* более 81 млн т), хотя количество яиц и личинок в предшествующие годы было близко к среднемноголетним значениям. Можно предположить, что межгодовые изменения количества эвфаузиид связаны с комплексом факторов, влияющих на успешность воспроизводства, т.е. зависят от факторов, определяющих масштабы смертности и выживания на ранних стадиях жизни.

В Охотском море эвфаузииды являются важным и почти всегда неизменным компонентом рационов минтая, сельди, тихоокеанских лососей, кальмаров, сайры, морских окуней, молоди терпугов и других планктоноядных рыб, а также морских птиц и млекопитающих (Горбатенко, 1997; Кузнецова, 2005; Чучукало, 2006; и др.). Следовательно, кормовая обеспеченность важных промысловых видов во многом зависит от валовой биомассы и продукции рассматриваемых эвфаузиид.

В последнее 10-летие среднемноголетия (2004–2012 гг.) валовая биомасса эвфаузиид в Охотском море оценивалась так: весной — 83,2 млн т, летом — 66,3, осенью — 57,4, зимой — 73,3 млн т. Наибольшая продукция отмечается в летне-осенний период, средняя удельная суточная продукция у исследуемых видов составляет у *Th. longipes* — 0,0370, *Th. raschii* — 0,0280, *E. pacifica* — 0,0148, *Th. inermis* — 0,0145 (Чучукало и др., 2013). За год *Th. raschii* продуцирует до 56,0 млн т органического вещества, *Th. longipes* — 19,400 млн т, *Th. inermis* — 1,735, *E. pacifica* — 1,675 млн т. Суммарная среднегодовая продукция эвфаузиид в Охотском море оценивается в 78,685 млн т органического вещества.

Питание эвфаузиид. В многочисленных работах по питанию эвфаузиид рассматриваются способы питания, состав пищи, суточные и сезонные аспекты питания и их трофические связи. Эвфаузииды, как и большинство ракообразных, имеют широкий спектр питания. Большая часть эвфаузиид Мирового океана относится к фильтраторам, которые также способны к активному захвату объектов питания. Преимущественно фильтраторами являются эвфаузииды родов *Thysanoessa*, *Euphausia*, *Thysanopoda*, *Nyctiphanes*, *Pseudoeuphausia*, *Bentheuphausia* (Nemoto, 1967; Roger, 1977; McClatchie, 1986; Kinsey, Hopkins, 1994). Эвфаузииды в эпипелагиали Охотского моря представлены двумя родами, *Thysanoessa* и *Euphausia*, которые являются типичными фильтраторами.

Состав пищи эвфаузиид выявляется главным образом путем изучения содержимого желудков, а также исследования экскрементов (Nemoto, 1968). В весенний период в рационе эвфаузиид доминирует фитопланктон, роль гетеротрофов — простейших и бактериопланктона, — а также яиц и науплиев основных групп мезопланктона значительно меньше (Пономарева, 1955, 1990; Ito, 2002; Nakagawa et al., 2004). Согласно Л.А. Пономаревой (1959), фитопланктон составляет в различные сезоны от 33 до 78 % общего содержания желудков. Летом в пище молоди эвфаузиид преобладает микрозоопланктон (до 83,0 %), у взрослых особей его количество снижается до 51,3 % (Park et al., 2011).

В литературных источниках многократно указывалось на наличие, а иногда и доминирование в рационе эвфаузиид мелких форм различных групп зоопланктона, включая копепод, эвфаузиид, ойкоплевр, птеропод, и даже хищного зоопланктона — сагитт, медуз, декапод, амфипод, которые перед отправкой в рот размельчаются мандибулами (Mauchline, 1966; Nemoto, 1968; Пономарева, 1990; Ito, 2002; Nakagawa et

