

УДК 595.135(265.53)

А.Ф. Волков*

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

КАЧЕСТВЕННЫЕ И КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ АСПЕКТЫ БИОЛОГИИ *SAGITTA ELEGANS* ОХОТСКОГО МОРЯ

Приведены материалы по численности и биомассе размерных классов *Sagitta elegans*, массового вида планктона Охотского моря, основанные на планктонных съемках ТИНРО-центра 1984–2017 гг. По среднемноголетним данным нерест *S. elegans* в Охотском море наблюдается в течение всего года, но с разной интенсивностью и в различных районах. Зимой и весной плотные концентрации ранней молодежи (< 6 мм) сагитт наблюдаются вдоль всей восточной периферии моря, летом — и по западной периферии, осенью распределение более равномерное. Среднегодовая доля модальных групп 15–20 и 20–25 мм составляет примерно 58 % по численности и около 70 % по биомассе, ювенильных < 6 мм — соответственно 13,9 и 0,3 %, 6–10 мм — 10,0 и 1,9 %, молодежи 10–15 мм — 8,1 и 3,3 %. Количество *S. elegans* всех размерных групп в эпипелагиали различных батиметрических зон Охотского моря снижается по мере увеличения глубины начиная с 30–50 м от 82 до 8 экз./м³ по численности и от 942 до 159 мг/м³ по биомассе, при этом по мере увеличения глубины батиметрических зон значения численности и биомассы уменьшаются наиболее сильно у самых мелких особей. По мере подрастания до 20–25 мм снижение прекращается, а с 25 мм наблюдается увеличение биомассы и численности. Биомасса сагитт в эпипелагиали в слое 0–200 м составляет только 20 %, а остальная часть обитает в слое 200–1000 м. Максимальные размеры пищевых объектов *S. elegans* определяются шириной ее рта, этому условию и должны соответствовать организмы, составляющие ее кормовую базу, для чего приведена таблица с шириной тела копепоидов массовых видов и горизонтальное распределение мелких, средних и крупных копепод, которые составляют основу пищи сагитт. Концентрации объектов, служащих основной пищей сагиттам длиной до 25 мм (яиц, науплиев, мелких и среднеразмерных копепод), приурочены к прибрежным и надшельфовым водам, а пищу самых крупных могут составлять копеподы крупной фракции длиной до 5 мм, наибольшие биомасса и численность которых приурочены к глубоководным участкам моря.

Ключевые слова: Охотское море, *Sagitta elegans*, сагитты, сезоны, распределение, нерест, молодежь, копеподы.

DOI: 10.26428/1606-9919-2018-194-113-129.

Volkov A.F. Qualitative and quantitative aspects of *Sagitta elegans* biology in the Okhotsk Sea // Izv. TINRO. — 2018. — Vol. 194. — P. 113–129.

Data on abundance and biomass of mass arrowworm *Sagitta elegans* in the Okhotsk Sea are presented, by size classes, on the base of plankton surveys conducted by Pacific Fish. Res. Center (TINRO) in 1984–2017. *S. elegans* spawns throughout the year, with varying intensity by areas. The juveniles with the length < 6 mm are observed in mass along the eastern boundary of the sea in winter and spring, and in its entire periphery in summer. The mean annual portions

* Волков Анатолий Федорович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: volkov413@yandex.ru.

Volkov Anatoly F., D.Sc., leading researcher, e-mail: volkov413@yandex.ru.

of the size classes by abundance/biomass are: < 6 mm — 13.9/0.3 %; 6–10 mm — 10.0/1.9 %; 10–15 mm — 8.1/3.3 %; and 15–25 mm — 58.0/70.0 %. In the epipelagic layer 0–200 m, the total number of *S. elegans* depends negatively on the bathymetry: its mean abundance/biomass decreases from 71 ind./m³ and 942 mg/m³ in the zone with depth 30–50 m to 8 ind./m³ and 159 mg/m³ in the deep-water zone; the decreasing is more prominent for small-sized classes, and is not observed for the class > 25 mm. However, no more than 20 % of the species biomass is presented in the epipelagic layer, but the main part is concentrated in the layer 200–1000 m. *S. elegans* consumes the prey with the size equal to width of its mouth, mostly copepodites on different stages of development — their size correspondence to the size classes of arrowworms is presented, as well as the mean annual spatial distribution of small-, medium-, and large-sized copepods. Generally, the prey for the arrowworms with length < 25 mm (eggs, nauplii, small- and medium-sized copepods) is more abundant on the shelves, whereas the prey for the biggest arrowworms (large-sized copepods with length up to 5 mm) are concentrated in the deep sea.

Key words: Okhotsk Sea, *Sagitta elegans*, arrowworm, biological season, plankton distribution, spawning, juvenile, copepod.

Введение

В планктоне Охотского моря *Sagitta elegans* является одним из доминирующих по биомассе видов, которому в многочисленных публикациях по результатам экспедиционных исследований ТИНРО-центра уделяется большое внимание как компоненту кормовой базы nekтона и пищевому конкуренту молоди планктоноядных рыб. В этих публикациях рассмотрены преимущественно количественные аспекты горизонтального распределения биомассы и численности вида, данных по сезонной и многолетней динамике в биостатистических районах моря, по доминированию в планктонных сообществах, по значению в питании многих промысловых объектов пелагиали, в том числе минтая, сельди, лососей и др. (Шунтов и др., 1993; Горбатенко, 1996, 2009, 2016, 2018; Чучукало и др., 1997; Шунтов, 2001; Волков и др., 2003; Волков, 2004, 2008а, б, 2013а, б, 2015а, б, 2018; Кузнецова, 2005; Чучукало, 2006; и др.). Публикации по результатам зарубежных исследований *S. elegans* в Беринговом море, СЗТО и Атлантике также касаются различных сторон экологии и биологии, в том числе размножения, вертикального и горизонтального распределения (Alvariño, 1964, 1965, 1985; McLaren, 1966; Kotori, 1975, 1985; King, 1979; Terazaki and Marumo, 1979; Pearre, 1980; Feigenbaum, 1982; Terazaki, 1993, 1998; Baier, Terazaki, 2005; и др.).

В настоящей работе основное внимание уделяется сезонной и межгодовой динамике размерной структуры *S. elegans* по численности в период с 1984 по 2017 г. Исследование количественных характеристик массовых видов зоопланктона с учетом их размерной структуры важно не только с точки зрения их роли в планктонных сообществах и пище планктонофагов, но также как критерия при определении центров размножения и урожайности поколений этих видов, а также при определении наличия или отсутствия приуроченности к определенным акваториям, в данном случае имеются в виду биостатистические районы (Шунтов и др., 1986) и батиметрические зоны. Оценка численности разноразмерных классов щетинкочелюстных во многих случаях является более информативным показателем обилия, чем общие биомассы, особенно при попытке оценки «урожайности», поскольку более многочисленные, но мелкие животные по биомассе серьезно уступают более крупным, но немногочисленным, вводя в заблуждение при оценке общей размерно-возрастной структуры вида. К примеру, биомасса молоди из мелкой и средней фракций длиной менее 6 мм на фоне более крупных размерных классов выглядит исчезающе малой.

Материалы и методы

В основу статьи положены материалы планктонных съемок из базы «Зоопланктон» лаборатории «Мониторинг кормовой базы и питания рыб» ТИНРО-центра, выполненной в формате Excell. Планктон облавливался сетями БСД с площадью входного отверстия 0,1 м² и фильтрующим конусом из сита с ячейей 0,168 мм, тотальными ловами в эпипелагиали (0–200 м или 0—дно при глубинах менее 200 м) — всего 11099 проб,

из которых сагитты присутствовали в 10367. В глубоководной зоне дополнительно выполнено 1048 обловов верхней эпипелагиали, т.е. 0–50 м (рис. 1). В соответствии с методикой, принятой в ТИНРО-центре в качестве стандартной, вводились поправки на недолов: для сагитт длиной до 10 мм — 2, 10–20 мм — 5, более 20 мм — 10 (Волков, 2008б).

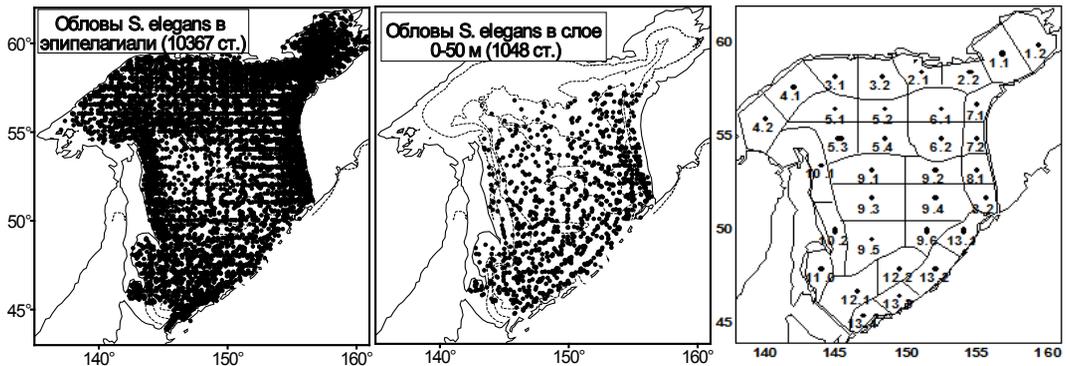


Рис. 1. Станции с обловами *S. elegans* в эпипелагиали и верхней эпипелагиали (0–50 м) глубоководной (более 200 м) части Охотского моря — **слева**; районы осреднения информации и их центральные точки для построения карт горизонтального распределения — **справа**

Fig. 1. Stations with *S. elegans* catches from the epipelagic layer and its upper part (0–50 m) beyond the Okhotsk Sea shelf (**left panel**) and scheme of the biostatistical areas of data averaging (**right panel**). Central points of the biostatistical areas were used for mapping

Средняя продолжительность сезонов для Охотского моря была установлена (с определенной долей условности) таким образом: зима — декабрь–март, весна — апрель — 15 июня, лето — 16 июня — 15 сентября, осень — 16 сентября — ноябрь (Волков, 2008а).

