

УДК 597.562–153

А.Ф. Волков*Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4**ВВЕДЕНИЕ В ТРОФОЛОГИЮ МИНТАЯ**

Рассмотрены и обсуждены различные аспекты, связанные с питанием минтая на разных этапах его онтогенеза, рассмотрены строение и функциональные особенности ротового аппарата минтая, приведены меристические и количественные характеристики фильтрующей части. Представлены серии графиков, диаграмм и таблиц, показывающих списки групп и видов организмов, потребляемых минтаем, и изменения состава доминирующих объектов пищи по мере его роста (личинки–сеголетки–молодь–половозрелые). Общая суточная ритмика питания у минтая отсутствует, но в отдельные периоды и в локальных участках акватории может проявляться в связи с региональными и сезонными особенностями его кормовой базы, т.е. планктонного сообщества. Важной особенностью трофологии минтая следует считать каннибализм по отношению к собственным личинкам и сеголеткам, что позволяет ему расширять спектр потребляемого зоопланктона в сторону мелкой и средней фракций. Интенсивность питания минтая в течение года может изменяться в несколько раз не только в зависимости от состояния кормовой базы, но и от его физиологического состояния, что необходимо учитывать при определении степени обеспеченности кормовыми ресурсами. Синхронно с существенным увеличением или уменьшением численности минтая в ряде случаев (северная часть Охотского моря) наблюдалось параллельное уменьшение или увеличение запасов основных кормовых для него групп зоопланктона (эвфаузииды, копеподы, гиперииды) и отсутствие таковых у доминирующих в планктоне, но не в пище (сагитты). Величина суточного пищевого рациона в относительных единицах уменьшается пропорционально массе тела, но количество потребляемой пищи в весовом выражении возрастает, поэтому так называемый «сверхкрупный» минтай оказывается экономически невыгодным при оценке величины кормового коэффициента, но поскольку доля этих рыб невелика, то и их влиянием на степень потребления планктонной части кормовой базы при тотальных расчетах можно пренебречь, тем более что, обитая большей частью в придонных слоях, он питается соответственно придонными рыбами и беспозвоночными и этим сходен с треской.

Ключевые слова: минтай, трофология, зоопланктон, эвфаузииды, копеподы, гиперииды, щетинкочелюстные, биомасса, суточная ритмика.

Volkov A.F. Introduction to trophology of walleye pollock // *Izv. TINRO.* — 2015. — Vol. 183. — P. 166–185.

Various aspects of walleye pollock feeding at different stages of its ontogenesis are reviewed and discussed. Structure and functional features of its mouth organs are considered with meristic and quantitative description of the filter one. Lists of pollock prey are presented with attention to changes of food composition and dominant species in the process of its growth from larvae to adult fish. Daily rhythm of feeding is not usual for pollock, but it appears locally

* 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.

and temporary under regional or seasonal conditions of its prey (i.e. plankton). An important feature of the pollock trophology is cannibalism on its own larvae and underyearlings that allows to the population to extend the food spectrum toward small-sized zooplankton. Activity of the pollock feeding can change in several times during the year in dependence on food resources and physiological state of the fish. Year-to-year variability of mass groups of prey (copepods, euphausiids, hyperiids) abundance sometimes coincides with the pollock stock changes in the northern Okhotsk Sea, but variations of arrowworms abundance (not important for pollock) never coincide with the stock changes. Daily food ration of pollock (relative to body weight) decreases with its age, but its absolute individual consumption increases that could be a reason of food conversion underestimation. However, large fish are few and feed mostly on fish and benthic invertebrates (similar to cod), so their consumption of zooplankton could be ignored.

Key words: pollock, trophic ecology, zooplankton, euphausiid, copepod, hyperiid, arrowworm, food resource, daily rhythm.

Введение

Значение минтая в Охотском и Беринговом морях исключительно велико, и вряд ли нужно лишний раз это доказывать, ссылаясь на свидетельства многих отечественных и зарубежных специалистов. Понятно, что существование вида с такой высокой численностью предполагает наличие достаточного количества пищи, которая должна соответствовать его потребностям на каждой стадии онтогенеза. Поэтому, помимо пресса со стороны хищников и климатических условий, именно состояние кормовой базы оказывает влияние на размножение, рост и развитие и в конечном итоге на формирование урожайных поколений, т.е. промысловые ресурсы.

Отсюда вытекают две задачи: 1) изучение питания минтая и 2) изучение качественных и количественных характеристик кормовой базы, позволяющей ему поддерживать столь высокую численность достаточно длительное время.

Таким образом, настоящая статья посвящена преимущественно питанию минтая Охотского моря в возрасте от личинок, сеголеток и старше с задачей показать взаимосвязи ряда характеристик минтая и его кормовой базы и сформулировать основные закономерности трофологии минтая в виде развернутых положений с иллюстрациями в виде обобщающих таблиц и графиков.

Материалы и методы

Питание минтая на всем протяжении его жизненного цикла, начиная от личинок, довольно хорошо изучено, результаты исследований изложены во многих научных публикациях. В частности, установлены групповой и видовой состав объектов питания и его изменение в зависимости от возраста минтая, его физиологического состояния, сезона, места обитания (Микулич, 1954; Максименков, 1984, 2007; Качина, Савичева, 1987; Волков и др., 1990; Шунтов и др., 1993; Кузнецова, 2005; Чучукало, 2006; и мн. др.). Соответственно, говоря о кормовой базе минтая, следует вести речь не о планктоне, нектоне или бентосе вообще, а только о тех видах, которые реально являются объектами его питания в данном районе, в данный сезон и применительно к соответствующей возрастной категории.

Поскольку основная часть охотоморского минтая обитает в северной части моря, все приводимые ниже данные по составу его запасов и кормовой базы относятся к этой части моря, а именно к биостатистическим районам, указанным на рис. 1. Данные по питанию минтая и состоянию его кормовой базы взяты из баз ТИНРО-центра: «Трофология» за 2000–2013 гг. (проб по питанию минтая — 5515, желудков — 97954) и «Зоопланктон» (более 10 тыс. проб из Охотского моря). При расчетах биомассы и запасов массовых групп и видов крупной фракции (КФ) (эвфаузииды, гиперииды, копеподы) все данные приводились к ночному времени через отношение средних ночных биомасс к дневным, для всех остальных видов этого не требовалось. Все материалы по зоопланктону и по питанию минтая собраны и обработаны в соответствии с принятыми в ТИНРО-центре методиками (Волков, 2008).

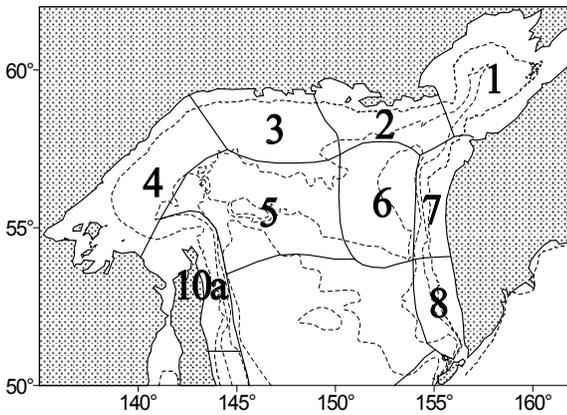


Рис. 1. Биостатистические районы северной части Охотского моря. В тексте: «восток» — биостатистические районы 1, 2, 6, 7, 8; «запад» — районы 3, 4, 5, 10a. Эпипелагиаль: площадь (тыс. км²)/средняя глубина (м) районов: 1 — 122,6/98,0; 2 — 65,0/138,0; 3 — 83,6/134,0; 4 — 120,0/116,0; 5 — 160,0/196,0; 6 — 99,0/200,0; 7 — 541,0/110,0; 8 — 45,2/140,0; 10a — 65,0/137,0

Fig. 1. Biostatistical areas in the northern Okhotsk Sea: eastern areas 1, 2, 6, 7, 8 and western areas 3, 4, 5, 10a. Their area (10³ km²)/mean depth (m): 1 — 122.6/98.0; 2 — 65.0/138.0; 3 — 83.6/134.0; 4 — 120.0/116.0; 5 — 160.0/196.0; 6 — 99.0/200.0; 7 — 541.0/110.0; 8 — 45.2/140.0; 10a — 65.0/137.0

120.0/116.0; 5 — 160.0/196.0; 6 — 99.0/200.0; 7 — 541.0/110.0; 8 — 45.2/140.0; 10a — 65.0/137.0

Результаты и их обсуждение

С 2000 по 2009 г. биомасса минтая увеличилась в 5 раз, а к 2013 г. опять понизилась вдвое, при этом изменялось соотношение неполовозрелой и половозрелой частей (рис. 2). Еще более значительные флюктуации происходили в пределах отдельных районов (табл. 1). Соответственно, изменялись состав и количество потребляемого в пищу зоопланктона.

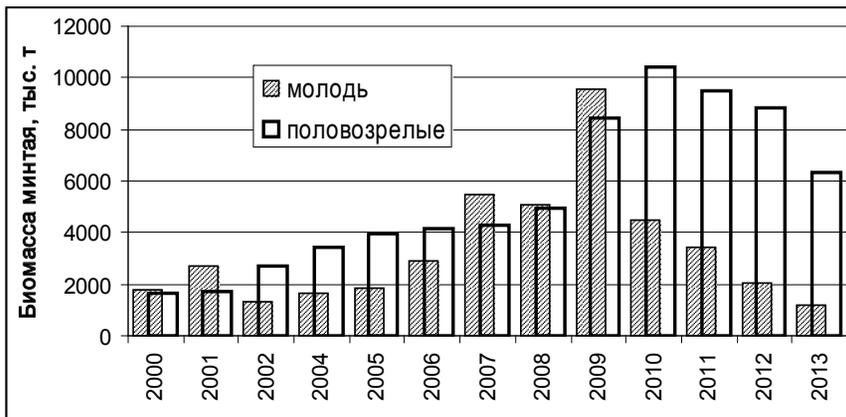


Рис. 2. Биомасса учтенного минтая в северной части Охотского моря
Fig. 2. Accounted pollock biomass in the northern Okhotsk Sea, 10³ t

Строение и функционирование жаберного аппарата минтая

По типу питания минтай является универсалом, который может потреблять как планктон, так и нектон, придонных и донных беспозвоночных и даже растения, все зависит от его возраста, условий обитания и доступности необходимого количества пищевых объектов. В одних случаях он может выступать как типичный планктонофаг, в других — это типичный хищник, питающийся рыбами, кальмарами и креветками. Но в основной массе он остается преимущественно планктонофагом, и только «сверхкрупная» часть практически полностью переходит на питание нектоном и придонными животными.