al., 2004; Park et al., 2011). Согласно нашим наблюдениям, в желудках охотоморских эвфаузиевых были обнаружены (в основном хитиновые остатки) взрослые копеподы (родов *Neocalanus*, *Metridia*, *Pseudocalanus*), гиперииды (род *Themisto*), эвфаузииды (рода *Thysanoessa*), а также щетинки и зубчики ловчего аппарата сагитт. Однако, по нашему мнению, зоопланктон, обнаруженный в желудках эвфаузиид, состоящий из фрагментов копепод сагитт, амфипод и т.д., является остатками мертвого зоопланктона (в основном хитин), находящегося во взвешенном состоянии в толще воды и вследствие фильтрации эвфаузидами воды попадающего в их желудок. По нашим наблюдениям, в пищу эвфаузиид Охотского моря могут в небольшом количестве (1–2 %) присутствовать только самые пассивные мелкие формы различных групп зоопланктона, в основном это яйца и науплии копепод, в меньшей степени эвфаузиид. Исключение составляют взрослые *Th. longipes*, которые способны к активному захвату пищи и характеризуются специализированными хватательными грудными конечностями, которые могут удерживать крупные формы зоопланктона (Афанасьев, 1985). Эти заключения подтверждают наши исследования по стабильным изотопам $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ (Горбатенко, Кияшко, 2007), согласно которым взрослые особи *Th. longipes* имеют более высокие значения содержания изотопа $\delta^{15}\text{N}$, что указывает на более высокий трофический статус объекта. У остальных эвфаузиид изотопный состав показывает трофический статус, близкий к копеподам-фильтраторам, являющимся консументами 1-го порядка, т.е. основу рациона подавляющего большинства эвфаузиид Охотского моря должны составлять фитопланктон и микрогетеротрофы (Горбатенко и др., 2014).

Согласно литературным данным (Беклемишев, 1954; Сущеня, 1975), суточный пищевой рацион (СПР) для крупных ракообразных составляет 5–20 % от массы тела, а для мелких — 40–60 %. Различие в рационах зависит не только от видовой принадлежности, но также от температуры воды, состава и концентрации пищевых компонентов. Л.А. Пономаревой (1990) были проведены исследования по определению суточных рационов эвфаузиид, измеряемых по количеству пищи, съеденной одним животным в единицу времени, которая определялась по усвояемости и определению количества непереваренной пищи (фекалиев). Расчеты показали, что СПР у различных видов эвфаузиид варьировал от 8 до 11 % от массы тела и полученные результаты были близки к таковым у других ракообразных.

В настоящее время уже достаточно данных по усвояемости различных видов пищи водными беспозвоночными. Растительноядный зоопланктон ассимилирует фитопланктон с эффективностью 60–95 % (Conover, 1968), что является верхним пределом усвояемости, так как Годи (Gaudy, 1974) показал, что усвояемость снижается при увеличении потребленной пищи и при максимальных рационах составляет всего 10–20 %. С помощью радиоактивного изотопа углерода C^{14} было установлено, что микрогетеротрофы потребляются и усваиваются с той же интенсивностью, что и фитопланктон, в среднем на 65 % (Сорокин, 1970а, б). Высокая доля бактериопланктона в рационе эвфаузиид, особенно в летний период, связана с его доступностью в виде агрегатов размером более 1 мкм. Усвояемость животной пищи (зоопланктона) составляет 80–90 %, а более высокая усвояемость у плотоядного планктона связана с биохимическим составом жертв (Conover and Lalli, 1974).

Как замечено выше, суточный пищевой рацион во многом зависит от температуры воды. Охотское море отличается суровостью климата и низкими температурами воды, средняя температуры воды в эпипелагиали в зимне-весенний период в различных районах варьировала от минус 0,13 до минус 0,99 °С, а в летне-осенний — от 1,04 до 4,38 °С (Горбатенко и др., в печати), поэтому при расчетах потребления пищи нехищным зоопланктоном, к которому относятся эвфаузииды, мы использовали наиболее низкие значения вариаций рационов для данных групп. Кроме того, проведенные исследования по питанию субарктических эвфаузиид в дальневосточных морях показали, что количество эвфаузиид с пустыми желудками составляло от 20 до 80 % (Пономарева, 1990). Максимальное количество особей с пустыми желудками отмечено в зимний период (около 70 %), когда наблюдалась минимальная активность питания. Наибольшая

накормленность пришлась на весенний и летний периоды, когда доля пустых желудков не превышала 50 %. По литературным данным и собственным наблюдениям величина рациона эвфаузиид в Охотском море в среднем составляет 7,5–8,5 % от массы тела. В табл. 4 приведены оценки осредненных данных по их составу пищи и СПР.