При построении карт горизонтального распределения данные осреднялись по подрайонам (рис. 1), выделенным нами в пределах стандартных биостатистических районов Охотского моря, принятых в ТИНРО-центре (Шунтов и др., 1986) с уточнениями (Волвенко, 2003), центры этих подрайонов считались интегральными станциями. Такой прием позволяет избавляться от мелкой пятнистости на картах, являющейся следствием своего рода информационных «шумов», и делать более четко видимыми основные элементы и закономерности горизонтального распределения, характерные для фракций, групп и видов (Волков, 2015а, б).

Результаты и их обсуждение

Ранняя молодь. Н.Н. Афанасьев (1985), В.И. Чучукало с соавторами (1997) и К.М. Горбатенко (2009, 2016) отмечают сильно растянутый в Охотском море нерест *S. elegans*, который длится там с апреля по август, а в северной части моря даже до октября. В северной части Тихого океана временем начала нереста также указывается апрель–май с продолжительностью по данным разных авторов от 2–5 до 6–10 мес. (Kramp, 1939; McLaren, 1966; Kotori, 1975, 1979, 1985; King, 1979; Terazaki, Marumo, 1982; Terazaki, 1993, 1998; и др.). В январе–марте северная часть Охотского моря обычно характеризуется суровыми ледовыми условиями, поэтому съемками в это время охватывались только ограниченные акватории (табл. 1). При этом в январе и феврале мелкие особи сагитты присутствовали только в южной незамерзающей части моря (районы 9, 12, 13); в марте район 9 и прикамчатские районы 7 и 8 находятся под влиянием более теплых тихоокеанских вод, а потому чаще свободны ото льда; в апреле–мае площадь участков с интенсивным нерестом расширяется, численность молоди увеличивается и она встречается почти повсеместно (табл. 2). В декабре все еще много молоди, появившейся в поздне-осенний период — в ноябре или еще раньше. Неизвестно, продолжается ли нерест подо льдом, хотя исключать такую возможность нельзя.

Таблица 1

Среднемесячное количество планктонных станций в биостатистических районах
Охотского моря за период 1984–2017 гг.

Table 1

Mean monthly numbers of plankton stations in 1984–2017, by biostatistical areas

Месяц	Район													Всего
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
1	–	–	–	–	1	–	–	1	2	–	–	32	21	57
2	1	4	–	–	–	16	22	16	8	–	–	–	2	69
3	9	2	–	–	–	19	55	98	69	–	–	11	23	286
4	273	117	1	–	22	374	516	511	210	1	–	–	–	2025
5	382	372	433	264	589	256	16	6	6	254	–	–	–	2578
6	52	48	41	63	56	4	29	66	16	233	9	10	6	633
7	69	34	19	24	38	43	188	197	115	71	64	55	62	979
8	71	25	27	13	54	67	139	56	117	89	106	208	94	1066
9	57	54	74	89	123	18	12	9	13	157	4	23	20	653
10	49	27	18	23	47	93	104	108	352	51	29	172	113	1186
11	32	41	67	50	141	39	28	38	224	107	20	101	25	913
12	60	36	17	2	21	48	91	77	22	20	–	28	8	430

Таблица 2

Численность (экз./м³) молоди *S. elegans* длиной менее 6 мм (числитель)
и количество станций, на которых она присутствовала (знаменатель) в эпипелагиали

Table 2

Abundance of *S. elegans* juveniles < 6 mm in the epipelagic layer (numerator, ind./m³)
and number of stations where they were presented (denominator)

Месяц	Биостатистический район													Всего станций
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
1	Н	Н	Н	Н	0	Н	Н	0	0,3	Н	Н	8,0	0,8	5
									1			2		
2	0	0	Н	Н	Н	0	0	0	0	Н	Н	Н	5,0	1
													1	
3	0	0	Н	Н	Н	0	3,0	17,1	4,9	Н	Н	0	7,7	48
							7	15	18				8	
4	1,5	0,7	0	Н	0,5	1,2	1,6	2,9	2,1	0	Н	Н	Н	109
	11	4			2	20	18	41	13					
5	1,6	7,0	0,7	1,0	1,2	2,5	10,5	Н	Н	0,6	Н	Н	Н	77
	7	2	12	2	32	8	1			13				
6	0	8,6	0	0	0	0	13,6	64,0	37,3	36,1	32,4	17,6	18,9	52
		1					2	2	11	8	8	10	10	
7	52,2	35,1	77,4	49,0	22,0	46,8	53,9	22,2	25,4	21,8	10,7	36,6	44,5	263
	11	13	7	16	15	10	36	68	20	22	15	14	16	
8	116,6	4,5	5,2	13,4	0,3	0,8	59,8	38,0	11,1	8,0	9,0	8,5	5,2	257
	19	12	7	4	8	8	31	23	36	14	25	45	25	
9	5,7	8,1	30,6	85,2	4,0	0	0	0,2	0	60,2	0	8,3	6,7	79
	8	6	10	11	14			1		23		1	5	
10	8,6	0	22,9	6,8	2,5	2,3	6,1	11,7	4,6	10,3	6,9	10,7	2,7	127
	5		1	6	8	12	14	20	28	7	3	11	12	
11	7,4	21,1	29,6	1,9	3,0	7,4	11,7	8,4	5,9	32,1	15,4	5,7	6,2	122
	11	11	8	4	2	6	10	9	29	5	3	19	5	
12	17,5	47,8	36,3	0,2	11,3	21,8	17,0	31,1	42,5	4,0	Н	3,0	0	59
	17	10	2	2	5	4	7	7	2	1		2		

Примечание. Н — нет станций, 0 — нет станций с уловами молоди.

Наиболее высокие концентрации молоди сагитт приурочены к периферическим зонам моря, а низкие — к центральным (рис. 2, 3). Новорожденные сагитты растут довольно быстро и уже в недельном возрасте достигают почти 2 мм (Kotogi, 1975), т.е. можно допустить, что ранняя молодь из мелкой (менее 3 мм) и средней (3–6 мм) фракций появилась 2–4 нед назад, поэтому можно считать, что и нерест на самом деле происходил на такое же время раньше, чем была отловлена ранняя молодь < 6 мм. Можно полагать, что большая часть декабрьских сагитт, которые появились в ноябре — начале декабря, в январе уже перешли в группу 6–10 мм. В зимние месяцы нерест продолжался только в самой южной части моря, а в феврале, если судить по мартовским данным, он мог продолжаться в прикамчатских водах (районы 7 и 8) и южной части моря, куда поступают более теплые тихоокеанские воды, возможно, вместе с преднерестовыми особями.

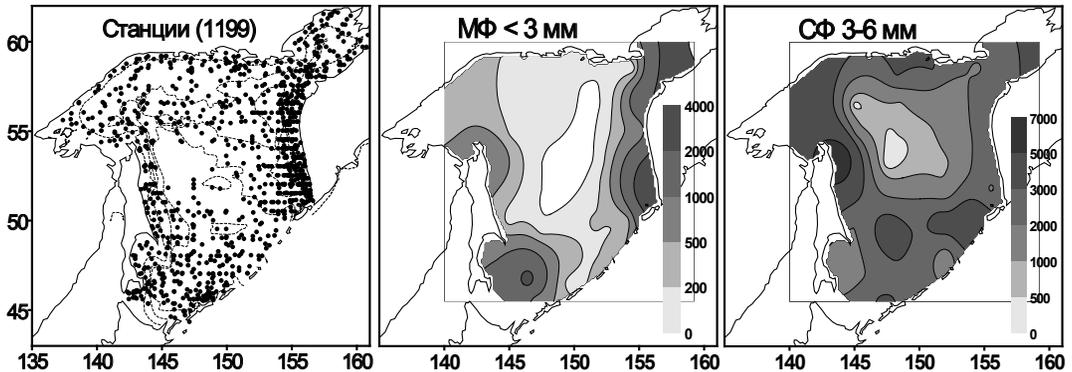


Рис. 2. Горизонтальное распределение численности ювенильных особей и ранней молоди *S. elegans* в слое эпипелагиали (экз./м²) и станции, на которых они присутствовали

Fig. 2. Abundance of juvenile and young *S. elegans* in the epipelagic layer, ind./m². Stations where they were presented are shown