Здесь полезно рассмотреть строение ротового аппарата, которое позволяет ему более успешно достигать свои жертвы.

Как все костистые рыбы, минтай имеет 5 пар жаберных дуг, из которых наружные срослись с жаберными крышками и развитых тычинок не имеют; внутренние дуги срослись с нижней челюстью и имеют один ряд коротких тычинок, следующие 2 пары снабжены такими же тычинками с обеих сторон, у 4-й пары, прилегающей к

Таблица 1

Биомасса и численность учетного минтая в промысловых районах Охотского моря

Table 1

Accounted pollock biomass and abundance, by fishery districts of the Okhotsk Sea

Год	Неполовозрелые			Половозрелые			Всего
	ЗК	Шел.	Сев.	ЗК	Шел.	Сев.	
Биомасса, тыс. т							
2000	1016	10	780	847	167	632	3452
2001	2130	6	593	700	227	788	4444
2002	902	431	10	1476	663	563	4045
2004	1178	37	401	1315	1305	805	5041
2005	1315	152	389	1355	1151	1459	5821
2006	1735	51	1120	2018	1087	1032	7043
2007	2842	48	2608	2543	795	924	9760
2008	2044	6	3015	1864	870	2189	9988
2009	1819	9	7733	3233	657	4533	17984
2010	2544	5	1905	6504	509	3406	14873
2011	1069	22	2308	4200	781	4511	12891
2012	1442	19	604	3598	439	4784	10886
2013	574	9	607	2250	833	3236	7509
Среднее	1585	62	1698	2454	730	2220	8749
Численность, млн экз.							
2000	5606	188	7042	1908	430	1610	16784
2001	31593	457	6252	1668	520	1974	42464
2002	5523	2675	89	3280	1568	1526	14661
2004	10480	701	4909	2835	2722	1679	23326
2005	6780	19652	14537	2602	2058	2685	48314
2006	15016	4362	35181	3806	1899	1753	62017
2007	23201	1908	30479	4809	1344	1504	63245
2008	12062	127	25977	3304	1236	3682	46388
2009	8726	127	46525	6662	1310	9158	72508
2010	13049	166	10567	15501	1157	8558	48998
2011	4715	77	10133	10498	2105	12313	39841
2012	17622	827	3456	7307	1075	13059	43346
2013	5102	67	5170	3914	1919	8073	24245
Среднее	12267	2410	15409	5238	1488	5198	42011

Примечание. ЗК — западная Камчатка (р-ны 7 и 8), Шел. — зал. Шелихова (р-н 1), Сев. — прочие районы северной части (р-ны 2–6, 10а) (по: Овсянников и др., 2013; с дополнениями).

жаберным крышкам, с внутренней стороны имеются короткие тычинки, а с внешней — длинные и более частые (рис. 3). Короткие тычинки образуют фильтрующую сетку, ячейки которой пропускают более мелких и задерживают более крупных животных. Понятно, что размер ячеек изменяется вместе с размером рыбы (табл. 2). Исходя из размеров цедильных ячеек несложно определить минимальные размеры планктона, которым минтай может питаться.

Количество нормально развитых коротких тычинок 12–15, длинных — 22–25. Длина длинных тычинок увеличивается от передней части к задней, например, у минтая длиной 50 см с 5 до 15 мм. Этот цедильный аппарат работает следующим образом. При открывании рта в ротовой полости создается вакуум, и жаберные крышки плотно прижимаются к голове. При захлопывании ротовой полости жаберные крышки открываются, попавшая в ротовую полость вода вместе с мелким планктоном выходит через цедильные отверстия, одновременно насыщая жабры кислородом, а более



Рис. 3. Цедильный аппарат минтая. **Вверху** — короткие тычинки, образующие «сито», **внизу** — длинные тычинки, препятствующие выходу жертв через жаберную щель

Fig. 3. Filter organ of pollock. **Above** — short stamens forming a «mesh»; **below** — long stamens preventing release of prey through gill slit



крупный планктон поступает в глотку. Функция длинных тычинок состоит в том, чтобы не дать захваченным животным уйти в щели под жаберными крышками. Но это в том случае, когда минтай захватывает несколько планктонных животных одновременно, например, которые могут образовывать плотные стайки или скопления. В большинстве же случаев минтай действует как хищник. Это происходит не только при питании nekтоном, но также и более мелкими зоопланктерами: эвфаузидами, мизидами, гипериидами, личинками рыб и беспозвоночных. При этом, резко открывая рот и создавая в ротовой полости вакуум, минтай увеличивает результативность добычи.

Этот эффект всасывания у разных рыб бывает выражен в большей или меньшей степени. Например, бычки, удильщики, скорпены и некоторые другие рыбы-засадчики одновременно с молниеносным броском всасывают проплывающую мимо добычу с такой силой, что простому глазу кажется, будто жертва просто исчезла из поля зрения. У минтая это свойство выражено в меньшей степени, но вместе с его скоростными качествами должно работать также эффективно.

Таблица 2

Длина минтая и размеры цедильных отверстий

Table 2

Length of pollock and size of its filter holes

Показатель	Длина рыбы, см							
	10	12	15	20	25	30	40	50
Интервал между короткими тычинками, мм	0,3	0,4	0,5	0,7	0,9	1,1	1,7	2,0
Длина коротких тычинок, мм	0,50	0,60	0,70	0,90	1,15	1,30	1,80	2,30
Размер цедильного прямоугольника, мм	1,0 x 0,3	1,2 x 0,4	1,4 x 0,5	1,8 x 0,7	2,1 x 0,9	2,6 x 1,1	3,6 x 1,7	4,6 x 2,0

Изменение состава и размеров пищи минтая от микропланктона до nekтона в зависимости от его размеров

В первые дни после перехода личинок минтая на экзогенное питание основу их пищи составляют нано- и микропланктон, а затем по мере роста их сменяет зоопланктон мелкой фракции. Наибольшее значение в питании личинок имеют копеподы р. *Pseudocalanus*, являющиеся одними из самых массовых не только в Охотском, но также в Беринговом и Японском морях (Kamba, 1977; Nishiyama, Hirano, 1985; Шунтов и др. 1993; и др.), с самого начала пищей личинок служат яйца и науплии этих копепод. Нерест и появление яиц, науплиев и ранних копеподитов у р. *Pseudocalanus*

совпадает с появлением личинок минтая, они представляют собой удобный пищевой объект, поскольку с самых ранних стадий их тела содержат оранжевую каплю жира, т.е. они питательны и хорошо заметны. По-видимому, в формировании урожайных поколений минтая именно эти копеподы имеют наибольшее значение. Другой массовый вид копепод *Oithona similis* также занимает существенную долю в пище личинок, но она гораздо меньше, чем у видов р. *Pseudocalanus*. В отдельных случаях, как это было в восточной части Охотского моря, на самых ранних стадиях в пище личинок могут доминировать велигеры двустворчатых моллюсков. По мере роста и перехода в разряд сеголеток доля мелких копеподитов снижается, их место занимают взрослые особи копепод мелкой фракции и копеподиты более крупных копепод, в пище появляются крупные яйца и науплии эвфаузиевых, а затем и калиптописы (рис. 4).

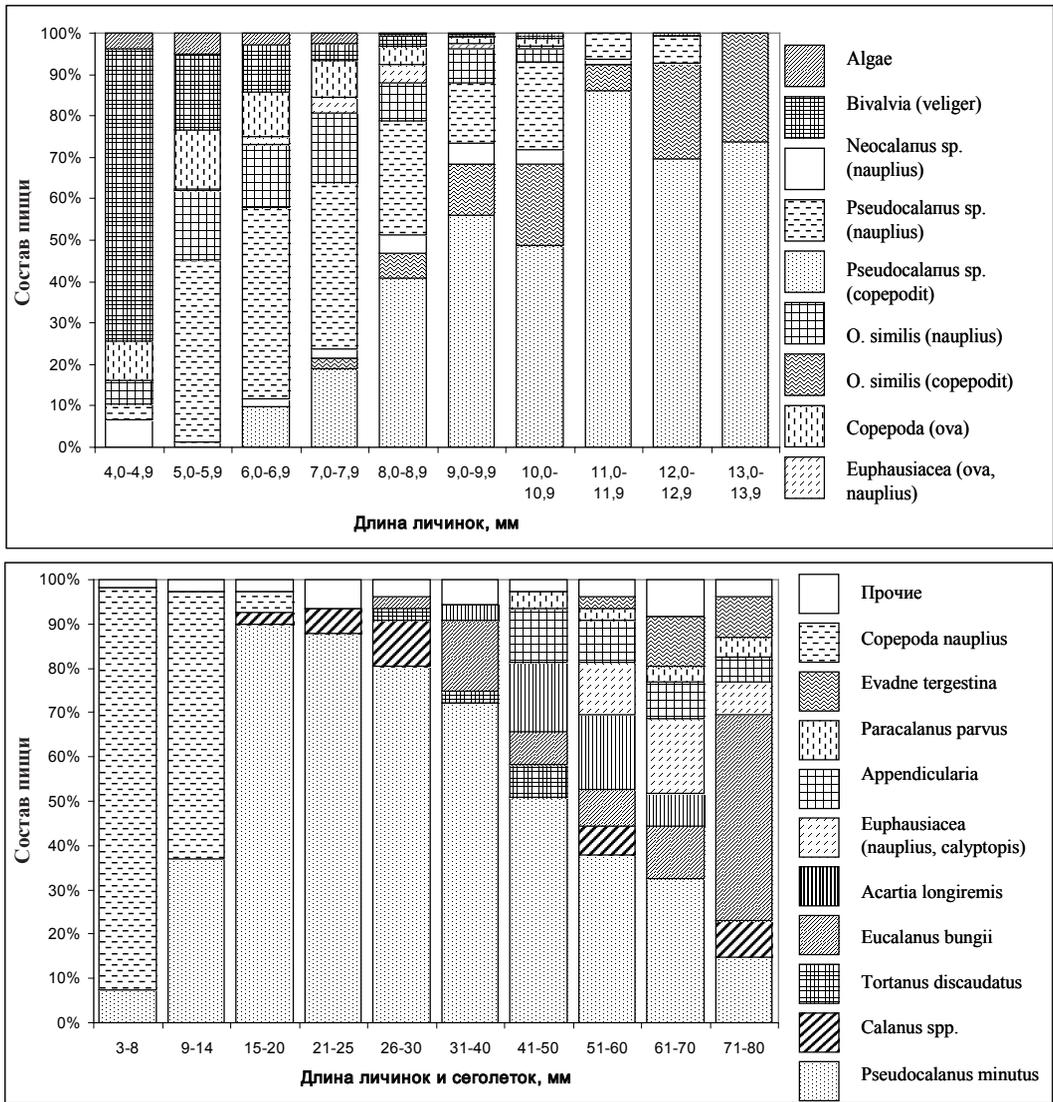


Рис. 4. Состав пищи (% от массы) личинок минтая из восточной части Охотского моря (верхний рисунок по: Максименков, 2007; с изменениями); личинок и сеголеток минтая из зал. Функа, Хоккайдо (нижний рисунок по: Kamba, 1977; с изменениями)

