

УДК 574.584:597–113(265.5)

С.В. Найденко, А.А. Хоружий*

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

ПИЩЕВАЯ ОБЕСПЕЧЕННОСТЬ НЕКТОНА ЭПИПЕЛАГИАЛИ ПРИКУРИЛЬСКИХ ВОД ТИХОГО ОКЕАНА В ЛЕТНИЕ ПЕРИОДЫ 2000-Х ГГ.

На основе данных, собранных в экспедициях ТИНРО-центра в 2004–2012 гг. в тихоокеанских прикурильских и сопредельных водах, рассмотрены состав и обилие кормовых ресурсов эпипелагиали, проанализированы трофические отношения нектона, рассчитаны объемы выедания кормовой базы и оценена пищевая обеспеченность нектона. Показана значительная межгодовая динамика обилия кормовой базы района исследований, обусловленная динамикой биомассы зоопланктона и в меньшей степени микронектона. Но несмотря на динамику обилия и пространственную неоднородность распределения суммарный валовый запас зоопланктона и микронектона в рассматриваемом регионе представляется весьма значительным и составляет в разные годы в эпипелагиали тихоокеанских прикурильских вод от 62 до 158 млн т, а в открытых — от 41 до 75 млн т. Общее потребление кормовых ресурсов нектоном в разные годы варьирует от 1,8 до 9,8 % запаса зоопланктона, и только в 2004 г., при высоком обилии рыб и кальмаров и одновременно низком запаса кормовой базы, выедание составляло 14,0 %. Исходя из соотношения обилия нектона, запасов пищи и объемов ее потребления следует, что только в 2004, 2007 и 2011 гг. в прикурильских водах, а в открытых и в 2009 г. отмечалось снижение показателей пищевой обеспеченности. Однако никаких значительных изменений в качестве и интенсивности питания нектона в эти годы отмечено не было. В целом в начале 2000-х гг. в данном районе значительного пресса на кормовые ресурсы со стороны нектонных потребителей не наблюдалось. Суммарный валовый запас кормового зоопланктона и микронектона полностью обеспечивал пищевые потребности пелагического нектона, что свидетельствует о значительной экологической емкости эпипелагиали исследуемого региона как для постоянных, так и для временных ее обитателей.

Ключевые слова: СЗТО, тихоокеанские прикурильские воды, верхняя эпипелагиаль, планктон, нектон, трофические отношения, пищевая обеспеченность.

Naydenko S.V. Khoruzhiy A.A. Food supply for nekton in the epipelagic layer of Pacific waters at Kuril Islands in the summer seasons of 2000s // *Izv. TINRO*. — 2014. — Vol. 176. — P. 240–260.

Data of 8 surveys conducted by Pacific Fish. Res. Center (TINRO) in the Pacific waters at Kuril Islands in 2004–2012 are summarized to consider forage base and food relationships of nekton and plankton and to estimate consumption of forage resourced by nekton. The total stock of zooplankton and micronekton in the epipelagic layer changed from 62 to 158 million tons over the shelf and slope of the surveyed area and from 41 to 75 million tons in

* Найденко Светлана Васильевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: naydenko@tinro.ru; Хоружий Алексей Александрович, младший научный сотрудник, e-mail: alex.khoruzhiy@gmail.com.

Naydenko Svetlana V., Ph.D., leading researcher, e-mail: naydenko@tinro.ru; Khoruzhiy Alexey A., junior researcher, e-mail: alex.khoruzhiy@gmail.com.

its deep-water part. Mezopelagic fishes, squids, pacific salmons, and subtropical fishes were the main consumers of these forage resources in summer. The portion of zooplankton stock consumed annually by nekton was relatively low: 4.2–9.3 % for shelf and slope areas (data for 2004, 2007, and 2011) and 4.5–15.6 % for the deep-waters (data for 2004, 2007, 2009, and 2011), without significant year-to-year changes in the diet composition and feeding intensity of nekton. There is concluded that zooplankton and micronekton of the studied area serve successively the food needs of its consumers and carrying capacity of the epipelagic layer in the Pacific waters at Kuril Islands is quite substantial.

Key words: North-West Pacific, Kuril Islands, epipelagic layer, plankton, nekton, trophic link, food supply.

Введение

Несмотря на значительную протяженность, северо-западная часть Тихого океана является вполне обособленной областью со специфическим океанологическим режимом (Шунтов, 2001). Высокая динамика и взаимное проникновение разных по происхождению вод накладывают значительный отпечаток на состав и структуру пелагических сообществ данного региона. В частности, в тихоокеанских прикурильских водах, кроме постоянно обитающих северо- и южнобореальных гидробионтов, в летне-осенний период нагуливаются различные тропическо-субтропические виды, такие как сардина *Sardinops melanostictus*, сайра *Cololabis saira*, скумбрия *Scomber japonicus*, японский морской лещ *Brama japonica*, японский анчоус *Engraulis japonicus*, а также тихоокеанский кальмар *Todarodes pacificus* и др. В годы высокой численности некоторых из этих видов общее количество нектона в данном районе может увеличиваться многократно, что и отмечали в 1980-е и в первой половине 1990-х гг. (Шунтов и др., 1993, 1994, 1998; Иванов, 1998; Беляев, 2003). Кроме того, через прикурильские и сопредельные воды проходят основные анадромные потоки лососей на охотоморском направлении (главным образом горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *O. keta*), а также нагуливаются неполовозрелые лососи (в частности кета) (Шунтов, Темных, 2008, 2011). В разные годы кормовые ресурсы верхнего слоя эпипелагиали, в котором в летне-осенний период сосредоточены основные концентрации всех этих видов, используются неодинаково. В связи с этим возникают вопросы, насколько в этих случаях изменяется пищевая обеспеченность нектона и покрывают ли запасы пищевых ресурсов данного слоя обитания потребности его обитателей. Подобные оценки уже были сделаны для 1980-х, первой половины 1990-х и для середины 2000-х гг. (Иванов, 1998; Найденко, 2002, 2008; Чучукало, 2006; Naydenko, 2010; Шунтов, Темных, 2011).

Экосистемные исследования, проводимые в тихоокеанских прикурильских и сопредельных водах с 2004 г. по настоящее время, позволили получить новые (уже для 2000-х гг.) данные об использовании в исследуемом регионе в летний период кормовых ресурсов именно верхнего 50-метрового слоя эпипелагиали, в котором нагуливаются тихоокеанские лососи и виды тропическо-субтропического комплекса, а также сравнить в межгодовом плане трофическую структуру нектонных сообществ при различных их состояниях. Результаты этих исследований приведены в настоящем сообщении.

Материалы и методы

Материалом для статьи послужили данные по обилию нектона и планктона, а также по питанию нектона, собранные в 8 экспедициях ТИНРО-центра в прикурильских и прикамчатских водах Тихого океана в июне-июле 2004–2012 гг. (рис. 1). Данная статья, являясь продолжением публикации А.А. Хоружего и С.В. Найденко (см. наст. том) о структуре эпипелагических нектонных сообществ исследуемого района, содержит сведения о трофических отношениях нектона, а также о состоянии кормовой базы и степени ее использования.

Сбор и обработку проб планктона проводили непосредственно в рейсах сотрудники лаборатории гидробиологии ТИНРО-центра. Планктон облавливали большой сетью Джели, площадь входного отверстия 0,1 м², капроновое сито № 48 (ячейка 0,168 мм). Во время

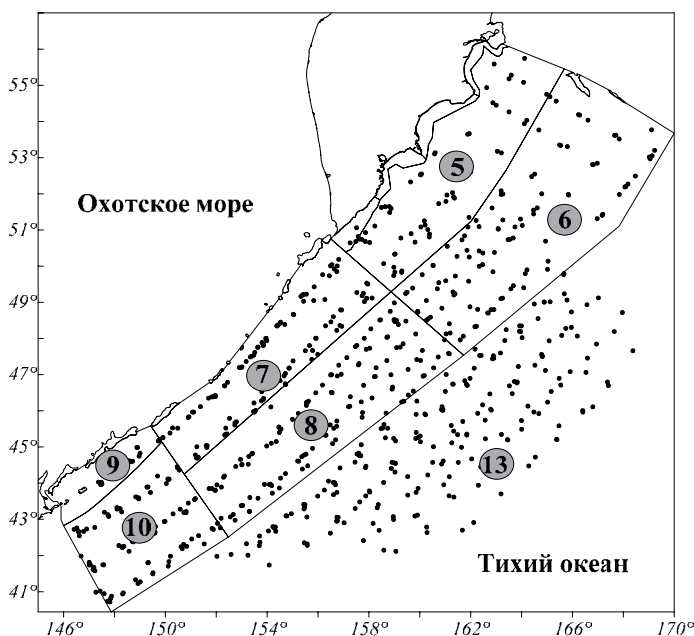


Рис. 1. Районы осреднения биостатистической информации по планктону и nekтону в пределах тихоокеанских прикурильских и прикамчатских вод в июне-июле 2004–2012 гг.: цифры в кружках — номера районов (Шунтов и др., 1986, 1988; Волвенко, 1998, 2003)

Fig. 1. Scheme of biostatistical areas and trawl surveys in the North-West Pacific in the summer seasons of 2004–2012 (figures in circles — number of biostatistical areas)

съежек выполнялись тотальные обловы планктона по гидрологической сетке станций до глубины 50 и 200 м, а если глубины были менее 200 м, то до дна. Пробы обрабатывали согласно методике, принятой в ТИНРО-центре, с разделением проб на размерные фракции и использованием коэффициентов уловистости сети (Волков, 1996а, 2008).

Для оценки запаса кормовой базы nekтона учитывали биомассу крупной фракции планктона и биомассу микронектона, так как именно крупноразмерным планктоном и мелкими мезопелагическими рыбами и молодью кальмаров питается nekтон. Для оценки запаса планктонных ресурсов учитывали биомассу планктона в 50- и 200-метровом слое эпипелагиали, в связи с тем что большая часть зоопланктонных видов в вечернее и ночное время совершает суточные вертикальные миграции в верхний слой эпипелагиали, где и выедается nekтоном.

Nектон (в том числе и микронектон) облавливали в верхнем слое эпипелагиали разноглубинным канатным тралом 80/396 м (с мелкочейной вставкой в кутце) с обязательным ходом щитка верхней подборы по поверхности (горизонт 0 м). Раскрытие трала определялось датчиком прибора SIMRAD FS 20/25. Вертикальное раскрытие в среднем составляло 33,1 м, горизонтальное — 48,5 м. Поэтому в расчетах принимали биомассу nekтона, учтенного в слое облова, соответственно и объемы потребления пищи были рассчитаны для данного слоя. Для этого же слоя и определяли запасы микронектона, но следует отметить, что его биомасса в траловых уловах недоучитывалась.

Сбор и первичная обработка материалов по питанию рыб выполнены по стандартным методикам, принятым в ТИНРО-центре (Руководство ..., 1986; Чучукало, 2006; Волков, 2008). Сбор и обработку проб на питание также проводили непосредственно в рейсах сотрудники лаборатории гидробиологии ТИНРО-центра. Всего было проанализировано питание 18194 экз. nekтона (из них 14358 экз. лососей).

Потребление органического вещества nekтонными организмами определяли по следующей формуле:

$$B = b \cdot R \cdot n,$$

где B — потребляемая биомасса, т; b — средняя биомасса nekтонных видов за определенный период, т; R — суточный рацион, %; n — количество суток (для сезона: лето — 92).

При определении потребления кормовых организмов лососями учитывали численность лососей, проходящих через район исследований за летний сезон, используя сведения о распределении, сроках подхода лососей в прикурильские воды (Старовойтов,

1998; Шунтов и др., 1998; Радченко, 2001; Шунтов, Темных, 2008, 2011). Также были привлечены данные береговых учетов региональных институтов (СахНИРО, МагаданНИРО, КамчатНИРО) во время подходов производителей (заполнение нерестилищ и вылов)*. Кроме того, использованы неопубликованные данные А.В. Заволокина о составе и величине рационов лососей, пересчитанные по единой методике (Заволокин и др., 2012) с учетом величины улова в точке сбора проб.