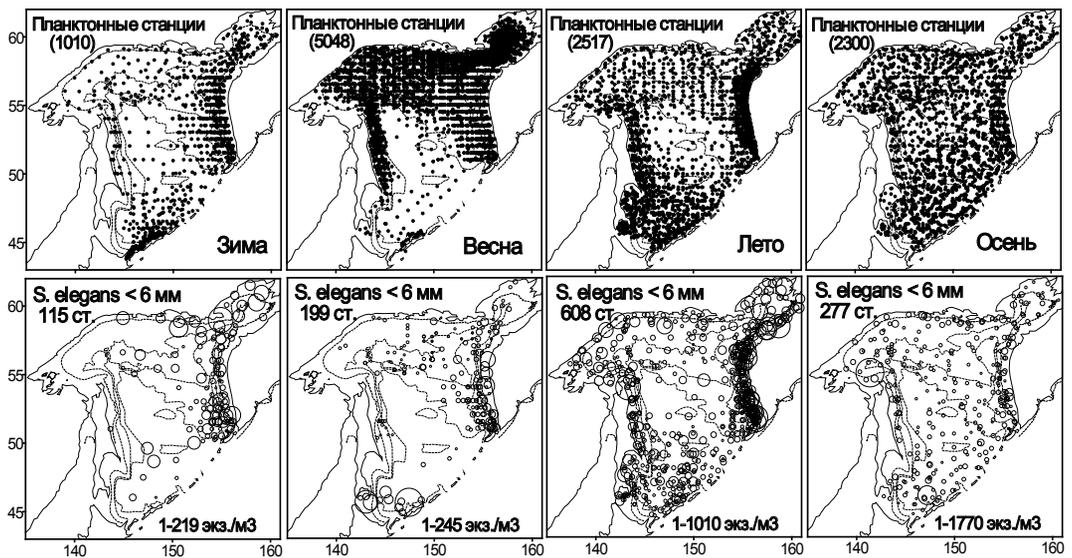


Рис. 3. Планктонные станции (верхний ряд) и сезонное распределение молоди *S. elegans* мелкой и средней фракций (3–6 мм) в эпипелагиали Охотского моря, экз./м³ (нижний ряд)

Fig. 3. Stations with *S. elegans* presence in the epipelagic layer of the Okhotsk Sea (upper row) and seasonal distribution of *S. elegans* juveniles (< 6 mm) in the epipelagic layer, ind./m³ (lower row)

Несмотря на большое количество станций, на которых присутствовали сагитты, более плотно покрыты станциями периферические районы и менее плотно — центральная часть, но особенно эта неравномерность заметна в сезонном плане (рис. 3, верхний ряд). Станций, на которых в обловах присутствовала молодь < 6 мм, было намного меньше, чем всех станций с *S. elegans* (рис. 3, нижний ряд): доля станций с

молодь составляла 10,9 % зимой, 3,9 % весной, 25,3 % летом, 10,8 % осенью. Вероятно, ранняя молодь в большом количестве выедается как хищным планктоном, так и личинками и мальками рыб, кальмаров и более старшими сагиттами. Особи самой мелкой группы всего за несколько недель подрастают и переходят в состав следующих возрастных категорий, для перехода же в каждую из последующих групп необходим более длительный период. Приведенные выше материалы показывают, что фактически нерест в Охотском море продолжается дольше, чем считалось ранее, и охватывает все сезоны: зимой и весной наиболее плотные концентрации молоди наблюдались вдоль всей восточной периферии, особенно в её южной части (районы 7 и 8), занятой более теплыми тихоокеанскими водами, летом — по всей периферии моря (количество станций с молодь в этот сезон было максимальным — 608), осенью нерест происходит по всей акватории, поэтому и распределение было более равномерным.

Межгодовая динамика численности. Среди неполовозрелой части сагитт крупной фракции (КФ) по численности повсеместно преобладает группа 15–20 мм, доля более молодых особей намного меньше; среди половозрелой части доминирует группа 20–25 мм, а самую меньшую долю составляют самые крупные особи длиной > 30 мм (рис. 4), поэтому оба графика выглядят как зеркальные отражения. В первом случае причиной является, по-видимому, отмеченный выше более быстрый рост групп < 10 мм и 10–15 мм и их сравнительно быстрый переход в группу 15–20 мм, где они пребывают более долгий срок. Во втором случае убыль численности, с одной стороны, может быть следствием потребления хищниками, с другой — естественной смертностью. Есть предположение, что отнерестившиеся сагитты погибают (McLaren, 1966) и это может быть причиной невысокой численности особей крупнее 25 мм в возрасте 2 и более лет.

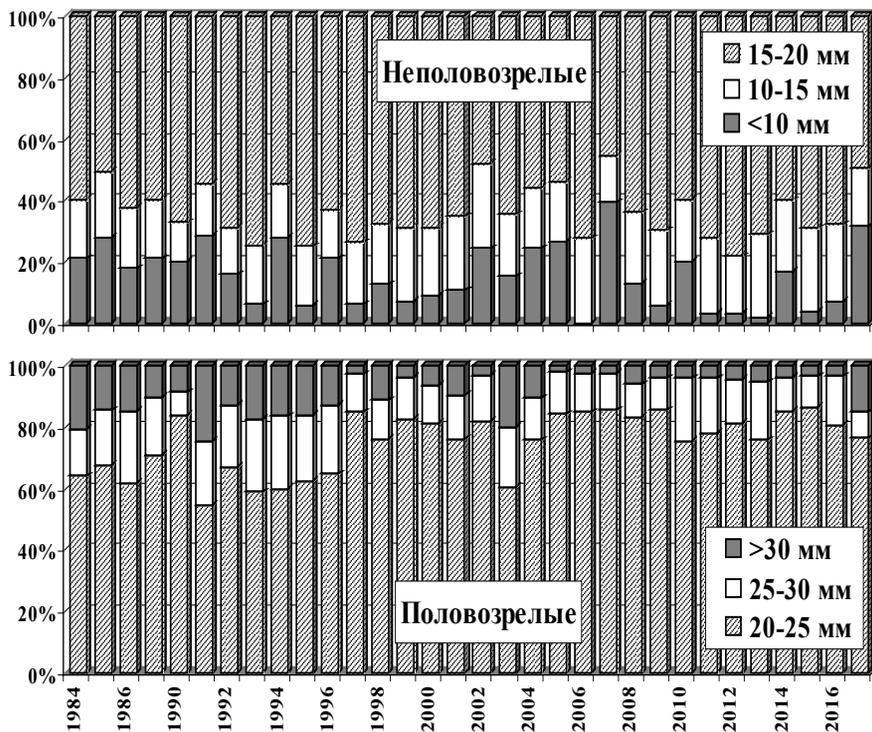


Рис. 4. Размерный состав по численности популяции *S. elegans* из крупной фракции в эпипелагиали Охотского моря

Fig. 4. Size composition of the large-sized fraction of *S. elegans* in the epipelagic layer of the Okhotsk Sea, ind.

По пятилетним периодам максимальные значения общей численности и биомассы *S. elegans* приходятся на одни и те же группы, на первом месте по численности стоит группа 15–20 мм, а по биомассе — 20–25 мм (табл. 3, рис. 4). Внутри размерных клас-

сов межпериодные изменения численности остаются существенными, на что могут влиять короткопериодные климатические факторы, в том числе уровень ледовитости или типы лет по термике, которые могут радикально изменяться всего за год-два (Волков, 2018), что отражается на продолжительности сезонов и в свою очередь на датах начала и окончания интенсивного нереста у сагитт.

Среднепериодные биомасса, численность и процентный состав размерных классов *S. elegans* во всем слое эпипелагиали Охотского моря

Table 3

Mean biomass, abundance, and percentage for size classes of *S. elegans* in the epipelagic layer of the Okhotsk Sea, by periods

Длина	МСФ	КФ						МСФ	КФ					
	< 6 мм	6–10 мм	10–15 мм	15–20 мм	20–25 мм	25–30 мм	> 30 мм	< 6 мм	6–10 мм	10–15 мм	15–20 мм	20–25 мм	25–30 мм	> 30 мм
Период	Численность, экз./м ²							Биомасса, г/м ²						
1984–90	316	304	212	847	559	149	186	0,23	0,6	0,9	7,7	7,9	3,2	2,7
1991–95	670	118	115	458	378	136	107	0,13	0,3	0,8	7,0	8,6	4,8	5,5
1996–00	470	348	192	767	522	104	52	0,09	0,9	1,8	15,8	17,0	5,6	3,2
2001–05	525	383	173	690	641	115	61	0,08	0,7	1,1	9,9	12,1	4,2	2,3
2005–10	309	224	181	722	659	95	29	0,07	0,2	0,6	5,5	12,4	3,9	1,6
2010–15	68	90,1	284	1136	862	153	45	0,03	0,1	1,0	8,6	12,5	4,5	2,4
2016–17	18	242	236	942	790	111	280	0,05	1,1	0,7	5,9	11,6	3,5	4,1
Среднее	339	244	199	795	630	123	109	0,1	0,5	1,0	8,6	11,7	4,3	3,1
Период	Доля численности, %							Доля биомассы, %						
1984–90	12,3	11,8	8,2	33,0	21,7	5,8	7,2	1,0	2,6	3,7	33,1	34,0	14,0	11,7
1991–95	33,8	5,9	5,8	23,1	19,1	6,9	5,4	0,5	1,2	2,9	25,8	31,7	17,8	20,1
1996–00	19,1	14,2	7,8	31,3	21,3	4,2	2,1	0,2	2,0	4,0	35,6	38,3	12,7	7,3
2001–05	20,3	14,8	6,7	26,6	24,8	4,4	2,4	0,3	2,4	3,6	32,6	39,6	13,9	7,6
2005–10	13,9	10,1	8,1	32,6	29,7	4,3	1,3	0,3	0,7	2,5	22,6	51,3	16,0	6,6
2010–15	2,56	3,4	10,8	43,0	32,7	5,8	1,7	0,0	0,2	3,3	29,5	43,1	15,7	8,2
2016–17	0,7	9,2	9,0	36,0	30,2	4,2	11	0,0	3,9	2,4	21,9	43,4	13,0	15,4
Среднее	13,9	10,0	8,1	32,6	25,8	5,1	4,5	0,3	1,9	3,3	29,3	40,0	14,5	10,6

В среднем нерестовая часть популяции (крупнее 20 мм) по численности составляет 35 %, преднерестовая — около 33 %, молодь длиной 6–15 мм — 18 %, ранняя молодь — 14 %. По биомассе нерестовая часть составляет 65,0 %, преднерестовая — 29,0 %, молодь — 5,2 %, ранняя молодь — всего 0,3 %. Таким образом, адекватные оценки репродуктивной способности популяции сагитт можно получить только с учетом размерно-возрастной структуры по численности, в то же время биомасса дает более верную оценку популяции сагитт как части кормовой базы планктонофагов самых разных типов.