Таблица 4
Оценки пищевого рациона эвфаузиид Охотского моря, % от массы тела

Daily ration of euphausiids in the Okhotsk Sea (% of body weight)
and the main components of their diet

Table 4

Компонент	Весна	Лето	Осень	Зима
Фитопланктон + фитодетрит	98	48	86	94
Микрогетеротрофы	1	50	12	4
Прочие	1	2	2	2
СПР, %	7,5	8,5	8,5	7,5

С учетом величины среднесуточных рационов эвфаузиид в различные сезоны и их биомассы выполнены расчеты выедания кормовых объектов как в различные сезоны, так и в течение года.

Как видно из данных табл. 5, эвфаузииды в течение года потребляют 2012,7 млн т пищи. Среднемноголетнее суммарное потребление фитопланктона достигало 1636,5 млн т/год, микрогетеротрофов — 341,8 млн т/год, что составляло 81,3 и 17,0 % их годового рациона.

Таблица 5
Среднемноголетние данные (1986-2012 гг.) по потреблению гидробионтов эвфаузидами в эпипелагиали Охотского моря, млн т

Annual consumption of euphausiids in the epipelagic layer of the Okhotsk Sea, 10⁶ t
(averaged for 1986–2012)

Table 5

Пищевой компонент	Суточное потребление				3-месячное потребление				За год	Доля, % по массе
	Весна	Лето	Осень	Зима	Весна	Лето	Осень	Зима		
Фитопланктон	6,0	2,7	4,2	5,2	550,4	243,5	377,6	465,1	1636,5	81,3
Микрогетеротрофы	0,1	2,9	0,6	0,2	5,6	263,7	52,7	19,8	341,8	17,0
Прочие	0,1	0,1	0,1	0,1	5,6	10,1	8,8	9,9	34,4	1,7
Сумма	6,2	5,7	4,9	5,5	561,6	517,3	439,1	494,8	2012,8	100,0
Запасы эвфаузиид, млн т	83,2	66,3	57,4	73,3						

Годовая продукция сырого вещества фитопланктона и микрогетеротрофов в Охотском море оценена соответственно в 14400 и 1314 млн т, а сумма «первопищи» составила 15714 млн т (по данным Е.П. Дулеповой (2002) с изменениями). При сопоставлении осредненных данных по годовой продукции фитопланктона и микрогетеротрофов с потреблением их эвфаузидами получается, что на обеспечение их годового рациона уходит 11,4 % годовой продукции фитопланктона и 26,0 % годовой продукции микрогетеротрофов, а общее выедание «первопищи» эвфаузидами составляет 12,8 %.

Заключение

Эвфаузииды в Охотском море представлены двумя родами, *Thysanoessa* и *Euphausia*, которые являются типичными фильтрами и в основном относятся к консументам 1- и 2-го порядков.

Во все сезоны концентрации эвфаузиид в Охотском море находятся на высоком уровне; максимальные средние биомассы наблюдались в весенний период (369 мг/м³), а минимальные — осенью (256 мг/м³). Доля эвфаузиид в зоопланктоне Охотского моря составляет от 25,4 до 37,8 %. Наиболее многочисленными из 5 видов, обитающих в эпипелагиали моря, являются *Th. raschii* и *Th. longipes*.

В Охотском море жизненный цикл всех видов сходен. Продолжительность жизни составляет от 2 до 3 лет, в среднем 24–28 мес.

Наиболее плотные концентрации ранних стадий эвфаузиид от яиц до фурилий (в основном *Th. raschii*) находятся в мелководных зонах. В открытых водах ранние стадии (в основном это *Th. longipes*) не создают таких плотных концентраций.