При определении потребления пищи сайрой ее биомассу рассчитывали, используя схемы распределения и путей миграций вида (Kosaka, 1986), а также экспертные оценки сотрудников ТИНРО-центра о сроках и масштабах подхода в районы исследований, информацию о вылове и промысловой обстановке (Филатов, 2007; Сайра — 2011, 2011**).

Для оценки пищевой обеспеченности были использованы данные о соотношении обилия нектона и планктона в эпипелагиали района исследований, запасов кормовых ресурсов (а также отдельных кормовых групп) и объемов их сезонного выедания нектоном.

При описании состояния кормовой базы и трофической структуры нектонных сообществ осреднение всей полученной информации проводили только для 7–10-го и 13-го стандартных биостатистических районов, для которых была получена наиболее полная гидробиологическая и трофологическая информация.

Результаты и их обсуждения

Состояние кормовой базы

В летний период в тихоокеанских прикурильских и сопредельных водах отмечаются значительные запасы кормовых ресурсов, обусловленные высокими концентрациями в этом регионе макрозоопланктона и обилием мелких мезопелагических рыб и молоди кальмаров (Волков, 1996б; Шунтов, 2001; Дулепова, 2002; Шунтов, Темных, 2008; Радченко и др., 2010). В летние периоды 2004–2012 гг. среднемноголетняя доля макропланктона в зоопланктонных сообществах эпипелагиали открытых океанических вод средних и северных Курильских островов составляла 94 %, а у южных Курильских островов — 88 %. Среди крупноразмерного зоопланктона в обоих слоях эпипелагиали преобладали копеподы и щетинкочелюстные и в меньшей степени эвфаузииды, доля других групп зоопланктона (гипериид, птеропод и др.) была значительно ниже. Количественное соотношение этих таксономических групп и соответственно общее количество зоопланктона даже в смежные годы значительно изменялось. В начале 2000-х гг. максимальные концентрации макропланктона во всех районах наблюдали в 2008 г. (от 1120 до 3620 мг/м³ в слое 0–50 м и от 1003 до 1657 мг/м³ в слое 0–200 м), а также в 2007, 2009 и 2012 гг. Минимальные значения отмечали в 2004 и 2011 гг. (рис. 2).

Наибольшая динамика биомасс зоопланктона была отмечена в 7–10-м прикурильских районах, где в верхнем 50-метровом слое эпипелагиали биомасса изменялась в 3,5–3,7 раза, а в 200-метровом слое — в 2,9–3,3 раза, наименьшая — в обоих горизонтах в открытых водах 13-го района (в 1,9–2,2 раза) (рис. 2).

Динамика биомассы зоопланктона была обусловлена главным образом изменениями биомассы копепод и щетинкочелюстных. Так, в 2006–2010 гг. во всех районах отмечали повышенную биомассу копепод, а в 2004 и 2011 гг. — пониженную (рис. 3). При этом в 2011 г. доля копепод в планктоне была самой минимальной за весь период исследований, составив 38 и 41 % в слое 0–200 м соответственно в прикурильских 7–10-м и океаническом 13-м районах, тогда как в другие годы она изменялась от 60 до 80 %. Однако в 2012 г. биомасса копепод вновь повсеместно возросла, а их валовый запас по сравнению с 2011 г. увеличился в 2,5–3,0 раза во всех районах и в обоих горизонтах (табл. 1).

* 2004–2010 NPAFC Statistical Yearbook (available at <http://www.npafc.org>).

** Сайра—2011 (путинный прогноз). Владивосток: ТИНРО-центр, 2011. 59 с.

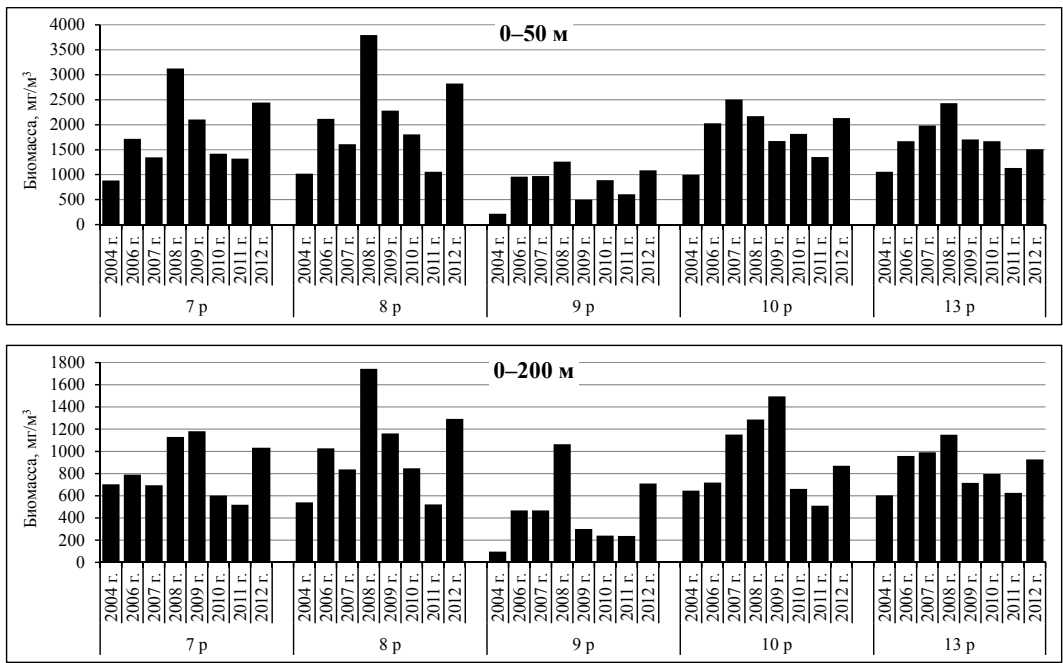


Рис. 2. Биомасса (mg/m^3) зоопланктона в биостатистических прикурильских районах северо-западной части Тихого океана в летние периоды 2004–2012 гг.

Fig. 2. Zooplankton biomass (mg/m^3) in the summers 2004–2012, by biostatistical areas

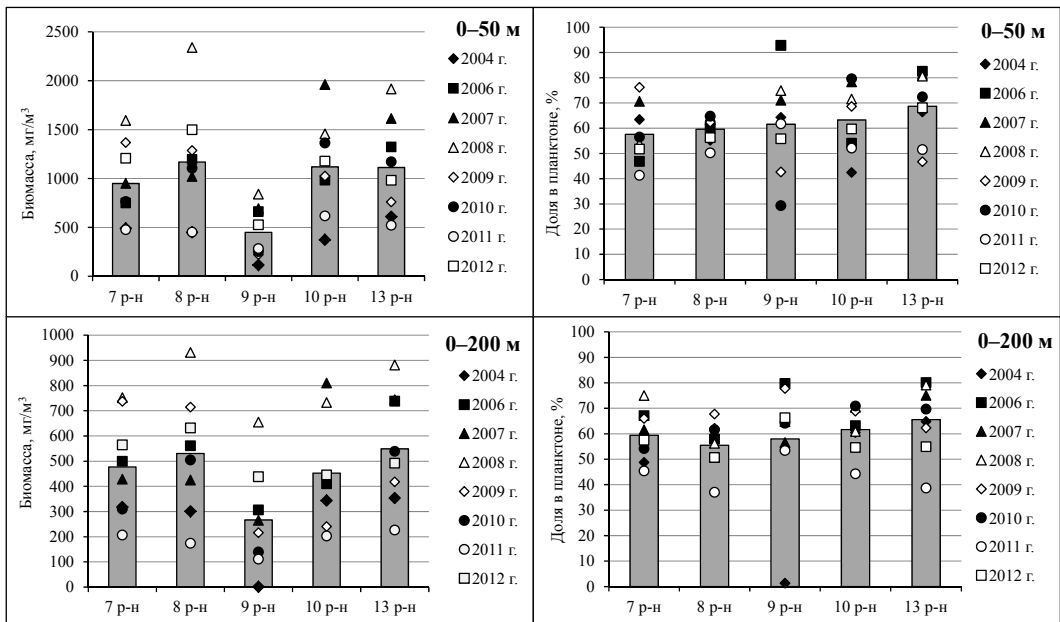


Рис. 3. Межгодовая динамика биомассы (mg/m^3) и доли в планктоне (%) крупноразмерных копепоид в эпипелагиали (0–50 и 0–200 м) различных прикурильских районов северо-западной части Тихого океана в летние периоды 2004–2012 гг. (столбцы — среднеголетние показатели)

Fig. 3. Year-to-year dynamics of large-sized copepods biomass (mg/m^3) and percentage in the total zooplankton biomass in the 0–50 m and 0–200 m layers in the summers 2004–2012, by biostatistical areas (bars — mean annual values)

Среди копепоид преобладали океанические интерзональные виды: *Neocalanus plumchrus*, *N. cristatus* и *Eucalanus bungii*, которые в летний период не совершают активные суточные вертикальные миграции (Горбатенко, 1996). Их повышенное обилие отмечали в верхнем слое эпипелагиали, что создавало хорошие кормовые условия для

Таблица 1

Запас макропланктона в эпипелагиали (0–200 м) тихоокеанских прикурильских (7–10-й) и океанического (13-й) районов в летние периоды 2004–2012 гг., млн т

Table 1

Zooplankton stock in the epipelagic layer (0–200 m) in the summers 2004–2012 (million t), by biostatistical areas

Год	Обследованная площадь, тыс. км ²	Euphausiacea	Amphipoda	Copepoda	Chaetognatha	Прочие	Все
7–10-й районы							
2004	494,8	11,719	0,712	29,311	8,807	3,373	53,923
2006	558,1	3,601	0,455	53,608	26,998	1,931	86,593
2007	558,1	10,607	0,407	55,861	19,754	4,677	91,305
2008	558,1	5,442	1,350	90,853	47,603	2,455	147,703
2009	555,4	4,116	0,324	82,259	24,037	10,770	121,506
2010	558,1	2,975	0,573	45,694	23,594	1,326	74,162
2011	539,9	3,137	0,273	20,313	24,531	1,031	49,285
2012	558,0	10,988	1,658	61,440	36,044	6,229	116,358
13-й район							
2004	318,8	1,345	0,829	22,528	7,862	2,187	34,751
2006	203,4	0,549	0,081	30,000	6,631	0,166	37,427
2007	233,7	2,179	0,197	34,768	6,209	1,365	44,719
2008	285,7	1,474	0,154	50,344	11,429	0,229	63,630
2009	316,0	0,600	0,158	26,387	8,912	6,257	42,315
2010	474,6	3,555	0,151	51,113	17,969	0,496	73,284
2011	260,5	1,727	0,082	11,811	16,502	0,392	30,514
2012	355,1	5,266	0,994	35,962	21,388	1,883	65,493

нагула эпипелагических рыб. Что касается горизонтального распределения веслоногих рачков, то оно имело сложную мозаичную картину даже в пределах одного района. В целом же биомасса копепод в приостровных и открытых океанических водах средних и северных Курильских островов была выше, чем в южнокурильском 9-м районе. Однако во всех районах и в обоих горизонтах доля крупноразмерных копепод в планктоне лишь в редких случаях была меньше 40 %, а среднемноголетняя доля составила более 50 % и была наиболее высокой в открытых водах 13-го района (69 и 66 % соответственно в 50- и 200-метровом слоях) (рис. 3).

