

**УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ ОБЪЕКТОВ  
ENVIRONMENTS OF FISHERIES RESOURCES**

Научная статья

УДК 574.583:591.13

DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-390-408

EDN: BXOLJN

**АППЕНДИКУЛЯРИИ ОХОТСКОГО, БЕРИНГОВА, ЧУКОТСКОГО МОРЕЙ  
И СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА И ИХ ЗНАЧЕНИЕ В ПИТАНИИ  
НЕКТОНА****А.Ф. Волков\***Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),  
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

**Аннотация.** Значение аппендикулярий как составной части планктонного сообщества и кормовой базы нектона исследованных акваторий недооценено, что следует из отсутствия специальных публикаций по этой теме в отечественной научной литературе. По общей биомассе (запасу) в составе крупной фракции зоопланктона они занимают место сразу за доминирующими группами (копеподы, эвфаузииды, щетинкочелюстные, амфиподы, кишечнополостные), причем учтены только непосредственно животные без домиков, вместе с которыми их следовало бы присоединить к доминирующим группам. В исследованных морях аппендикулярии представлены тремя видами: *Oikopleura vanhoeffeni*, *O. labradoriensis* и *Fritillaria borealis*, а в южной части СТО еще и *F. sp.* (возможно, *F. pacifica*). По численности и биомассе преобладают более крупные и многочисленные виды р. *Oikopleura*, встречающиеся во всех трех фракциях: мелкой, средней и крупной. Подавляющая часть *Fritillaria* оказывается в мелкой фракции и лишь незначительная доля в средней. Наиболее плотные скопления аппендикулярий характерны для верхней эпипелагиали, составляя там от 55 до 97 % от численности всей эпипелагиали, где они находят наиболее высокую концентрацию пищи. В эпипелагиали батиметрических зон Берингова и Охотского морей наиболее высокие биомасса и численность характерны для прибрежной зоны (0–50 м), затем следуют надшельфовая, сваловая и глубоководная, а в СТО большую часть занимает глубоководная зона, поэтому прочие заметного влияния на общий запас не оказывают, в Чукотском же море почти повсеместно преобладают прибрежная и надшельфовая зоны. В питании нектона аппендикулярии даже без учета домиков составляют существенную часть рационов у многих видов (41 из 151 вида в базе ТИНРО «Трофология»), в том числе основных промысловых (минтай, лососи, сельдь, сайка, скумбрии, сардина и некоторые другие). Стекловидный домик вместе с аппендикулярией, у которой для обеспечения движения и питания постоянно вибрирует хвост, является достаточно крупным объектом, чтобы быть привлекательным для многих планктонофагов, особенно если учесть способность аппендикулярий к свечению ночью. Ранжирование первых 20 проб у 6 размерных классов нектона по количеству в пище аппендикулярий показало, что высокие значения этого показателя присущи всем размерным классам, хотя осредненные данные по всем пробам у некоторых массовых рыб (горбуша, кета, минтай) показывают, что более молодые рыбы этих видов оказывают аппендикуляриям явное предпочтение.

\* Волков Анатолий Федорович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, [volkov413@yandex.ru](mailto:volkov413@yandex.ru), ORCID 0000-0003-0057-8382.

© Волков А.Ф., 2022

**Ключевые слова:** Охотское море, Берингово, Чукотское, СТО, аппендикулярия, зоопланктон, фракции, нектон, питание, *Oikopleura*, *Fritillaria*

**Для цитирования:** Волков А.Ф. Аппендикулярии Охотского, Берингова, Чукотского морей и северной части Тихого океана и их значение в питании nektona // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 2. — С. 390–408. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-390-408. EDN: BXOLJN.

Original article

## Appendicularia in the Bering, Okhotsk, Chukchi Seas and North Pacific and their significance for feeding of nekton

Anatoly F. Volkov

Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia

D.Biol., leading researcher, volkov413@yandex.ru

**Abstract.** Significance of larvaceans (class Appendicularia) for plankton community and feeding of nekton in the Far-Eastern Seas and North Pacific is underestimated, this group of species is poorly represented in scientific literature. The total biomass of larvaceans is below the stocks of dominant groups in the large-sized zooplankton, as copepods, euphausiids, arrowworms, amphipods, and coelenterates, but accounted together with their shells (called «houses») they form a comparable stock. In the studied area, the class Appendicularia is represented by four species: widely distributed *Oikopleura vanhoeffeni*, *O. labradoriensis*, and *Fritillaria borealis* and *F. sp.* (perhaps *F. pacifica*) in the southern periphery of this area. Larger and more numerous oikopleurids dominate by both abundance and biomass and are presented in all size fractions of zooplankton, whereas fritillarids are presented mostly in the small-sized fraction. Larvaceans distribute mainly in the upper epipelagic layer (55–97 %), i.e. in the layer of their prey concentration; their density is the highest in the coastal zone with the depth < 50 m and decreases in deeper areas. They are a significant portion in the diet of many nekton species (41 out of 151 species in the Trofology database of TINRO), including basic commercial fishes, as pollock, salmon, herring, polar cod, mackerels, sardine and some others. Their mucus houses glowing at night, with the animal inside, whose tail vibrates constantly providing movement and nutrition, are attractive for many plankton-eaters. Appendicularia have a high occurrence in the food of all size-classes of nekton, though it decreases for larger-sized fish of such mass fish species, as walleye pollock and pink and chum salmon.

**Keywords:** Okhotsk Sea, Bering Sea, Chukchi Sea, North Pacific, appendicularia, zooplankton, size fraction, nekton, feeding, oikopleura, fritillaria

**For citation:** Volkov A.F. Appendicularia in the Bering, Okhotsk, Chukchi Seas and North Pacific and their significance for feeding of nekton, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 2, pp. 390–408. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-390-408. EDN: BXOLJN.

## Введение

Аппендикулярии (Appendicularia) — класс пелагических оболочников, которые широко распространены в Мировом океане, в том числе и в северной части Тихого океана, включая Охотское, Берингово и Чукотское моря, где они представлены четырьмя массовыми видами: *Oikopleura vanhoeffeni*, *O. labradoriensis*, *Fritillaria borealis* и *F. sp.* (рис. 1–3), из которых последний вид, по-видимому, обитает в южной части Берингова моря и СЗТО (возможно, это *F. pacifica*). Основу пищи этих видов составляют мелкий фито-, микро- и нанозоопланктон, а также частицы мелкого детрита. При массовой обработке планктонных и трофологических проб виды *Oikopleura* и *Fritillaria* трудно различимы, поэтому ниже они обозначены как *Oikopleura sp.* и *Fritillaria sp.*

Из двух видов ойкоплевр *O. labradoriensis* доминирует в более глубоководной зоне Берингова моря, а *O. vanhoeffeni* — в северной прибрежной и надшельфовой частях Берингова моря и в Чукотском море [Shiga, 1982; Maekakuchi et al., 2018; и др.]. Эти два внешне схожих вида различаются формой желудка: у *O. labradoriensis* доли желудка угловатые, а у *O. vanhoeffeni* — округлые (см. рис. 2), длина их тела до 2,4 мм, хвоста до 14,0 мм, у *Fritillaria* длина тела до 1,4 мм, хвоста — до 4,0 мм (рис. 3).