Fig. 4. Food composition (% by weight) of pollock larvae in the eastern Okhotsk Sea (above — from: Максименков, 2007, as amended) and pollock larvae and fingerlings in the Funka Bay, Hokkaido (below — from: Kamba, 1977, as amended)

Помимо набора организмов, обычно указываемых в списке пищевых объектов личинок минтая, весьма вероятно, что определенную часть пищи, особенно у самых

мелких личинок, могут иметь голые жгутиковые, бактерии, зоофлагелляты и беспанцирные инфузории. Перечисленные группы микроскопических организмов в своем большинстве являются первичными деструкторами и одновременно служат пищей для nekтона и зоопланктона на ранних стадиях. Их роль в экосистеме чрезвычайно велика, численность резко возрастает в заключительной фазе цветения фитопланктона, т.е. в весенний период. В это время их биомасса достигает уровня биомассы мезопланктона — 100–1000 мг/м³, а если учесть скорость размножения и смены поколений, которая происходит неоднократно в течение суток, то становится понятным, что их суточная продукция намного превосходит биомассу. Однако при исследовании зоопланктона работы по определению численности и биомассы микропланктона наиболее трудоемки, требуют специальной аппаратуры, методов и наличия подготовленных специалистов. Одна из основных причин — при гибели эти организмы теряют форму и становятся неидентифицируемыми частичками детрита. Приходится констатировать, что в практике ТИНРО-центра и многих других организаций эти звенья пищевой цепи оказываются «за бортом» исследований, поэтому трудно установить их присутствие в составе пищи рыб.

Понятно, что каждая стадия развития животных требует для себя определенного набора пищевых объектов. Поэтому для успешного выживания нарождающегося поколения, при прочих благоприятных условиях, определяющим фактором является своевременное появление этого набора в составе планктона в достаточном количестве. Просматриваются такие основные ситуации: при запаздывании или, наоборот, при слишком раннем развитии кормовой базы даже при хорошем нересте поколение может оказаться неурожайным; своевременное развитие кормовой базы даже при не самом обильном нересте может обеспечить появление достаточно урожайного поколения.

Состав пищи минтая и размеры пищевых объектов тесно связаны с его собственными размерами и состоянием его реальной и потенциальной кормовой базы, ее региональными особенностями, что видно при сравнении по этим показателям Охотского и Берингова морей, которые в зависимости от преобладания групп КФ были названы соответственно «эвфаузиидно-копеподно-сагиттовым» и «сагиттово-копеподным» (Волков, 1996), что нашло свое отражение и в особенностях питания минтая (рис. 5, 6).

Суммарная нагрузка минтая на объекты его кормовой базы распределяется избирательно: наблюдается очевидная преференция к одним группам — Euphausiacea, Copepoda, Amphipoda — и «пренебрежение» по отношению к другим, несмотря на их постоянно (Chaetognatha) или в более редких случаях (Mysidacea, Pteropoda, Coelenterata) доминирующее положение в планктоне (рис. 7). Хотя в отдельных случаях содержание сагитт в желудках минтая может достигать 20–50 %, что позволяет относить их к резервной пище, потребляемой при недостатке любимых видов, а не к «трофическому тупику», как порой оценивались щетинкочелюстные и кишечнополостные.

Более конкретные данные по роли доминирующих видов приведены в табл. 3 и 4, составленных по осредненным данным за 2000–2010 гг. В отдельные годы цифры могут быть другими, но основной набор доминирующих видов и групп останется практически неизменным. Уже сеголетки отдают предпочтение эвфаузидам, правда, доступными для них оказываются только мелкие неполовозрелые особи. Доля эвфаузиид наиболее значительной была в рационе неполовозрелых рыб, причем по мере увеличения размеров снижалось значение более мелкой *Th. raschii*, но возрастало у более крупной *Th. longipes*. Начиная с 30–40 см все большее значение в питании минтая приобретали декаподы и рыбы (см. рис. 5, табл. 3).

Некоторые сезонные и региональные различия касаются только количественных характеристик, но не состава основных пищевых объектов и списка доминирующих видов. Так, в зимне-весенний период наибольшая доля эвфаузиид была в составе пищи сеголеток, а копепод — у молодежи, а в летне-осенний — наоборот; рыбы (в рационе половозрелого минтая) и амфиподы заметно большую долю составляют в летне-осенний период (табл. 4). И в зимне-весенний, и в летне-осенний периоды интенсивность питания минтая в западных районах выше, чем в восточных (см. табл. 4). Скорее всего,

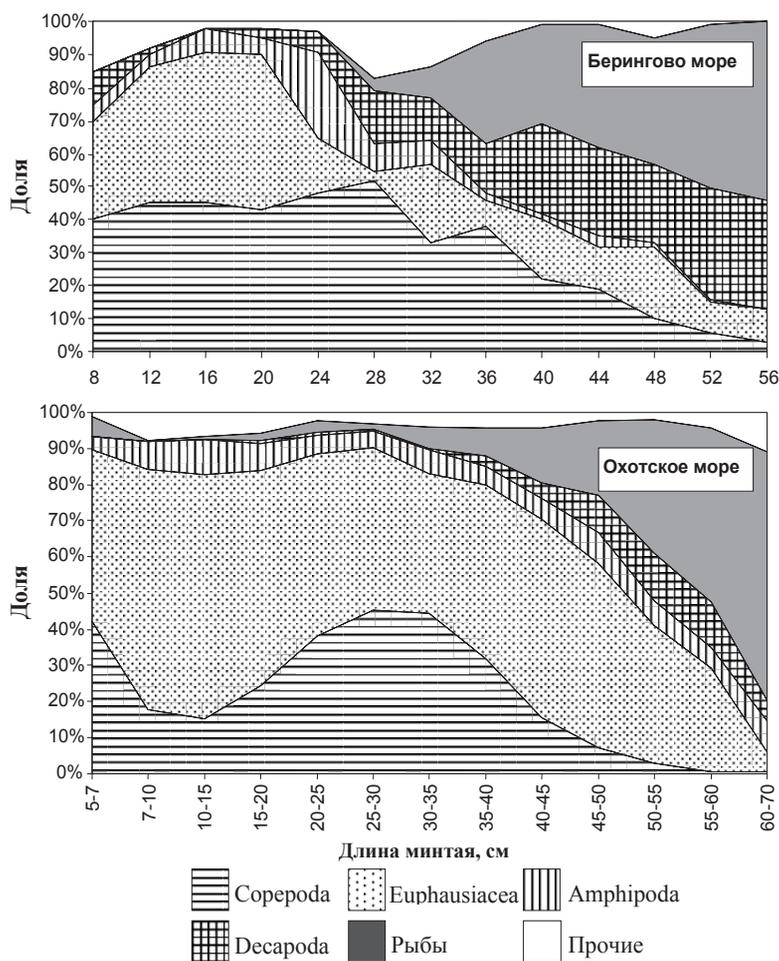


Рис. 5. Изменение состава пищи в зависимости от размеров минтая и региональных особенностей в составе кормовой базы в западной части Берингова моря (Качина, Савичева, 1987) и в северной части Охотского моря (трофологическая база ТИНРО-центра)

Fig. 5. Changes of pollock food composition in dependence on its size and local food resources in the western Bering Sea (Качина, Савичева, 1987) and in the northern Okhotsk Sea (unpublished data of TINRO)

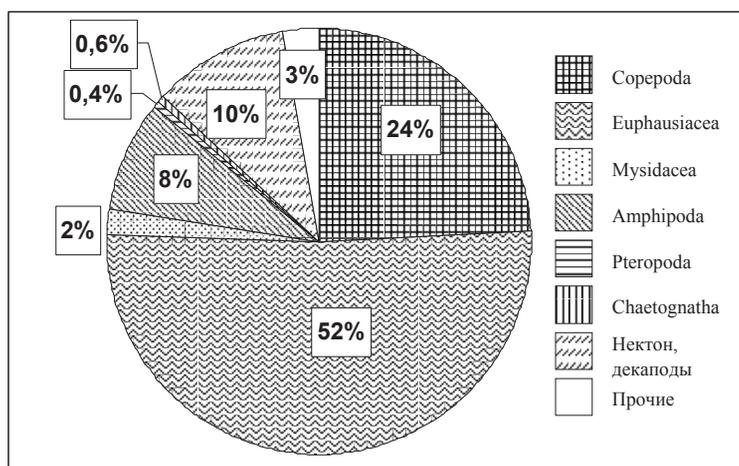


Рис. 6. Ведущие группы в пище минтая в северной части Охотского моря в зимне-весенний период (к группе «Прочие» отнесены Polychaeta, Tunicata, Ostracoda, Cumacea, Coelenterata)

Fig. 6. Main taxonomic groups in diet of pollock in the northern Okhotsk Sea in winter-spring season (the group «Other» includes Polychaeta, Tunicata, Ostracoda, Cumacea, Coelenterata)

