

УДК 597.553.2+597–1.05

**А.Е. Лаженцев, О.А. Мазникова\***Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,  
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4**СЕГОЛЕТКИ ГОРБУШИ И КЕТЫ ЮЖНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО  
МОРЯ В ПОЗДНЕМОРСКОЙ ПЕРИОД (АВГУСТ-ОКТЯБРЬ 2012 Г.).  
РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, ПИТАНИЕ, ЗАКОНОМЕРНОСТИ РОСТА**

Описывается часть морского онтогенеза горбуши и кеты одного поколения после перераспределения сеголеток из неритических акваторий в глубоководные участки центральной и южной частей Охотского моря с августа до ноября 2012 г. В августе у сеголеток наблюдается очень высокая интенсивность питания. Содержание белка в рационе составляет в среднем 85 %, липидов — 15 %, что обусловлено преобладанием в пище гипериид и ойкоплевр, для которых характерно низкое содержание жира. Использование белковой диеты на данном этапе способствует высоким темпам роста. Траты энергии на прирост у сеголеток горбуши составляют более половины рациона (56–63 %). Сеголетками кеты на прирост расходуется около 40 % потребленной пищи. В осенний период (октябрь) интенсивность питания сеголеток по сравнению с летним периодом (август) значительно снижается. Биохимический состав рациона изменяется в сторону снижения белковой фракции и увеличения содержания липидов, доля которых в осеннем рационе сеголеток составляет около 25 %, вследствие чего возрастает суммарная калорийность рациона. Темп линейного роста сеголеток горбуши в октябре снижается в 3,8 раза, кеты — в 1,8 раза. Траты на рост у горбуши составляют 21–27 % энергии пищи. У кеты данный показатель по сравнению с летними данными изменяется с меньшим градиентом, поскольку темп роста сеголеток кеты ниже. Фактором, от которого зависят интенсивность питания, темп роста и жиронакопление, является температура. Благоприятный температурный режим среды обитания сеголеток лососей в августе позволяет протекать обменным процессам с такой скоростью, что, в частности, горбуша способна потреблять пищи до 1/10 от массы тела рыбы в сутки. Это в свою очередь даёт возможность расходовать более 50 % энергии именно на рост. В октябре интенсивность обменных процессов существенно замедляется, способствуя снижению интенсивности питания и соответственно темпов роста.

**Ключевые слова:** сеголетки, горбуша, кета, темп роста, суточный пищевой рацион, биохимический состав, энергетическая ценность.

**Lazhentsev A.E., Maznikova O.A.** Juveniles of pink and chum salmon in the southern Okhotsk Sea in their late marine stage (August-October 2012). Distribution, feeding, patterns of growth // *Izv. TINRO*. — 2014. — Vol. 176. — P. 51–61.

Ontogeny of one generation of pink and chum salmon is described for the period after their juveniles redistribution from coastal waters to deep-water areas in the central and southern Okhotsk Sea in August-November, 2012. The juveniles fed very intensively in August

\**Лаженцев Артем Евгеньевич, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, e-mail: lagencev@mail.ru; Мазникова Ольга Александровна, аспирант, младший научный сотрудник, e-mail: maznikova@tinro.ru.*

*Lazhentsev Artem E., Ph.D., senior researcher, e-mail: lagencev@tinro.ru; Maznikova Olga A., post-graduate student, junior researcher, e-mail: maznikova@tinro.ru.*

when their diet had about 85 % of proteins and 15 % of lipids due to prevalence of hyperiids and oikopleuras with low fat content. Their growth rate was high at this stage, and energy expenditure on growth took about a half of the ration (56–63 % for pink salmon and 40 % for chum salmon). The feeding intensity became lower in October, but caloric content of the food increased because of partial replacement of its protein fraction by lipids, which content exceeded 75 %. Linear growth rate decreased in October in 3.8 times for pink salmon and in 1.8 times for chum salmon, it took 21–27 % of food energy for the pink and almost the same portion as in August for the chum. Both feeding activity, growth rate, and fat deposit depended on temperature. Temperature in August was more favorable for feeding and metabolic processes, in particular for pink salmon that was able to consume daily up to 1/10 of its body weight and spend > 50 % of the energy for the growth, but water cooling in October caused lesser feeding, lower metabolism, and slower growth.

**Key words:** juvenile, pink salmon, chum salmon, growth rate, daily ration, biochemical composition, energy value.

## Введение

Работы по изучению морского периода жизни тихоокеанских лососей входят неотъемлемым блоком в программы экосистемного изучения дальневосточных морей и северо-западной части Тихого океана, а также способствуют познанию места и роли этих ценных промысловых видов в пелагических сообществах обширных акваторий. К настоящему времени с целью изучения морского периода онтогенеза лососей в ТИН-РО-центре выполнена большая серия экспедиционных исследований. Весьма важно, что сбор данных по лососям сопровождался массовыми сборами информации по условиям окружающей среды — климато-океанологическому и гидробиологическому окружению (Шунтов, Темных, 2008). В результате по трофологии лососей, как одному из затрагиваемых в настоящей статье вопросов, получен большой объём информации, анализ которой позволил сделать ряд основополагающих выводов о степени пищевой пластичности, избирательности и интенсивности питания при заметных межгодовых различиях в численности лососей и их кормовой базы (Шунтов и др., 2010а). На протяжённых рядах наблюдений не обнаружено устойчивых зависимостей роста лососей в морской период от их численности, концентраций планктона и окружающего нектона (Шунтов и др., 2010б).

Накопленная информация публиковалась в различных российских и зарубежных изданиях. Список публикаций по рассматриваемой тематике включает сотни наименований, в том числе 30 крупных обобщений и монографий (Карпенко, 1998; Шунтов, Темных, 2008, 2011; Макоедов и др., 2009; и т.д.).