Аналогичным образом изменялись биомасса и запас щетинкочелюстных. В тихоокеанских приостровных 7- и 9-м районах биомасса сагитт в обоих горизонтах была наименьшей с 2004 по 2008 г., а в 2009–2012 гг. оставалась на одном уровне. В глубоководных 8-, 10- и 13-м районах их наименьшую биомассу наблюдали в 2004 г., а наибольшую — в 2008 г. После снижения обилия сагитт в 2009–2011 гг. их биомасса вновь увеличилась в 2012 г. и валовый запас по сравнению с предыдущими годами возрос в 1,5 раза (табл. 1).

Биомасса эвфаузиид в эпипелагиали прикурильских 7–10-го районов была наиболее высокой в 2004, 2006, 2007 и 2012 гг., а в 13-м районе — в 2007, 2010 и 2012 гг. (табл. 1, рис. 4). Крупноразмерные эвфаузииды были представлены четырьмя видами: *Euphausia pacifica*, *Thysanoessa longipes*, *Th. inspinata* и *Th. inermis*, соотношение которых в разные годы менялось. Их горизонтальное распределение на исследованной акватории было крайне неоднородным, чаще всего максимальное обилие эвфаузиид отмечалось вдоль побережья Курильских островов и в местах, находящихся под воздействием циклонических круговоротов. Следует отметить, что концентрация, валовый запас эвфаузиид и их доля в планктоне в обоих горизонтах эпипелагиали были выше в 7–10-м районах, чем в открытых океанических водах 13-го района, где эти показатели были ниже в несколько раз (за исключением 2010 г.). В годы высокого обилия запас крупноразмерной фракции эвфаузиид в слое 0–200 м оценен в 7–10-м районах в 10,6–11,7 млн т, в 13-м районе — в 2,2–5,3 млн т (в остальные годы в прикурильских водах запас не превышал 3,0–5,2 млн т, а в океанических — 0,4–3,5 млн т) (табл. 1).

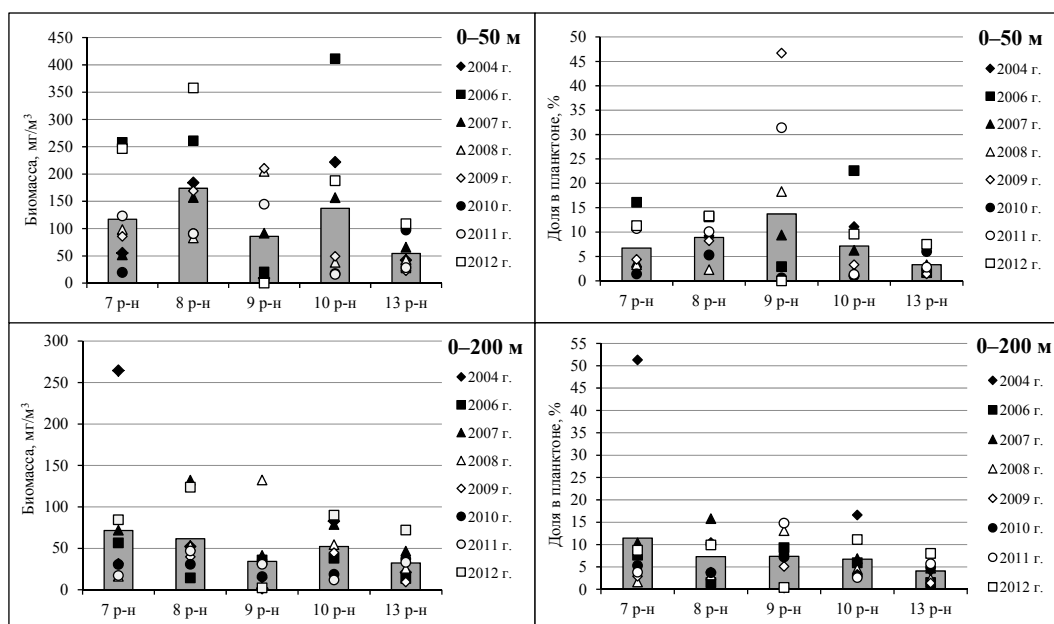


Рис. 4. Межгодовая динамика биомассы (мг/м^3) и доли в планктоне (%) крупноразмерных эвфаузиид в эпипелагиали (0–50 и 0–200 м) различных прикурильских районов северо-западной части Тихого океана в летние периоды 2004–2012 гг. (столбцы — среднемноголетние показатели)

Fig. 4. Year-to-year dynamics of large-sized euphausiids biomass (mg/m^3) and percentage in the 0–50 m and 0–200 m layers in the summers of 2004–2012, by biostatistical areas (bars — mean annual values)

Наибольшая биомасса гипериид отмечалась в прикурильских районах в 2004, 2008 и 2012 гг., а в 13-м океаническом районе — в 2004 и 2008 гг. Их валовый запас в прикурильских районах в слое 0–200 м изменялся от 0,3 (2009 г.) до 1,7 млн т (2012 г.), а в 13-м районе — от 0,1 до 0,9 млн т (табл. 1).

В целом рассчитанный валовый запас зоопланктонных ресурсов в прикурильских 7–10-м районах изменялся от 53,9 и 49,3 млн т (2004 и 2011 гг.) до 147,7 млн т (2008 г.). В океаническом 13-м районе величина запаса варьировала не так значительно: от 34,8 и 30,5 млн т (2004 и 2011 гг.) до 73,3 млн т (2010 г.) (табл. 1).

Кроме зоопланктона часть кормовых ресурсов нектона в районе исследований составляли мелкие мезопелагические рыбы и молодь головоногих моллюсков, концентрация которых в годы исследований изменялась в прикурильских водах от 32 до 280 мг/м^3 , а в водах сопредельного 13-го района — от 14 до 484 мг/м^3 (рис. 5).

Рассчитанный запас микронектона в прикурильских 7–10-м районах составлял от 3,5 (2010 г.) до 27,7 млн т (2006 г.), а в 13-м районе — от 0,9 (2012 г.) до 22,6 млн т (2007 г.). Доля микронектонной составляющей от общих запасов кормовых ресурсов изменялась от 3 до 24 % в 7–10-м прикурильских районах и от 1,4 до 34,0 % — в 13-м районе (рис. 6), т.е. в этих районах мелкий нектон по количественному обилию является важным компонентом кормовой базы нектона.

Таким образом, прослеживается значительная межгодовая динамика обилия кормовой базы района исследований, обусловленная в первую очередь динамикой биомассы зоопланктона и в меньшей степени микронектона. Установить причинно-следственные связи в динамике как планктона, так и микронектона весьма затруднительно, так как суммарную биомассу даже в пределах отдельно взятой таксономической группы зоопланктона или микронектона слагают виды с различной экологией и биологией, а набор факторов, влияющих на урожайность поколений конкретных видов и лимитирующих их численность, очень широк и к тому же малоизучен. Следует также учесть, что район исследований характеризуется высокой динамичностью и разнородностью океанологических условий (Шунтов,

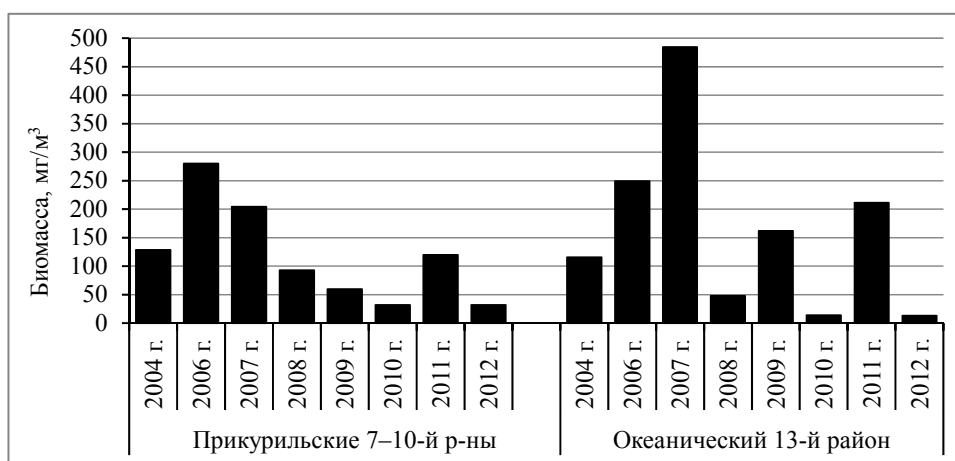


Рис. 5. Биомасса (мг/м³) микронектона в верхней эпипелагиали (0–50 м) тихоокеанских прикурильских и океанического районов в летние периоды 2004–2012 гг. (неопубликованные данные А.В. Заволокина с дополнениями за 2012 г.)

Fig. 5. Micronekton biomass (mg/m³) in the layer 0–50 m in the summers 2004–2012, by biostatistical areas (A.V. Zavolokin's unpublished data with additions for 2012)

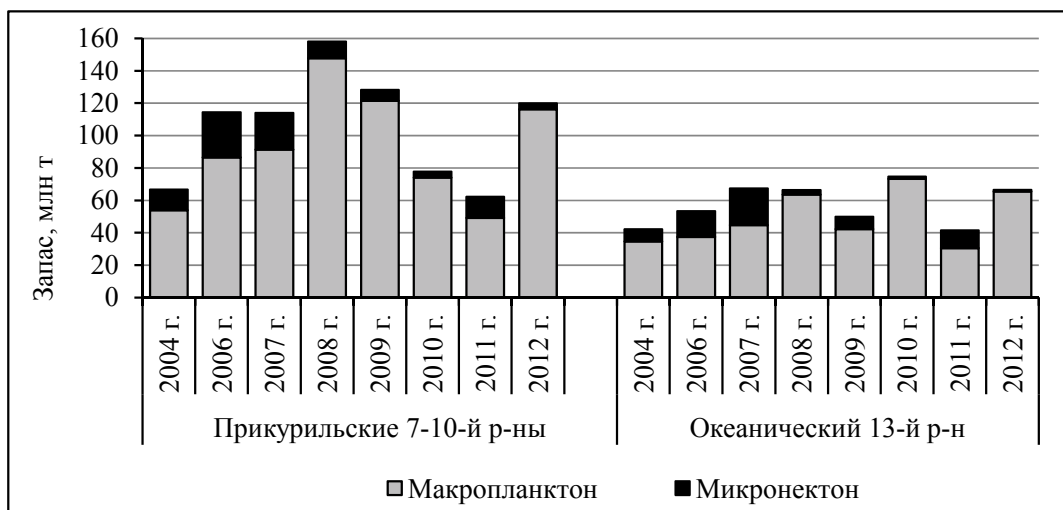


Рис. 6. Запас (млн т) кормовых ресурсов (крупноразмерный планктон и мелкий нектон) в эпипелагиали тихоокеанских прикурильских и океанического районов в летние периоды 2004–2012 гг.

Fig. 6. Forage resources of macroplankton and micronekton in the epipelagic layer (million t) in the summers of 2004–2012, by biostatistical areas

2001) и на некоторых участках возможны перенос и накопление планктона, при этом оценить масштабы этих явлений практически невозможно. Но несмотря на динамику обилия и пространственную неоднородность распределения суммарная биомасса зоопланктона и микронектона в рассматриваемом регионе представляется весьма значительной, изменяясь в летние периоды 2004–2012 гг. в эпипелагиали прикурильских вод от 62 до 158 млн т, а в сопредельных океанических — от 41 до 75 млн т (рис. 6).

Использование кормовой базы, трофические отношения нектона

Обладая высоким запасом кормовых ресурсов, тихоокеанские прикурильские и сопредельные открытые воды в течение летнего и осеннего сезонов являются районом нагула многих видов нектона. В раннелетний период (в июне — начале июля) кроме океанических эпи- и мезопелагических видов рыб и кальмаров (постоянных обита-

телей) значительную долю в потреблении ресурсов имеют горбуша и половозрелая кета, мигрирующие через данный район к местам нереста, а в течение всего летнего периода — нагуливающиеся неполовозрелые лососи. В поздне-летний и осенний периоды прикурильские и открытые воды СЗТО являются районом нагула видов тропическо-субтропического комплекса (сардина, сайра, скумбрия, морской лещ, японский анчоус, вогмеровые и другие рыбы, а также тихоокеанский кальмар). А поздней осенью через тихоокеанские прикурильские воды проходят пути миграций молоди лососей на зимовку в океан.