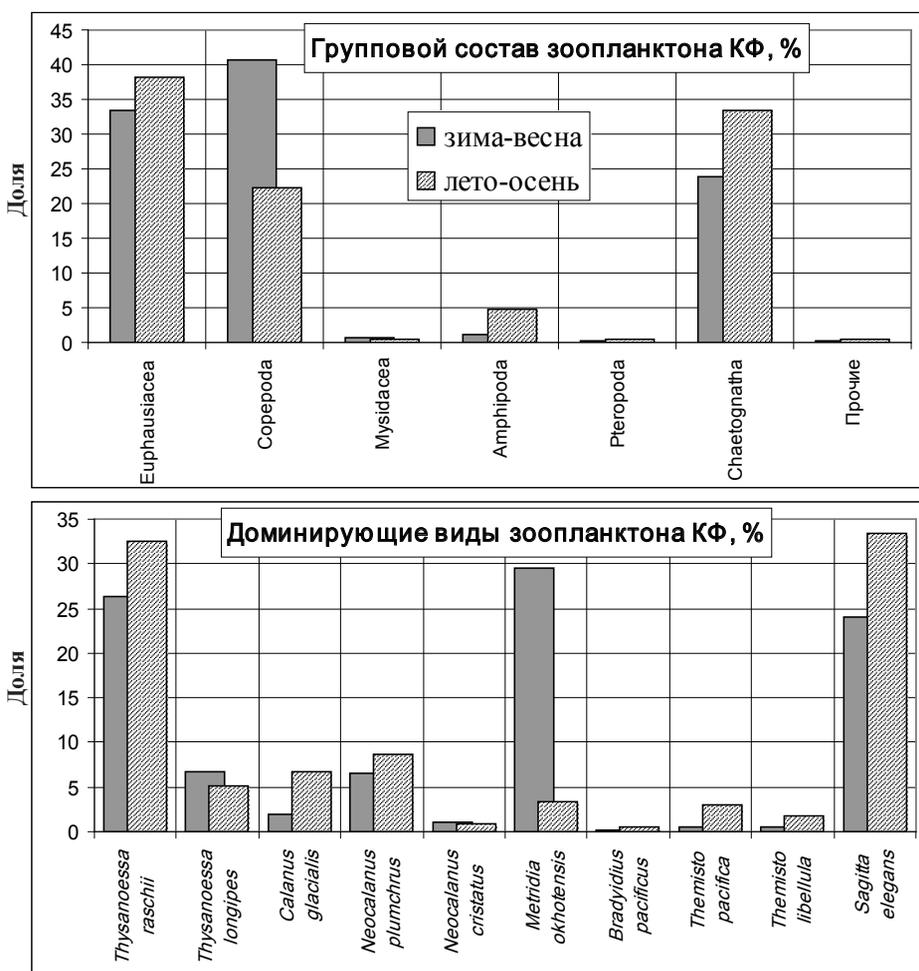


Рис. 7. Доминирующие группы и виды в планктоне КФ северной части Охотского моря, составляющие основу питания минтая, %

Fig. 7. Groups and species of large-sized plankton dominant in plankton community of the northern Okhotsk Sea or in the pollock diet, %

это является следствием того, что основная часть популяции нагульного и нерестового минтая обитает в восточной зоне, что и создает определенную (но не радикальную) напряженность в пищевом отношении.

Общая суточная ритмика питания у минтая

При изучении суточной ритмики питания оказалось, что в разное время и в разных районах максимумы и минимумы интенсивности питания не укладывались в единую схему, как это наблюдается у тихоокеанских лососей. Правда, иногда удавалось подметить достаточно четко выраженную суточную ритмику, но это были только отдельные случаи, которые в дальнейшем не подтверждались. Суточная динамика питания минтая «... может различаться в смежные периоды в одном и том же районе, у различных размерных групп, буквально в близрасположенных районах или на соседних горизонтах, а также в разные сезоны. На фоне противоречивой картины тем не менее просматриваются контуры некоторых закономерностей. Характерным, например, является в среднем более интенсивное питание минтая в Охотском море ночью, а в Беринговом дне» (Шунтов и др., 1993, с. 165). Правда, это удалось подметить только на суточных станциях по наличию в желудках свежей пищи (рис. 8). «Суточная ритмика в питании минтая может быть выражена в различной степени и зависит от наличия и доступности пищи. В шельфовой зоне пища доступна для

Таблица 3

Состав пищи минтая в зависимости от его размеров в зимне-весенний период в северной части Охотского моря, % от ИНЖ (по материалам трофологической базы лаборатории гидробиологии ТИНРО-центра)

Table 3

Pollock diet composition in the northern Okhotsk Sea in winter-spring in dependence on its size, % of stomach content (unpublished data of Hydrobiology Lab. of TINRO)

Компонент пищи	Длина минтая, см						
	5–10	10–15	15–20	20–30	30–40	40–50	50–60
Euphausiacea	78,7	69,8	65,0	25,2	37,0	50,6	34,0
<i>Th. raschii</i>	79,5	66,4	59,2	17,0	26,3	29,3	21,9
<i>Th. longipes</i>	0,8	4,5	5,5	8,0	10,5	20,8	13,0
Сопепода	14,0	13,2	30,0	66,5	44,8	16,8	2,3
<i>Metridia okhotensis</i>	9,5	9,2	16,2	35,2	18,6	5,3	0,8
<i>Neocalanus plumchrus</i>	1,7	1,0	11,1	18,8	7,7	3,7	0,6
<i>N. cristatus</i>	0	0,1	0	7,0	11,0	4,6	0,6
<i>Calanus glacialis</i>	1,9	1,2	1,9	1,9	4,6	2,1	0,2
Amphipoda	1,0	9,7	1,1	2,5	2,8	3,9	3,3
<i>Themisto pacifica</i>	0,2	2,5	0,5	1,5	1,3	1,1	1,2
<i>T. libellula</i>	0,7	7,0	0,4	0,8	1,1	1,9	2,0
Decapoda	0,1	0	0,7	0,4	3,7	9,6	18,6
<i>Pandalus</i> sp.	0,1	0	0	0,2	3,3	9,2	18,3
Mysidacea	4,4	5,9	0,3	1,9	3,5	3,8	2,4
Pteropoda	0	0	0	0,4	0	0,3	0,9
<i>Sagitta elegans</i>	1,9	0,9	0	2,2	2,4	1,3	0,5
<i>Oikopleura vanhoeffeni</i>	0	0	1,4	3,4	4,8	5,4	3,8
Pisces	0	0,6	2,8	0,8	5,2	12,2	35,9
<i>Mallotus villosus</i>	0	0,1	0	0	1,2	5,1	7,4
<i>Clupea pallasii</i>	0	0	0	0	0	0,9	11,9
<i>Leuroglossus schmidtii</i>	0	0	0	0,2	1,5	1,9	2,4
<i>Theragra chalcogramma</i>	0	0	0	0	0,6	1,4	3,2
<i>Pleuronectidae</i> gen. sp.	0	0	1,4	0	0,4	0,6	0,6
ИНЖ, ‰	286	209	166	62	49	52	46

минтай круглосуточно, поэтому он там может питаться как днем, так и ночью... В глубоководной зоне наблюдается иная картина, которая различна в Охотском и Беринговом морях...: зимой в Охотском море основу пищи минтая в глубоководных районах составляют эвфаузииды, которые доступны в эпипелагиали только в ночное время суток, когда и потребляется основная часть рациона; в Беринговом море в глубоководных районах в это же время основу кормовой базы составляет *Neocalanus cristatus* — 5 копеподиты, которые в зимне-весенний период не покидают эпипелагиали в течение суток. В этих районах минтай питается в основном в светлое время» (Волков, 1996, с. 39, 43). К этому следует добавить, что минтай с его большими глазами способен хорошо видеть эвфаузиид и ночью (из-за того что днем эвфаузииды находятся на глубине более 300–400 м, для минтая они оказываются доступными только в эпипелагиали, куда они поднимаются в темное время суток) из-за наличия у них светящихся в темноте 4–5 пар фотофоров, которых нет у *N. cristatus*, поэтому этой копеподой минтай питается в светлое время.

Интенсивность питания минтая в течение года

На первый взгляд может показаться, что интенсивность питания или накормленность минтая зависят только от состояния кормовой базы, на самом же деле этот показатель в большой степени зависит также и от его физиологического состояния.

Непосредственно перед нерестом интенсивность питания минтая снижается, и он питается в поддерживающем режиме.

Таблица 4

Состав пищи разновозрастного минтая в восточных и западных районах северной части Охотского моря в зимне-весенний и летне-осенний периоды, % от ИНЖ (по материалам трофологической базы лаборатории гидробиологии ТИНРО-центра)

Table 4

Pollock diet composition in the eastern and western areas of the northern Okhotsk Sea in winter-spring and summer-autumn seasons, % of stomach content (unpublished data of Hydrobiology Lab. of TINRO)

Компонент пищи	Зима-весна						Лето-осень					
	Восток			Запад			Восток			Запад		
	Сег.	Мол.	Взр.	Сег.	Мол.	Взр.	Сег.	Мол.	Взр.	Сег.	Мол.	Взр.
ИНЖ, ‰	187	79	45	316	147	63	163	90	52	162	137	144
Euphausiacea	61,6	34,7	36,1	87,0	57,0	43,9	44,1	48,4	36,8	44,9	70,2	40,5
Copepoda	12,0	47,8	30,5	11,4	36,1	16,9	35,0	30,6	8,0	27,1	7,9	2,4
Amphipoda	10,2	8,5	3,8	0,8	3,0	2,5	14,6	8,3	15,0	24,7	14,2	9,6
Mysidacea	12,3	3,4	3,7	0,6	0,2	2,8	5,6	8,4	2,6	1,0	0,2	0,3
Decapoda	0	0,4	4,6	0	0,2	12,7	0	0,7	6,9	0	2,2	11,3
Chaetognatha	2,9	1,7	2,2	0,2	0,3	0,7	0	0,6	0,7	0	0,4	0
Pteropoda	0	0,3	0,3	0	0	0,4	0	0	0	0,4	0,3	1,4
Cephalopoda	0	0,1	0,7	0	0,1	1,7	0	1,2	3,1	0	3,8	7,6
Pisces	1,0	1,5	15,4	0	0,3	11,2	0,6	1,4	25,8	1,1	0,7	26,4
<i>Th. raschii</i>	60,7	28,8	22,7	82,4	49,2	28,4	43,4	45,7	30,5	15,3	60,5	32,9
<i>Th. longipes</i>	0,9	5,9	13,4	4,6	7,8	15,6	0	2,7	6,2	10,7	6,6	7,5
<i>Furcilia Thysanoessa</i>	0	0	0	0	0	0	0,7	0	0	18,9	3,0	0,1
<i>M. okhotensis</i>	6,1	28,2	12,4	9,1	17,3	6,0	6,3	0,6	1,3	7,7	1,7	0,3
<i>N. plumchrus</i>	0,6	9,0	4,8	2,1	15,3	4,2	4,7	22,4	3,8	1,9	1,5	1,4
<i>N. cristatus</i>	0	4,5	7,9	0	1,7	4,2	0	0,1	0,2	0	0	0,1
<i>C. glacialis</i>	3,2	2,1	3,3	0	1,0	1,9	14,9	5,0	1,2	0,8	2,2	0,5
<i>Bradyidius pacificus</i>	1,8	2,5	1,1	0	0	0	6,8	1,5	0,3	11,6	2,3	0
<i>T. pacifica</i>	1,9	2,1	1,0	0,5	2,5	1,3	3,5	7,3	5,3	16,5	9,9	4,2
<i>T. libellula</i>	7,7	6,2	2,4	0,2	0,3	0,6	9,1	0,5	7,2	8,2	3,9	4,3
Mysidacea fam. gen. sp.	12,3	3,4	3,7	0,6	0,2	2,8	5,6	8,4	2,6	1,0	0,2	0,3
Pandalus gen. sp.	0	0,1	4,2	0	0,2	12,4	0	0,6	6,4	0	2,0	10,7
<i>O. vanhoeffeni</i>	0	1,6	2,6	0	2,5	6,8	0	0,3	0,2	0,9	0	0,2
<i>M. villosus</i>	0,1	0	5,2	0	0	2,4	0	0,3	9,1	0	0	8,9
<i>C. pallasii</i>	0	0	2,1	0	0	2,9	0	0	2,3	0	0	10,6
<i>T. chalcogramma</i>	0	0	1,9	0	0	0,8	0	0	4,4	0	0	4,7
Прочие	4,6	5,7	11,5	0,3	2,1	9,9	4,8	4,6	18,8	6,6	6,0	13,3
Кол-во станций	102	297	1024	78	91	693	27	65	164	23	65	239