В последние годы накоплена информация об энергетической ценности гидробионтов, трофодинамическом позиционировании гидробионтов в пищевых сетях сообществ на основе данных о соотношении стабильных изотопов.

В настоящей статье описывается часть морского онтогенеза горбуши и кеты одного поколения после перераспределения сеголеток из неритических акваторий в глубоководные участки центральной и южной частей Охотского моря с августа до ноября 2012 г. Это, несомненно, представляет интерес в связи с тем, что в динамике комплексно рассматривается целый ряд параметров: размерно-возрастные показатели и темп роста сеголеток, качественно-количественные характеристики их питания с учетом физиологической и энергетической ценности потребляемых объектов, а также изменения биохимических показателей рыб по мере роста. Исследования особенностей роста касаются прежде всего установления общих закономерностей, определения количественных характеристик линейного и весового роста рыб в связи с условиями их существования. При этом учитывается тот факт, что показатели питания сеголеток, как качественные (состав рациона), так и количественные (СПР), не дают объективного представления о реальной энергетической и физиологической ценности организмов, формирующих рацион. Остаётся неизвестным и биохимический состав кормовых объектов, содержание и соотношение липидов, белков и углеводов, которые, как известно, определяют общую калорийность кормового материала. Поэтому при изучении про-

дукционных процессов, количественных закономерностей питания и трансформации вещества водными организмами большое значение приобретают данные по энергетической ценности и биохимическому составу водных организмов.

### Материалы и методы

Материал для статьи собран в процессе траловой съемки в Охотском море с 10 августа по 5 октября 2012 г. Траловые съемки эпипелагиали выполнялись по традиционной для «лососевых» экспедиционных исследований методике, принятой в практике экосистемных исследований ТИНРО-центра в дальневосточных морях России. В течение рейса все траловые работы по учету нектона и макропланктона в верхней эпипелагиали выполнялись разноглубинным канатным тралом 80/396 м с мелкочечной вставкой в кутце, вооруженным по 4-кабельной схеме. Длина кабелей трала составляла 120 м. В качестве распорных средств использовались прямоугольные щелевые доски Polar Jupiter площадью в плане 5,5 м<sup>2</sup> и массой 1600 кг каждая. На всем протяжении экспедиции контроль за ходом трала (помимо дневных визуальных наблюдений за ходом щитка трала по поверхности с фиксацией характерного пенного следа) осуществлялся с помощью датчиков прибора SIMRAD FS 20/25, позволяющего производить фактические измерения вертикального и горизонтального раскрытия устья трала. Эти показатели были использованы в дальнейших расчетах численности и биомассы гидробионтов.

Во время летней съемки в южной части Охотского моря и тихоокеанских водах южных Курильских островов среднее вертикальное раскрытие трала в зависимости от скорости буксировки трала и погодных условий изменялось в пределах от 30,0 до 43,8 м (среднее по всем тралениям — 38,3 м), среднее горизонтальное — от 36,2 до 58,3 м (среднее — 47,6 м). Скорость тралений изменялась в пределах от 4,1 до 5,7 уз (среднее — 4,68 уз). Средняя площадь облова за часовое траление составляла 0,41264 км<sup>2</sup>. Во время осенней съемки параметры стандартного эпипелагического траления были следующими: вертикальное раскрытие трала — от 32,3 до 44,3 м, среднее горизонтальное — от 36,7 до 52,0 м, скорость тралений — от 3,9 до 5,5 уз, длина вытравленных ваеров — от 247 до 301 м (в среднем — 260 м). Средняя площадь облова за часовое траление составляла 0,416965 км<sup>2</sup>. Траления выполнялись круглосуточно.

Важным методическим моментом при оценке численности и биомассы конкретных видов нектона на единицу облавливаемой площади — квадратный километр (экз./км<sup>2</sup>, кг/км<sup>2</sup>) — было применение дифференцированных коэффициентов уловистости (КУ) от 0,01 (личинки и мальки) до 1,0. В частности, для молоди лососей до 30 см применялся КУ, равный 0,4, а для особей крупнее 30 см — 0,3. Для мелких эпи- и мезопелагических рыб использовался КУ 0,1.

Вычисления проводились по формулам:

$$\frac{N \cdot p}{A \cdot k} = \frac{N \cdot p}{1852 \cdot v \cdot t \cdot 0.001 \cdot a \cdot k} \text{ и } \frac{M \cdot p}{A \cdot k} = \frac{M \cdot p}{1852 \cdot v \cdot t \cdot 0.001 \cdot a \cdot k},$$

где  $N$  — число экземпляров;  $M$  — масса рыб в улове, кг;  $A$  — площадь, обловленная во время траления, км<sup>2</sup>;  $v$  — скорость траления, уз;  $t$  — продолжительность траления, ч;  $a$  — горизонтальное раскрытие трала, м;  $k$  — поправочные коэффициенты уловистости; 1,852 — число километров в морской миле;  $p$  — коэффициент компенсации ступенчатости траления; 0,001 — число километров в метре.

Трофологические исследования проводили в соответствии с разработанной в ТИНРО-центре экспресс-методикой групповой обработки желудочно-кишечных трактов рыб и беспозвоночных (Руководство ..., 1986; Чучукало, 1996, 2006). В этом случае как единая проба рассматривались взятые из улова каждого трала 20–25 желудков каждой размерной группы конкретного вида нектона. Желудки обрабатывали сразу же после вскрытия рыб без предварительной фиксации формалином, что даёт возможность определения доли недавно заглоченной пищи. По возможности определяли массу каждого пищевого компонента, степень переваренности по 4 стадиям, значимость массовых видов (% по массе, общие и частные индексы наполнения желудков). Для

подсчёта суточных рационов применяли метод Г.П. Романовой (1958) — для рыб со смешанным типом питания, для планктофагов с двумя и более максимумами в питании в течение суток — метод А.В. Коган (1963). В основе этого метода лежит определение ритмики питания и потребления пищи с учётом скорости её переваривания. Полученные данные осредняли по стандартным биостатистическим районам (Шунтов и др., 1986; Волвенко, 2003).