Биомасса эвфаузиид в разные годы значительно различается — в 5 раз и более. Однако наибольшие (на 1–2 порядка) межгодовые изменения в количестве наблюдаются у ранних стадий. На данном этапе исследований не удалось обнаружить зависимости динамики биомасс эвфаузиид в Охотском море от гидрологического типа года, определенного через ледовитость.

Значительные межгодовые флюктуации обилия эвфаузиид, судя по всему, не вызывают каких-либо заметных изменений в популяциях эвфаузиид. После резкого спада численности наблюдался такой же резкий ее подъем.

Среднегодовалая (1986–2012 гг.) валовая биомасса эвфаузиид в Охотском море оценена для весны в 83,2 млн т, лета — 66,3, осени — 57,4, зимы — 73,3 млн т.

Суточный пищевой рацион эвфаузиид в Охотском море в среднем составляет 7,5–8,5 % от массы тела. В течение года они потребляют 2012,7 млн т пищи. Среднегодовалое суммарное годовое потребление фитопланктона этой группой зоопланктона составляет 1636,5 млн т, микрогетеротрофов — 341,8 млн т, что составляет соответственно 81,3 и 17,0 % от общего годового потребления корма. На обеспечение годового рациона уходит 11,4 % годовой продукции фитопланктона и 26,0 % годовой продукции микрогетеротрофов.

Список литературы

- Афанасьев Н.Н.** Макропланктон северной части Охотского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1985. — 23 с.
- Беклемишев К.В.** Питание некоторых плотоядных копепод в дальневосточных морях // Зоол. журн. — 1954. — Т. 33, № 6. — С. 1118–1123.
- Волков А.Ф.** Биомасса, численность и размерная структура эвфаузиид северной части Охотского моря в весенний период 1998–2001 гг. // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 130. — С. 336–354.
- Волков А.Ф.** Зоопланктон эпипелагиали дальневосточных морей: состав сообществ, межгодовая динамика, значение в питании nekтона : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток, 1996. — 70 с.
- Волков А.Ф.** Методика сбора и обработки планктона и проб по питанию nekтона (пошаговые инструкции) // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 154. — С. 405–416.
- Горбатенко К.М.** Сезонные изменения размерного состава массовых видов зоопланктона (эвфаузиид, гиперид, сагитт и крылоногих) Охотского моря и прилегающих вод // Изв. ТИНРО. — 2009. — Т. 156. — С. 174–191.
- Горбатенко К.М.** Состав, структура и динамика планктона Охотского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1997. — 23 с.
- Горбатенко К.М., Кияшко С.И.** Состав сообщества зоопланктона эпипелагиали северо-восточной части Охотского моря и трофический статус доминирующих видов по данным анализа соотношений стабильных изотопов $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 148. — С. 3–22.
- Горбатенко К.М., Кулик В.В., Лажнецев А.Е.** Элементный (углерод, азот) и биохимический состав зоопланктона Охотского моря // Морской биологический журнал (в печати).
- Горбатенко К.М., Лажнецев А.Е., Кияшко С.И.** Сезонная динамика трофического статуса зоопланктона Охотского моря (по данным анализа стабильных изотопов С и N) // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 177. — С. 25–39.
- Дулупова Е.П.** Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2002. — 273 с.
- Журавлев В.М.** Экология эвфаузиид Охотского моря : моногр. — М. : ВНИРО, 1984. — 74 с.
- Кузнецова Н.А.** Питание и пищевые отношения nekтона в эпипелагиали северной части Охотского моря : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2005. — 235 с.
- Ломакина Н.Б.** Эуфаузииды Мирового океана (Euphausiacea) : моногр. — Л. : Наука, 1978. — 222 с.
- Пономарева Л.А.** Биология эвфаузиид Мирового океана : моногр. — М. : Наука, 1990. — 212 с.