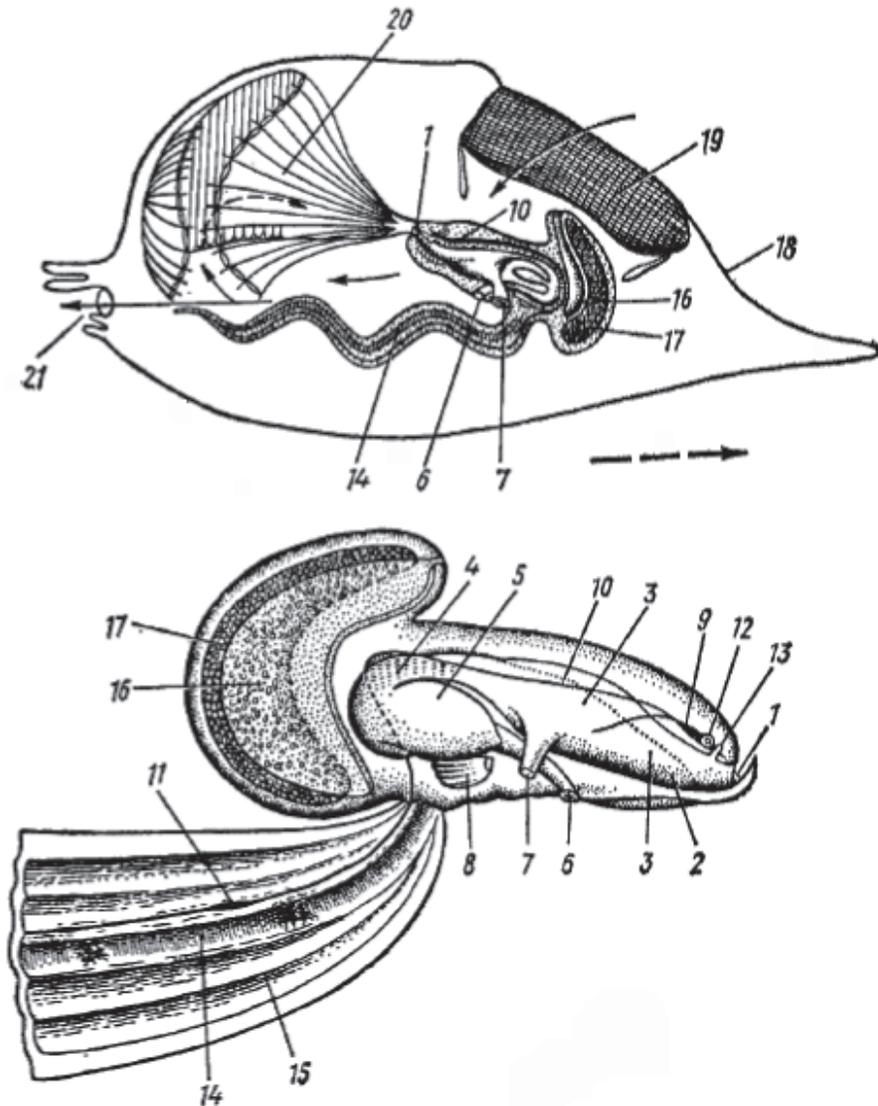
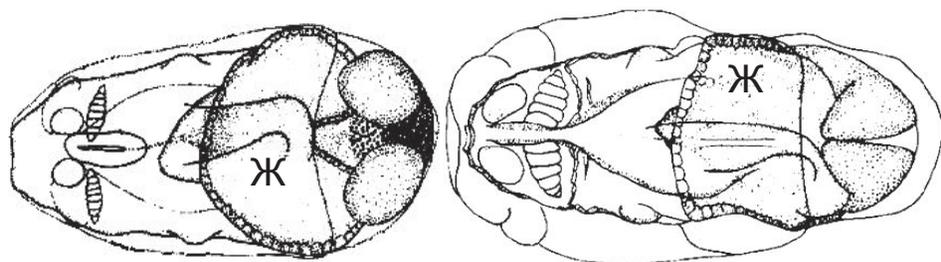


Рис. 1. Апендикулярия в домике [Наумов, Карташев, 1979]. Тонкие стрелки показывают направление токов воды; пунктирная стрелка — направление движения домика: 1 — рот; 2 — эндостиль; 3 — глотка; 4 — пищевод; 5 — желудок; 6 — анус; 7 — жаберное отверстие стигмы; 8 — сердце; 9 — нервный ганглий; 10 — нервный спинной ствол; 11 — его утолщение в хвостовом отделе; 12 — стаатоцист; 13 — обонятельная ямка; 14 — хорда; 15 — мускулатура хвоста; 16 — семенник; 17 — яичник; 18 — домик; 19 — решетка домика; 20 — ловчая сеть; 21 — отверстие домика

Fig. 1. Appendicularia in the house [Naumov, Kartashev, 1979]. Thin arrows show the water flows; dotted arrow shows direction of the house movement: 1 — mouth; 2 — endostyle; 3 — pharynx; 4 — esophagus; 5 — stomach; 6 — anus; 7 — branchial opening of stigma; 8 — heart; 9 — nerve ganglion; 10 — nerve spinal trunk; 11 — its thickening in the caudal section; 12 — statocyst; 13 — olfactory fossa; 14 — notochord; 15 — tail musculature; 16 — testis; 17 — ovary; 18 — house; 19 — lattice; 20 — trapping net; 21 — opening of the house

Для добычи пищи апендикулярия строит слизистый домик с ловчей сетью, который по массе и объему многократно превосходит самого «строителя» (см. рис. 1).

В домике размещается конусовидная «ловчая сеть» из тонких слизистых нитей, к вершине которой обращен рот животного. В задней части домика есть выходное отверстие. Постоянная энергичная работа широкого уплощенного хвоста животного



*O. vanhoeffeni*

*O. labradoriensis*

Рис. 2. Форма желудков (Ж): у *O. vanhoeffeni* она округлая, а у *O. labradoriensis* угловатая, вид тела сверху [An Illustrated Guide..., 1997]

Fig. 2. Shapes of the stomach (Ж): rounded for *O. vanhoeffeni* and angular for *O. labradoriensis* (view from above) [An Illustrated Guide..., 1997]

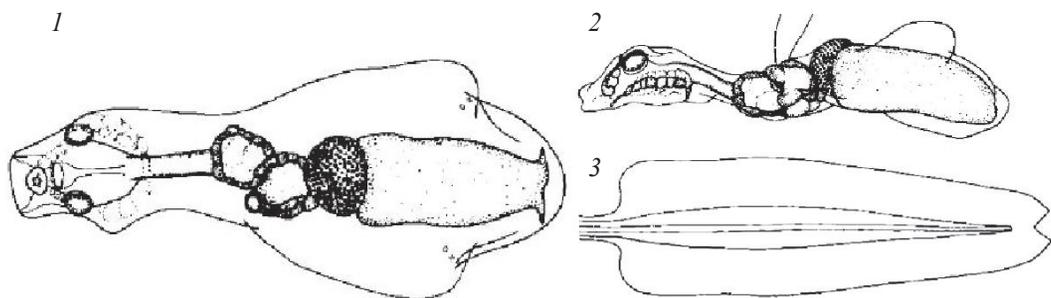


Рис. 3. *Fritillaria borealis*: 1 — вид тела сверху, 2 — сбоку, 3 — хвост [An Illustrated Guide..., 1997]

Fig. 3. *Fritillaria borealis*: 1 — top view, 2 — side view, 3 — tail [An Illustrated Guide..., 1997]

создает ток воды, которая всасывается через решетку и с силой выбрасывается из заднего отверстия домика; эта струя воды реактивно толкает домик вперед. Мелкие, преимущественно одноклеточные водоросли и животные, а также мелкие частицы органического вещества с током воды засасываются через решетку и, концентрируясь в вершине «ловчей сети», попадают в ротовое отверстие. Через 4–20 ч решетка домика засоряется, и ток воды прекращается. Тогда животное резкими ударами хвоста пробивает стенку домика, выплывает из него; эктодермальные клетки вновь начинают продуцировать слизь, из которой в течение 1,0–1,5 ч животное формирует новый домик [Наумов, Карташев, 1979]. Например, у побережья Ньюфаундленда в течение суток *O. vanhoeffeni* может создавать до 6 домиков [Gorsky and Fenaux, 1998]. Брошенные домики могут служить пищей для копепод, эвфаузиид, полихет и других групп планктона, которые питаются пойманными в ловушку жгутиковыми, кокколитами, силикофлагеллятами и диатомовыми водорослями; отброшенные дома и фекальные гранулы также вносят существенный вклад и в вертикальную транспортировку материала [Alldredge, 1972, 1976].