Непосредственно в экспедиции проводили первичную обработку и заготовку образцов зоопланктона и мышечной ткани лососей для биохимических исследований. Калорийность устанавливали расчетным способом исходя из общего содержания белков, липидов, углеводов. Массовую долю воды и золы устанавливали по стандартным методикам (Журавская и др., 1985). Содержание белков определяли методом Къельдаля по количеству азота белковых соединений с использованием анализатора азота «Kjeltec 2300» (Япония), углеводов — фотоколориметрически с использованием антронового реагента (Крылова, Лясковская, 1965), липидов — гравиметрически после их экстракции из ткани методом Фольча (Folch et al., 1957).

### Результаты и их обсуждение

**Летний период (август).** В августе 2012 г. сеголетки горбуши встречались в уловах от единичных экземпляров до 20 экз./час траления. Наиболее весомые из уловов (9, 12, 15 и 20 экз./час траления) были отмечены в центральной котловине (9-й р-н) на значительном удалении от шельфа (рис. 1). Размерно-весовые показатели сеголеток были следующими: длина — от 9,6 до 19,2 см (средняя длина — 13,54 см), масса — от 4 до 78 г (средняя — 24,6 г). Численность и биомасса сеголеток горбуши были оценены в 2885,8 тыс. экз. и 74,4 т. Столь незначительное количество сеголеток горбуши вполне закономерно для августа. Как указано в монографии В.П. Шунтова и О.С. Темных (2008), в августе количество молоди в открытых водах увеличивается, но в целом значительных отличий от июльской картины распределения в это время не наблюдается.

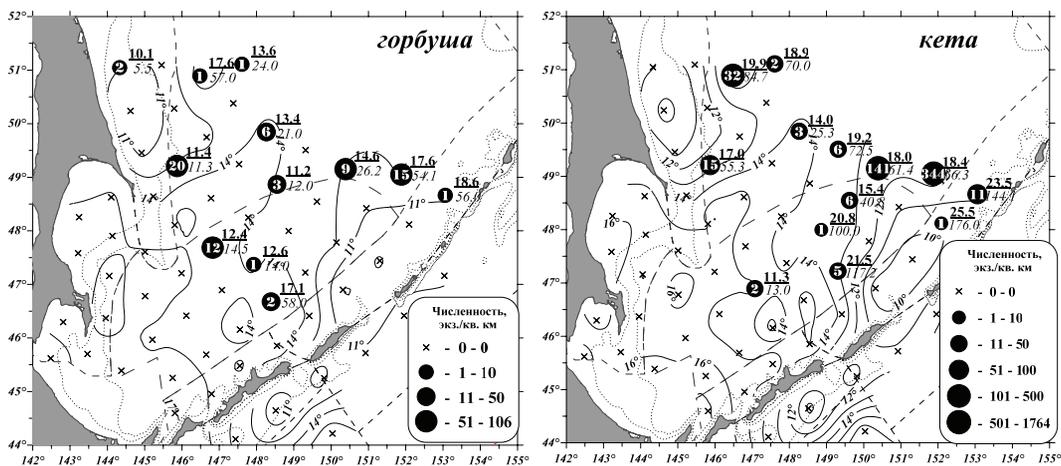


Рис. 1. Пространственное распределение численности (экз./км<sup>2</sup>) сеголеток лососей южной части Охотского моря 10–27.08.2012 г. Цифры в центре кружков — улов, экз./час траления, рядом — средняя длина (над чертой) и средняя масса (под чертой). Изолинии — температура воды на поверхности

Fig. 1. Spatial distribution of salmon juveniles in the southern Okhotsk Sea on August 10–27, 2012, ind./km<sup>2</sup>. Figures in circles — catches, ind./hour (in the centre), mean length (above the line) and mean weight (below the line); contours — sea surface temperature

В отличие от горбуши отдельные уловы сеголеток кеты были значительно выше: максимальные за съемку два улова в юго-восточном секторе района 9 показали значения 141 и 344 экз. за часовое траление. На западной периферии того же района 9

вылов сеголеток кеты составил 15 и 32 экз./час траления. Еще один улов более 10 экз. был получен в районе 13. Все остальные результативные траления сеголеток кеты показывали их штучное присутствие (1–6 экз./час траления). Размеры сеголеток кеты варьировали от 11,0 до 26,8 см (средняя длина — 18,6 см), масса — от 13 до 208 г (средняя — 72,3 г). Оценки численности и биомассы сеголеток в Охотском море в это время составили 22,0 млн экз. и 1,611 тыс. т. Таким образом, даже во второй половине августа, когда молодь начинает активно осваивать открытые воды, её большая часть всё же продолжает находиться в водах внутренней части шельфа (Шунтов, Темных, 2008).

Основу рациона сеголеток горбуши и кеты в августе составляли два вида гипериид *Themisto pacifica* и *Primno macropa*, второстепенными объектами были ойкоплевры, а у кеты также копеподы *Neocalanus plumchrus* (табл. 1). Эвфаузииды, несмотря на высокую биомассу, в рационе сеголеток практически отсутствуют, в то время как у преднерестовых рыб они составляют до 30 % рациона. Таким образом, в описываемый период качественный состав рациона сеголеток обоих видов оказался весьма ограниченным.

Таблица 1  
Состав пищи сеголеток горбуши и кеты в южной части Охотского моря в 2012 г.