В летний сезон в рассматриваемые годы биомасса мезопелагических рыб в верхней эпипелагиали исследованных районов изменялась от 376,0 до 1613,0 тыс. т, кальмаров — от 141,0 до 599,0 тыс. т, лососей — от 375,8 до 705,5 тыс. т, а субтропических рыб — от 20,0 до 1388,0 тыс. т (Хоружий, Найденко, наст. том). Численность и биомасса этих групп nekтона, а также их соотношение определяли эффективность использования кормовой базы данного слоя обитания.

В прикурильских 7–10-м районах наибольшее потребление nekтоном зоопланктона и микронектона за летний период наблюдалось в 2004 и 2007 гг. — 6,2 и 6,9 млн т, а наименьшее — в 2010 и 2011 гг. — 1,8 и 2,8 млн т (рис. 7), что было обусловлено главным образом динамикой учтенной в верхней эпипелагиали численности мезопелагических рыб (в частности светлоперого стенобраха *Stenobranchius leucopsarus*, японского нотоскопела *Notoscopelus japonicus* и диафа-тета *Diaphus theta*) и кальмаров. Их совокупная максимальная доля в общем потреблении nekтоном кормовых ресурсов достигала 64 % (2004 г.), а минимальная — 33 % (2012 г.).

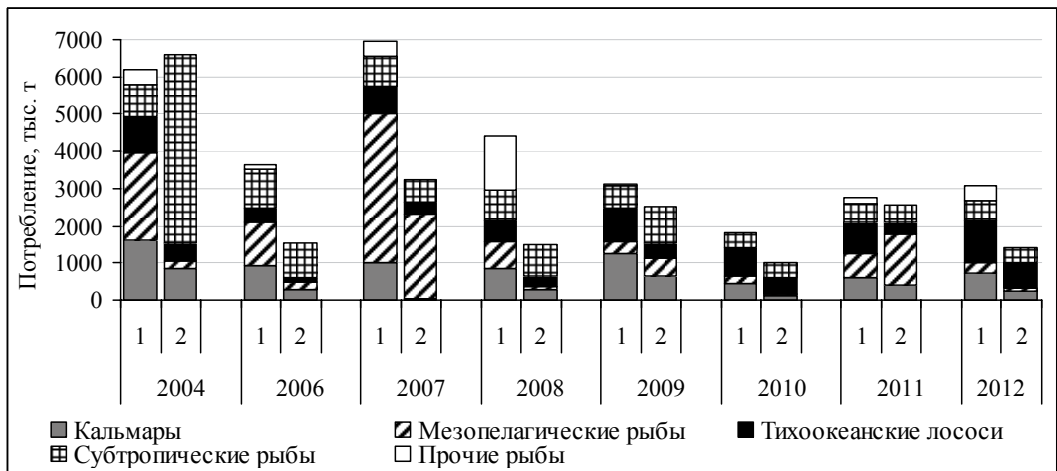


Рис. 7. Сезонное потребление (тыс. т) пищи разными группами nekтона в верхней эпипелагиали тихоокеанских прикурильских (1) и океанического (2) районов в летние периоды в 2004–2012 гг.

Fig 7. Consumption (thousand tons) of forage resources by certain nekton groups in the upper epipelagic layer of the Pacific over the shelf and slope (1) and over the deep waters (2) in the summers 2004–2012

Доля мигрантов (тихоокеанских лососей и эпипелагических рыб тропическо-субтропического комплекса) в общем выедании nekтоном пищи изменялась от 29 % (в 2004 г.) до 65 % (в 2010 г.), в то время как фактические объемы потребленной ими за сезон пищи оставались на уровне 1,2–1,8 млн т (рис. 7). При этом лососями в прикурильских районах более всего пищи выедалось в 2004 и 2012 гг. (978 и 1139 тыс. т) за счет высокой интенсивности их питания (в частности, суточный пищевой рацион горбуши достигал 6,3 % массы тела), а также в нечетные 2007, 2009 и 2011 гг. (соответственно 761, 889 и 835 тыс. т), когда отмечали значительные подходы горбуши сахалино-курильских группировок. В целом среднесезонная для начала 2000-х гг. оценка выедания пищи за летний сезон в 7–10-м районах составила: мезопелагиче-

скими рыбами — 979 тыс. т, кальмарами — 930, лососями — 785 и субтропическими рыбами — 690 тыс. т*, а в целом всем nekтоном — 3747 тыс. т.

В океаническом 13-м районе сезонное выедание пищи зависело в первую очередь от количества подходящих на нагул тропическо-субтропических рыб, в отдельные годы — от биомассы мезопелагических рыб и кальмаров, а также от подходов лососей. Среднемноголетнее потребление ими ресурсов за лето оценено соответственно в 1205, 422, 358 и 385 тыс. т, а nekтоном в целом — 2371 тыс. т. Наибольшее потребление пищи nekтоном (6,6 млн т) отмечено в 2004 г. в основном за счет высокой численности японского анчоуса и сайры, на их долю пришлось 76 %. В остальные годы исследованной доля тропическо-субтропических рыб в общем выедании пищи изменялась от 18 до 61 % (или 982 и 1987 тыс. т) и определялась преимущественно подходами сайры в этот район в летний период. Доля мезопелагических рыб и кальмаров в общем потреблении пищи была ниже, чем в 7–10-м районах, составляя от 16 до 48 %, и только в 2011 г. (при высокой биомассе серебрянки и светлоперого стенобраха) достигала 69 %. Потребление кормовых ресурсов лососями в этом районе за летний сезон изменялось от 138 (2006 г.) до 670 тыс. т (2012 г.).

Из потребляемых кормовых ресурсов основу рациона практически всех видов nekтона (за исключением крупных хищников) составляет зоопланктон, выедание которого в верхней эпипелагиали прикурильских 7–10-го районов за летний сезон в разные годы оценено от 1,5 до 5,3 млн т, а в 13-м районе — от 0,9 до 6,0 млн т (табл. 2). Несмотря на то что в эпипелагиали всех исследуемых районов от 71 до 94 % зоопланктонных ресурсов составляли копеподы и сагитты, их среднемноголетняя доля в общих объемах пищи не превышала 22 %, эти группы потреблялись nekтоном в меньшем количестве, чем эвфаузииды. Так, в прикурильских районах сезонное потребление копепод изменялось от 0,3 (2010 г.) до 1,7 млн т (2007 г.) и было в среднем в 1,7 раза ниже, чем эвфаузиид (табл. 2).

Значительные объемы выедания эвфаузиид (от 0,8 до 3,2 млн т за сезон) в этих районах обеспечивали мезопелагические рыбы (в питании которых, кроме копепод, доля эвфаузиид была также высокой), кальмары, из рыб тропическо-субтропического комплекса — сайра, а также лососи (в годы высокочисленных подходов горбуши, особенно в 2011 и 2012 гг.). Доля перечисленных групп nekтона в общем выедании эвфаузиид достигала 40,3 и 48,5 %. Соответственно основные трофические связи nekтона были направлены на эвфаузиид, а затем на копепод, амфипод и прочие кормовые объекты (рис. 8). Только в 2007 г. (при высокой биомассе мезопелагических рыб, в частности светлоперого стенобраха) и 2008 г. (при обилии копепод и учтенной биомассе минтая 318 тыс. т) веслоногих рачков за летний сезон выедалось почти столько же (1,7 млн т), сколько эвфаузиид (табл. 2). Однако если сравнивать объемы выедания планктона в отдельных районах, то следует отметить, что в приостровных районах потребление копепод в некоторые годы, напротив, превышало выедание эвфаузиид (в частности в 7-м районе в 2004 и 2008–2009 гг., в 9-м — в 2008 и 2012 гг.).

Остальные группы планктона потреблялись nekтоном с меньшей интенсивностью. Амфипод (гипериид) в разные годы выедалось от 259 до 485 тыс. т за сезон, а птеропод — от 107 до 353 тыс. т (табл. 2). Микронектона потребляли от 295 до 855 тыс. т,

* Следует отметить, что в 1980-х гг., когда в прикурильские воды на нагул заходила дальневосточная сардина, этот вид в летне-осенний сезон был основным потребителем зоопланктонных ресурсов. И если в годовом выедании ресурсов доля сардины по данным разных авторов (Иванов, 1998; Чучукало, 2006) оценивалась от 41 до 71 %, то в летне-осенний период она была выше, так как только сардиной за 4 мес в прикурильских водах потреблялось около 2,4 млн т. Но уже в 1990-х гг. после снижения численности сардины общие объемы выедания nekтоном пищи уменьшились в 2–3 раза (Иванов, 1998). Так, в 1995 г. в прикурильских 7–10-м районах сезонное потребление nekтоном кормовых ресурсов составило 2218 тыс. т, из которых на долю субтропических рыб пришлось всего 30 % (но уже за счет сайры и анчоуса), а на долю мезопелагических рыб, лососей и кальмаров — соответственно 22, 11 и 7 % (Найденко, 2008).

Таблица 2

Сезонное потребление nekтоном различных кормовых групп в верхней эпипелагиали тихоокеанских прикурильских (7–10-й) и океанического (13-й) районов в летние периоды 2004–2012 гг., тыс. т

Table 2

Consumption (thousand tons) of forage resources by nekton in the upper epipelagic layer in the summers 2004–2012, by biostatistical areas

Кормовой объект	2004	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012
	7–10-й районы							
Amphipoda	414,6	484,9	453,1	437,6	309,8	258,8	308,8	434,2
Euphausiacea	3151,2	1753,2	1967,3	1565,9	980,1	789,2	1149,0	1204,1
Soropoda	1319,1	661,5	1663,8	1527,7	573,8	282,1	539,6	609,7
Pteropoda	353,0	140,6	246,6	135,8	120,7	118,5	140,4	107,3
Прочий планктон	115,5	73,1	158,4	340,5	298,2	89,6	168,9	166,4
Кальмары	326,1	252,1	255,1	184,6	318,7	137,8	159,8	222,7
Рыбы	528,9	274,8	217,3	226,5	499,2	157,3	293,1	314,5
Весь зоопланктон	5353,5	3113,4	4489,0	4007,6	2282,5	1538,2	2306,6	2521,7
Весь микронектон	855,0	526,9	472,4	411,1	817,9	295,1	452,9	537,2
Всего	6208,4	3640,3	4961,3	4418,8	3100,4	1833,3	2759,5	3059,0
<i>Доля зоопланктона, %</i>	86,2	85,5	90,5	90,7	73,6	83,9	83,6	82,4
<i>Доля микронектона, %</i>	13,8	14,5	9,5	9,3	26,4	16,1	16,4	17,6
13-й район								
Amphipoda	718,0	410,7	292,8	369,6	356,8	204,8	250,6	334,7
Euphausiacea	2771,6	608,9	705,4	584,2	1057,5	320,2	479,3	364,9
Soropoda	1814,7	237,5	663,4	115,0	490,5	204,9	1304,1	161,8
Pteropoda	594,0	7,8	44,3	53,3	46,7	42,0	51,7	57,3
Прочий планктон	110,3	65,3	73,1	100,4	107,0	85,5	208,7	329,5
Кальмары	100,6	112,8	35,1	109,7	340,6	85,7	114,5	55,1
Рыбы	473,2	107,2	60,4	148,8	97,7	73,4	159,5	99,6
Весь зоопланктон	6008,5	1330,1	1777,7	1222,5	2058,5	857,3	2294,4	1248,2
Весь микронектон	573,8	219,9	95,5	258,5	438,3	159,1	274,0	154,7
Всего	6582,4	1550,0	1873,2	1481,0	2496,8	1016,4	2568,4	1402,9
<i>Доля зоопланктона, %</i>	91,3	85,8	94,9	82,5	82,4	84,3	89,3	89,0
<i>Доля микронектона, %</i>	8,7	14,2	5,1	17,5	17,6	15,7	10,7	11,0

при этом в 2008 г., когда в прикурильских водах за весь период исследований отмечали самый высокий запас зоопланктона (см. рис. 2), а обилие его потребителей было на среднем уровне, доля потребляемого микронектона была самой низкой — 9 % от всей потребленной пищи. В 2006 г., когда биомасса микронектона за рассматриваемый ряд лет была наибольшей и составляла 280 мг/м³, его доля в общем потреблении пищи была на среднем уровне — 14,5 %, а в 2009 г. при биомассе микронектона всего 60 мг/м³ — достигала 26,4 % за счет потребления кальмарами, повышенную биомассу которых отмечали в 2009 г. во всех прикурильских районах.