Аппендикулярии распространены практически по всем морям и океанам, местами многочисленны и в холодных водах (до 50 особей в 1 м<sup>3</sup> воды). Приурочены преимущественно к поверхностным слоям, но иногда встречаются и на глубинах до 3 км. При высокой численности, выедая мелкий фитопланктон, могут быть пищевыми конкурентами мелких пелагических ракообразных. Служат кормом многим видам рыб [Наумов, Карташев, 1979, с. 58].

Как и другие оболочники (сальпы и пирозомы), аппендикулярии — светящиеся организмы благодаря наличию в теле симбиотических светящихся бактерий.

Материалы по биологии и экологии аппендикулярий СТО, Берингова и Чукотского морей приведены в публикациях преимущественно зарубежных исследователей

[Lohmann, 1896, 1901; Alldredge, 1972, 1976; Paffenhöfer, 1976; Shiga, 1976, 1985, 1993; Knoechel and Steel-Flynn, 1989; An Illustrated Guide..., 1997; Shiga et al., 1998; Choe and Deibel, 2011; Maekakuchi et al., 2018; и др.]. Аппендикулярии Охотского моря оказались лишены внимания, о них лишь мельком упоминается в табличных материалах по составу планктона или пищи рыб.

В настоящей статье аппендикулярии рассматриваются как существенная часть планктонного сообщества и кормовой базы nekтона, поэтому основное внимание уделяется количественным показателям: вертикальному и горизонтальному распределению биомассы и численности, определению запаса, т.е. суммарных значений для морей в целом, сезонной и многолетней динамике, значению в питании массовых видов nekтона.

### Материалы и методы

В основу статьи положены материалы по биомассе и численности аппендикулярий и их содержанию в пище nekтона, взятые из локальных баз данных ТИНРО «Зоопланктон» и «Трофология», существующих в формате Excell. Всего в настоящей работе учтены данные по 21134 планктонным и 11557 трофологическим станциям.

Все планктонные и трофологические пробы собраны и обработаны по методике, принятой в ТИНРО [Волков, 2008]. Планктон облавливался сетями БСД (площадь входного отверстия 0,1 м<sup>2</sup>, сито с ячейей 0,15 мм) тотальными ловами в слое 200–0 м, при меньших глубинах в слое дно–0 м. Пробы зоопланктона разделялись на 3 фракции посредством процеживания через 2 сита с ячейей 0,5 и 1,2 мм: мелкую (МФ) — 0,6–1,2 мм, среднюю (СФ) — 1,2–3,2 мм — и крупную (КФ) — > 3,2–3,5 мм. При переводе численности аппендикулярий в биомассу приняты следующие значения сырой массы 1 экз.: для *Fritillaria* sp. МФ — 0,014, СФ — 0,053; для *Oikopleura* sp. МФ — 0,042, СФ — 0,450, КФ — 3,200 мг. Пробы по питанию nekтона отобраны из уловов пелагическими тралями в эпипелагиали и обработаны в судовых лабораториях в свежем виде групповым методом, описанным ранее [Волков, 2008].

Сокращения в тексте и таблицах: МФ, СФ, КФ — соответственно мелкая, средняя и крупная фракции зоопланктона; ИНЖ, ‰ (продецимилле) — общий индекс наполнения желудка = масса пищи (г) / масса рыбы (г) × 10000; ЧИН, ‰ — частный индекс наполнения желудка — то же, что ИНЖ, но по отношению к отдельным видам и более крупным таксонам (группам); СТО — северная часть Тихого океана.

### Результаты и их обсуждение

**Аппендикулярии в планктоне.** Постанционные материалы осреднялись по биостатистическим районам [Шунтов и др., 1993, с дополнениями по: Волков, 2019]. Схемы горизонтального распределения биологических показателей, построенные по центральным точкам биостатистических районов — интегральным станциям (рис. 4), — способствуют избавлению от мелких «шумов» и помогают выявлению генеральных особенностей квазистационарного уровня.

На рис. 5 показано распределение по акватории планктонных станций с аппендикуляриями численностью более 1 экз./м<sup>2</sup>, а на рис. 6 — горизонтальное распределение численности в слое эпипелагиали по видам и фракциям, эти карты графически отображают частоту встречаемости и особенности за весь период исследований, понятно, что такие интегральные схемы показывают максимальные ареалы, но в каждый конкретный год и сезон общая схема будет иной.

Сложность учета численности и биомассы аппендикулярий состоит в том, что при облове сетями и в результате фиксации формалином слизистые домики разрушаются и остаются только собственно животные, большая часть которых оказывается в составе мелкой и средней фракций (зачастую и без хвостов), в то время как вместе с полностью сформированными домиками они входили бы в крупную фракцию. Сами домики, даже оставленные животными, также имеют определенную ценность как корм,

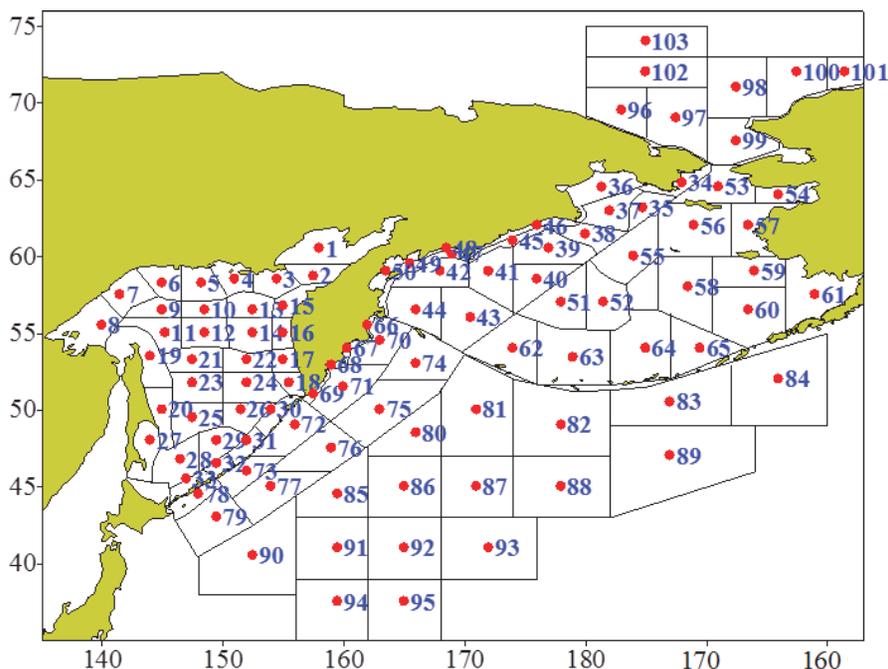


Рис. 4. Границы и номера биостатистических районов  
 Fig. 4. Boundaries and numbers of biostatistical areas

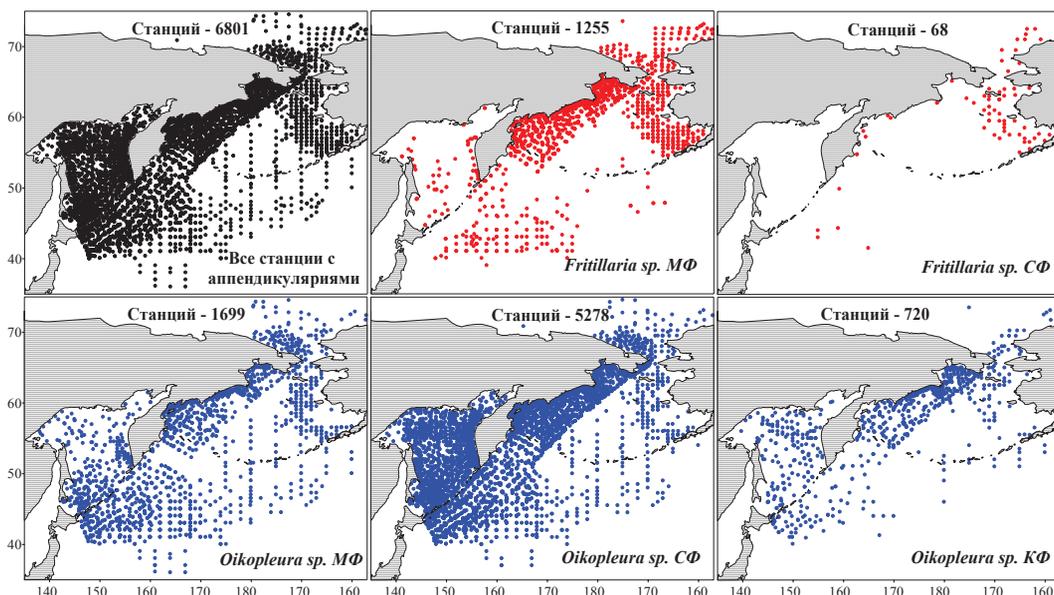


Рис. 5. Планктонные станции с аппендикуляриями (1984–2021 гг.)  
 Fig. 5. Plankton stations with findings of Appendicularia (1984–2021)