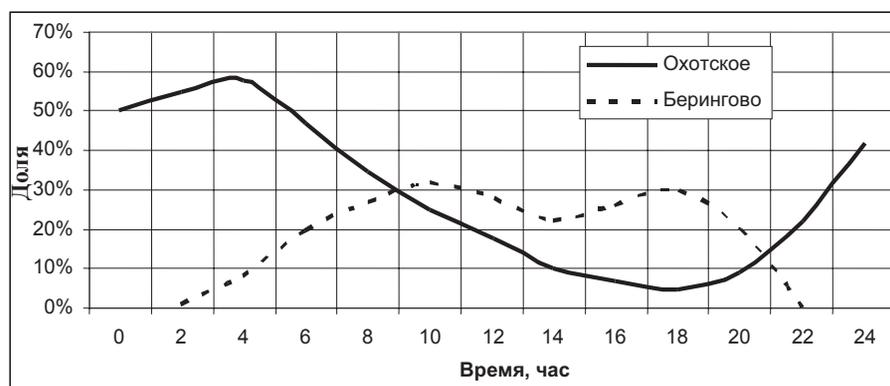


Рис. 8. Доля свежей пищи в желудках минтая в зимне-весенний период в глубоководной зоне Охотского и Берингова морей по результатам суточных станций (Волков, 1996)

Fig. 8. Daily variation of fresh food portion in stomachs of pollack from the deep-water areas of the Okhotsk and Bering Seas in winter-spring season (from: Волков, 1996)

После нереста, истратив запасы жира на гонадогенез и нерест, минтай начинает усиленно питаться, при этом потребление пищи увеличивается в разы, а иногда и на порядок. Так, в посленерестовый период летом 1988 г. низкое содержание эвфаузиид в прикамчатских и присахалинских водах минтай компенсировал потреблением аппендикулярий, доля которых в питании составляла 50–100 %, а ИНЖ достигал и даже превышал 1000 ‰. По мере восстановления жировых ресурсов интенсивность питания минтая снижается и обычно не превышает 100–150 ‰.

Таким образом, для того чтобы определить «голодает» минтай (время от времени такие суждения появляются в прессе) или же пищей обеспечен, помимо состояния кормовой базы, накормленности и состава пищи, обязательно нужно иметь данные о количестве жира в печени, иначе суждения будут просто досужими, причем при одинаковом содержании жира в печени в более холодных районах интенсивность питания минтая обычно бывает ниже, чем в теплых, что находится в прямой зависимости от скорости биохимических процессов в зависимости от температуры окружающей среды.

Каннибализм у минтая

Минтай обладает исключительно высокой плодовитостью, которая составляет от сотен тысяч до миллионов икринок, так что появление многочисленного потомства в виде личинок, мальков и сеголеток не только позволяет поддерживать общую численность минтая на высоком уровне, но также обеспечивает пищей других обитателей нектонного сообщества, включая и самого минтая. В локальных районах шельфовой зоны минтай может появляться в таком количестве, что доминирующих обычно в его пище эвфаузиид, крупных копепод, гипериид и др. оказывается недостаточно. В то же время там могут находиться скопления его личинок, мальков и сеголеток, основу пищи которых составляет зоопланктон мелкой и средней фракций, а также часть крупной фракции размером 3–4 мм. Таким образом, этот зоопланктон, который как корм недоступен для взрослого минтая напрямую, утилизируется им через собственные ранние стадии.

Справедливо, что в «...пелагиали большинства районов западной части Берингова моря каннибализм менее выражен как по сравнению с восточной частью этого моря, так и с Охотским морем, и связано это, по-видимому, с несколькими причинами. Существенно в первую очередь то, что сеголетки и питающийся ими средне- и крупноразмерный минтай во время нагула во многом пространственно разобщены. В западной части моря крупный минтай нагуливается в водах шельфа, где концентрируется основное поголовье сеголеток. Но остающиеся на шельфе особи в осенне-зимние месяцы потребляют собственную молодь в больших количествах» (Шунтов и др., 1993, с. 164).

Так, в Охотском море, в котором эвфаузиид намного больше, чем в Беринговом, степень каннибализма обычно менее выражена, тем не менее весной 2002 г. в шельфовой зоне западной Камчатки в пище крупного минтая длиной 40–60 см доля собственных сеголеток составила 8,4 %, а у сверхкрупного длиной 60–90 см она достигала 65 % (Волков и др., 2003).

В восточной части Берингова моря в 1981–1987 гг. доля сеголеток в диете минтая также была очень высока и составляла от 5 до 81 %, или от 256,5 до 2163,1 тыс. т (Шунтов и др., 1993). Правда, не факт, что и в другие годы она была столь же высокой: эти годы характеризовались как теплые с температурной аномалией от 0,60 до 1,45 °С, а, как известно, в такие периоды там из планктонного сообщества исчезает крупный планктон и основу питания нектона, в том числе минтая, лососей и сельди, составляют минтай, сельдь и мойва на ранних стадиях, мелкие креветки, личинки крабов. В холодные годы планктонное сообщество приобретает характерные для этого периода черты с преобладанием групп и видов крупной фракции, которая и составляет основу в питании нектона (Волков, 2013).

*Кормовая база минтая и количество месячных рационов
как один из критериев его обеспеченности пищей*

В периоды высокой численности минтая биомасса доминирующих в его питании видов и групп зоопланктона снижается, количество месячных рационов показывает возрастающую напряженность трофической цепи.

При расчетах обеспеченности минтая пищей следует исходить из определения запаса конкретных групп и видов зоопланктона, составляющих основу кормовой базы минтая, т.е. доминирующих в составе его пищи или имеющих там заметную долю.

Как критерий обеспеченности кормовыми ресурсами в трофологических исследованиях ТИНРО-центра применяется показатель количества месячных рационов при существующих запасах минтая и его кормовой базы. При расчетах этого показателя для минтая северной части Охотского моря были использованы данные по общей биомассе минтая (см. табл. 1), среднегодовым значениям месячного рациона (табл. 5) и запасу фракций, групп и массовых видов зоопланктона КФ (табл. 6). В результате получена табл. 7, которая показывает значимость каждой группы и вида в пище (первая строка таблицы). Чем ниже цифры, тем выше пресс на доминирующие группы и виды, более высокие цифры указывают на более благополучное состояние этой части кормовой базы, а при меньшей доле в пище — на степень «пренебрежения» этой частью кормовой базы, следовательно ее можно рассматривать как резерв пищи, что в наибольшей степени относится к щетинкочелюстным.

Таблица 5
Среднегодовые значения месячного рациона минтая в северной зоне Охотского моря
(р-ны 1–8, 10а), тыс. т

Table 5
Mean monthly values of pollock ration in the northern Okhotsk Sea
(biostatistical areas 1–8, 10a), 10³ t

Год	Запас КФ	Copepoda	Euphausiacea	Mysidacea	Amphipoda	Pteropoda	Chaetognatha	Прочие	Нектон, декаподы	<i>C. glacialis</i>	<i>N. plumchrus</i>	<i>N. cristatus</i>	<i>B. pacificus</i>	<i>M. okhotensis</i>	<i>Th. raschii</i>	<i>Th. longipes</i>	<i>T. pacifica</i>	<i>T. libellula</i>
2000	1151	245	566	24	96	5	7	20	189	22	92	19	11	93	472	87	54	34
2001	1481	315	728	31	123	6	9	25	243	28	118	25	14	120	607	112	69	44
2002	1348	287	663	28	112	5	9	23	221	26	108	22	13	109	553	102	63	40
2004	1680	358	826	35	140	7	11	29	275	32	134	28	16	136	689	128	79	50
2005	1941	413	954	41	161	8	12	33	318	37	155	32	19	157	795	147	91	58
2006	2348	500	1154	49	195	9	15	40	385	45	187	39	23	190	962	178	110	70
2007	3253	693	1599	68	271	13	21	56	533	62	260	54	31	263	1334	247	152	97
2008	3329	709	1636	70	277	13	21	57	546	64	266	56	32	269	1365	253	156	99
2009	5995	1276	2946	126	499	24	38	103	982	115	478	100	58	484	2457	455	281	178
2010	5163	1099	2538	108	429	21	33	89	846	99	412	86	50	417	2116	392	242	154
2011	4297	915	2112	90	357	17	27	74	704	82	343	72	41	347	1761	326	201	128
2012	3629	773	1784	76	302	14	23	62	595	69	290	61	35	293	1487	276	170	108
2013	2503	533	1230	53	208	10	16	43	410	48	200	42	24	202	1026	190	117	74
Ср.	2932	624	1441	62	244	12	19	50	480	56	234	49	28	237	1202	223	137	87