В 13-м районе, так же как и в прикурильских водах, из зоопланктонных ресурсов более всего потреблялось эвфаузиид, несмотря на то что их запас и доля в планктоне были ниже, чем в прикурильских 7–10-м районах. Так, в 2004 г. их выедание достигло 2,8 млн т за сезон, главным образом за счет потребления их тропическо-субтропическими рыбами. И только в 2011 г. (за счет массовых потребителей, таких как серебрянка и светлоперый стенобрах) выедание копепод превысило потребление эвфаузиид в 2,7 раза (рис. 9). Микронектона в данном районе потреблялось вдвое меньше, чем в прикурильских водах (табл. 2), что, вероятно, было обусловлено более низкими биомассами мезопелагических рыб и кальмаров в океанических водах.

Таким образом, кормовая база эпипелагиали исследуемого региона используется в течение летнего периода в различной степени в зависимости от состава nekтонных сообществ, что, наряду с составом и запасом пищевых ресурсов, определяет основные трофические отношения nekтона.

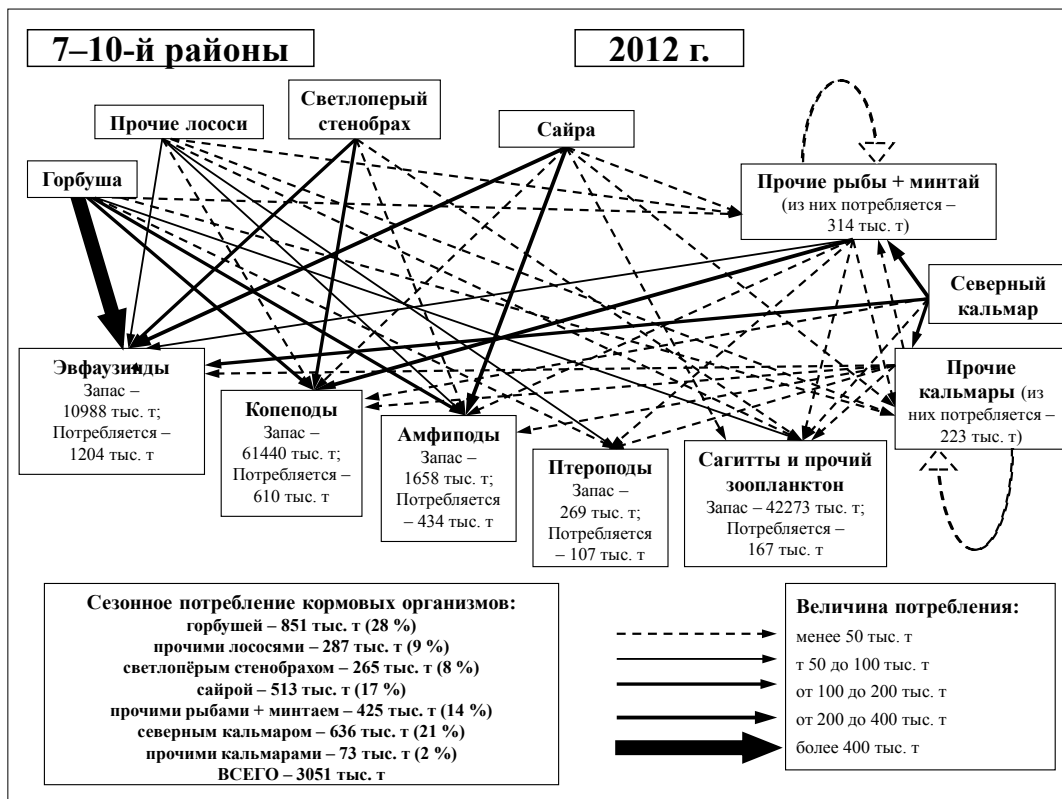
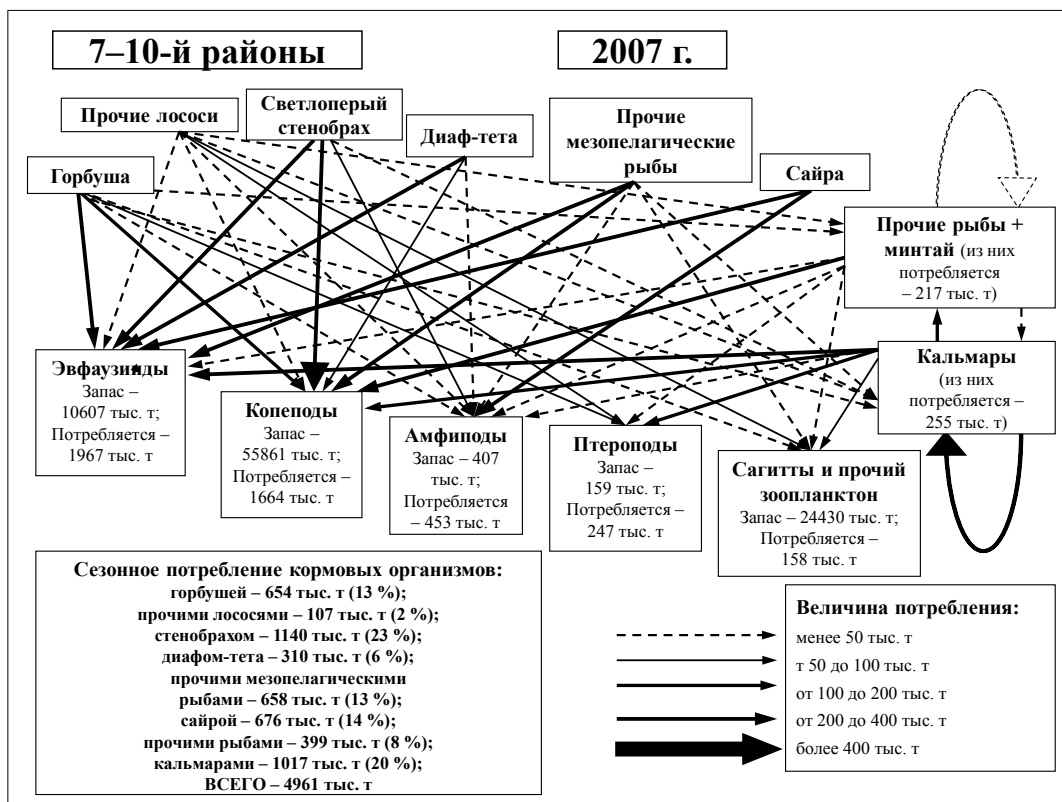


Рис. 8. Схема основных трофических отношений нектона и планктона в верхней эпипелагиали 7–10-го прикурильских районов в летние периоды в 2007 и 2012 гг.

Fig. 8. Scheme of the basic trophic relationships of nekton and plankton in the upper epipelagic layer over the shelf and slope at Kuril Islands in the summers of 2007 and 2012

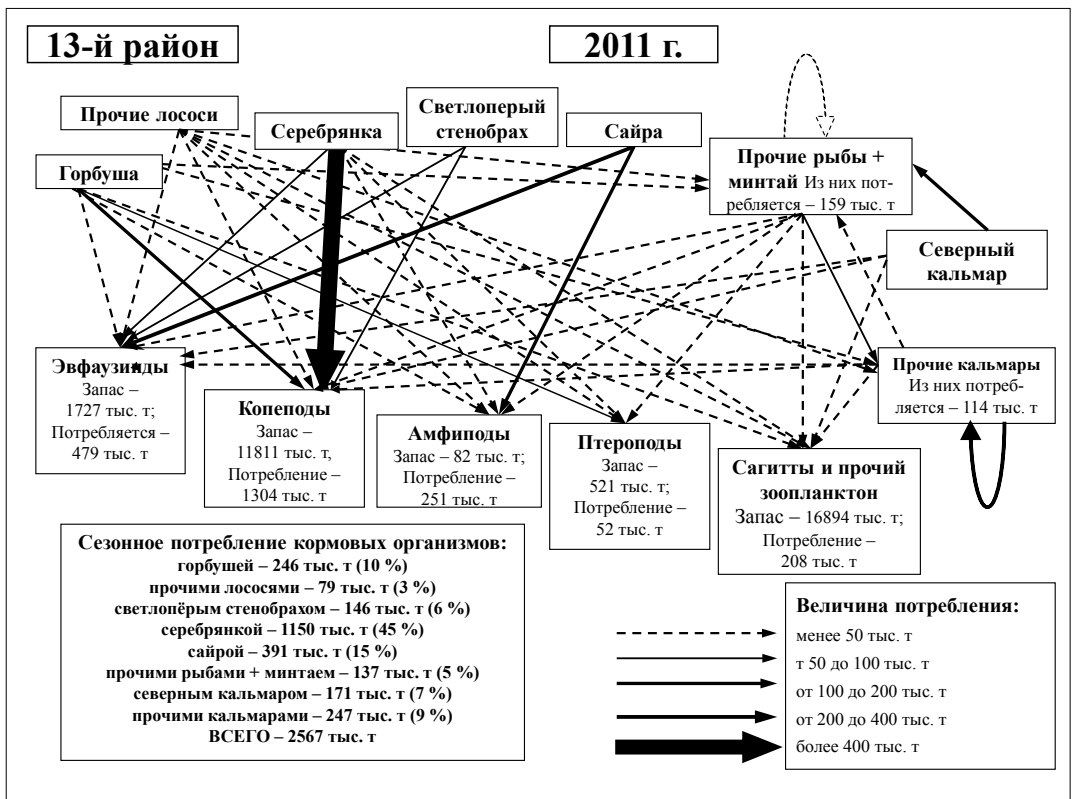
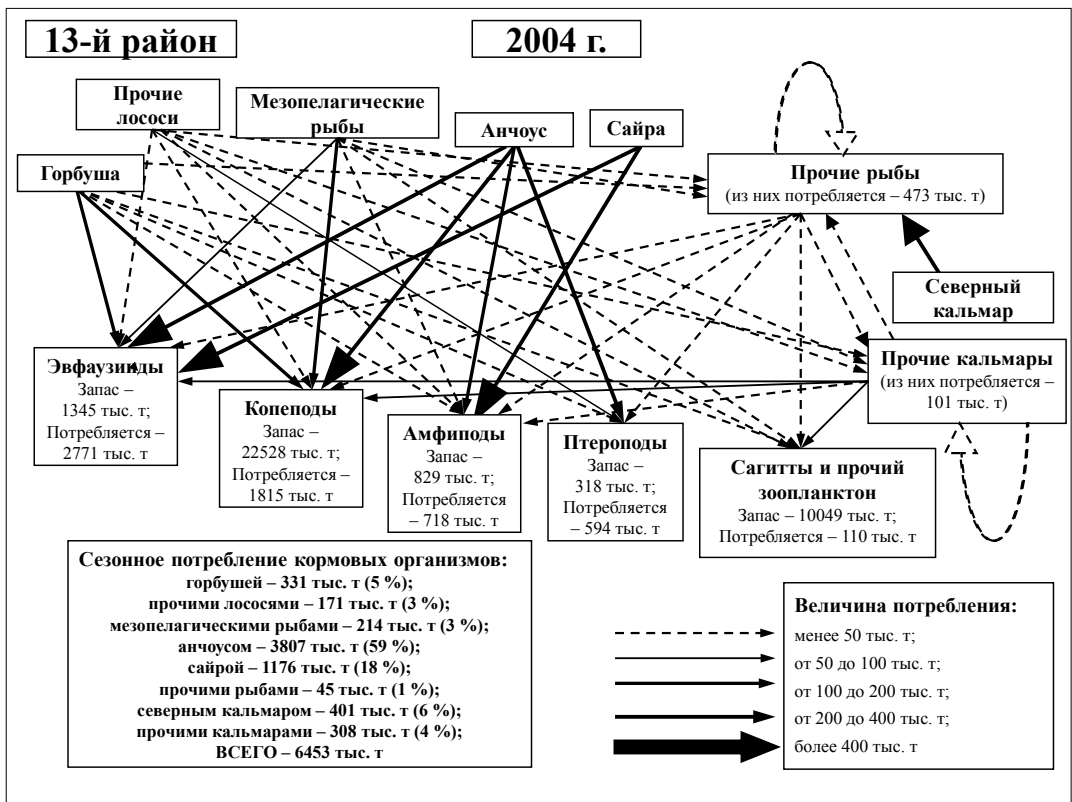


Рис. 9. Схема основных трофических отношений нектона и планктона в верхней эпипелагиали 13-го района в летние периоды в 2004 и 2011 гг.