поскольку содержат застрявшие в ловчей сети мелкие организмы, и, по-видимому, именно благодаря их размерам многие рыбы обращают внимание на аппендикулярий как на пищу. Поэтому следует помнить о значительной систематической недооценке доли аппендикулярий в составе планктонного сообщества и кормовой базы nekтона.

В числе недоминирующих групп КФ аппендикулярии и без домиков занимают ведущее место (табл. 1), а вместе с домиками они вполне могут оказаться в числе доминирующих. По мнению Шига [Shiga, 1982] в Беринговом море аппендикулярии более

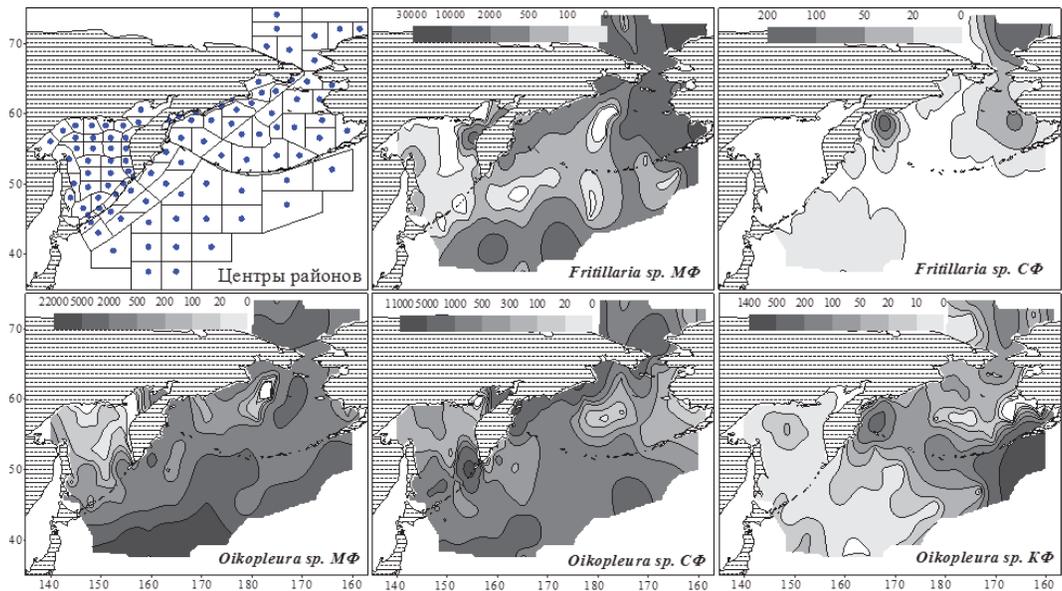


Рис. 6. Распределение численности аппендикулярий в эпипелагиали, экз./м<sup>2</sup>  
 Fig. 6. Distribution of Appendicularia in the epipelagic layer, ind./m<sup>2</sup>

многочисленны, чем все другие виды мезозoopланктона, кроме мелких веслоногих, что может быть следствием наличия у них эффективной фильтрующей системы. По значениям тотальной биомассы (запасу) в ряду групп КФ аппендикулярии занимают 6-е место, уступая только группам Copepoda, Euphausiacea, Amphipoda, Chaetognatha и Coelenterata, порой превосходя прочие группы в разы. Если бы удалось подсчитать запас аппендикулярий вместе с домиками, которых, как указывалось выше, они создают до 6 в течение суток, то он оказался бы еще более значительным.

Среднегодовое значение запаса недоминирующих групп КФ зоопланктона и аппендикулярий, тыс. т

Таблица 1

Table 1

Mean stock of non-dominant groups in large-sized zooplankton including Appendicularia, 10<sup>3</sup> t

Район	Mysidacea	Decapoda	Cumacea	Ostracoda	Pteropoda	Polychaeta	Виды, фракции				Все аппендикулярии
							Oikopleura МФ	Oikopleura СФ	Oikopleura КФ	Fritillaria М, СФ	
Берингово море	188	400	256	33	995	233	89	693	446	74	1651
Охотское море	515	42	3	40	630	12	9	458	29	3	594
СТО	104	157	398	353	1188	1106	1000	2024	1868	63	4711
Чукотское море	312	104	2	6	375	4	104	410	205	100	939
Все моря	1118	703	658	432	3188	1355	1202	3585	2548	240	7895

*Oikopleura* sp. встречается во всех трех фракциях, по мере взросления аппендикулярий их численность закономерно сокращается за счет естественной смертности и влияния хищников, но количество половозрелых сокращается еще и потому, что при нересте яйца выходят через разрыв тела в задней части туловища, после чего отнерестовавшие особи в течение дня погибают [Paffenhöfer, 1976], поэтому взрослые особи КФ встречаются в пробах только в течение короткого периода времени и их средняя численность невысока (табл. 2). Массовый нерест *O. vanhoeffeni* (и, по-видимому,

*O. labradoriensis*) в Беринговом море растянут во времени и продолжается в весенне-летний период [Shiga, 1993]. Примерно тогда же он происходит и в Северной Атлантике [Choe and Deibel, 2011], условно эти сроки можно принять и для Охотского моря. В более теплых водах СТО нерест, очевидно, протекает в более ранние сроки. Развитие аппендикулярий происходит без метаморфоза, т.е. личиночные стадии проходят в яйце, из которого появляется уже сформировавшееся животное.

Таблица 2  
Среднемноголетние биомасса и численность аппендикулярий в эпипелагиали

Table 2

Mean biomass and abundance of Appendicularia in the epipelagic layer

Вид	Фракция	Бер.	Охот.	СТО	Чук.	Бер.	Охот.	СТО	Чук.
		Численность, экз./м <sup>3</sup>				Численность, экз./м <sup>2</sup>			
<i>Oikopleura</i> sp.	МФ	8,6	1,0	21,6	49,3	1109	167	4244	2614
	СФ	7,5	4,9	4,1	19,9	971	807	813	1056
	КФ	0,50	0,03	0,50	1,5	62	6	104	79
<i>Fritillaria</i> sp.	МФ	22,0	0,9	4,2	149,0	2847	150	831	7904
	СФ	0,10	0,01	0,01	1,26	13,0	1,5	1,1	67,0
		Биомасса, мг/м <sup>3</sup>				Биомасса, мг/м <sup>2</sup>			
<i>Oikopleura</i> sp.	МФ	0,36	0,04	0,91	2,07	47	7	178	110
	СФ	3,38	2,18	1,86	8,96	437	363	366	475
	КФ	1,53	0,11	1,70	4,77	198	18	333	253
<i>Fritillaria</i> sp.	МФ	0,31	0,01	0,06	2,09	40	2	12	111
	СФ	0,005	0	0	0,067	0,7	0,1	0,1	3,5

Примечание. Бер. — Берингово море; Охот. — Охотское море; СТО — северная часть Тихого океана; Чук. — Чукотское море.

*Fritillaria borealis* и *F.* sp. встречены только в МФ и СФ, причем их численность в средней фракции на 1–2 порядка ниже, чем в мелкой, поэтому в таблицах они по большей части объединены.