Table 1

Diet composition for juvenile chum and pink salmons in the southern Okhotsk Sea in 2012

Компонент пищи	Август				Октябрь			
	Горбуша		Кета		Горбуша		Кета	
	Район							
	9	12	9	12	9	12	9	12
Эвфаузииды	0,3	6,1	–	–	15,7	57,5	5,4	32,2
<i>Thysanoessa longipes</i>	0,3	–	–	–	15,7	57,5	5,4	31,6
<i>Euphausia pacifica</i>	–	6,1	–	–	–	–	–	0,6
Амфиподы	63,0	82,7	85,7	61,8	56,9	29,4	52,2	46,6
<i>Themisto pacifica</i>	56,8	45,5	80,5	52,3	31,5	11,8	31,9	32,6
<i>Primno macropa</i>	6,2	37,2	5,2	9,5	25,4	17,6	20,3	14,0
Копеподы	1,8	0,9	3,2	27,0	3,1	1,3	4,5	3,4
<i>Neocalanus plumchrus</i>	1,8	0,9	3,2	27,0	2,2	–	3,6	0,7
<i>Neocalanus cristatus</i>	–	–	–	–	0,9	1,3	0,9	2,7
Декаподы	–	–	0,1	–	0,7	–	–	–
<i>Megalopa</i> gen. sp.	–	–	0,1	–	0,5	–	–	–
<i>Pasiphaea pacifica</i>	–	–	–	–	0,2	–	–	–
Птероподы	–	–	–	–	3,1	–	4,7	–
<i>Limacina helicina</i>	–	–	–	–	3,1	–	4,7	–
Ойкоплевры	35,0	10,4	6,9	11,2	0,3	–	3,8	3,0
<i>Oikopleura labradoriensis</i>	35,0	10,4	6,9	11,2	0,3	–	3,8	3,0
Сальпы	–	–	3,9	–	–	–	–	–
<i>Cyclosalpa</i> sp.	–	–	3,9	–	–	–	–	–
Сагитты	–	–	0,1	–	19,9	7,8	11,9	13,0
<i>Sagitta elegans</i>	–	–	0,1	–	19,9	7,8	11,9	13,0
<i>Ctenophora</i> gen. sp.	–	–	–	–	–	–	17,5	1,8
<i>Pisces</i> gen. sp. juv.	–	–	–	–	0,3	4,0	–	–
Ср. ИНЖ, ‰	237,9	300,9	167,6	412,0	95,2	92,6	78,1	101,5
Кол-во проб	5	3	9	4	63	8	46	6
Кол-во желудков	50	15	118	14	1016	142	813	86

Существенное преобладание гипериид и отчасти ойкоплевр в рационе сеголеток сложно напрямую скоррелировать с долей этих компонентов в планктонном сообществе (*Themisto pacifica* — 4 % биомассы). Здесь следует учесть, что вертикальные обловы сетью БСД гипериид характеризуются низкой результативностью и в значительной мере приводят к недооценке состояния их запасов. Так, по данным вертикальных обловов сетью БСД биомасса гипериид в 50-метровом слое в центральной и южной котловинах не превышала 20 мг/м<sup>3</sup>, а ойкоплевр составляла менее 1 мг/м<sup>3</sup>. Интенсивное потребление их вполне объясняется такой чертой биологии этих видов зоопланктона,

как способность образовывать плотные концентрации в приповерхностном слое. Этот факт находит подтверждение при выполнении поверхностных обловов сетью ИКС-80 при циркуляции судна. Горизонтальные поверхностные обловы (слой 1 м) сетью показывают биомассу *Themisto pacifica* до 1000 мг/м<sup>3</sup>, представленную в августе в основном молодью длиной 3–5 мм. Таким образом, мелкие сеголетки лососей, обитая в приповерхностном слое, оказываются в благоприятных условиях и демонстрируют высокую интенсивность питания. СПР (суточный пищевой рацион) сеголеток горбуши достигает 9,0–10,0 % от массы тела, сеголеток кеты центральной котловины — 6,8 %, а в южной глубоководной котловине наполнение желудков в отдельных случаях превышало 800 ‰, СПР — 7,2 %.

**Осенний период (октябрь).** За многие годы (1998–2012) осенних учетных работ в южной части Охотского моря картина распределения сеголеток горбуши и кеты в целом не претерпевала существенных изменений: основная масса сеголеток учитывалась в центральной котловине моря. В отдельных районах южной части моря (преимущественно в южной котловине и перед проливами средней части Курильской гряды) сеголетки часто образовывали плотные скопления с уловами от 1,0 до 2,5–4,0 тыс. экз. за часовое траление. По мере продвижения к северным районам уловы посткатадромной молодежи снижались вплоть до полного их отсутствия севернее 55–56° с.ш. Серия крупных (более 1000 экз. за часовое траление) уловов, получаемых во время этих съемок на акваториях сравнительно небольшой площади — около 400 тыс. км<sup>2</sup>, обеспечивала практически ежегодно высокие оценки численности посткатадромной горбуши охотоморского бассейна.

Существенные концентрации горбуши осенью 2012 г. находились в центральных и северных районах съемки, а вдоль линии Курильской гряды и на южных станциях в октябре сеголетки горбуши если и встречались, то единично (рис. 2).