Fig. 9. Scheme of the basic trophic relationships of nekton and plankton in the upper epipelagic layer over the deep-waters at Kuril Islands in the summers of 2004 and 2011

Пищевая обеспеченность nekтона

Наиболее показательной величиной, определяющей пищевую обеспеченность nekтона, а также вероятность возникновения конкурентных отношений, является соотношение между потребленной и имеющейся в водоеме пищей*. Отношение потребляемой за летний сезон пищи к ее запасу, включающему весь зоопланктон (учтенный в слое пелагиали 0–200 м) и микронектон (учтенный в слое 0–50 м), в прикурильских районах изменялось от 1 : 44 до 1 : 10, а в океаническом районе — от 1 : 75 до 1 : 6. Соотношение потребляемого макрозоопланктона и его валового запаса изменялось в пределах от 1 : 90 до 1 : 5 в прикурильских водах и от 1 : 60 до 1 : 5 в океанических (рис. 10).

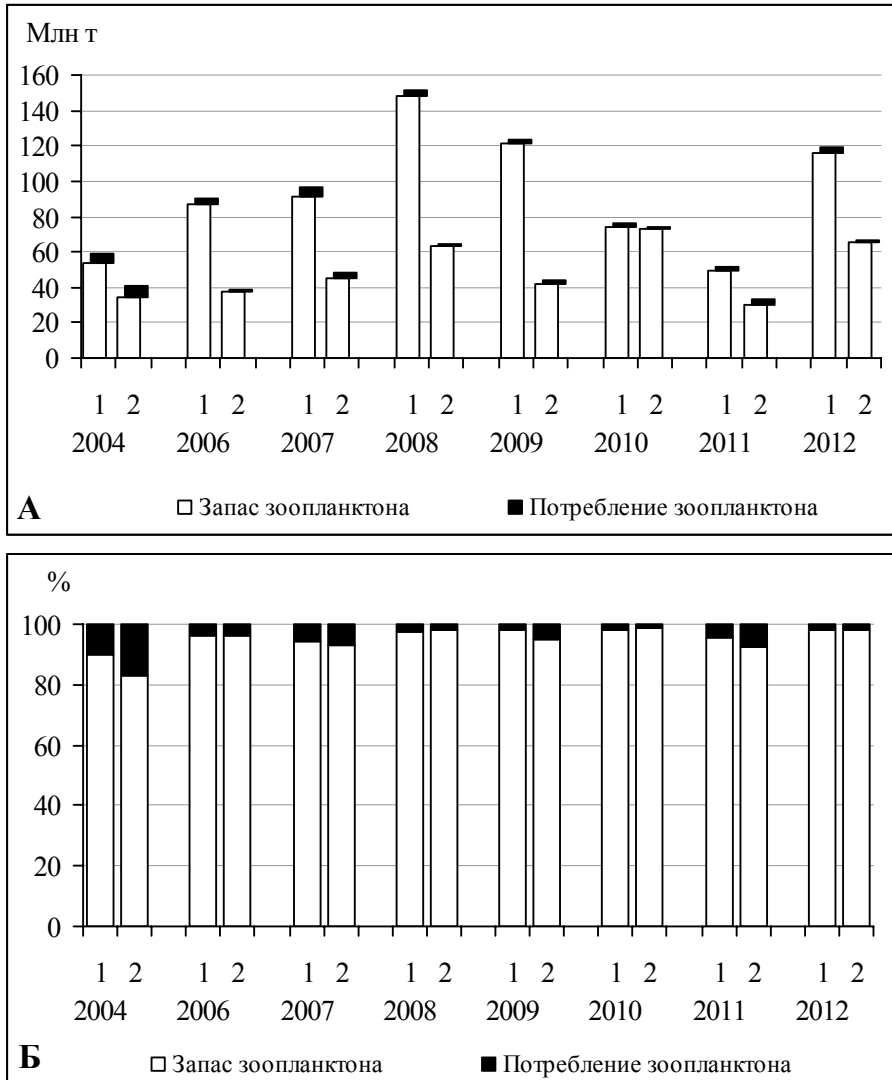


Рис. 10. Соотношение запаса (А — млн т, Б — %) макрозоопланктона и его потребления за сезон в верхней эпипелагиали тихоокеанских прикурильских (1) и океанического (2) районов в летние периоды 2004–2012 гг.

Fig. 10. Zooplankton stock and its consumption by nekton, million t (А) and percentage of the consumption (Б) in the upper epipelagic layer of Pacific over the shelf and slope (1) and over the deep waters (2) in the summers 2004–2012

* Суточное потребление nekтоном пищи, отнесенное к ее запасу (учитывающему выедание пищи nekтонными и планктонными хищниками на момент проведения исследований), отражает реальное соотношение кормовых ресурсов и величину их использования. Сезонное потребление nekтоном пищи, отнесенное к ее запасу, отражает масштабы использования кормовой базы в целом за сезон.

Наибольший пресс на кормовые ресурсы прикурильских районов отмечали в 2004 г. (при низком обилии зоопланктона и высоком обилии его потребителей), в 2007 и 2011 гг. (при высокой биомассе нектона), а в океаническом районе, кроме этих лет, и в 2009 г. (также при высоком обилии потребителей). Следует отметить, что в 2004 г., когда во всех районах наблюдали низкую биомассу планктона, в том числе и копепод, почти 50 % пищевых потребностей нектона обеспечивали ресурсы эвфаузиид. При этом в 13-м океаническом районе выедание этой группы планктона за сезон превысило рассчитанную величину ее запаса. Отрицательные величины в этом районе получены и для 2006 и 2009 гг. Но необходимо учесть, что, во-первых, в расчетах использовалась биомасса планктона без продукции за летний сезон (а выедание планктона оценивалось в целом за сезон), во-вторых, эвфаузииды совершают значительные миграции по вертикали, и соответственно в слое 0–200 м сосредоточен не весь их запас, и в-третьих, их биомасса, возможно, была недоучтена вследствие слабой уловистости орудий лова, что и сказалось на итоговых цифрах запаса. В остальные годы исследований запасы эвфаузиид превышали их выедание (при различных соотношениях в 1,6–14,4 раза), но не так значительно, как в ситуации с копеподами (рис. 11, табл. 3). Но и для копепод, несмотря на их высокое обилие и меньшее, по сравнению с эвфаузидами, выедание, данное соотношение (запас/потребление) было также пониженным в 2004, 2007, 2009 и 2011 гг.

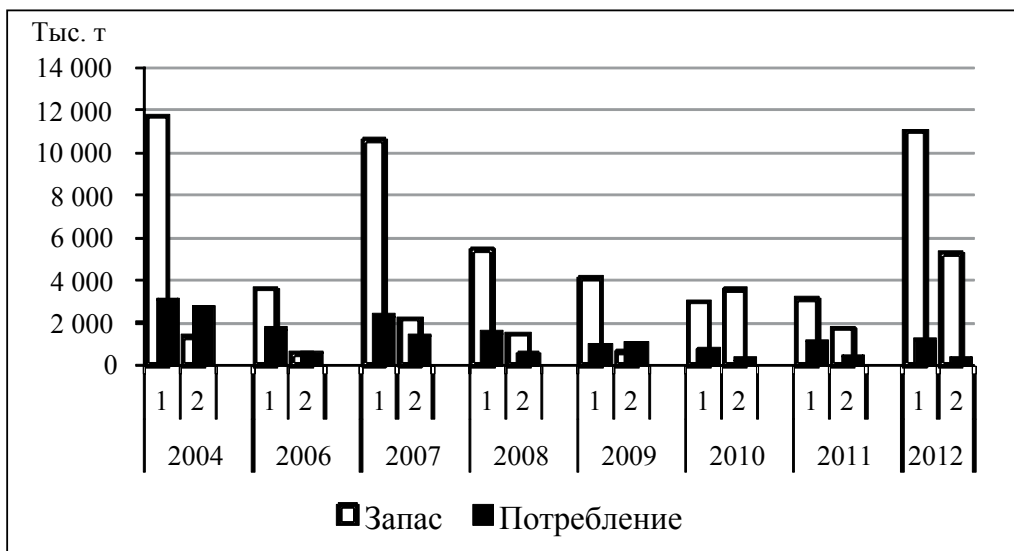


Рис. 11. Соотношение запаса эвфаузиид (в слое 0–200 м) и их потребления за сезон (в слое 0–50 м) в тихоокеанских прикурильских (1) и океаническом (2) районах в летние периоды 2004–2012 гг.

Fig. 11. Ratio of euphausiids stock in the layer 0–200 m and its consumption by nekton in the layer 0–50 m of the Pacific over the shelf and slope (1) and over the deep waters (2) in the summers 2004–2012

Что касается амфипод, то рассчитанные объемы выедания этой группы планктона чаще всего превышали их запасы (рис. 12). Так же как и эвфаузииды, эта группа планктона для многих рыб и кальмаров является «излюбленной пищей» и, действительно, интенсивно выедается. Но полученное соотношение обусловлено в большей степени недоучетом гипериид за счет того, что они образуют плотные и узкие по вертикали скопления в приповерхностных слоях эпипелагиали и к тому же распределены пространственно неоднородно (Чебанов, 1965; Чучукало и др., 1999).

Таким образом, пониженные величины соотношения запаса зоопланктона и его потребления в прикурильских районах отмечали в 2004, 2007 и 2011 гг. (10,7–23,7), а в океаническом районе — и в 2009 г. (6,4–22,0), в то время как средние и повышенные показатели составляли 29,9–57,8 в прикурильских водах и 29,2–88,1 в океанических (табл. 3). Как уже отмечалось выше, именно в эти годы была более низкой плотность зоопланктона (за исключением 2007 г., когда обилие планктона во всех районах было

Таблица 3

Показатели пищевой обеспеченности нектона в верхней эпипелагиали тихоокеанских прикурильских (7–10-й) и океанического (13-й) районов в летние периоды 2004–2012 гг.