При очередном росте биомассы и численности минтая, который начался в 2006 г., наблюдалось ухудшение пищевой обеспеченности, проявившееся в уменьшении количества месячных рационов, а при снижении — обратная картина (рис. 9). Соответственно этому и в кормовой базе происходили изменения этой же направленности. В табл. 6 приведены среднесезонные данные по запасам массовых групп и видов, составляющих основу зоопланктона эпипелагиали и кормовой базы минтая северной части Охотского моря по годам, закрытым наиболее полными съемками. Эти материалы показывают, насколько зна-

Таблица 6

Запас фракций, групп и массовых видов зоопланктона КФ в северной части Охотского моря в 2000–2013 гг. (р-ны 1–8, 10а), млн т

Table 6

Stock of zooplankton size fractions, taxonomic groups, and mass large-sized species in the biostatistical areas 1–8 and 10a in the northern Okhotsk Sea in 2000–2013, 10⁶ t

Год	Запас КФ	Copepoda	Euphausiacea	Mysidacea	Amphipoda	Pteropoda	Chaetognatha	Прочие	<i>C. glacialis</i>	<i>N. plumchris</i>	<i>N. cristatus</i>	<i>B. pacificus</i>	<i>M. okhotensis</i>	<i>Th. raschii</i>	<i>Th. longipes</i>	<i>T. pacifica</i>	<i>T. libellula</i>
Зимне-весенний период																	
2000	187,6	66,9	78,3	1,8	1,3	0,2	38,9	0,1	1,1	5,2	0,6	0,1	58,8	64,0	13,9	0,8	0,6
2001	118,2	50,2	39,3	0,9	1,6	0,2	26,0	0,1	1,4	7,9	0,9	0,0	38,9	28,9	10,4	1,0	0,5
2002	110,6	43,2	42,1	0,4	2,4	0,2	22,2	0,1	1,6	7,9	0,7	0,1	31,8	29,2	12,9	1,1	1,3
2004	192,4	84,3	59,7	1,6	1,8	0,1	44,7	0,3	2,3	8,7	1,2	0,3	70,2	45,8	13,2	1,0	0,8
2005	170,3	78,1	69,0	0,9	1,1	0,4	20,6	0,2	1,9	10,7	1,8	0,2	60,4	60,0	8,5	0,6	0,5
2006	89,1	43,8	23,5	0,4	0,6	0,1	20,5	0,1	3,0	3,2	0,7	0,0	35,2	21,2	2,2	0,5	0,1
2007	122,9	58,8	38,3	0,5	1,4	0,2	22,9	0,8	2,4	10,3	2,7	0,2	38,0	29,0	9,3	0,5	0,8
2008	73,8	31,4	24,6	0,7	1,1	0,2	15,6	0,2	1,8	5,7	0,7	0,2	22,1	15,0	9,5	0,3	0,8
2009	87,7	52,6	17,2	1,0	0,4	0,1	15,4	1,0	5,0	12,5	1,4	0,1	30,9	11,2	5,9	0,1	0,3
2010	57,6	22,0	11,5	0,2	0,5	0,2	23,0	0,1	2,4	1,9	1,1	0,1	14,4	8,0	3,1	0,4	0,1
2011	95,9	29,3	32,9	0,5	0,6	0,2	32,1	0,3	1,7	10,5	1,1	0,1	14,4	28,9	3,7	0,3	0,3
2012	81,5	17,2	24,0	0,3	1,8	0,1	37,9	0,2	2,2	5,3	0,6	0,2	8,0	20,3	3,7	1,0	0,8
2013	97,5	24,7	34,3	1,0	1,2	0,1	36,0	0,2	1,3	6,3	1,3	0,1	14,5	29,8	4,0	0,3	0,9
Ср.	114,2	46,4	38,1	0,8	1,2	0,2	27,4	0,3	2,2	7,4	1,1	0,1	33,7	30,1	7,7	0,6	0,6
Летне-осенний период																	
2000	75,9	17,7	34,2	0,4	4,5	0,6	18,5	0,1	3,0	8,0	0,8	0,9	3,8	26,8	6,4	2,6	1,9
2001	51,2	11,5	17,6	0,1	2,5	0,3	19,1	0,1	2,8	2,9	1,1	0,4	3,2	13,9	3,7	1,8	0,7
2002	76,7	21,0	17,9	1,2	3,9	0,5	31,9	0,4	9,9	5,2	0,8	0,3	3,6	16,0	1,9	1,9	2,0
2004	54,2	14,0	18,9	0,2	3,9	0,2	16,4	0,5	1,7	4,5	1,5	0,3	3,1	12,0	6,6	3,7	0,2
2005	77,5	18,2	35,2	1,1	3,3	0,6	18,6	0,5	7,0	6,4	0,9	0,5	1,9	29,9	4,2	2,7	0,6
2006	90,1	22,2	44,3	0,7	3,0	1,0	18,6	0,3	6,6	9,0	0,4	0,6	2,7	41,4	2,3	2,1	1,0
2007	71,2	21,4	23,6	0,3	3,0	0,6	22,0	0,2	3,1	11,6	0,6	0,7	1,4	21,2	2,4	1,5	1,5
2008	66,4	24,1	20,1	0,2	2,6	0,2	19,1	0,2	6,8	11,4	0,5	0,5	2,6	14,8	5,2	1,7	0,8
2009	78,5	21,0	28,9	0,2	3,0	0,4	24,7	0,2	8,6	7,8	0,5	0,1	3,0	24,5	4,4	2,0	1,1
2010	90,8	16,2	36,3	0,1	4,2	0,3	33,5	0,2	5,4	6,7	0,5	0,2	2,5	32,2	4,0	2,6	1,6
2011	103,1	11,4	43,7	0,1	5,4	0,2	42,2	0,1	2,2	5,6	0,6	0,2	2,0	39,8	3,7	3,3	2,1
2012	90,9	11,7	35,5	0,0	4,5	0,3	38,8	0,2	4,1	4,5	0,6	0,2	1,7	30,7	4,7	2,7	1,8
2013	73,1	12,4	24,8	0,3	3,5	0,4	31,4	0,4	6,3	2,8	0,4	0,2	2,2	22,2	2,4	1,9	1,7
Ср.	76,9	17,1	29,3	0,4	3,6	0,4	25,8	0,3	5,2	6,7	0,7	0,4	2,6	25,0	4,0	2,3	1,3

чительными были количественные флюктуации в отдельные годы и периоды. А поскольку набор лет в зимне-весенний и летне-осенний периоды не был одинаковым, для большей наглядности по сходным годам приведены демонстрационные графики, показывающие многолетнюю динамику основных составляющих планктонного сообщества в эти периоды (рис. 10–12). Запас планктона мелкой и средней фракций в летне-осенний период во все годы был значительно выше, чем в зимне-весенний, поскольку его основу составляют летние генерации короткоциклового мелкого копепода, меропланктон (велигеры двусторчатых моллюсков, трохофоры полихет, личинки иглокожих и др.) и ранние стадии размножающихся в летний период более крупных животных (яйца, науплии и мелкие копеподиты копепода КФ, яйца, науплии и калиптописы эвфаузиид, мелкие гипериды и др.). При этом начиная с 2007 г. становится заметным увеличение запаса в зимне-весенний и уменьшение в летне-осенний периоды. В КФ наблюдалась обратная ситуация, когда более обильным был зимне-весенний планктон, по этому признаку особенно выделялись 2000–2007 гг., а начиная с 2008 г. запас в оба периода практически выравнивался, что совпало

Таблица 7

Количество месячных рационов групп и видов зоопланктона КФ в пище минтая в ее составе, указанном в первой строке (среднее за год, р-ны 1–8, 10а)

Table 7

The amount of monthly rations groups and species of zooplankton of LF in the food composition indicated in the last row

Год	Copepoda	Euphausiacea	Mysidacea	Amphipoda	Pteropoda	Chaetognatha	Прочие без нектона (10,2 %)	В том числе								
								<i>C. glacialis</i>	<i>N. plumchrus</i>	<i>N. cristatus</i>	<i>B. pacificus</i>	<i>M. okhotensis</i>	<i>Th. raschii</i>	<i>Th. longipes</i>	<i>T. pacifica</i>	<i>T. libellula</i>
Состав, %	21,3	49,2	2,1	8,3	0,4	0,6	2,9	1,9	8,0	1,7	1,0	8,1	41,0	7,6	4,7	3,0
Зимне-весенний период																
2000	273	138	75	14	49	5344	0,4	51	56	31	5	633	136	159	15	16
2001	159	54	28	13	37	2769	0,6	51	67	36	3	325	48	92	15	11
2002	151	64	14	21	43	2596	0,6	63	74	33	10	292	53	126	17	33
2004	236	72	45	13	10	4199	1,0	72	65	41	21	517	67	103	13	15
2005	189	72	22	7	48	1679	0,7	51	69	56	13	385	75	58	7	8
2006	88	20	8	3	6	1382	0,3	66	17	18	2	186	22	12	4	2
2007	85	24	8	5	12	1114	1,5	39	40	50	7	145	22	38	4	9
2008	44	15	10	4	18	739	0,3	28	21	13	6	82	11	38	2	8
2009	41	6	8	1	4	407	1,0	43	26	14	3	64	5	13	1	1
2010	20	5	2	1	10	704	0,1	24	5	12	1	35	4	8	2	1
2011	32	16	5	2	9	1181	0,4	21	31	16	3	41	16	11	2	2
2012	22	13	4	6	10	1651	0,3	31	18	10	5	27	14	13	6	7
2013	46	28	19	6	6	2273	0,6	26	32	31	3	72	29	21	3	12
Среднее	107	41	19	7	20	2003	0,6	44	40	28	6	216	38	53	7	10
Летне-осенний период																
2000	72	60	15	47	122	2544	0,8	136	87	42	84	40	57	73	47	55
2001	36	24	2	21	50	2036	0,6	100	25	45	27	27	23	33	26	16
2002	73	27	41	35	85	3733	2,0	383	48	35	25	33	29	18	31	49
2004	39	23	7	28	37	1537	1,9	54	34	55	21	23	17	52	47	4
2005	44	37	28	20	75	1512	1,7	188	42	27	28	12	38	28	29	11
2006	44	38	15	16	108	1250	0,9	146	48	10	27	14	43	13	19	14
2007	31	15	5	11	46	1071	0,4	51	45	12	22	6	16	10	10	15
2008	34	12	2	9	19	907	0,3	106	43	9	16	10	11	21	11	8
2009	16	10	1	6	19	652	0,2	75	16	5	2	6	10	10	7	6
2010	15	14	1	10	15	1025	0,2	54	16	6	3	6	15	10	11	10
2011	12	21	1	15	11	1553	0,2	26	16	8	5	6	23	11	16	16
2012	15	20	1	15	19	1688	0,3	60	15	10	5	6	21	17	16	17
2013	23	20	6	17	38	1984	0,9	131	14	10	7	11	22	13	16	22
Среднее	35	25	10	19	49	1653	0,8	116	35	21	21	15	25	24	22	19

с резким возрастанием общей биомассы минтая, а возможно, являлось следствием этого. Эта же тенденция (снижение запаса в зимне-весенний период 2008–2013 гг.) просматривается и для основных «кормовых» групп КФ — копепод, эвфаузиид, амфипод и крылоногих моллюсков. Что же касается одного из самых массовых видов КФ *S. elegans*, доля которого в пище минтая менее 1 %, то подобных колебаний в его межгодовой динамике не заметно.