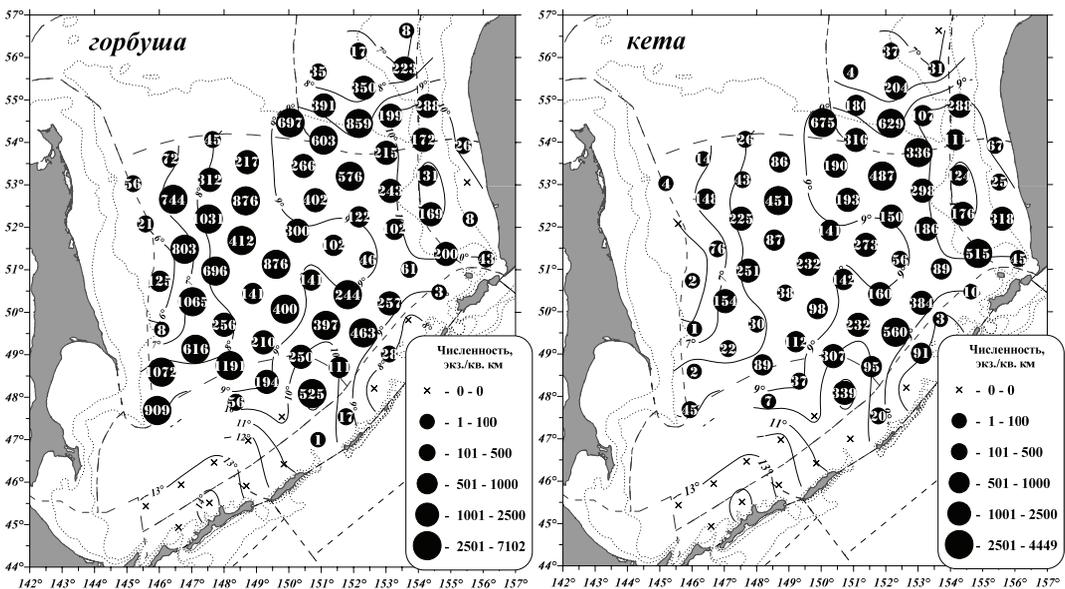


Рис. 2. Пространственное распределение уловов (экз./час) (цифры в кружках) и численности (экз./км<sup>2</sup>) сеголеток лососей в верхней эпипелагиали Охотского моря 05.10–05.11.2012 г. Изолинии — температура воды на поверхности

Fig. 2. Spatial distribution of salmon juveniles in the southern Okhotsk Sea on October 5 — November 5, 2012, ind./km<sup>2</sup>. Figures in circles — catches, ind./hour; contours — sea surface temperature

В распределении средних размеров тела горбуши заметно, что у побережья западной Камчатки сеголетки были несколько крупнее, чем пойманные ближе к о. Сахалин. Максимальные средние размеры посткатадромной горбуши, как и следовало ожидать, наблюдались на самых южных, еще результативных по уловам горбуши станциях,

выполненных в пределах 12-го биостатистического района — 28,0–29,2 см. Схожая картина распределения показателей средней длины мигрирующей горбуши наблюдается ежегодно при аналогичных съемках: по мере продвижения на юг и юго-восток происходит увеличение средних размерно-весовых показателей рыб, а максимальные значения длины и массы зачастую наблюдаются в крупных скоплениях (уловах) молоди горбуши у проливов Буссоль и Крузенштерна.

Распределение молоди кеты во время съемки было аналогично распределению горбуши, но в отличие от последней уловы кеты были значительно меньше. В осенний период преобладающая часть сеголеток кеты была сконцентрирована в водах глубоководной котловины, при этом в течение второй половины осени происходило расширение площади занятой ими акватории в южном направлении. Максимальные уловы были отмечены в северо-восточной части акватории (рис. 2).

На большинстве станций, выполненных вдоль линии Курильской гряды, сеголетки кеты отсутствовали. В связи с тем что в осенний период происходит значительное перемешивание представителей различных стад кеты, за счет поздно скатившихся и соответственно позднее отошедших от берегов сеголеток их размеры в шельфовых районах, т.е. со стороны Сахалина и севера моря, заметно меньше, чем в более мористых. В водах, сопредельных с Курильскими островами, через которые сеголетки уходят в океан, они были значительно (в некоторых уловах на несколько сантиметров) крупнее. По окраинам полигона, со стороны Камчатки, Сахалина и южной части 6-го района, сеголетки были мельче. В распределении средних размеров тела сеголеток кеты на акватории, охваченной съемкой, была отчетливо заметна тенденция нарастания средней длины тела в направлении от берега к центральной части моря с севера на юг. В целом размерный ряд молоди кеты состоял из рыб с длиной тела от 16 до 34 см. Область смешения образовывали сеголетки со средними размерами тела от 22 до 24 см в центральной части района 9. Средняя длина сеголеток по биостатистическим районам варьировала от 23,6 до 27,1 см, при среднем показателе во всех районах 24,8 см и массе 176,5 г.

Первостепенными компонентами рациона горбуши на большей части исследуемой акватории были гиперииды. Эвфаузииды преобладали в южной глубоководной котловине (р-н 12), где отмечены незначительные концентрации сеголеток, составляли более ½ рациона (табл. 1) и были представлены крупными (> 20 мм) рачками *Thysanoessa longipes*. Следует отметить, что потребление эвфаузиид происходило в светлое время, что указывает на наличие их значительных концентраций в приповерхностном слое в дневное время. В центральной котловине Охотского моря (р-н 9) гиперииды составляли немногим более половины рациона, поэтому здесь заметна роль второстепенных компонентов — эвфаузиид, птеропод и более всего сагитт, потребление которых происходило в дневное время. Копеподы, среди которых для сеголеток горбуши доступными являются два вида — *Neocalanus plumchrus* и *N. cristatus*, в 2012 г. потреблялись в незначительных количествах, очевидно по причине низкой биомассы — около 30 мг/м<sup>3</sup>.

Максимальное наполнение желудков наблюдалось во второй половине дня и достигало 200 ‰ (рис. 3). СПР сеголеток горбуши в центральной котловине составил 4,2 %, в южной глубоководной котловине — 4,1 %, интенсивность питания можно охарактеризовать как среднюю.

Таким образом, наиболее предпочитаемыми объектами питания сеголеток являются гиперииды (55 %), в отношении которых у горбуши традиционно отмечается избирательность. Следует обратить внимание на незначительную долю эвфаузиид (16 %) в рационе сеголеток на большей части акватории в рассматриваемом году, что, очевидно, связано с сукцессионными изменениями в популяции наиболее массового вида *Thysanoessa longipes*, а именно: с начавшейся осенней элиминацией крупноразмерных (> 20 мм) старших генераций и слабым проникновением с более северных участков молоди (10 мм) этого вида. Недостаток предпочитаемых объектов компенсируется потреблением второстепенных, в данном случае сагитт, в отдельных случаях составлявших до 95 % содержимого желудков в центральной котловине (р-н 9).