Горизонтальное распределение. На картах горизонтального распределения численности размерных классов *S. elegans* в эпипелагиали Охотского моря по среднесезонным данным (рис. 5) показаны размеры и конфигурация участков с наиболее высокими и низкими концентрациями и их пространственной трансформацией по мере увеличения размеров сагитт, но самая крупная часть популяции (крупнее 25 мм) выходит за рамки общего тренда, показывая расширение зон с максимальной концентрацией и их смещение в глубоководную часть моря. Это может быть следствием того, что основу крупной части составляют «долгожители», появившиеся двумя годами ранее. Самые крупные особи (35–40 мм) встречаются на отдельных станциях единично и приурочены к глубоководной зоне, возможно, что большая их часть обитает глубже 200 м (Волков, 2004).

При рассмотрении сезонного распределения численности можно увидеть сходство в расположении зон обилия (рис. 5), что свидетельствует о наличии квазиста-

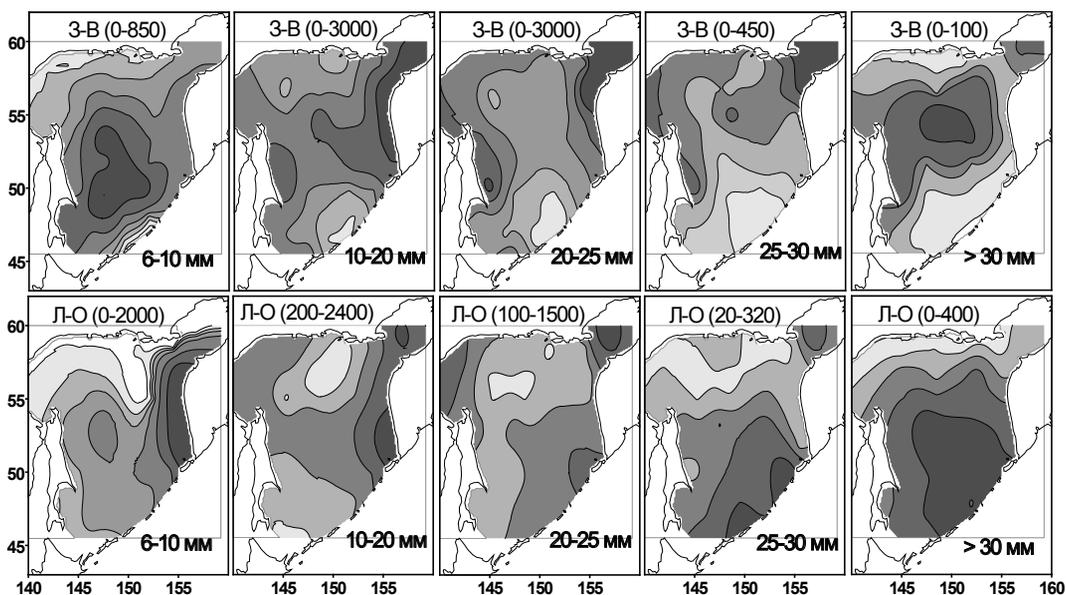


Рис. 5. Сезонное распределение численности размерных групп *S. elegans* крупной фракции в слое эпипелагиали, экз./м²: З-В — зима-весна; Л-О — лето-осень; цифры в скобках — диапазоны численности

Fig. 5. Seasonal distribution for large size classes of *S. elegans* in the epipelagic layer, ind./m²: З-В — winter-spring; Л-О — summer-fall; figures in brackets — range of abundance

ционных пространственных закономерностей. Обедненные зоны в самой северной части моря в зимний и весенний периоды являются следствием того, что ледовый покров там сходит много позже, чем в других районах и может задержаться даже до конца мая, как это было в 2002 г. Другие же обедненные участки располагаются преимущественно над южной котловиной. В летне-осенний период зоны обилия сагитт вместе с увеличением размеров постепенно смещаются из периферических зон в глубоководную часть моря.

Численность и биомасса *S. elegans* в батиметрических зонах эпипелагиали.

По мере удаления от берега, исключая мелководную зону 10–30 м, общие биомасса и численность *S. elegans* на 1 м³ в эпипелагиали плавно снижаются: соответственно в 5,9 и 6,4 раза, и в районах с глубинами более 200 м их значения минимальны (табл. 4). В мелководной зоне 10–30 м самые высокие показатели у сагитт длиной менее 10 мм, у более крупных они заметно ниже, чем в слое 30–50 м, а глубже 200 м биомасса и численность возрастают у самых крупных сагитт, по-видимому, сказывается влияние вышеупомянутых особо крупных особей (> 35–40 мм), которых обычно больше в глубоководной части моря. Так, летом 2002 г. в районе 55° с.ш. 145° в.д., где глубина превышала 1300 м, в уловах с 0–200 м длина крупных сагитт достигала 40–47 мм (рис. 5) с массой тела 120–230 мг. Понятно, что даже небольшая численность этих «гигантов» вносит заметный вклад в общую биомассу.

Среднемноголетние количественные данные, дифференцированные по запасу биомассы и численности (табл. 5), являются ориентировочными при оценке изменений в распределении размерных групп *S. elegans* в батиметрических зонах эпипелагиали Охотского моря.

Вертикальная структура. Большая часть данных, использованных при построении карт распределения численности размерных групп *S. elegans* в верхней и нижней эпипелагиали глубоководной части моря (см. рис. 1 и 6), относятся к летне-осеннему периоду, так как дополнительные обловы в слое 0–50 м выполнялись только в «лососевых» съемках с учетом преимущественного их обитания в поверхностном слое. В верхней эпипелагиали участки с максимальной концентрацией всех размерных групп, за исключением самой мелкой, располагались в восточной и юго-восточной частях моря,

Таблица 4

Биомасса (B) и численность (N) *S. elegans* в различных батиметрических зонах эпипелагиали Охотского моря (1984–2017 гг.)

Table 4

Mean biomass (B) and abundance (N) of *S. elegans* in the epipelagic layer of the Okhotsk Sea in 1984–2017, by bathymetric zones

Показатель	Батиметрическая зона, м	< 6 мм	6–10 мм	10–15 мм	15–20 мм	20–25 мм	25–30 мм	> 30 мм	Сумма
B, мг/м ³	10–30	5,0	39,0	30,0	183	135	51	38	481,0
	30–50	1,4	22,0	55,0	332	381	81	70	942,4
	50–75	1,2	14,0	51,0	307	289	61	33	758,2
	75–100	0,9	7,4	27,0	160	232	54	17	499,3
	100–150	0,5	3,0	17,0	101	188	50	21	380,5
	150–200	0,2	2,9	11,0	67	108	30	11	230,1
	200–500	0,0	1,6	7,2	43	59	22	24	157,8
> 500	0,0	1,4	5,5	33	44	29	46	158,9	
N, экз./м ³	10–30	38,4	22,7	6,1	14,0	6,4	1,3	0,6	89,5
	30–50	11,0	13,2	11,1	25,3	18,0	2,1	1,2	81,9
	50–75	9,1	8,0	10,3	23,4	13,7	1,5	0,6	57,4
	75–100	7,0	4,4	5,4	12,2	11,0	1,4	0,3	42,7
	100–150	3,5	1,7	3,4	7,7	8,9	1,3	0,4	26,9
	150–200	1,5	1,7	2,2	5,1	5,1	0,8	0,2	15,7
	200–500	0,1	0,9	1,4	3,3	2,8	0,6	0,4	9,5
> 500	0,4	0,8	1,1	2,5	2,1	0,7	0,8	8,4	
B, г/м ²	10–30	0,10	0,8	0,6	3,7	2,7	1,0	0,8	9,7
	30–50	0,06	0,9	2,2	13,3	15,3	3,2	2,8	37,8
	50–75	0,07	0,9	3,2	19,2	18,1	3,8	2,0	47,3
	75–100	0,08	0,6	2,3	14,0	20,3	4,7	1,5	43,5
	100–150	0,06	0,4	2,1	12,6	23,5	6,3	2,6	47,6
	150–200	0,03	0,5	1,9	11,7	18,9	5,2	1,9	40,1
	200–500	0,00	0,3	1,4	8,6	11,9	4,4	4,7	31,3
> 500	0,01	0,3	1,1	6,6	8,7	5,8	9,2	31,7	
N, экз./м ²	10–30	768	455	122	279	128	26	13	1791
	30–50	442	528	444	1012	721	82	48	3277
	50–75	569	503	641	1461	854	96	35	4159
	75–100	612	383	470	1070	959	119	25	3638
	100–150	440	218	421	959	1111	159	45	3353
	150–200	258	298	391	891	894	133	32	2897
	200–500	19	189	289	658	562	111	80	1908
> 500	76	166	222	506	412	146	156	1684	

а в нижней эпипелагиали появилась вторая зона обилия — в западной части, при этом общие черты горизонтального распределения размерных групп сагитты повторялись как в верхней, так и в нижней эпипелагиали.