- Пономарева Л.А.** Некоторые данные по зоопланктону западного побережья южного Сахалина // Исслед. дальневост. морей СССР. — 1959. — Вып. 6. — С. 45–53.
- Пономарева Л.А.** Питание и распределение эвфаузиид Японского моря // Зоол. журн. — 1955. — Т. 34, № 1. — С. 85–97.
- Пономарева Л.А.** Эвфаузииды северной половины Тихого океана : моногр. — М. : Наука, 1963. — 140 с.
- Сорокин Ю.И.** Об агрегированности морского бактериопланктона // ДАН СССР. — 1970а. — Т. 192, № 4. — С. 905–907.
- Сорокин Ю.И.** Некоторые данные о первичной продукции (фитопланктона) в центральной части Тихого океана // Океанол. — 1970б. — Т. 10, № 4. — С. 691–694.
- Сушеня Л.М.** Количественные закономерности питания ракообразных : моногр. — Минск : Наука и техника, 1975. — 208 с.
- Чучукало В.И.** Питание и пищевые отношения нектона и нектобентоса в дальневосточных морях : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 484 с.
- Чучукало В.И., Дулепова Е.П., Горбатенко К.М.** Жизненные циклы, соматическая продукция эвфаузиид в Охотском море // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 173. — С. 164–183.
- Чучукало В.И., Кузнецова Н.А., Напазаков В.В.** Сезонное распределение эвфаузиид в Беринговом и Охотском морях и прилегающих водах Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 1996. — Т. 119. — С. 256–281.
- Шунтов В.П.** Биология дальневосточных морей : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2001. — Т. 1. — 588 с.
- Conover R.J.** Zooplankton — life in a nutritionally dilute environment // Amer Zoologist. — 1968. — Vol. 8. — P. 107–118.
- Conover R.J. and Lalli C.M.** Feeding and growth in *Clione limacina* (Phipps). A pteropod mollusk. II. Assimilation, metabolism and growth efficiency // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. — 1974. — Vol. 16. — P. 134–154.
- Gaudy R.** Feeding four species of pelagic copepods under experimental conditions // Mar. Biol. — 1974. — Vol. 25. — P. 125–141.
- Ito H.** Standing crops and productivities of planctonic ciliates in the subarctic and subtropical North Pacific : Ph.D. Thesis. — Tohoku University, 2002. — 145 p.
- Kinsey S.T., Hopkins T.L.** Trophic strategies of euphausiids in a low-latitude ecosystem // Mar. Biol. — 1994. — Vol. 118, № 4. — P. 651–661.
- Mauchline J.** The biology of *Thysanoessa raschii* (M. Sars), with a comparison of its diet with that of *Meganyctiphanes norvegica* (M. Sars) // Some contemporary studies in marine science. — N.Y. : Hatnev Pub. Co, 1966. — P. 493–510.
- McClatchie S.** Time-series feeding rates of the euphausiid *Thysanoessa raschii* in the temporally patchy food environment // Limnol. Oceanogr. — 1986. — Vol. 31, № 3. — P. 469–477.
- Nakagawa Y., Ota T., Endo Y. et al.** Importance of ciliates as prey of the euphausiid *Euphausia pacifica* in the NW North Pacific // Mar. Ecol. Progr. Ser. — 2004. — Vol. 271. — P. 261–266.
- Nemoto T.** Chlorophyll pigments in the stomach of euphausiids // J. Oceanogr. Soc. Jap. — 1968. — Vol. 24. — P. 253–260.
- Nemoto T.** Feeding pattern of euphausiids and differentiations in their body characters // Inform. Bull. Plankton. Jap. — 1967. — № 61. — P. 143–160.
- Nemoto T.** Food of ballen whales in the Northern Pacific // Sci. Rep. Whales. Inst. — 1957. — № 12. — P. 33–89.
- Park J., Kang C., Suh H.** Ontogenetic diet shift in the euphausiid *Euphausia pacifica* quantified using stable isotope analysis // Mar. Ecol. Progr. Ser. — 2011. — Vol. 429. — P. 103–109.
- Roger C.** The use a group of macroplanktonic organism (Euphausiid: Crustaceans) in the study of warm water pelagic food webs // Proc. Sumpos. Warm water zooplankton. — Goa, 1977. — P. 309–318.

Поступила в редакцию 15.03.16 г.