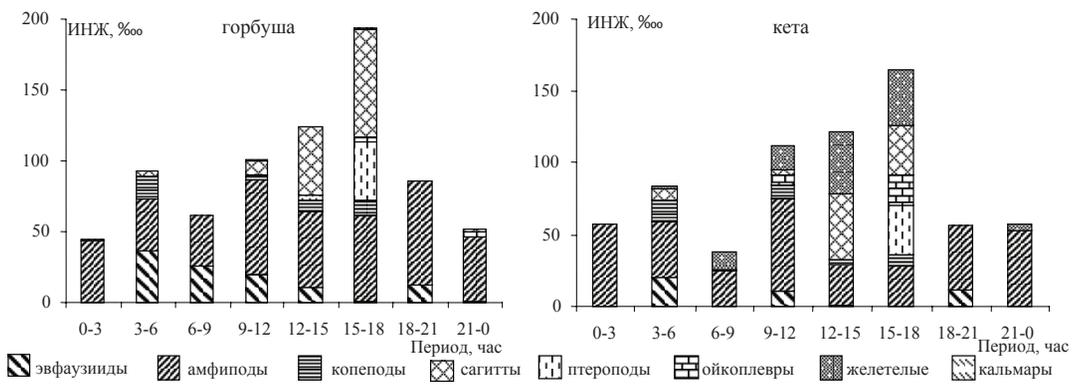


Рис. 3. Суточная ритмика питания сеголеток лососей в центральной котловине Охотского моря в октябре-ноябре 2012 г.

Fig. 3. Daily rhythm of juvenile salmon feeding in the central basin of the Okhotsk Sea in October-November 2012

По характеру питания сеголетки кеты как качественно, так и количественно имеют выраженное сходство с горбушей. Это вызвано идентичностью эколого-биологических характеристик обоих видов на данном этапе онтогенеза и образованием совместных скоплений, что могло бы привести (в теории) к межвидовой конкуренции, однако это маловероятно ввиду пренебрежительно малой биомассы обоих видов (как и эпипелагического нектона этого региона вообще) относительно запасов и продукции кормового зоопланктона. Кроме того, кета, как вид более пластичный в выборе пищи, в меньшей степени привязана к предпочитаемым компонентам, как, например, горбуша к гипериидам, и, имея более длительный цикл пребывания в море, может себе позволить потребление менее ценных в кормовом отношении объектов и тем самым значительно шире использует кормовые ресурсы акватории.

Помимо гипериид вполне значимыми компонентами могут выступать сагитты, ойкоплевры, птероподы, мелкий нектон, а также, что характерно только для кеты, желетельный планктон: в летний период — сальпы, в осенний — гребневники и гидроидные медузы (табл. 1).

В рационе сеголеток кеты эвфаузииды имели существенное значение на южном участке акватории (р-н 12, табл. 1). В центральной котловине Охотского моря (р-н 9) гиперииды составляли около половины рациона, здесь заметна роль второстепенных компонентов — сагитт, птеропод и гребневиков. В целом следует отметить высокую степень сходства состава рационов и картины суточной ритмики сеголеток кеты и горбуши в местах совместного пребывания (рис. 3), но интенсивность питания кеты повсеместно была ниже, чем у горбуши.

Данные по биохимическому составу гидробионтов получены для широкого ряда организмов зоопланктона, формирующих рацион сеголеток и включающих ракообразных, щетинкочелюстных, крылоногих моллюсков, а также представителей желетелого зоопланктона (сальп и медуз). Заметные различия в биологии и экологии видов способствуют тому, что биохимические показатели варьируют в широких пределах. Содержание сухого вещества наиболее значительно у ракообразных — эвфаузиид и гипериид — и составляет по нашим данным 14–19 % (табл. 2). Сильное обводнение тела характерно для щетинкочелюстных и ойкоплевр, содержание сухих веществ у них не превышает 11 %. Относительно однообразны по химическому составу желетельные организмы, тело которых на 96 % состоит из воды. В сухом веществе желетельных содержание органических компонентов не превышает 17 %, более 80 % массы сухого вещества составляют минеральные вещества.

Компоненты органического вещества в теле гидробионтов — липиды и белки — также варьируют в широком диапазоне как среди зоопланктона вообще, так и внутри групп. Например, содержание липидов у гипериид может изменяться в 3 раза и более (табл. 2). Самое высокое содержание липидов наблюдается у гиперииды *Primno macropa* и копепод представителей р. *Neocalanus*. Содержание белка в тканях разных видов ракообразных изменяется в меньшем диапазоне и составляет в зависимости от вида 8–13 %, наиболее

Таблица 2

Биохимический состав (сырое вещество) и энергетическая ценность  
кормового зоопланктона южной части Охотского моря, %

Table 2

Biochemical composition (% for wet weight) and caloric content of zooplankton  
in the southern Okhotsk Sea

Вид	Август				Октябрь			
	Сух. в-во	Липиды	Белки	Калорий- ность, кал/г	Сух. в-во	Липиды	Белки	Калорий- ность, кал/г
<i>Thysanoessa longipes</i>	17,1	1,7	12,9	982,0	18,9	4,5	11,4	1154,0
<i>Euphausia pacifica</i>	18,0	1,9	13,0	1014,0	19,8	3,4	13,2	1151,0
<i>Themisto pacifica</i>	14,3	0,9	9,1	675,0	17,2	1,7	9,9	798,0
<i>Primno macropa</i>	17,9	3,1	11,1	986,7	18,6	5,3	8,8	1069,0
<i>Neocalanus plumchrus</i>	12,6	4,1	7,6	878,0	15,8	4,7	7,8	952,0
<i>Neocalanus cristatus</i>	—	—	—	—	12,2	3,2	7,8	789,9
<i>Megalopa</i> gen. sp.	14,3	1,2	8,4	638,4	—	1,2	8,4	638,4
<i>Limacina helicina</i>	—	—	—	—	13,2	0,8	4,3	344,0
<i>Oikopleura labradoriensis</i>	11,2	1,7	7,3	616,9	11,2	1,7	7,3	616,9
<i>Cyclosalpa</i> sp.	4,2	0,1	0,6	47,0	—	—	—	—
<i>Sagitta elegans</i>	6,7	0,9	4,5	383,0	11,5	1,5	8,5	682,0
<i>Ctenophora</i> gen. sp.	—	—	—	—	3,9	0,1	0,7	49,4
Pisces juv.	—	—	—	—	19,9	0,8	9,5	669,4