По удельным показателям *Oikopleura* sp. в эпипелагиали среди исследованных акваторий наиболее низкими значениями по численности и биомассе отличается Охотское море. Больше всего фритиллярий оказалось в Чукотском море (табл. 2).

Попытка рассматривать динамику количественных показателей на сезонном уровне в данном случае вряд ли может оказаться продуктивной, поскольку моря, с которыми мы имеем дело в настоящем исследовании, заметно различаются по климатическим характеристикам. По суровости условий, в том числе по уровню ледовитости (исключая Чукотское море, по которому имеются данные только за два летних месяца), на первом месте следует считать Охотское море, за ним — Берингово и СТО. Внутри каждого моря северные и южные части их акваторий также климатически неоднородны, но с этим в данном случае приходится мириться и оперировать средними показателями.

«Обеспеченность» месяцев планктонными станциями зависит от исследований профилирующих промысловых видов нектона: в Беринговом море это тихоокеанские лососи (летне-осенние съемки) и минтай, в Охотском — минтай (весенние и летне-осенние съемки) и лососи (летне-осенние съемки), в СТО — на всей площади лососи, в рыболовной зоне РФ минтай, поэтому в Беринговом море в январе-марте отсутствовали планктонные станции, в Охотском море на январь и февраль их также пришлось не слишком много.

В Беринговом море с ноября по май в планктоне отсутствовали аппендикулярии (или же их численность была незначительной), в Охотском море с декабря по июнь отсутствовала *Fritillaria*, а в СТО ее не было в мае, августе и ноябре. Таким образом, даже несмотря на очень большой массив данных, собранных более чем за 30 лет, все еще остаются пробелы, поэтому, просматривая графики численности, представленные на рис. 7, одновременно полезно контролировать «уровень доверия», сверяясь с табл. 3,

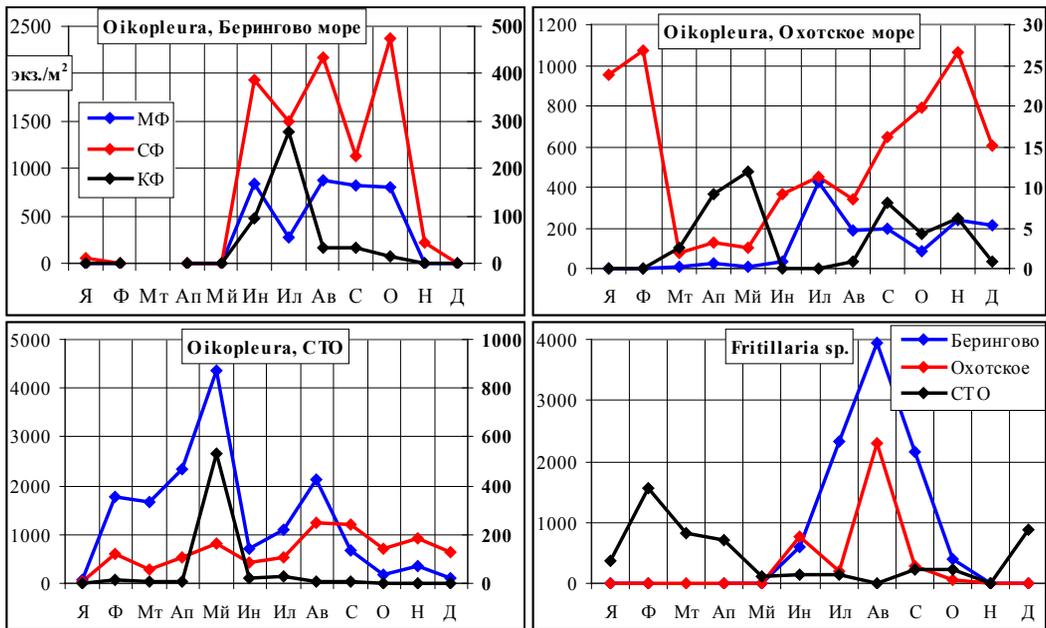


Рис. 7. Численность *Oikopleura* sp. и *Fritillaria* sp., экз./м<sup>2</sup> (МФ, СФ, КФ — мелкая, средняя, крупная фракции, правая ось — для линии черного цвета)

Fig. 7. Abundance of oikopleurids and fritillarids, ind./m<sup>2</sup> (МФ — small-sized fraction, СФ — medium-sized fraction, КФ — large-sized fraction; right axis — for the black line)

Таблица 3  
Помесячное количество планктонных станций и станций с аппендикуляриями за 1984–2021 гг.

Table 3  
Number of plankton stations and number of samples with Appendiculia, by months in 1984–2021

Станции	Месяц											
	Я	Ф	Мт	Ап	М	Ин	И	А	С	О	Н	Д
<i>Берингово море</i>												
Всего станций	1	2	0	106	80	597	678	926	1873	1060	262	106
Станций с <i>Oikopleura</i>	1	0	0	1	1	328	215	322	627	464	27	1
Станций с <i>Fritillaria</i>	0	0	0	0	0	69	160	197	265	63	0	0
<i>Охотское море</i>												
Всего станций	63	70	470	2290	2935	680	986	1117	669	1295	919	434
Станций с <i>Oikopleura</i>	21	18	71	698	885	40	107	130	126	479	255	54
Станций с <i>Fritillaria</i>	0	0	0	0	0	0	11	7	15	23	3	0
<i>СТО</i>												
Всего станций	109	71	675	222	46	763	476	242	152	109	199	129
Станций с <i>Oikopleura</i>	9	37	279	142	41	455	139	69	72	29	51	17
Станций с <i>Fritillaria</i>	12	12	31	12	1	21	6	0	5	8	0	2

поскольку на одну станцию с аппендикуляриями может приходиться от 10 до 100 проб зоопланктона, так что при небольшом количестве планктонных проб количество проб с аппендикуляриями окажется недостаточно репрезентативным.

***Oikopleura* sp.** Для *O. vanhoeffeni* по внешним характеристикам гонад Шига [Shiga, 1976] выделил 5 стадий развития:

1. Гонада отсутствует («хвост» 0,33–2,75 мм).
2. Маленькая и тонкая гонада в виде «яичка» (0,69–3,76 мм).

3. Яичник уже крупнее «яичка», ширина гонады заметно меньше ширины туловища (0,94–12,60 мм).

4. Ширина гонады примерно равна ширине туловища (11,8–14,5 мм).

5. Ширина развитой гонады больше ширины туловища, это уже взрослые (12,6–13,3 мм).

Таким образом, в состав МФ и СФ могут входить аппендикулярии 1–3-й стадий, в КФ — 3–5-й. Вся нерестовая часть относится к 5-й стадии.

В Беринговом и Охотском морях по численности преобладала СФ, ей значительно уступала МФ; в СТО преобладала МФ. Меньше всего была численность КФ (рис. 7).

Преобладание СФ в Беринговом и Охотском морях объясняется либо продавливанием самых мелких особей сквозь ячеи планктонной сети размером 0,15 мм, либо тем, что, появившись из яиц, они быстро растут и переходят в следующую группу, последнее представляется более вероятным.

В Беринговом море все 3 фракции встречаются преимущественно в летне-осенний период, при этом динамика мелких и средних особей совпадает, а максимальное значение крупных смещено на июль, затем численность резко снижается и сходит на нет к декабрю. В Охотском море массовый нерест и появление особей МФ начались еще в феврале, но более активно процесс идет с июня по декабрь. Можно заметить, что соответственно происходит появление ойкоплевры в средней и крупной фракциях.

В Беринговом и Охотском морях наиболее высокие значения численности и биомассы всех фракций приходится на самую мелководную зону (которая доступна для кораблей научно-исследовательского флота), по мере удаления от берегов количество аппендикулярий снижается и в глубоководной зоне достигает минимальных значений (табл. 4). Для северной части Тихого океана такие подсчеты не кажутся необходимыми, поскольку по размерам все зоны, кроме глубоководной, там невелики.