Осредненные размерно-возрастные характеристики минтая в Охотском и Беринговом морях и СТО (северная часть Тихого океана), а также их различия между самцами и самками сравнительно невелики (рис. 13), хотя в разные годы и сезоны могут быть более заметными. На примере минтая северной части Охотского моря (рис. 14) видно, что подавляющую часть его биомассы составляют рыбы не крупнее 55 см, размерный класс 55–60 см имеет долю только 1,6 %, 60–65 см — 0,2 %, а доля более крупных рыб

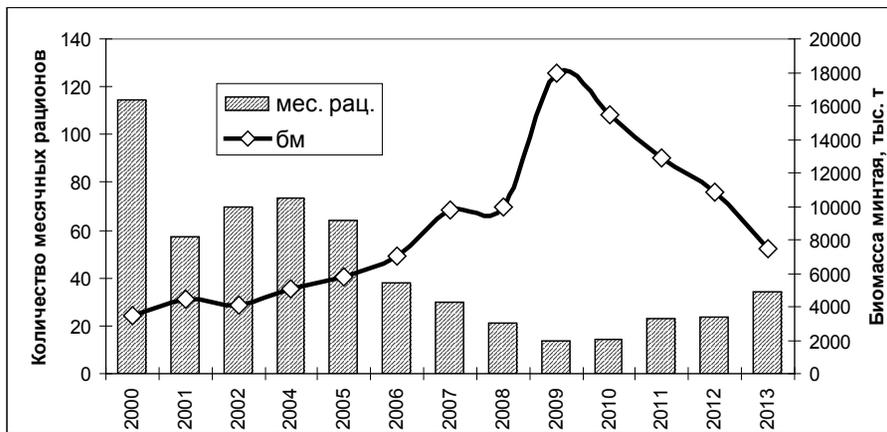


Рис. 9. Зависимость количества месячных рационов минтая от его суммарного запаса в северной части Охотского моря

Fig. 9. Number of monthly rations for pollock in the northern Okhotsk Sea in dependence on its stock

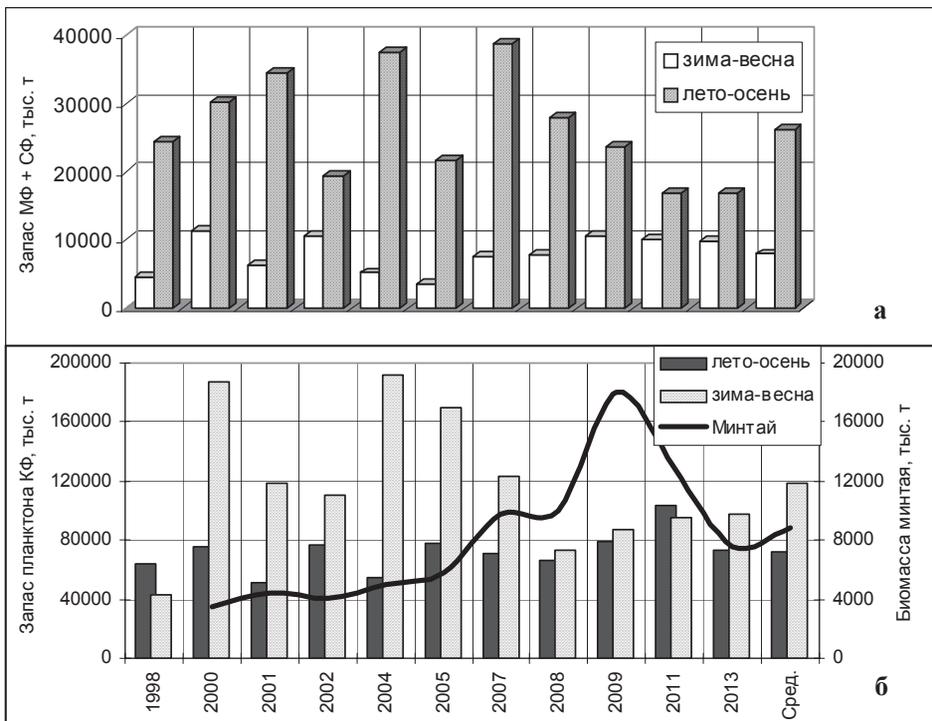


Рис. 10. Запас мелкой (МФ) и средней (СФ) фракций суммарно (а) и крупной фракции (б) в зимне-весенний и летне-осенний периоды и динамика общей биомассы минтая в северной части Охотского моря, 1998–2013 гг.

Fig. 10. Stocks of small+medium-sized fraction (а) and large-sized fraction (б) in the northern Okhotsk Sea in winter-spring and summer-autumn seasons and total biomass of pollock in the same area, 1998–2013

еще менее значительна. Соответственно этому основная роль в размножении и промысле принадлежит минтаю в возрасте от 4–5 до 9–10 лет, т.е. длиной 35–55 см и массой от 300–500 до 1000–1500 г. Более старшие рыбы на каждый сантиметр длины дают все больший привес (рис. 15), но и энергетические затраты при этом резко возрастают, а следовательно, и пищи для этого им требуется все больше и больше (рис. 16). Суточный пищевой рацион (СПР) в относительных единицах уменьшается пропорционально массе тела, но количество потребляемой пищи в весовом выражении возрастает (табл. 8),

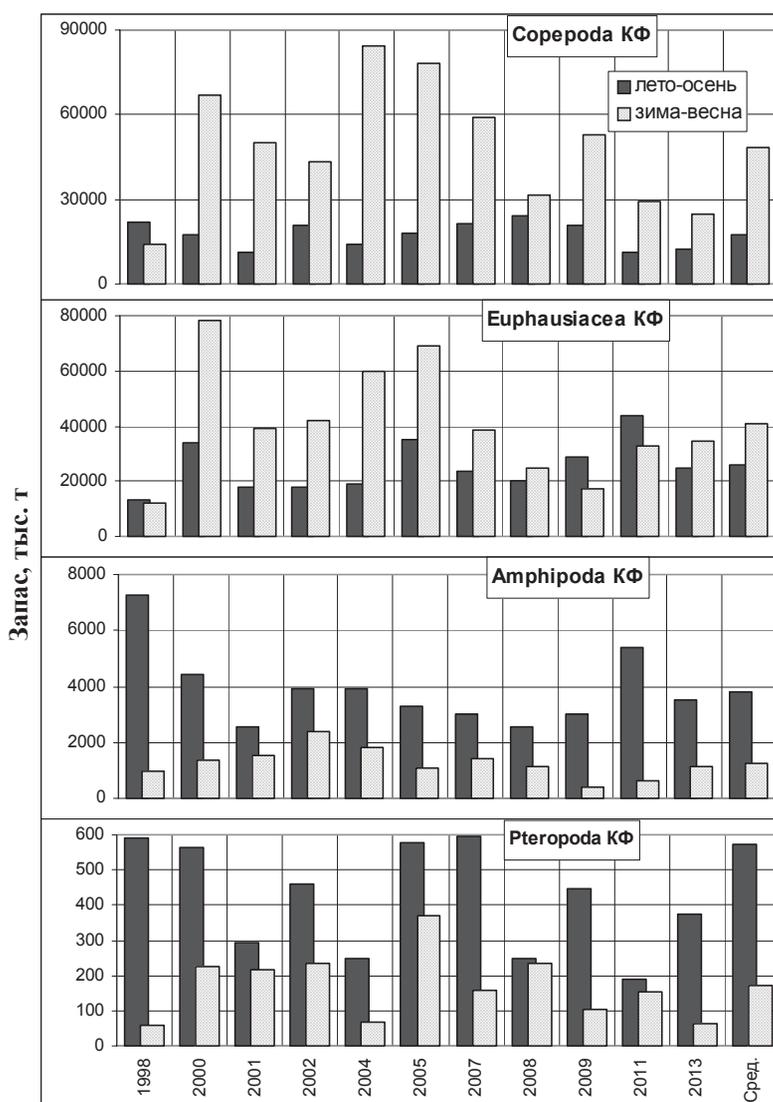


Рис. 11. Запас групп КФ, составляющий основу питания охотоморского минтая в зимне-весенний и летне-осенний периоды 1998–2013 гг.

Fig. 11. Stocks of the most important for pollock feeding taxonomic groups of large-sized zooplankton in the Okhotsk Sea in winter-spring and summer-autumn seasons of 1998–2013

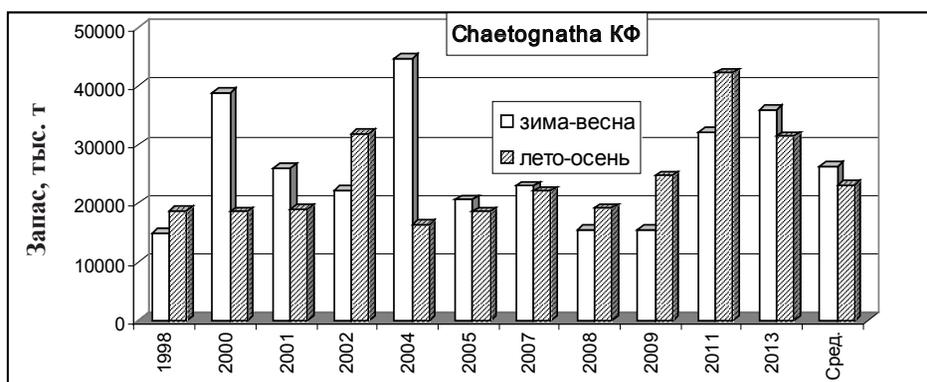


Рис. 12. Запас Chaetognatha (*Sagitta elegans*) в зимне-весенний и летне-осенний периоды в северной части Охотского моря, 1998–2013 гг.