Table 3

Indicators of food supply for nekton in the upper epipelagic layer in the summers 2004–2012, by biostatistical areas

Показатель	2004 г.	2006 г.	2007 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2011 г.	2012 г.
	7–10-й районы							
Плотность зоопланктона, т/км ²	116	167	167	288	241	139	101	216
Плотность нектона, т/км ²	4,6	2,7	4,5	2,8	2,1	1,6	2,1	1,6
Зоопланктон/нектон	25	62	37	103	115	87	48	135
Запас зоопланктона/его потребление	10,7	29,9	18,2	39,4	57,8	50,1	23,7	47,5
Запас копепод/потребление копепод	22,2	81,0	32,2	59,5	143,4	162,0	37,6	100,8
Запас эвфаузиид/потребление эвфаузиид	3,7	2,1	4,5	3,5	4,2	3,8	2,7	9,1
Запас амфипод /потребление амфипод	1,7	0,9	0,9	3,1	1,0	2,2	0,9	3,8
Потребление кормовых ресурсов на единицу нектона	2,7	2,4	2,8	2,9	2,7	2,1	2,4	3,4
Доля «излюбленной» пищи в рационе лососей, %	77,0	69,0	62,0	69,0	42,0	64,0	71,0	76,0
Доля микронектона в рационе лососей, %	10,6	6,0	6,0	7,9	4,2	8,9	8,1	4,9
Интенсивность питания горбуши размером 40–50 см, ИНЖ, ‰	71–79	44–64	84–182	82–183	71–125	78–141	139–143	95–134
Интенсивность питания кеты размером 40–50 см, ИНЖ, ‰	69–72	34–47	67–94	74–100	39–104	40–77	84–108	91–117
13-й район								
Плотность зоопланктона, т/км ²	121	192	198	230	143	159	125	191
Плотность нектона, т/км ²	6,2	1,6	4,9	1,1	3,3	0,8	3,4	1,3
Зоопланктон/нектон	19	120	40	209	43	199	37	147
Запас зоопланктона/его потребление	6,4	29,2	14,7	53,7	22,0	88,1	14,2	53,5
Запас копепод/потребление копепод	12,4	126,4	51,5	437,9	53,8	249,5	9,1	222,2
Запас эвфаузиид/потребление эвфаузиид	0,5	0,9	1,6	2,5	0,6	10,1	3,6	14,4
Запас амфипод /потребление амфипод	1,2	0,2	0,7	0,4	0,4	0,7	0,3	3,0
Потребление кормовых ресурсов на единицу нектона	3,3	4,6	2,8	4,9	2,4	2,6	2,9	3,1
Доля «излюбленной» пищи в рационе лососей, %	57,0	15,0	33,0	49,0	47,0	41,0	41,0	48,0
Доля микронектона в рационе лососей, %	9,7	4,6	4,6	7,5	5,8	6,6	6,5	10,4
Интенсивность питания горбуши размером 40–50 см, ИНЖ, ‰	106	48	58	101	74	60	86	99
Интенсивность питания кеты размером 40–50 см, ИНЖ, ‰	58	29	57	100	46	54	99	66

Примечание. Цветом выделены наиболее низкие показатели пищевой обеспеченности.

на среднем уровне), а плотность нектона в верхней эпипелагиали была, напротив, высокой (в 2011 г. — средняя). Соответственно и наглядный показатель пищевой обеспеченности — соотношение запаса планктона и биомассы нектона — в эти годы также был более низким. Так, в прикурильских районах в 2004, 2007 и 2011 гг. он составлял 25–48, а в остальные годы изменялся от 62 до 135. В океаническом районе в 2004, 2007, 2009 и 2011 гг. он не превышал 19–43, достигая в другие годы 117–217 (табл. 3, рис. 13).

Из изложенного выше можно констатировать, что при разном соотношении обилия кормовой базы и ее потребителей наиболее благоприятные условия нагула для нектонных видов в прикурильских районах складывались в 2008–2009, 2010 и 2012 гг., а в океаническом районе — в 2008, 2010 и 2012 гг. (табл. 3). В 2004, 2007 и 2011 гг. (а в океанических водах и в 2009 г.) показатели пищевой обеспеченности были пониженными. Однако заметных изменений в эти годы в составе пищи и интенсивности питания нектона отмечено не было. В частности, у горбуши и кеты повышенные индексы наполнения желудка отмечались в годы как с благоприятными, так и с менее благоприятными условиями нагула (табл. 3). Доля «излюбленной» пищи

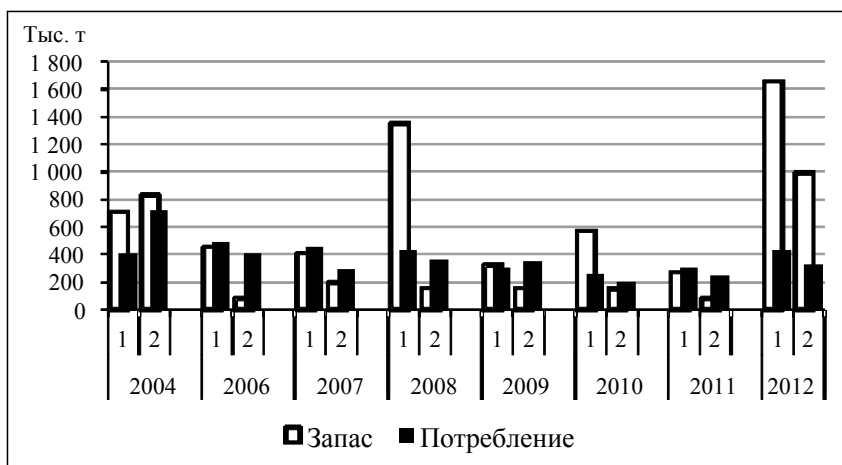


Рис. 12. Соотношение запаса амфипод (в слое 0–200 м) и их потребления за сезон (в слое 0–50 м) в тихоокеанских прикурильских (1) и океаническом (2) районах в летние периоды 2004–2012 гг.

Fig. 12. Ratio of hyperiids stock in the layer 0–200 m and its consumption by nekton in the layer 0–50 m of the Pacific over the shelf and slope (1) and over the deep waters (2) in the summers 2004–2012

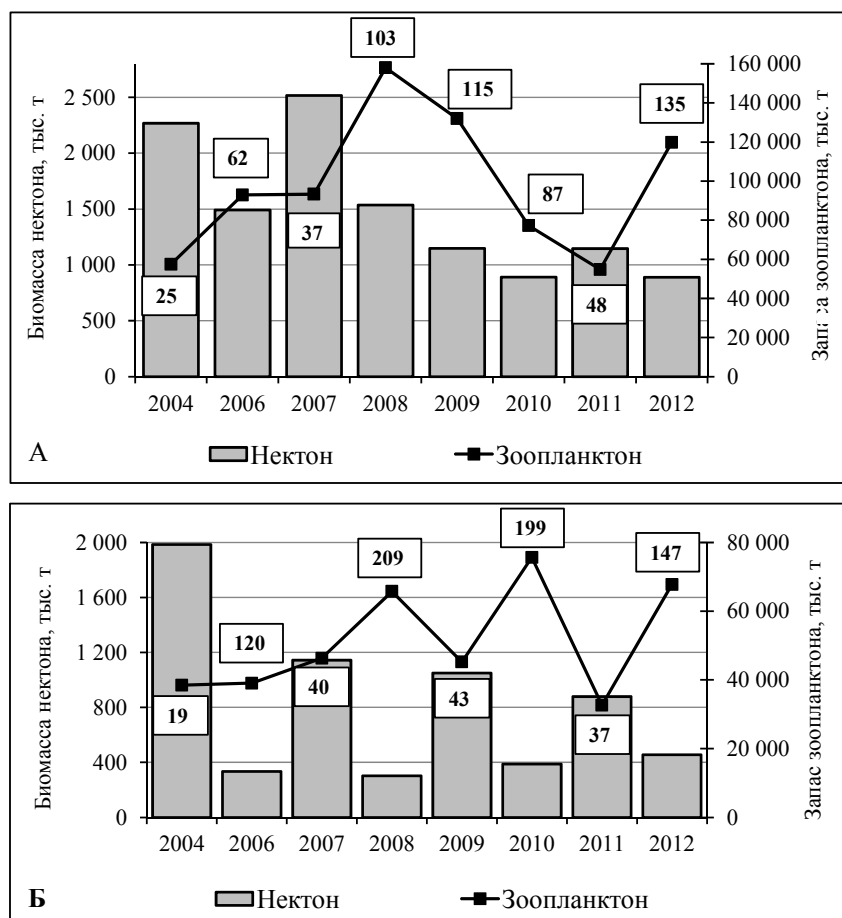


Рис. 13. Соотношение запаса зоопланктона (в слое 0–200 м) и биомассы нектона (в слое 0–50 м) в тихоокеанских прикурильских (А) и океаническом (Б) районах в летние периоды 2004–2012 гг. Цифры – показатель пищевой обеспеченности (зоопланктон/нектон)

Fig. 13. Ratio of total zooplankton stock in the layer 0–200 m and nekton biomasses in the layer 0–50 m of the Pacific over the shelf and slope (A) and over the deep waters (B) in the summers 2004–2012. Numbers in rectangles are values of the food supply characteristic (zooplankton/nekton)

в рационе нектона оставалась почти на одном уровне, а наблюдаемые в некоторых случаях изменения состава рациона чаще всего были связаны с динамикой биомассы доминирующих видов планктона, формирующих кормовую базу. Например, в прикурильских районах в 2009 г. потребление лососями предпочитаемых кормовых объектов (таких как эвфаузииды, амфиподы и птероподы) снизилось до 42 % (в то время как в другие годы оно составляло 64–77 %; табл. 3), но это, скорее всего, было обусловлено высокой биомассой копепод и соответственно доминированием их в рационах рыб. В океаническом районе самую низкую (15 %) долю «излюбленной» пищи в рационе лососей отмечали в 2006 г., что можно объяснить пониженной биомассой эвфаузиид, амфипод и птеропод. Следует отметить, что в этом районе их доля в питании нектона была обычно ниже, чем в прикурильских водах. В то же время повышенную долю эвфаузиид в рационе лососей в прикурильских водах отмечали равно как при благоприятных условиях в 2012 г., так и при менее благоприятных в 2011 г. (рис. 14).

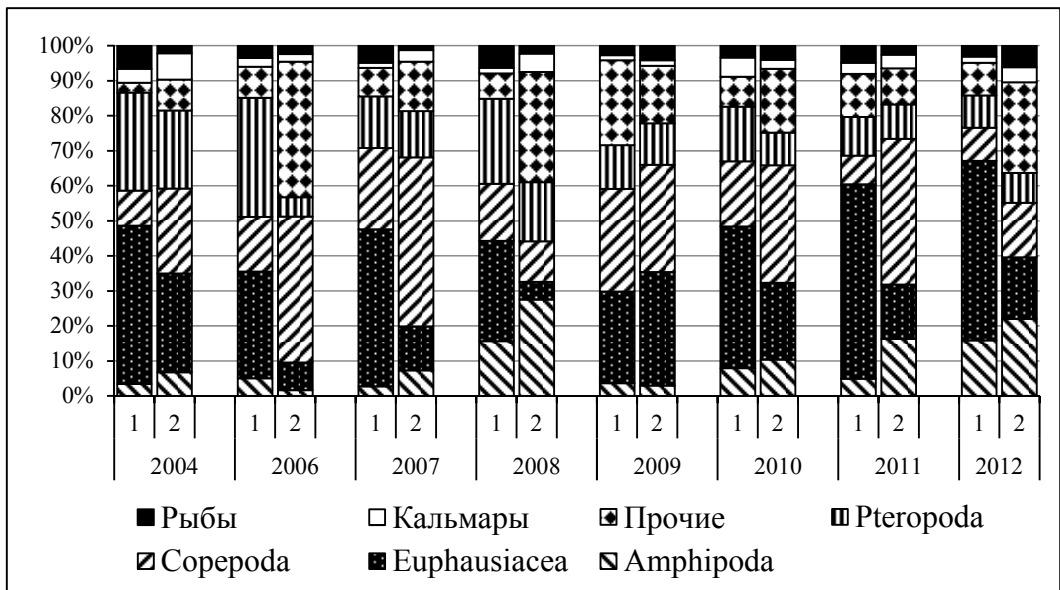


Рис. 14. Состав рациона тихоокеанских лососей в верхней эпипелагиали тихоокеанских прикурильских (1) и океанического (2) районов в летние периоды 2004–2012 гг.