В летне-осенний период численность и биомасса *S. elegans* в верхней эпипелагиали заметно выше, чем в нижней, общее же количество выше в нижнем слое примерно вдвое (табл. 6). В зимний период суммарные значения всех размеров были почти равными, кроме сагитт крупнее 25 мм: в верхней эпипелагиали их биомасса оказалась в 4–9 раз выше, чем в нижней.

Предельная глубина обитания *S. elegans* в Охотском море и Тихом океане может достигать 1000 м (Горбатенко, 1996; Terazaki, 1998; и др.) и, хотя ее численность и

Запас *S. elegans* в батиметрических зонах эпипелагиали Охотского моряStock of *S. elegans* in the epipelagic layer of the Okhotsk Sea, by bathymetric zones

Показатель	Батиметрическая зона, м	Тыс. км ²	2–6 мм	< 10 мм	10–15 мм	15–20 мм	20–25 мм	25–30 мм	> 30 мм	Сумма
В, тыс. т	10-30	80	4,6	46	84	508	355	120	69	1187
	30-50	60	2,5	55	141	850	957	214	57	2277
	50-75	67	5,7	40	193	1164	1231	254	75	2963
	75-100	50	5,9	28	120	724	984	253	69	2184
	100-150	160	13,4	45	276	1663	2975	841	243	6056
	150-200	106	5,4	48	189	1137	1735	487	137	3738
	200-500	212	0	97	264	1591	2155	790	440	5337
	>500	750	4	341	536	3223	5316	3504	4245	17169
Все море	1485	42	700	1803	10860	15708	6463	5335	40911	
Доля от суммы, %	10-200	35	0,2	1,4	5,4	32,8	44,8	11,9	3,5	18405
	>200	65	0,0	1,9	3,6	21,4	33,2	19,1	20,8	22506
N, трлн экз.	10-30	80	61	36	10	22	10	2	1	142
	30-50	60	27	32	27	61	43	5	3	198
	50-75	67	38	34	43	98	57	6	2	278
	75-100	50	31	19	23	54	48	6	1	182
	100-150	160	70	35	67	153	178	25	7	535
	150-200	106	27	32	41	94	95	14	3	306
	200-500	212	4	40	61	140	119	24	17	405
	>500	750	57	124	167	379	309	110	117	1263
Все море	1485	315	352	439	1001	859	192	151	3309	
Доля от суммы, %	10-200	35	15,5	11,5	12,9	29,4	26,3	3,5	1,0	1641
	>200	65	3,7	9,8	13,7	31,1	25,7	8,0	8,0	1668

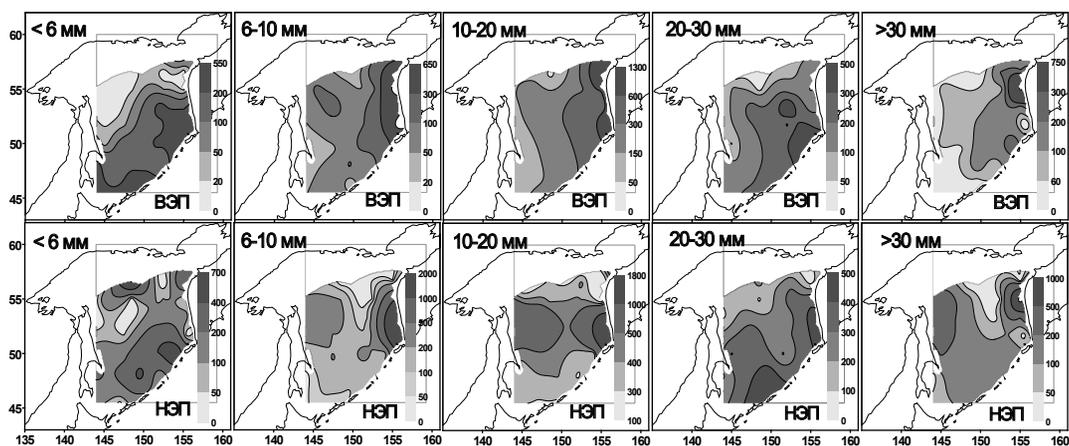


Рис. 6. Распределение численности (экз./м²) размерных групп *S. elegans* в верхней (ВЭП — 0–50 м) и нижней (НЭП — 50–200 м) эпипелагиали

Fig. 6. Distribution of abundance for size classes of *S. elegans* in the upper (ВЭП — 0–50 м) and lower (НЭП — 50–200 м) parts of the epipelagic layer, ind./m²

биомасса там сравнительно невелики, общее количество под 1 м² в слое 500–1000 м составляет в разные сезоны от 7 до 64 г (табл. 7). В зонах с глубинами до 200 м облавливается вся популяция сагитт, в глубоководной же части моря на эпипелагиаль приходится только меньшая часть их общей биомассы — 20 %, в слое 200–500 м — 53 %, в слое 500–1000 м — 27 %.

Таблица 6

Численность и биомасса размерных групп *S. elegans* в эпипелагиали Охотского моря и ее верхнего и нижнего слоев в летне-осенний и зимний периоды

Table 6

Abundance and biomass for size classes of *S. elegans* in the entire epipelagic layer of the Okhotsk Sea and its upper and lower parts in summer-fall and winter seasons

Слой	Лето-осень							Зима						
	< 10 мм	10–15 мм	15–20 мм	20–25 мм	25–30 мм	> 30 мм	Всего	< 10 мм	10–15 мм	15–20 мм	20–25 мм	25–30 мм	> 30 мм	Всего
<i>Численность, экз./м³</i>														
ЭП	3,8	1,0	3,1	2,0	0,8	1,1	11,8	2,0	0,6	4,7	1,1	0,1	0,7	9,2
ВЭП	5,7	1,3	4,2	2,9	1,0	1,8	16,9	2,6	0,5	4,0	1,0	0,2	1,6	9,9
НЭП	3,1	0,9	2,8	1,7	0,7	0,9	10,1	1,8	0,7	4,9	1,1	0,1	0,4	9,0
<i>Биомасса, мг/м³</i>														
ЭП	5,8	5,2	38,5	44,4	28,9	34,4	157,2	4,6	6,2	97,0	34,3	3,2	6,0	151,3
ВЭП	8,1	6,0	43,7	57,1	35,2	43,2	193,3	8,6	5,1	79,3	33,3	8,0	18,1	152,4
НЭП	5,0	5,0	36,7	40,2	26,8	31,4	145,1	3,3	6,6	102,9	34,6	1,6	2,0	151,0
<i>Численность, экз./м²</i>														
ЭП	758	197	624	392	154	226	2351	395	127	935	216	17	140	1830
ВЭП	287	66	208	145	50	89	845	130	27	198	48	9	80	492
НЭП	472	132	416	248	104	138	1510	265	100	737	168	8	60	1338
<i>Биомасса, г/м²</i>														
ЭП	1,15	1,05	7,70	8,89	5,78	6,88	31,5	0,93	1,24	19,39	6,86	0,63	1,20	30,3
ВЭП	0,40	0,30	2,19	2,85	1,76	2,16	9,7	0,43	0,25	3,96	1,66	0,40	0,90	7,6
НЭП	0,75	0,75	5,51	6,03	4,02	4,72	21,8	0,49	0,98	15,43	5,20	0,24	0,30	22,6

Примечание. ЭП — эпипелагиаль (0–200 м); ВЭП — верхняя эпипелагиаль (0–50 м); НЭП — нижняя эпипелагиаль (50–200 м).

Таблица 7

Вертикальное распределение *S. elegans* в глубоководной части Охотского моря (по: Горбатенко, 1996), г/м² слоя облова

Table 7

Vertical distribution of *S. elegans* in the deep-water Okhotsk Sea, g/m² in the towed layer (from: Горбатенко, 1996)

Сезон	Слой облова, м							Всего
	0–50	50–100	100–200	0–200	200–500	500–1000	200–1000	
Лето	24,8	12,4	2,4	39,5	61,5	7,0	68,5	108,0
Осень	7,4	9,4	0,6	17,4	63,0	11,5	74,5	91,9
Зима	0,8	1,7	1,6	4,1	35,3	64,3	99,6	103,7
Среднее	10,9	7,8	1,5	20,2	53,3	27,6	80,9	101,1
Доля среднего значения, %	10,8	7,7	1,5	20,0	52,7	27,3	80,0	100

еще глубже — 27 %. При этом, если зимой в слое 0–200 м биомасса самая низкая, а в слое 500–1000 м максимальная (64,3 г/слой облова), то летом и осенью максимум пришелся на 200–500 м (более 60 г/слой облова), по-видимому, вследствие сезонных вертикальных миграций с большой амплитудой в глубоководной зоне.