высокое содержание отмечено у эвфаузиид. Сезонные изменения биохимического состава тканей у большинства видов-планктёров выражаются, как правило, в возрастании содержания сухого вещества в осенний период по сравнению с летним. Динамика количества липидов показывает значительный рост к осени, изменения содержания белка выглядят не столь однозначно и индивидуальны для того или иного вида.

Показатели суммарной калорийности внутри сезона среди ракообразных изменяются в широком диапазоне — в пределах 350 кал/г. Наибольшую калорийность имеют гиперииды *Primno macropa*, копеподы р. *Neocalanus*, что объясняется высоким содержанием липидов в теле рачков, а также эвфаузииды, причём калорийность последних определяется высоким содержанием белка. Низкокалорийными среди ракообразных следует признать гиперииду *Themisto pacifica* и личинок брахиур, имеющих высокое содержание в теле минеральных веществ, очевидно по причине наличия плотных хитиновых оболочек.

Рассматривая показатели питания сеголеток в августе, следует обратить внимание на очень высокую интенсивность питания, характерную в первую очередь для сеголеток горбуши, способной потреблять кормовые организмы в количестве около 1/10 от своей массы в сутки, что в абсолютном выражении составляет 5,0–5,5 г, в энергетическом эквиваленте в зависимости от района — 3,26–4,38 ккал/сут (табл. 3). Интенсивность питания сеголеток кеты несколько ниже. При столь интенсивном питании у горбуши отмечается высокий темп роста — 3,4 мм/сут, рост массы при этом составляет 2,5 г/сут (табл. 4). Темп роста кеты в отличие от роста горбуши, в описываемый период значительно менее интенсивный, очевидно, по причине более длительного морского периода.

Наши расчёты показали, что при таком темпе роста траты энергии на прирост у сеголеток горбуши составляют более половины рациона (56–63 %) при температуре воды в слое пребывания лососей 14–16 °С. Сеголетками кеты, в свою очередь, на прирост расходуется около 40 % потреблённой пищи. По данным В.Г. Ерохина (2002), траты на прирост горбуши в сентябре при температуре 11 °С составляли 47 % рациона.

Рассмотрим биохимический состав рациона. В августе содержание белка в пище сеголеток составляет в среднем 85 %, липидов — 15 % (см. табл. 3), что обусловлено преобладанием в рационе гипериид и ойкоплевр, для которых характерно низкое содержание жира. Использование высокобелковой диеты на данном этапе и способствует, на наш взгляд, столь высоким темпам роста, подтверждая тезис Г.Е. Шульмана (1972) о том, что увеличение массы тела рыб связано в первую очередь с белковым синтезом,

Таблица 3  
 Таблица 3  
 Table 3

Биохимические показатели рациона сеголеток в южной части Охотского моря в 2012 г.  
 Biochemical parameters of salmon juveniles diet in the southern Okhotsk Sea in 2012

Показатель	Горбуша				Кета			
	Август		Октябрь		Август		Октябрь	
	Район							
	9	12	9	12	9	12	9	12
СПР, %	9,1	10,2	4,2	4,1	6,8	7,2	4,2	3,9
Потребление пищи, г/сут	4,9	5,5	8,356	10,79	5,73	6,06	7,6	7,9
Содержание липидов в пище, %	1,38	1,89	3,03	3,87	1,14	2,06	2,32	3,02
Содержание белка в пище, %	8,59	9,89	9,23	10,31	8,69	8,68	7,45	9,53
Калорийность пищи, кал/г	666,9	797	863,2	1010,4	650,4	737,6	685,3	881
Рацион, кал/сут	3268	4384	7213	10902	3727	4470	5208	6960
Траты энергии на прирост, % от рациона	63,5	56,6	27,8	21,5	41,4	39,2	23,8	22,9

Таблица 4

Размерно-весовые и биохимические показатели сеголеток горбуши и кеты в южной части Охотского моря в 2012 г.

Table 4

Size, weight, and biochemical parameters of pink and chum salmon juveniles in the southern Okhotsk Sea in 2012

Вид	Месяц	Размерно-весовые показатели				Биохимические показатели мышечной ткани			
		Длина, мм	Масса, г	Темп роста, мм/сут	Темп роста, г/сут	Сух. в-во, %	Липиды, %	Белки, %	Калорийность, кал/г
Горбуша	Август	135,6	24,7	3,4	2,5	22,8	1,2	19,7	1340,0
	Октябрь	266,3	205,3	0,9	1,9	25,1	1,3	20,6	1412,9
Кета	Август	182,9	67,1	1,4	1,9	22,3	1,1	19,3	1308,0
	Октябрь	252,1	182,8	0,8	1,5	24,3	1,7	20,6	1447,5

поэтому с физиолого-биохимических позиций рост рыб представляет собой главным образом белковый рост. Содержание липидов в мышечной ткани сеголеток составляет всего 1,1–1,3 % (см. табл. 4). Таким образом, в августе у сеголеток рост направлен целиком на накопление собственно массы тела.