Таблица 4

Численность и биомасса аппендикулярий в эпипелагиали батиметрических зон

Table 4

Abundance and biomass of Appendicularia in the epipelagic layer, by bathymetric zones

Батиметрическая зона	<i>Oikopleura</i> sp.						<i>Fritillaria</i> sp.			
	Экз./м <sup>3</sup>			Мг/м <sup>3</sup>			Экз./м <sup>3</sup>		Мг/м <sup>3</sup>	
	МФ	СФ	КФ	МФ	СФ	КФ	МФ	СФ	МФ	СФ
<i>Берингово море</i>										
Прибрежная (25–50 м)	35,5	48,7	0,9	1,49	21,9	2,97	92,2	0,39	1,29	0,02
Внутренний шельф (50–100 м)	15,5	36,6	0,6	0,65	16,5	1,95	69,0	0,24	0,97	0,01
Внешний шельф (100–200 м)	4,1	9,6	0,3	0,17	4,3	0,80	9,5	0,00	0,13	0,00
Свал (200–500 м)	1,1	9,8	0,2	0,05	4,4	0,53	3,0	0,00	0,04	0,00
Глубоководная (> 500 м)	2,3	5,5	0,5	0,10	2,5	1,76	2,9	0,15	0,04	0,01
<i>Охотское море</i>										
Прибрежная (< 50 м)	3,1	41,9	0,01	0,13	18,9	0,04	5,7	0	0,08	0
Внутренний шельф (50–100 м)	1,7	8,0	0,01	0,07	3,6	0,04	2,8	0	0,04	0
Внешний шельф (100–200 м)	0,5	2,3	0,04	0,02	1,1	0,12	4,1	0	0,06	0
Свал (200–500 м)	0,1	1,5	0,05	0,01	0,7	0,17	0,5	0	0,01	0
Глубоководная (> 500 м)	1,0	5,1	0,03	0,04	2,3	0,11	0,1	0	0,00	0

*Fritillaria* sp. Максимальная численность в СТО — январь-май, в Беринговом и Охотском морях — июль-октябрь.

В принципе какая-то часть аппендикулярий может существовать и глубже эпипелагиали, но не следует забывать, что все они являются тонкими фильтраторами и их кормовая база находится преимущественно в фототрофическом слое. Из данных табл. 5 видно, что доля аппендикулярий, обитающих в верхнем слое эпипелагиали, значительно больше, чем обитающих в нижнем, при том что толщина нижнего слоя втрое превышает таковую верхнего. Исключение составляет *Oikopleura* sp. КФ, доля которой в нижнем слое эпипелагиали Берингова моря составила 83 %.

Численность аппендикулярий в эпипелагиали (ЭП), ее верхнем (ВЭП)  
и нижнем (НЭП) слоях

Table 5

Appendicularia abundance in the whole epipelagic layer (ЭП), in its upper part (ВЭП),  
and in its lower part (НЭП)

Район	Fritillaria M, СФ	Oikopleura M, СФ	Oikopleura КФ	Fritillaria M, СФ	Oikopleura M, СФ	Oikopleura КФ	Fritillaria M, СФ	Oikopleura M, СФ	Oikopleura КФ
	ЭП (0–200 м)			ВЭП (0–50 м)			НЭП (50–200 м)		
Численность, экз./м <sup>3</sup>									
Берингово море	6,4	9,3	0,61	24,70	24,8	0,42	0,29	4,1	0,67
Охотское море	0,3	9,6	0,06	0,74	22,4	0,14	0,13	5,4	0,03
СТО	3,2	11,7	0,10	8,34	37,8	0,30	1,53	3,0	0,03
Численность, экз./м <sup>2</sup>									
Берингово море	1280	1861	122	1236	1241	21	44	620	101
Охотское море	56	1921	12	37	1118	7	19	803	5
СТО	647	2341	20	417	1891	15	230	450	5
Доля в ЭП, %									
Берингово море	100	100	100	97	67	18	3	33	83
Охотское море	100	100	100	65	58	55	34	42	42
СТО	100	100	100	64	81	72	36	19	25

В заключение планктонной части следует заметить, что далеко не все стороны экологии аппендикулярий в настоящей статье удалось затронуть, так, неосвещенной осталась межгодовая динамика, а что таковая может представлять практический интерес в плане оценки кормовой базы, для примера показано на рис. 8 без комментариев.

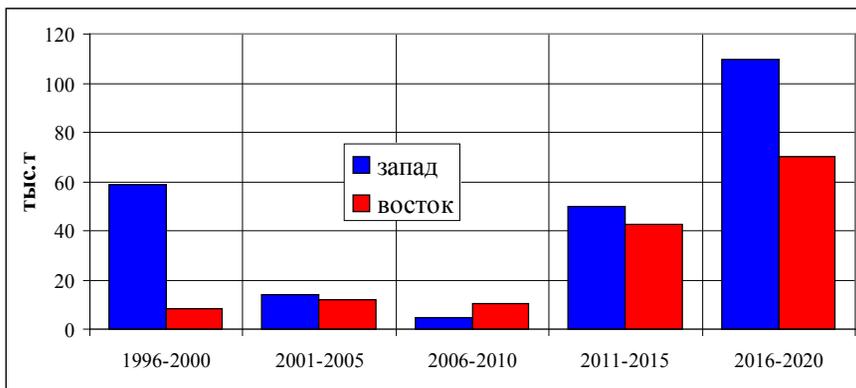


Рис. 8. Динамика запаса *Oikopleura* sp. по 5-летним периодам в западных (5–12, 19) и восточных (1–4, 13–18) районах северной части Охотского моря в весенний сезон. Суммарная площадь западных районов — 452, восточных — 386 тыс. км<sup>2</sup> (для корректного сравнения данные пересчитаны на среднюю площадь — 420 тыс. км<sup>2</sup>)

Fig. 8. Summary stock of oikopleurids in the biostatistical areas of the western (5–12, 19) and eastern (1–4, 13–18) parts of the northern Okhotsk Sea in spring, by 5-year periods. For better comparison, the total area of 420 · 10<sup>3</sup> km<sup>2</sup> is accounted for both parts, whereas the real area is 452 · 10<sup>3</sup> km<sup>2</sup> for the western part and 386 · 10<sup>3</sup> km<sup>2</sup> for the eastern part

**Аппендикулярии в пище nekтона.** В пище nekтона были обнаружены только *Oikopleura* sp. из СФ и КФ, а МФ и *Fritillaria* sp. отсутствовали практически полностью, но, возможно, ими могут питаться мелкие или на ранних стадиях рыбы и кальмары и другие гидробионты, которые не улавливались крупнейшими тралами.

На картах, построенных по материалам базы «Трофология» за более чем 30-летний период, на примере 6 массовых видов nekтона Охотского моря показано, что аппендикулярии входят в состав их пищи по всей акватории распространения этих видов, что свидетельствует о явном предпочтении ими этого вида зоопланктона (рис. 9).