Запас *S. elegans*, рассчитанный для эпипелагиали в различных по глубине зонах Охотского моря (см. табл. 6), дает представление о его распределении в периферических и мористых поясах, при этом оказывается, что зоны с наиболее высокими биомассой и численностью в общей структуре вида по этим показателям находятся внизу списка, хотя на репродуктивном уровне играют основную роль. Всего же в батиметрической

зоне с глубинами более 200 м (до глубины 1000 м, которая считается предельной для обитания *S. elegans*) суммарный запас всех размерных групп, учитывая долю эпипелагиали в 20 %, может составить более 112 млн т, или 8035 трлн экз. (см. табл. 5 и 7).

Питание. Среднемноголетние данные по запасу *S. elegans* в эпипелагиали Охотского моря (табл. 5) показывают, что основная часть популяции — 55 % — находится в районах с глубиной более 200 м, которая составляет 65 % поверхности моря, но нерест происходит преимущественно в прибрежных и шельфовых водах — 89,7 %, если судить по общему количеству самой мелкой фракции. Численность неполовозрелой молодежи (10–20 мм) наиболее высокой была там же (см. табл. 4). Причину такой приуроченности, очевидно, следует искать в особенности распределения основной кормовой базы. Практически все исследователи, занимавшиеся изучением питания сагитт (Terazaki, 1998; Максименков, 2003; Baier, Terazaki, 2005; Горбатенко, 2016; и др.), отмечают, что основной пищей *S. elegans* служат мелкие и среднеразмерные копеподы, доля которых в пище составляет 80–95 %. Размеры копепод, доступных для питания, определяются их шириной, которая должна соответствовать ширине ротового отверстия сагитты, составляющей половину ширины головы (Pearre, 1980), которая в свою очередь равна примерно 5 % длины тела у *S. elegans* (Максименков, 2003) (рис. 7, правый график).

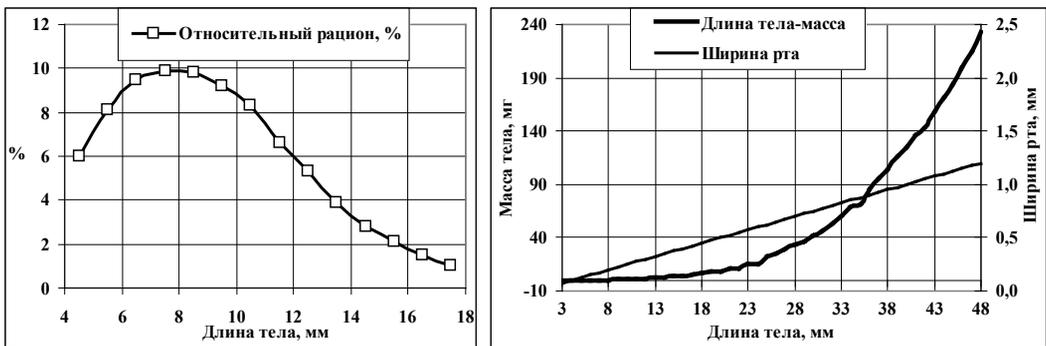


Рис. 7. Относительный суточный рацион *S. elegans* (по: Максименков, 2003, кривая выровнена) — **левый график**; длина–масса тела (по: Борисов и др., 2004) и ширина рта (по: Pearre, 1980) — **правый график**

Fig. 7. Relative daily diet of *S. elegans* (**left panel**, from: Максименков, 2003, with smoothing); length-weight of *S. elegans* body, from: Борисов и др., 2004 and width of *S. elegans* mouth, from Pearre, 1980 (**right panel**)

Данные табл. 8 показывают доступность разных размерно-возрастных стадий массовых видов копепод эпипелагиали Охотского моря в зависимости от ширины их тела и размеров ротового отверстия у *S. elegans*, хотя, обладая некоторой эластичностью, ротовое отверстие, вероятно, может сколько-нибудь растягиваться или же может сжиматься пища. Таким образом, доля копепод, ширина которых превышает 1 мм, вряд ли может быть значительной в пище доминирующих по размеру особей сагитты, т.е. 15–25 мм.

Наиболее плотные концентрации яиц, науплиев, многих мелких и среднеразмерных видов копепод приурочены к окраинным районам Охотского моря, как и размерные группы сагитт, кроме самых крупных, основу пищи которых могут составлять копеподы крупной фракции длиной до 5 мм, соответственно, наблюдается совпадение их пространственного распределения (рис. 8).

Перегиб кривой относительного суточного рациона на левом графике рис. 7, который построен по данным В.В. Максименкова (2003), говорит о недоучете потребленной пищи, так как противоречит общему правилу трофологии, согласно которому с уменьшением размера особей вида увеличивается их относительный рацион. Кривая, показанная на графике, составлена, скорее всего, по копеподам и их ранним стадиям, т.е. по жертвам, которые возможно идентифицировать как отдельные организмы, без

Доступность массовых видов копепод в зависимости от ширины их тела и рта у *S. elegans*, мм (виды ранжированы по копеподам 6-й стадии)

Prey ability of mass Copepoda species in dependence on their size (body width) and width of *S. elegans* mouth, mm (species are ranked by size of copepodites on stage 6)

Вид	L/W	Ширина тела копеподитов						<i>S. elegans</i>	
		1	2	3	4	5	6	Длина тела	Ширина рта
<i>Paracalanus parvus</i>	3,5	0,09	0,12	0,15	0,17	0,20	0,26	3–5	0,1
<i>Microcalanus pygmaeus</i>	3,0	0,15	0,17	0,17	0,21	0,24	0,30	6–9	0,2
<i>Acartia longiremis</i>	4,0	0,11	0,13	0,19	0,20	0,25	0,33	10–13	0,3
<i>Pseudocalanus newmani</i>	3,7	0,15	0,18	0,24	0,27	0,32	0,36	14–17	0,4
<i>Centropages abdominalis</i>	3,9	0,15	0,16	0,20	0,27	0,33	0,51	18–21	0,5
<i>Pseudocalanus minutus</i>	3,7	0,16	0,22	0,27	0,35	0,38	0,55	22–25	0,6
<i>Metridia pacifica</i>	3,7	0,15	0,13	0,32	0,69	0,63	0,94	26–29	0,7
<i>Calanus glacialis</i>	3,7	0,29	0,35	0,53	0,79	0,99	1,13	30–33	0,8
<i>Metridia okhotensis</i>	3,5	0,19	0,31	0,42	0,64	0,91	1,21	34–37	0,9
<i>Neocalanus plumchrus</i>	4,0	0,26	0,37	0,52	0,84	1,15	1,36	38–41	1,0
<i>Eucalanus bungii</i>	5,0	0,29	0,42	0,59	0,76	1,00	1,40	42–45	1,1
<i>Neocalanus cristatus</i>	3,6	0,34	0,52	0,83	1,32	2,08	2,60	46–48	1,5

Примечание. L/W — отношение длины тела копепод к ширине (по: Борисов и др., 2004).

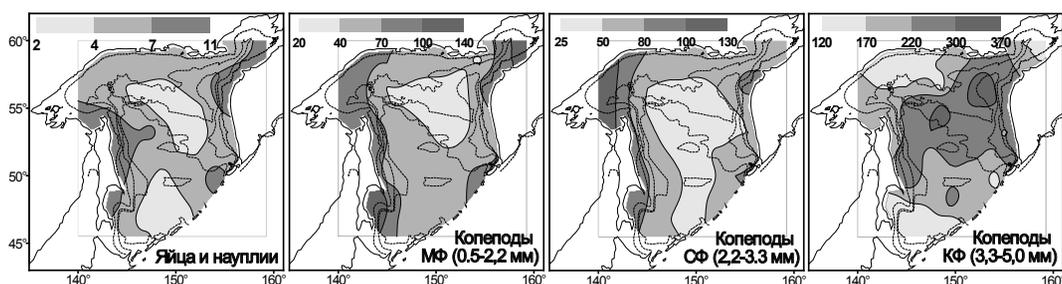


Рис. 8. Горизонтальное распределение биомассы (mg/m^3) копепод в эпипелагиали Охотского моря — главной кормовой базы *S. elegans* (МФ: копеподиты рр. *Neocalanus*, *Metridia* и *Calanus glacialis*+*marshallae*, *Pseudocalanus minutus*+*newmani*+*elongatus*, *Microcalanus pygmaeus*, *Acartia longiremis*+*clausi*, *Oithona similis*; СФ: копеподиты рр. *Neocalanus* и *Metridia*, *C. glacialis*+*marshallae*, *P. minutus*+*newmani*+*elongatus*, *A. longiremis*, *Eucalanus bungii*; КФ: *Calanus glacialis*+*marshallae*, *Neocalanus plumchrus*+*flemingeri*, *Metridia okhotensis*, *M. pacifica*)

Fig. 8. Spatial distribution of copepods biomass (mg/m^3) in the epipelagic layer of the Okhotsk Sea, as the main prey for *S. elegans* (МФ — small-sized fraction: copepodites of *Neocalanus*, *Metridia*, *Calanus glacialis*+*Calanus marshallae*, *Pseudocalanus minutus*+*Pseudocalanus newmani*+*Pseudocalanus elongatus*, *Microcalanus pygmaeus*, *Acartia longiremis*+*Acartia clausi*, *Oithona similis*; СФ — medium-sized fraction: copepodites of *Neocalanus*, *Metridia*, *C. glacialis*+*C. marshallae*, *P. minutus*+*P.newmani*+*P.elongatus*, *A. longiremis*, *Eucalanus bungii*; КФ — large-sized fraction: *C. glacialis*+*C.marshallae*, *Neocalanus plumchrus*+*N.flemingeri*, *Metridia okhotensis*, *Metridia pacifica*)

учета других планктонных организмов, таких как беспанцирные инфузории, голые жгутиковые, колобратки, личинки клионы, колонии бактерий, личинки полихет, кишечнополостных и т.п., которые при попадании в кишечник деформируются и перевариваются намного быстрее, чем заключенные в хитиновый панцирь копеподы, поэтому остаются недоучтенными, хотя и составляют большую часть рациона ранней молоди *S. elegans*.