Fig. 14. Diet of pacific salmon in the upper epipelagic layer of the Pacific over the shelf and slope (1) and over the deep waters (2) in the summers 2004–2012

Что касается микронектонной составляющей, то она в рационе рыб и кальмаров изменялась в зависимости от обилия микронектона в районах нагула. Когда в 2006–2007 гг. во всех районах отмечали повышенную биомассу мелких рыб и молоди кальмаров, их доля в рационе многих нектонных видов (в частности в 2007 г. в прикурильских водах) повысилась, в то же время в питании лососей она осталась на невысоком уровне.

Все эти факты свидетельствуют о том, что в разные годы при различных ситуациях запасы кормовых ресурсов, сосредоточенных в верхних слоях эпипелагиали (в том числе и тех, что являются первостепенной и предпочитаемой пищей), вполне покрывали потребности нектона, и обитающего в этих слоях, и поднимающегося в темное время суток из нижележащих слоев. При таких условиях отмечаемое в некоторые годы снижение показателей пищевой обеспеченности вряд ли указывает на дефицит пищи. Кроме этого, следует учесть, что район исследований для большинства нектонных видов, во-первых, является транзитным, во-вторых, на столь обширной акватории концентрация пищевых ресурсов неодинакова, что дает нектонным видам возможность маневрирования в поисках наиболее благоприятных кормовых условий. Пищевые условия тихоокеанских лососей на каждом этапе жизненного цикла, от ската до

подходов к районам нереста, безусловно, в большей или меньшей степени влияют на их рост и созревание. Но чтобы определить (в частности для горбуши), в какой степени и на каком именно этапе это происходит, необходимо проследить условия в районах их обитания в течение всего года.

Подводя итог вышесказанному, нельзя не заметить, что при анализе трофических отношений и оценке пищевой обеспеченности населения верхней эпипелагиали исследуемого региона не были рассмотрены трофические отношения между элементами первых трех трофических уровней, а также роль простейших и бактерий в питании планктона (показано на примере 2012 г. на рис. 15). Но в настоящее время данных о составе рационов планктона в дальневосточных морях нет, что делает невозможным количественно оценить его значение в функционировании эпипелагических сообществ. Эти вопросы должны иметь приоритетное направление в планировании дальнейших трофологических экосистемных исследований.

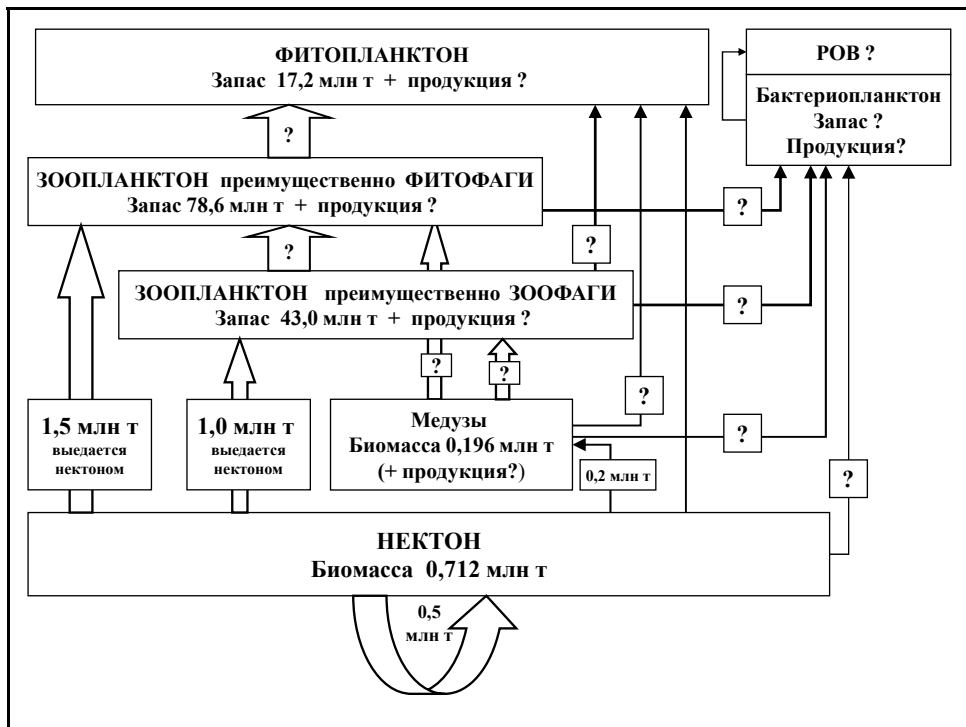


Рис. 15. Схема потоков вещества в верхней эпипелагиали тихоокеанских прикурильских районов за летний сезон 2012 г.

Fig. 15. Scheme of energy flows in the upper epipelagic layers in the summer 2012, by biostatistical areas

Заклучение

Анализ данных о состоянии кормовой базы, обилии нектона и его питании, а также полученные величины соотношения запасов пищевых ресурсов и объемов их потребления показали, что в летние периоды начала 2000-х гг. в верхней эпипелагиали тихоокеанских прикурильских и открытых сопредельных вод значительного пресса на кормовые ресурсы со стороны нектонных потребителей не наблюдалось. Наиболее благоприятные условия нагула для нектонных видов складывались в 2008–2009, 2010 и 2012 гг., по сравнению с которыми в 2004, 2007 и 2011 гг. (а в океанических водах и в 2009 г.) показатели пищевой обеспеченности были пониженными. Однако в годы с менее благоприятными условиями нагула никаких резких и устойчивых изменений в составе рационов и интенсивности питания нектона, которые впоследствии могли бы сказаться на темпе роста или созревании различных видов (в частности тихоокеанских

лососей), отмечено не было. Суммарный валовый запас кормового зоопланктона и микронектона полностью обеспечивал пищевые потребности пелагического нектона, что свидетельствует о значительной экологической емкости верхней эпипелагиали исследуемого региона как для постоянных, так и для временных ее обитателей.

Авторы выражают искреннюю признательность сотрудникам лаборатории гидробиологии ТИНРО-центра К.М. Горбатенко, А.Е. Лаженцеву, К.В. Радченко, Р.Г. Овсянникову, Р.П. Гришану и др., участвовавшим в сборе и обработке гидробиологических и трофологических данных.

Список литературы

- Беляев В.А.** Экосистема зоны течения Куроисио и ее динамика : монография. — Хабаровск : Хабар. кн. изд-во, 2003. — 382 с.
- 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.
- Волвенко И.В.** Проблемы количественной оценки обилия рыб по данным траловых съемок // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 124. — С. 473–500.
- Волков А.Ф.** Методика сбора и обработки планктона и проб по питанию нектона (пошаговая инструкция) // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 154. — С. 405–416.
- Волков А.Ф.** О методике взятия проб зоопланктона // Изв. ТИНРО. — 1996а. — Т. 119. — С. 306–311.
- Волков А.Ф.** Зоопланктон эпипелагиали дальневосточных морей: состав сообществ, межгодовая динамика, значение в питании нектона : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток, 1996б. — 70 с.
- Горбатенко К.М.** Сезонные аспекты вертикального распределения зоопланктона в Охотском море // Изв. ТИНРО. — 1996. — Т. 119. — С. 88–119.
- Дулупова Е.П.** Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2002. — 273 с.
- Заволокин А.В., Лаженцев А.Е., Косенок Н.С., Дегтярева В.А.** К методике анализа питания рыб по пробам из траловых уловов // Бюл. № 7 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2012. — С. 108–114.
- Иванов О.А.** Эпипелагическое сообщество рыб и головоногих моллюсков прикурильских вод Тихого океана в 1986–1995 гг. // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 124. — С. 3–54.
- Найденко С.В.** Роль тихоокеанских лососей в трофической структуре эпипелагиали прикурильских вод северо-западной части Тихого океана в летний период // Тез. докл. науч. конф., посвящ. 70-летию С.М. Коновалова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — С. 393–395.
- Найденко С.В.** Трофическая структура нектона эпипелагиали южнокурильского района в летний период в первой половине 1990-х годов // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 130. — С. 618–652.
- Радченко В.И.** Динамика численности горбуши в бассейне Охотского моря в 1990-е гг. // Биол. моря. — 2001. — № 2. — С. 91–101.
- Радченко В.И., Лобода С.В., Фигуркин А.Л. и др.** Условия среды, состав планктона и нектона эпипелагиали северо-западной части Тихого океана летом 2009 г. — года рекордных подходов горбуши и кеты // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 160. — С. 3–23.
- Руководство по изучению питания рыб** / А.Ф. Волков, В.И. Чучукало. — Владивосток : ТИНРО, 1986. — 32 с.
- Старовойтов А.Н.** Биологические показатели, численность и распределение кеты в Сахалино-Курильском регионе во время морских анадромных миграций // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 124. — С. 444–455.
- Филатов В.Н.** Состояние и перспективы промысла тихоокеанской сайры в начале 2000-х гг. // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 149. — С. 173–190.
- Хоружий А.А., Найденко С.В.** Видовая структура и межгодовая динамика биомассы нектона в верхней эпипелагиали прикурильских вод Тихого океана в летние периоды 2000-х гг. // Наст. том.
- Чебанов С.М.** Распределение гиперидов в приповерхностном слое южной части Берингова моря и прилегающих районах Тихого океана // Тр. ВНИРО. Т. 58 — Изв. ТИНРО. Т. 53. — 1965. — С. 85–90.
- Чучукало В.И.** Питание и пищевые отношения нектона и нектобентоса в дальневосточных морях : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 484 с.

Чучукало В.И., Напазаков В.В., Борисов Б.М., Самко Е.В. Сезонное распределение и некоторые черты биологии массовых видов гипериид пелагиали Охотского моря и прилежащих вод Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 1999. — Т. 126. — С. 529–551.

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

Шунтов В.П., Волков А.Ф., Ефимкин А.Я. Состав и современное состояние сообществ рыб пелагиали тихоокеанских вод Камчатки и Курильских островов // Биол. моря. — 1988. — № 4. — С. 54–62.

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., Горбатенко К.М., Надточий В.В. и др. Современное состояние эпипелагических сообществ сахалино-курильского региона // Биол. моря. — 1998. — Т. 24, № 3. — С. 161–168.

Шунтов В.П., Лапко В.В., Надточий В.В., Самко Е.В. Межгодовые изменения в ихтиоценах верхней эпипелагиали сахалино-курильского региона // Вопр. ихтиол. — 1994. — Т. 34, № 5. — С. 649–656.

Шунтов В.П., Радченко В.И., Чучукало В.И. и др. Состав планктонных и нектонных сообществ верхней эпипелагиали сахалино-курильского региона в период анадромных миграций лососей // Биол. моря. — 1993. — № 4. — С. 32–43.

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.

Kosaka S. Relation of the migration of Pacific saira to oceanic fronts in the northwestern Pacific Ocean // Int. North Pac. Fish. Com. Bull. — 1986. — № 47. — P. 229–247.

Naydenko S.V. Feeding habits of the Pacific salmon, their trophic status and role in North Pacific marine ecosystem // Salmon: Biology, Nutrition and Consumption. Series: Fish, Fishing and Fisheries / eds : Patrizio Lacopo and Marco Riemma. Chapter 2. — Binding : ebook Pub. Date, 2010. — P. 61–111.

Поступила в редакцию 20.12.13 г.