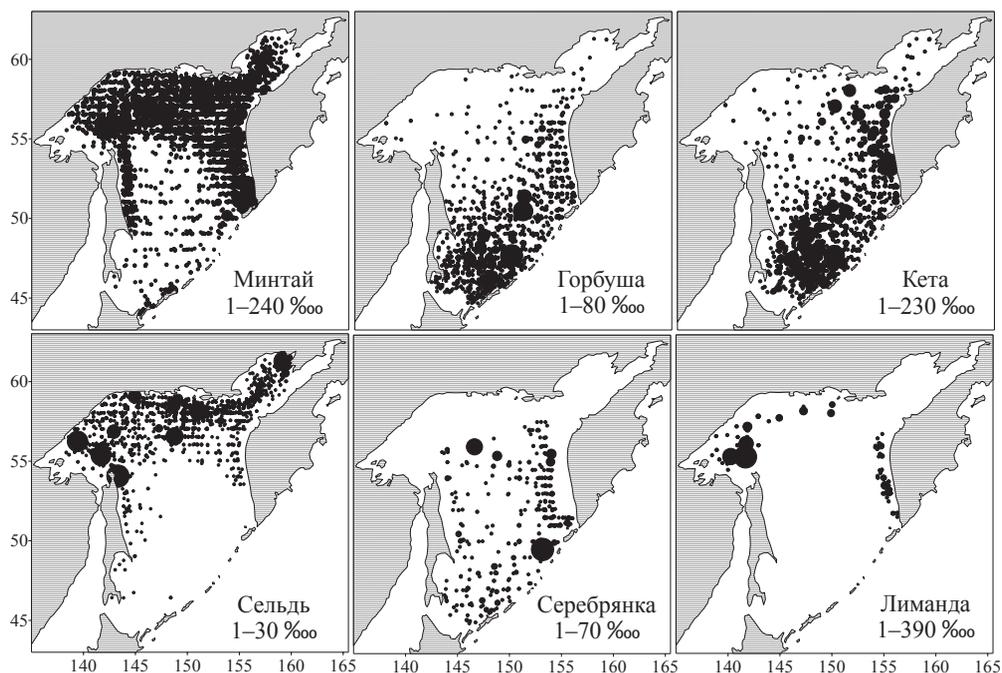


Рис. 9. *Oikopleura* sp. в пище массовых рыб Охотского моря  
 Fig. 9. *Oikopleura* sp. in the food of mass fish of the Okhotsk Sea

Приведенные ниже табл. 6–11 составлены так, чтобы значимость аппендикулярий в питании nekтона можно было максимально подробно и разносторонне показать без дополнительных комментариев, ограничиваясь итоговыми выводами и замечаниями.

В табл. 6 приведен список видов nekтона из базы «Трофология», в составе пищи которых присутствовали аппендикулярии. Из 43324 проб в Базе по питанию, относящихся к 151 виду nekтона, аппендикулярии были обнаружены только в 3061 пробе у 41 вида, на их долю пришлось 41507 проб (94,4 %), и среди них оказалось большинство массовых и промысловых видов (минтай, кета, горбуша, нерка, сельдь, серебрянка и др.), при этом доля аппендикулярий в их пище в ряде случаев была значительной (табл. 8). Единичное присутствие в пище аппендикулярий расценивалось как случайность, поэтому пробы с ЧИН до 0,5 ‰ не учитывались.

В табл. 6 и 7 приведены осредненные данные по значимости аппендикулярий в пище доминирующих видов nekтона.

Ранжирование первых 20 проб по ЧИН (табл. 9) показало, что высокие значения этого показателя (> 200 ‰) присущи всем размерным классам, хотя осредненные данные по некоторым массовым рыбам (горбуша, кета, минтай) свидетельствуют о том, что более молодые особи этих видов оказывают аппендикуляриям большее предпочтение, чем старшие (табл. 11).

Таким образом, в число потребителей аппендикулярий вошло только 25 % из всех видов nekтона, состоящих в базе «Трофология», но в их число входит большинство массовых видов, составляющих основу промысла, в том числе минтай, сайка, лососи, сельдь, скумбрии, сардина и др. (см. табл. 7, 10). При этом в ряде случаев они (аппендикулярии) составляют основу или значительную часть пищи (табл. 6, 7, 10).

Специалисты-трофологи (автор в их числе), лично участвовавшие в обработке свежих проб, нередко отмечали наличие в желудках жидкости, так что содержимое

Аппендикулярии в пище нектона на всей акватории, ранжирование по количеству проб

Table 6

Rank of Appendicularia in food of nekton, by number of samples with their findings

Вид нектона	ИНЖ общий, ‰	ЧИН Ойкорлеура, ‰	ЧИН/ИНЖ, %	Всего проб	Проб с Ойкорлеура	Доля проб с Ойкорлеура, %
Минтай ( <i>Theragra chalcogramma</i> )	89	19	21	12819	1457	11,4
Кета ( <i>Oncorhynchus keta</i> )	89	37	42	8730	951	10,9
Горбуша ( <i>Oncorhynchus gorbuscha</i> )	92	22	24	5191	122	2,4
Нерка ( <i>Oncorhynchus nerka</i> )	76	22	29	4058	73	1,8
Сельдь тихоокеанская ( <i>Clupea pallasii</i> )	121	21	17	2642	55	2,1
<b>1–5-й виды</b>	<b>93</b>	<b>24</b>	<b>26</b>	<b>33440</b>	<b>2658</b>	<b>7,9</b>
Чавыча ( <i>Oncorhynchus tshawytscha</i> )	103	10	10	1819	1	0,1
Кижуч ( <i>Oncorhynchus kisutch</i> )	65	32	49	1144	4	0,3
Мойва ( <i>Mallotus villosus</i> )	121	27	22	536	7	1,3
Серебрянка ( <i>Leuroglossus schmidti</i> )	41	10	25	526	96	18,3
Треска ( <i>Gadus morhua macrocephalus</i> )	120	52	43	419	1	0,2
Сима ( <i>Oncorhynchus masou</i> )	104	33	32	394	1	0,3
Кальмар северный ( <i>Gonatopsis borealis</i> )	93	6	6	345	2	0,6
Скумбрия ( <i>Scomber japonicus</i> )	160	46	29	331	48	14,5
Палтус черный ( <i>Reinhardtius hippoglossoides</i> )	132	22	17	288	2	0,7
Сайка ( <i>Boreogadus saida</i> )	125	31	25	209	26	12,4
<b>6–15-й виды</b>	<b>106</b>	<b>27</b>	<b>25</b>	<b>6011</b>	<b>188</b>	<b>3,1</b>
Голец мальма ( <i>Salvelinus malma</i> )	71	25	35	174	1	0,6
Камбала сахалинская ( <i>Limanda sakhalinensis</i> )	146	85	58	165	29	17,6
Светлый стенобрах ( <i>Stenobranchius leucopsarus</i> )	80	4	5	152	4	2,6
Кальмар командорский ( <i>Beryteuthis magister</i> )	35	10	30	150	1	0,7
Терпуг северный ( <i>Pleurogrammus monopterygius</i> )	98	20	20	140	4	2,9
Дальневосточная сардина ( <i>Sardinops melanostictus</i> )	98	35	36	136	22	16,2
Скумбрия южная ( <i>Scomber australicus</i> )	89	26	29	136	13	9,6
Терпуг южный ( <i>Pleurogrammus azonus</i> )	68	22	32	131	7	5,3
Навага ( <i>Eleginus gracilis</i> )	292	86	29	110	13	11,8
Камбала желтоперая ( <i>Limanda aspera</i> )	140	28	20	91	1	1,1
Диаф-тета ( <i>Diaphus theta</i> )	203	35	17	78	10	12,8
Песчанка ( <i>Ammodytes hexapterus</i> )	212	66	31	70	6	8,6
Батилаг охотский ( <i>Bathylagus ochotensis</i> )	31	16	54	59	29	49,2
Тарлетонбиния ( <i>Tarletonbeania crenularis</i> )	207	114	55	58	5	8,6
Шлемоносец широколобый ( <i>Gymnocanthus detrisus</i> )	232	110	47	56	7	12,5
Темноперый стенобрах ( <i>Stenobranchius nannochir</i> )	12	4	28	55	2	3,6
Анчоус японский ( <i>Engraulis japonicus</i> )	98	7	7	54	5	9,3
Симбалофорус калиф. ( <i>Symbalophorus californiensis</i> )	92	6	7	43	5	11,6
Окунь северный ( <i>Sebastes borealis</i> )	155	81	52	37	2	5,4
Липолаг охотский ( <i>Lipolagus ochotensis</i> )	33	12	37	35	25	71,4
Макрурус пепельный ( <i>Coryphaenoides cinereus</i> )	78	7	9	34	8	23,5
Кальмар крюченокосный ( <i>Onychoteuthis banksii</i> )	55	11	20	25	6	24,0
Голец кунджа ( <i>Salvelinus leucomaenis</i> )	50	17	33	20	2	10,0
Бычок-керчак яок ( <i>Myoxocephalus jaok</i> )	274	164	60	19	1	5,3
Анчоус светящийся ( <i>Ceratoscopelus warmingii</i> )	138	41	30	16	1	6,3
Батилаг Миллера ( <i>Pseudobathylagus milleri</i> )	19	11	60	12	3	25,0
<b>6–41-й виды</b>	<b>116</b>	<b>40</b>	<b>35</b>	<b>2056</b>	<b>212</b>	<b>10,3</b>