Выводы

По среднесноголетним данным за 1984–2017 гг. нерест *S. elegans* в Охотском море наблюдается в течение всего года, но с разной интенсивностью и в различных районах.

Станций с ранней молодью было намного меньше, чем всех станций с *S. elegans*: их доля составляла 10,9 % зимой, 3,9 % весной, 25,3 % летом, 10,8 % осенью. Зимой и весной плотные концентрации ранней молодежи (< 6 мм) наблюдались вдоль всей восточной периферии, летом по всей периферии моря, осенью распределение было более рассеянным. Молодь, появившаяся после нереста, растет быстро и уже через 15–25 дней переходит в более старшую возрастную группу, переход в каждую последующую группу требует все больше времени.

Среднегодовая доля модальных групп 15–20 и 20–25 мм составила 58,0 % по численности и около 70,0 % по биомассе, ювенильных < 6 мм — соответственно 13,9 и 0,3 %, ранней молодежи 6–10 мм — 10,0 и 1,8 %, молодежи 10–15 мм — 9,1 и 3,3 %. Таким образом, адекватные оценки размерно-возрастной структуры дает только численность, зато биомасса дает более верное представление в плане оценки популяции сагитт как части кормовой базы разноразмерных классов планктонофагов.

Количество *S. elegans* всех размерных групп в батиметрических зонах эпипелагиали Охотского моря снижается по мере увеличения глубин начиная с 30–50 м по численности от 82 до 8 экз./м³ и по биомассе от 942 до 159 мг/м³, при этом по мере увеличения глубин батиметрических зон численность и биомасса снижаются наиболее сильно у самых мелких, по мере перехода к размеру 20–25 мм снижение практически прекращается, а с 25 мм и более наблюдается увеличение биомассы и численности.

Если рассматривать всю популяцию без ограничения эпипелагиали, то окажется, что биомасса сагитт в эпипелагиали в слое 0–200 м составляет только 20 %, в слое 200–500 м — 53 %, в слое 500–1000 м — 27 %.

Концентрации объектов, служащих основной пищей сагитт длиной до 25 мм (яиц, науплиев, мелких и среднеразмерных копепоид), приурочены к периферическим зонам, а пищу самых крупных могут составлять копепоиды длиной до 5 мм, наибольшие концентрации которых приурочены к глубоководным частям моря.

Список литературы

- Афанасьев Н.Н.** Макропланктон северной части Охотского моря : дис. ... канд. биол. наук. — М. : ИОАН СССР, 1985. — 216 с.
- Борисов Б.М., Волков А.Ф., Горбатенко К.М. и др.** Стандартные таблицы сырого веса и некоторых энергетических характеристик (калорийность, жиры, белки, углеводы, минеральный остаток) зоопланктона дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 138. — С. 355–367.
- 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.
- Волков А.Ф.** Введение в трофологию минтая // Изв. ТИНРО. — 2015а. — Т. 183. — С. 166–185.
- Волков А.Ф.** Интегральные значения биомассы и запаса зоопланктона в эпипелагиали 71 района севера Тихого океана, включая Берингово и Охотское моря, и схемы распределения массовых видов // Изв. ТИНРО. — 2015б. — Т. 180. — С. 140–160.
- Волков А.Ф.** Методика сбора и обработки планктона и проб по питанию нектона (пошаговые инструкции) // Изв. ТИНРО. — 2008а. — Т. 154. — С. 405–416.
- Волков А.Ф.** Среднеголетние характеристики зоопланктона Охотского и Берингова морей и СЗТО (межгодовые и сезонные значения биомассы, доминирование) // Изв. ТИНРО. — 2008б. — Т. 152. — С. 253–270.
- Волков А.Ф.** Сезонная и многолетняя динамика в планктоне эпипелагиали присахалинских вод Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2013а. — Т. 174. — С. 170–186.
- Волков А.Ф.** Сезонная и многолетняя динамика в планктоне эпипелагиали прикамчатских вод Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2013б. — Т. 175. — С. 206–233.
- Волков А.Ф.** Современное состояние весеннего планктонного сообщества северной части Охотского моря (1997–2017 гг.) // Изв. ТИНРО. — 2018. — Т. 192. — С. 121–135.
- Волков А.Ф.** Численность, биомасса и запас *Sagitta elegans* в Охотском море в весенний период // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 136. — С. 205–214.
- Волков А.Ф., Горбатенко К.М., Мерзляков А.Ю.** Планктон, состояние кормовой базы и питание массовых рыб эпи- и мезопелагиали Охотского моря в зимне-весенний период // Изв. ТИНРО. — 2003. — Т. 133. — С. 169–235.

- Горбатенко К.М.** Распределение, биомасса, межгодовая динамика сагитт Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 184. — С. 168–177.
- Горбатенко К.М.** Сезонные аспекты вертикального распределения зоопланктона в Охотском море // Изв. ТИНРО. — 1996. — Т. 119. — С. 88–119.
- Горбатенко К.М.** Сезонные изменения размерного состава массовых видов зоопланктона (эвфаузиид, гипериид, сагитт и крылоногих) Охотского моря и прилегающих вод // Изв. ТИНРО. — 2009. — Т. 156. — С. 174–191.
- Горбатенко К.М.** Трофодинамика гидробионтов в Охотском море : дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток, 2018. — 468 с.
- Кузнецова Н.А.** Питание и пищевые отношения нектона в эпипелагиали северной части Охотского моря : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2005. — 235 с.
- Максименков В.В.** Питание щетинкочелюстных *Parasagitta elegans* в заливе Корфа Берингова моря // Тр. КФ ТИГ ДВО РАН. — 2003. — Вып. 4. — С. 60–68.
- Чучукало В.И.** Питание и пищевые отношения нектона и нектобентоса в дальневосточных морях : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 484 с.
- Чучукало В.И., Напазаков В.В., Борисов Б.М.** Распределение и некоторые черты биологии массовых видов щетинкочелюстных в Охотском и Беринговом морях и сопредельных водах Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 1997. — Т. 122. — С. 238–254.
- Шунтов В.П.** Биология дальневосточных морей России. Т. 1 : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2001. — 580 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., Волков А.Ф., Темных О.С., Дулепова Е.П.** Минтай в экосистемах дальневосточных морей : моногр. — Владивосток : ТИНРО, 1993. — 426 с.
- Alvariño A.** Bathymetric distribution of Chaetognaths // Pacific Sci. — 1964. — Vol. 18(1). — P. 64–82.
- Alvariño A.** Chaetognaths // Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. — 1965. — Vol. 3. — P. 115–194.
- Alvariño A.** Predation in the plankton realm; mainly with reference to fish larvae // Inv. Mar. CICIMAR. — 1985. — Vol. 2. — P. 1–122.
- Baier C.T., Terazaki M.** Interannual variability in a predator-prey interaction: climate, chaetognaths and copepods in the southeastern Bering Sea // J. Plankt. Res. — 2005. — Vol. 27, Iss. 11. — P. 1113–1125.
- Feigenbaum D.** Feeding by the chaetognath, *Sagitta elegans*, at low temperatures in Vineyard Sound, Massachusetts Limnol // Oceanogr. — 1982. — Vol. 27(4). — P. 699–706. DOI: 10.4319/lo.1982.27.4.0699.
- King K.R.** The life history and vertical distribution of the chaetognath, *Sagitta elegans*, in Dabob Bay, Washington // J. Plankt. Res. — 1979. — Vol. 1, Iss. 2. — P. 153–167.
- Kotori M.** Chaetognath populations and their seasonal change in the Northwestern Pacific Ocean // Bull. Plank. Soc. Japan. — 1985. — Vol. 32. — P. 15–22.
- Kotori M.** Morphology of *Sagitta elegans* (Chaetognatha) in early larval stages // J. Oceanogr. Soc. Japan. — 1975. — Vol. 31, Iss. 4. — P. 139–144.
- Kotori M.** Reproduction and life history of *Sagitta elegans* Verrill (review) // Bull. Plank. Soc. Japan. — 1979. — Vol. 26. — P. 25–39.
- Kramp P.L.** The Godthaap Expedition 1928: Chaetognatha // Medd. Gronland. — 1939. — P. 3–40.
- McLaren I.A.** Adaptive significance of large size and long life of the chaetognath *Sagitta elegans* in the arctic // Ecology. — 1966. — Vol. 47, № 5. — P. 852–855.
- Pearre S.J.R.** Feeding by Chaetognatha: The relation of prey size to predator size in several species // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 1980. — Vol. 3. — P. 125–134.
- Terazaki M. and Marumo R.** Diurnal vertical migration of *Sagitta elegans* Verrill in the Western North Pacific Ocean // Bull. Plank. Soc. Japan. — 1979. — Vol. 26. — P. 11–18.
- Terazaki M.** Life history, distribution, seasonal variability and feeding of the pelagic chaetognath *Sagitta elegans* in the Subarctic Pacific: a review // Plankt. Biol. Ecol. — 1998. — Vol. 45(1). — P. 1–17.
- Terazaki M.** Seasonal variation and life history of the pelagic chaetognath, *Sagitta elegans* Verrill, in Toyama Bay, southern Japan Sea // J. Plankt. Res. — 1993. — Vol. 15, Iss. 6. — P. 703–714.
- Terazaki M., Marumo R.** Feedings habits of meso- and bathypelagic chaetognatha, *Sagitta zetesios* Fowler // Oceanol. Acta. — 1982. — Vol. 5, № 4. — P. 461–464.