В осенний период (октябрь) интенсивность питания сеголеток по сравнению с летним периодом (август) значительно снижается. Биохимический состав рациона изменяется в сторону снижения белковой фракции и увеличения содержания липидов, доля которых в осеннем рационе сеголеток составляет около 25 %, вследствие чего возрастает его суммарная калорийность (см. табл. 3). При этом темп роста сеголеток в октябре составляет 0,9 мм в сутки (1,9 г) у горбуши и 0,8 мм (1,5 г) — у кеты (см. табл. 4). Траты на рост у горбуши составляют 21–27 %. У кеты данный показатель по сравнению с летними данными изменяется с меньшим градиентом, поскольку темп роста сеголеток кеты ниже.

Сезонное увеличение относительного количества липидов в мышечной ткани в августе-октябре у сеголеток выражено слабо. Это происходит прежде всего потому, что на данном этапе онтогенеза преобладание накопления над расходом если и наблюдается, то очень незначительно, как раз по причине интенсивного роста рыбы, когда ретенция белка происходит более быстрыми темпами, чем жира. Это утверждение в большей степени справедливо для горбуши, период нагула и созревания которой ограничен одним годом. В результате динамика относительной калорийности мышечной ткани горбуши показывает весьма незначительную тенденцию к росту (табл. 4). Вообще, сопоставление содержания липидов в мышечной ткани с линейным ростом не совсем корректно, поскольку линейный и весовой рост рыб анализируется в абсолютных величинах (мм, г), а жиронакопление — в относительных (% от массы ткани). Поэтому для более тесной увязки этих данных необходимы сведения об изменении абсолютного количества липидов в тканях.

## Заключение

Таким образом, наблюдается сложная взаимозависимость: темп роста сеголеток лососей (он же белковый рост) статистически снижается по мере увеличения размеров (графически представляет собой кривую, подобную графику функции ln), к этому прибавляются снижение рациона (1,5–2,0-кратное), изменение биохимического состава кормовых объектов в сторону увеличения содержания липидов и соответственно калорийности. основополагающим фактором, от которого зависят интенсивность питания, темп роста и жиронакопление, является температура. Благоприятный температурный режим среды обитания сеголеток лососей в августе, а это температура 14–16 °С, позволяет протекать обменным процессам с такой скоростью, что, в частности, горбуша способна потреблять пищи до 1/10 от массы тела рыбы в сутки. Это в свою очередь даёт возможность расходовать более 50 % энергии именно на рост. В октябре при температуре среды 8–9 °С интенсивность обменных процессов существенно замедляется, способствуя снижению интенсивности питания и соответственно темпов роста.

## Список литературы

- Волвенко И.В.** Морфометрические характеристики стандартных биостатистических районов для биоценологических исследований рыболовной зоны России на Дальнем Востоке // Изв. ТИНРО. — 2003. — Т. 132. — С. 27–42.
- Ерохин В.Г.** Биология молоди тихоокеанских лососей в прикамчатских водах Охотского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Петропавловск-Камчатский, 2002. — 24 с.
- Журавская Н.К., Алехина Л.Т., Отряшенкова Л.М.** Исследование и контроль качества мяса и мясopодуков : монография. — М. : Агропромиздат, 1985. — 294 с.
- Карпенко В.И.** Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей : монография. — М. : ВНИРО, 1998. — 166 с.
- Коган А.В.** О суточном рационе и ритме питания чехони Цимлянского водохранилища // Зоол. журн. — 1963. — Т. 42, вып. 4. — С. 596–601.
- Крылова Н.Н., Лясковская Ю.Н.** Физико-химические методы исследования продуктов животного происхождения : монография. — М. : Пищепромиздат, 1965. — 233 с.
- Макоедов А.Н., Коротаев Ю.А., Антонов Н.П.** Азиатская кета : монография. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2009. — 356 с.
- Романова Г.П.** Питание сеголетков судака в Рыбинском водохранилище // Тр. биол. станции «Борок». — 1958. — Вып. 3. — С. 20–25.
- Руководство по изучению питания рыб** / В.И. Чучукало, А.Ф. Волков. — Владивосток : ТИНРО, 1986. — 32 с.
- Чучукало В.И.** К методике расчетов суточных пищевых рационов рыб // Изв. ТИНРО. — 1996. — Т. 119. — С. 289–305.
- Чучукало В.И.** Питание и пищевые отношения nekтона и nekтобентоса в дальневосточных морях : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 482 с.
- Шульман Г.Е.** Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб : монография. — М. : Пищ. пром-сть, 1972. — 368 с.
- Шунтов В.П., Волков А.Ф., Матвеев В.И. и др.** Особенности формирования продуктивных зон в Охотском море в осенний период // Биол. моря. — 1986. — № 4. — С. 57–65.
- Шунтов В.П., Найдено С.В., Заволокин А.В. и др.** К обоснованию экологической ёмкости дальневосточных морей и субарктической Пацифики для пастбищного выращивания тихоокеанских лососей. Сообщение 3. Суточная ритмика питания, состав рационов и избирательность питания тихоокеанских лососей // Изв. ТИНРО. — 2010а. — Т. 161. — С. 3–24.
- Шунтов В.П., Темных О.С., Найдено С.В. и др.** К обоснованию экологической ёмкости дальневосточных морей и субарктической Пацифики для пастбищного выращивания тихоокеанских лососей. Сообщение 4. Влияние фактора плотности на обеспеченность тихоокеанских лососей пищей и их роль в потреблении кормовой базы nekтона // Изв. ТИНРО. — 2010б. — Т. 161. — С. 25–52.
- Шунтов В.П., Темных О.С.** Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — Т. 1. — 481 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С.** Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011. — Т. 2. — 473 с.
- Folch J., Lees M., Sloane-Stanley G.H.** A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues // J. Biol. Chem. — 1957. — Vol. 226(1). — P. 497–509.

*Поступила в редакцию 25.04.13 г.*