Fig. 12. Stock of arrowworm *Sagitta elegans* in the northern Okhotsk Sea in winter-spring and summer-autumn seasons of 1998–2013

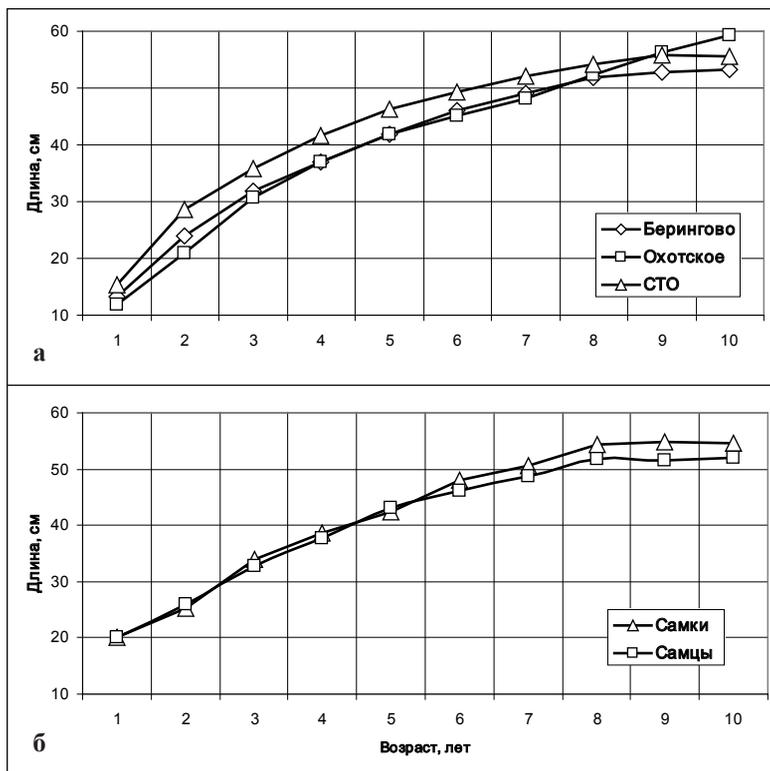
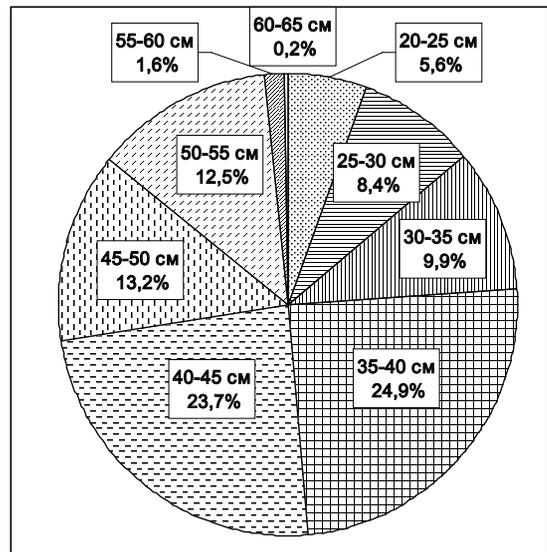


Рис. 13. Зависимость длины минтая от возраста в Охотском, Беринговом морях и СТО (а) и возраст-размер самцов и самок из Берингова моря и СТО (б) (по: Шунтов и др., 1993)

Fig. 13. Length-age dependence for pollock from the Okhotsk Sea, Bering Sea, and North-West Pacific (a) and for its males and females separately from the Bering Sea and North-West Pacific (б) (from: Шунтов и др., 1993)

Рис. 14. Размерная структура минтая в северной части Охотского моря в зимне-весенний период (среднегодовое данные за 2000–2010 гг., рассчитанные по материалам трофологической базы лаборатории гидробиологии ТИНРО-центра)

Fig. 14. Mean size structure of pollock in the northern Okhotsk Sea in the winter-spring of 2000–2010 (unpublished data of Hydrobiological Lab. of TINRO)



т.е., строго говоря, так называемый «сверхкрупный» минтай оказывается экономически невыгодным при оценке величины кормового коэффициента. Но поскольку доля этих рыб невелика, то и их влиянием на степень потребления планктонной части кормовой базы при тотальных расчетах можно пренебречь, тем более что, обитая большей частью в придонных слоях, такой минтай питается придонными рыбами и беспозвоночными и этим сходен с треской (Шунтов и др., 1993).



Рис. 15. Размер–масса минтая в северной части Охотского моря (среднеголетние данные за 2000–2010 гг., рассчитанные по материалам трофологической базы лаборатории гидробиологии ТИНРО-центра)

Fig. 15. Mean size and weight of pollock in the northern Okhotsk Sea in 2000–2010 (unpublished data of Hydrobiological Lab. of TINRO)



Рис. 16. Затраты пищи на прирост массы тела минтая (по: Ефимкин, 2006)

Fig. 16. Food expenditure for body weight growth for pollock (from: Ефимкин, 2006)

Таблица 8

Суточное потребление пищи охотоморским минтаем в зимне-весенний период в зависимости от его длины и массы (среднеголетние значения по материалам трофологической базы лаборатории гидробиологии ТИНРО-центра)

Table 8

Mean daily food consumption by pollock in the Okhotsk Sea in winter-spring in dependence on its length and weight (unpublished data of Hydrobiological Lab. of TINRO)

Длина, см	Масса, г	СПР, г	СПР, %
< 20	11	1	8,1
20–35	135	6	4,6
35–55	461	13	2,9
55–70	1061	22	2,1

Выводы

В статье рассмотрены и обсуждены различные аспекты, связанные с питанием минтая на разных этапах его онтогенеза:

— рассмотрены строение и функциональные особенности ротового аппарата минтая, приведены меристические и количественные характеристики фильтрующей части;

— приведены серии графиков, диаграмм и таблиц, показывающих списки групп и видов организмов, потребляемых минтаем, и изменения состава доминирующих объектов пищи по мере его роста (личинки–сеголетки–молодь–половозрелые);

— общая суточная ритмика питания у минтая отсутствует, в отдельные периоды и в локальных участках акватории она может проявляться в связи с региональными и сезонными особенностями его кормовой базы, т.е. планктонного сообщества;

— в качестве важной характеристики трофологии минтая следует считать каннибализм (по отношению к собственным личинкам и сеголеткам), позволяющий расширять спектр потребляемого зоопланктона в сторону мелкой и средней фракций;

— интенсивность питания минтая в течение года может изменяться в несколько раз не только в зависимости от состояния кормовой базы, но и от его физиологического состояния, что необходимо учитывать при определении степени обеспеченности кормовыми ресурсами;

— синхронно с существенным увеличением или уменьшением численности минтая в ряде случаев (северная часть Охотского моря) наблюдалось параллельное уменьшение или увеличение запасов основных кормовых для него групп зоопланктона (эвфаузииды, копеподы, гиперииды) и отсутствие таковых у доминирующих в планктоне, но не в пище (сагитты);

— величина суточного пищевого рациона в относительных единицах уменьшается пропорционально массе тела, но количество потребляемой пищи в весовом выражении возрастает, поэтому так называемый «сверхкрупный» минтай оказывается экономически невыгодным при оценке величины кормового коэффициента, но поскольку доля этих рыб невелика, то и их влиянием на степень потребления планктонной части кормовой базы при тотальных расчетах можно пренебречь, тем более что, обитая большей частью в придонных слоях, такой минтай питается придонными рыбами и беспозвоночными и этим сходен с треской.

Автор надеется, что предлагаемая им статья окажется полезной как для гидробиологов, так и для ихтиологов, специализирующихся на изучении минтая и занимающихся общими и частными вопросами трофологии более широкого спектра водных объектов.

Список литературы

Волков А.Ф. Зависимость питания тихоокеанских лососей от состояния их кормовой базы (по результатам работ экспедиции BASIS в 2003–2012 гг.) // Бюл. № 8 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2013. — С. 58–67.

Волков А.Ф. Зоопланктон эпипелагиали дальневосточных морей: состав сообществ, межгодовая динамика, значение в питании nekтона : дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 1996. — 69 с.

Волков А.Ф. Методика сбора и обработки планктона и проб по питанию nekтона (пошаговые инструкции) // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 154. — С. 405–416.

Волков А.Ф., Горбатенко К.М., Ефимкин А.Я. Стратегии питания минтая // Изв. ТИНРО. — 1990. — Т. 111. — С. 123–132.

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.

Ефимкин А.Я. Питание и пищевые отношения массовых видов рыб эпипелагиали Берингова моря : дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 173 с.

Качина Т.Ф., Савичева Э.А. Динамика питания минтая в западной части Берингова моря // Популяционная структура, динамика численности и экология минтая. — Владивосток : ТИНРО, 1987. — С. 174–188.

Кузнецова Н.А. Питание и пищевые отношения nekтона в эпипелагиали северной части Охотского моря : моногр. — Владивосток : ТИНРО, 2005. — 235 с.

Максименков В.В. Питание и пищевые отношения молоди рыб, обитающих в эстуариях рек и побережье Камчатки : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2007. — 278 с.

Максименков В.В. Пищевые отношения личинок некоторых рыб в зал. Корфа // Вопр. ихтиол. — 1984. — Т. 24. — С. 972–978.

Микулич Л.В. О питании минтая в северной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 1954. — Т. 42. — С. 177–189.

Овсянников Е.Е., Овсянникова С.Л., Шейбак А.Ю. Динамика и структура запасов минтая в северной части Охотского моря в 2000-е гг. // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 172. — С. 133–148.

Чучукало В.И. Питание и пищевые отношения nekтона и nekтобентоса в дальневосточных морях : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 484 с.

Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Дулепова Е.П. Минтай в экосистемах дальневосточных морей : моногр. — Владивосток : ТИНРО, 1993. — 426 с.

Kamba M. Feeding habits and vertical distribution of walleye Pollock, *Theragra chalcogramma*, in early life stage in Uchiura Bay, Hokkaido // Res. Inst. N. Pac. Fish. — Spec. Vol. — 1977. — P. 175–197.

Nishiyama T., Hirano K. Prey size and weight relations in larval walleye pollock, (*Theragra chalcogramma*) // Bull. Plankton Soc. of Japan. — 1985. — Vol. 32, № 1. — P. 45–59.

Поступила в редакцию 15.07.15 г.