References

Afanasyev, N.N., Macroplankton of the northern Sea of Okhotsk, *Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Moscow: IOAN SSSR, 1985.

Borisov, B.M., Volkov, A.F., Gobatenko, K.M., Koval, M.V., and Shershneva, V.I., Standard tables of the wet weight and some biochemical parameters (calorie content, fats proteins, carbohydrates, and the mineral rest) of zooplankton in the Far East Seas, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2004, vol. 138, pp. 355–367.

Volvenko, I.V., Morphometric characteristic of standard biostatistical regions for biocenological researches of Russian fishing zone on Far East, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2003, vol. 132, pp. 27–42.

Volkov, A.F., Introduction to trophology of walleye pollock, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015a, vol. 183, pp. 166–185.

Volkov, A.F., Integral values of biomass and stock of zooplankton in the epipelagic layer of the area 71 in the North Pacific, including the Bering and Okhotsk Seas, and patterns of distribution for mass species, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015b, vol. 180, pp. 140–160.

Volkov, A.F., Technique of collecting and processing the samples of plankton and the samples on nekton feeding (step-by-step instructions), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2008a, vol. 154, pp. 405–416.

Volkov, A.F., Quantitative parameters of zooplankton communities in the Okhotsk and Bering Seas and North-West Pacific (biomass, composition, dynamics), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2008b, vol. 152, pp. 253–270.

Volkov, A.F., Seasonal and long-term dynamics of epipelagic plankton in Sakhalin waters, the Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013a, vol. 174, pp. 170–186.

Volkov, A.F., Seasonal and long-term dynamics of epipelagic plankton in Kamchatka waters of the Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013b, vol. 175, pp. 206–233.

Volkov, A.F., Present state of the spring plankton community in the northern Okhotsk Sea (1997–2017), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2018, vol. 192, pp. 121–135.

Volkov, A.F., Biomass, number and size structure of *Sagitta elegans* in the Okhotsk Sea in spring, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2004, vol. 136, pp. 205–214.

Volkov, A.F., Gorbatenko, K.M., and Merzlyakov, A.Yu., Plankton, condition of the forage resources and feeding of the dominant epi- and mesopelagic fish species of the Okhotsk Sea during the winter-spring, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2003, vol. 133, pp. 169–235.

Gorbatenko, K.M., Distribution, biomass, and year-to-year dynamics of *Sagitta* in the Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2016, vol. 184, pp. 168–177.

Gorbatenko, K.M., Seasonal features of zooplankton vertical distribution in Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1996, vol. 119, pp. 88–119.

Gorbatenko, K.M., Seasonal changes in size of the mass zooplankton species (euphausiids, hyperiids, sagittas, and pteropods) in the Okhotsk Sea and adjacent waters, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2009, vol. 156, pp. 174–191.

Gorbatenko, K.M., Trophodynamics of aquatic organisms in the Sea of Okhotsk, *Doctoral (Biol.) Dissertation*, Vladivostok, 2018.

Kuznetsova, N.A., *Pitaniye i pishchevye otnosheniya nektona v epipelagiali severnoi chasti Okhotskogo morya* (Diet and Feeding Interactions of Nekton in the Epipelagic Zone of the Northern Sea of Okhotsk), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2005.

Maksimenkov, V.V., Feeding by chaetognaths *Parasagitta elegans* in the Korfa Bay, Bering Sea, *Tr. Kamchatskogo Fil. Tikhookean. Inst. Geogr. Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk*, 2003, vol. 4, pp. 60–68.

Chuchukalo, V.I., *Pitanie i pishchevye otnosheniya nektona i nektobentosa v dal'nevostochnykh moryakh* (Diet and Feeding Interactions among Nekton and Nektobenthos in the Far Eastern Seas), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2006.

Chuchukalo, V.I., Napazakov, V.V., and Borisov, B.M., Distribution and some features biology of common kinds sagittas in the Okhotsk and Bering seas and adjacent waters of Pacific Ocean, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1997, vol. 122, pp. 238–254.

Shuntov, V.P., *Biologiya dal'nevostochnykh morei Rossii* (Biology of the Far Eastern Seas of Russia), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2001, vol. 1.

Shuntov, V.P., Volkov, A.F., Matveev, V.I., Cheblukova, L.V., and Gudzh' A.V., Development of productive zones in the Sea of Okhotsk during the autumn period, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1986, vol. 12, no. 4, pp. 241–248.

Shuntov, V.P., Volkov, A.F., Temnykh, O.S., and Dulepova, E.P., *Mintai v ekosistemakh dal'nevostochnykh morei* (Walleye Pollock in Ecosystems of the Far Eastern Seas), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 1993.

- Alvariño, A.**, Bathymetric distribution of Chaetognaths, *Pac. Sci.*, 1964, vol. 18, no. 1, pp. 64–82.
- Alvariño, A.**, Chaetognaths, *Oceanogr. Mar. Biol.*, 1965, vol. 3, pp. 115–194.
- Alvariño, A.**, Predation in the plankton realm; mainly with reference to fish larvae, *Invest. Mar. CICIMAR*, 1985, vol. 2, pp. 1–122.
- Baier, C.T. and Terazaki, M.**, Interannual variability in a predator-prey interaction: climate, chaetognaths and copepods in the southeastern Bering Sea, *J. Plankton Res.*, 2005, vol. 27, no. 11, pp. 1113–1125.
- Feigenbaum, D.**, Feeding by the chaetognath, *Sagitta elegans*, at low temperatures in Vineyard Sound, Massachusetts, *Limnol. Oceanogr.*, 1982, vol. 27, no. 4, pp. 699–706. doi 10.4319/lo.1982.27.4.0699
- King, K.R.**, The life history and vertical distribution of the chaetognath, *Sagitta elegans*, in Dabob Bay, Washington, *J. Plankton Res.*, 1979, vol. 1, no. 2, pp. 153–167.
- Kotori, M.**, Chaetognath populations and their seasonal change in the Northwestern Pacific Ocean, *Bull. Plankton Soc. Jpn.*, 1985, vol. 32, pp. 15–22.
- Kotori, M.**, Morphology of *Sagitta elegans* (Chaetognatha) in early larval stages, *J. Oceanogr. Soc. Jpn.*, 1975, vol. 31, no. 4, pp. 139–144.
- Kotori, M.**, Reproduction and life history of *Sagitta elegans* Verrill (review), *Bull. Plankton Soc. Jpn.*, 1979, vol. 26, pp. 25–39.
- Kramp, P.L.**, The Godthaab Expedition 1928: Chaetognatha, *Medd. Groenl.*, 1939, pp. 3–40.
- McLaren, I.A.**, Adaptive significance of large size and long life of the chaetognath *Sagitta elegans* in the Arctic, *Ecology*, 1966, vol. 47, no. 5, pp. 852–855.
- Pearre, S., Jr.**, Feeding by Chaetognatha: The relation of prey size to predator size in several species, *Mar. Ecol.: Prog. Ser.*, 1980, vol. 3, pp. 125–134.
- Terazaki M. and Marumo R.** Diurnal vertical migration of *Sagitta elegans* Verrill in the Western North Pacific Ocean // *Bull. Plank. Soc. Japan.* — 1979. — Vol. 26. — P. 11–18.
- Terazaki M.** Life history, distribution, seasonal variability and feeding of the pelagic chaetognath *Sagitta elegans* in the Subarctic Pacific: a review // *Plankt. Biol. Ecol.* — 1998. — Vol. 45(1). — P. 1–17.
- Terazaki M.** Seasonal variation and life history of the pelagic chaetognatha, *Sagitta elegans* Verrill, in Toyama Bay, southern Japan Sea // *J. Plankt. Res.* — 1993. — Vol. 15, Iss. 6. — P. 703–714.
- Terazaki M., Marumo R.** Feedings habits of meso- and bathypelagic chaetognatha, *Sagitta zetesios* Fowler // *Oceanol. Acta.* — 1982. — Vol. 5, № 4. — P. 461–464.

Поступила в редакцию 9.06.18 г.

Принята в печать 13.07.18 г.