Таблица 7

Апендикулярии в пище 7 видов nekтона, доминирующих в исследуемых морях по общему количеству проб

Table 7

Appendicularia in food of 7 nekton species with the highest number of samples

Вид nekтона	Пробы с Ойкорлеуга	Всего проб	Доля проб с Ойкорлеуга, %	ЧИН Ойкорлеуга, ‰	Общий ИНЖ, ‰	ЧИН/ИНЖ, %
<i>Берингово море</i>						
Кета ( <i>Oncorhynchus keta</i> )	604	4848	12	34	86	39
Нерка ( <i>Oncorhynchus nerka</i> )	47	2929	2	22	76	30
Горбуша ( <i>Oncorhynchus gorbusha</i> )	38	1816	2	36	121	30
Минтай ( <i>Theragra chalcogramma</i> )	216	1688	13	33	162	21
Сельдь тихоокеанская ( <i>Clupea pallasii</i> )	24	506	5	28	106	27
Серебрянка ( <i>Leuroglossus schmidti</i> )	17	49	35	11	20	56
Батилаг охотский ( <i>Bathylagus ochotensis</i> )	23	31	74	16	25	62
<b>Доминирующие виды (7)</b>	<b>969</b>	<b>11867</b>	<b>8</b>	<b>26</b>	<b>85</b>	<b>30</b>
<b>Прочие виды (11)</b>	<b>34</b>	<b>1209</b>	<b>3</b>	<b>18</b>	<b>93</b>	<b>19</b>
<i>Охотское море</i>						
Минтай ( <i>Theragra chalcogramma</i> )	1186	10499	11	17	77	22
Сельдь тихоокеанская ( <i>Clupea pallasii</i> )	28	2093	1	11	138	8
Кета ( <i>Oncorhynchus keta</i> )	183	1605	11	42	94	44
Горбуша ( <i>Oncorhynchus gorbusha</i> )	46	1553	3	15	65	23
Серебрянка ( <i>Leuroglossus schmidti</i> )	67	427	16	8	41	20
Камбала сахалинская ( <i>Limanda sakhalinensis</i> )	29	137	21	85	146	58
Липолаг охотский ( <i>Lipolagus ochotensis</i> )	23	29	79	13	31	41
<b>Доминирующие виды (7)</b>	<b>1562</b>	<b>16343</b>	<b>10</b>	<b>27</b>	<b>85</b>	<b>32</b>
<b>Прочие виды (16)</b>	<b>47</b>	<b>1513</b>	<b>3</b>	<b>37</b>	<b>99</b>	<b>37</b>
<i>СТО</i>						
Кета ( <i>Oncorhynchus keta</i> )	161	2249	7	44	94	47
Горбуша ( <i>Oncorhynchus gorbusha</i> )	35	1798	2	17	84	20
Нерка ( <i>Oncorhynchus nerka</i> )	20	979	2	24	68	35
Минтай ( <i>Theragra chalcogramma</i> )	55	608	9	9	80	11
Скумбрия ( <i>Scomber japonicus</i> )	48	331	15	46	160	29
Дальневосточная сардина ( <i>Sardinops melanostictus</i> )	22	116	19	35	98	36
Скумбрия южная ( <i>Scomber australicus</i> )	13	136	10	26	89	29
<b>Доминирующие виды (7)</b>	<b>354</b>	<b>6217</b>	<b>6</b>	<b>29</b>	<b>96</b>	<b>30</b>
<b>Прочие виды (9)</b>	<b>41</b>	<b>485</b>	<b>8</b>	<b>26</b>	<b>119</b>	<b>22</b>
<i>Чукотское море</i>						
Сайка ( <i>Boreogadus saida</i> )	22	131	17	34	117	29
Навага ( <i>Eleginus gracilis</i> )	13	39	33	86	292	29
Песчанка ( <i>Ammodytes hexapterus</i> )	3	31	10	88	299	30
Сельдь тихоокеанская ( <i>Clupea pallasii</i> )	3	30	10	55	86	64
Кета ( <i>Oncorhynchus keta</i> )	3	28	11	85	176	48
Мойва ( <i>Mallotus villosus</i> )	2	27	7	34	76	45
Горбуша ( <i>Oncorhynchus gorbusha</i> )	3	24	13	20	205	10
<b>Доминирующие виды (7)</b>	<b>49</b>	<b>310</b>	<b>16</b>	<b>58</b>	<b>179</b>	<b>32</b>
<b>Прочие виды (2)</b>	<b>2</b>	<b>11</b>	<b>18</b>	<b>26</b>	<b>113</b>	<b>23</b>

Таблица 8

Диапазон частных индексов наполнения желудков *Oikopleura* (ЧИН) в общем ИНЖ в желудках нектона (учитывались пробы с ЧИН более 0,5 ‰), ‰

Table 8

Portion of oikopleurids (ЧИН) in the index of stomach fullness for nekton (the portions > 0.5 ‰ are taken into account), ‰

Кол-во проб	Доля от общего кол-ва проб, %	ЧИН <i>Oikopleura</i>		Общий ИНЖ	
		Min	Max	Min	Max
6	0,2	327,0	556	329	556
6	0,2	254,0	294	254	392
22	0,7	205,0	252	220	493
23	0,8	153,0	199	153	526
97	3,2	100,0	150	101	1020
310	10,1	50,0	100	50	625
700	22,9	20,0	50	20	659
534	17,4	10,0	20	10	765
1364	44,5	0,6	10	1	514

Таблица 9

Максимальная значимость аппендикулярий в пробах по питанию нектона разных размерных классов (20 первых проб, ранжированных по ЧИН), ‰

Table 9

Size-classes of nekton with the highest significance of Appendicularia in their diet (ranked for the first 20 samples), ‰

№ п/п	5–10 см		10–20 см		20–30 см		30–40 см		40–60 см		60–80 см	
	ЧИН	ИНЖ	ЧИН	ИНЖ	ЧИН	ИНЖ	ЧИН	ИНЖ	ЧИН	ИНЖ	ЧИН	ИНЖ
1	425	567	371	382	556	556	327	503	252	280	294	327
2	270	365	329	329	388	400	282	352	233	480	220	220
3	244	305	265	316	239	239	275	392	214	428	197	241
4	227	227	254	254	237	493	209	419	213	426	136	169
5	210	233	235	264	233	333	207	220	206	254	87	134
6	182	460	227	267	228	397	170	213	199	209	80	114
7	168	526	218	242	227	268	157	175	180	401	76	76
8	136	169	188	406	225	225	136	272	180	401	73	182
9	128	233	175	183	211	281	131	187	172	391	62	62
10	111	222	173	173	207	261	130	131	170	213	61	81
11	100	250	171	263	165	172	127	181	169	338	60	66
12	84	241	170	191	164	274	119	239	156	157	58	194
13	58	115	167	167	153	153	117	260	154	193	53	68
14	57	381	166	166	149	173	111	556	147	227	50	50
15	56	94	150	191	149	152	111	333	146	146	48	119
16	54	105	136	379	142	178	109	109	144	146	47	121
17	52	120	132	331	141	141	107	182	143	286	46	154
18	48	323	131	194	138	138	107	153	139	232	45	227
19	46	56	130	131	136	136	106	125	139	201	45	135
20	45	451	123	154	135	180	104	190	137	195	44	63
Всего проб	102		389		506		679		1214		172	

походило на «суп». Все дело в том, что в большинстве случаев рыбы заглатывают аппендикулярий вместе с домиками, которые в желудках рыб распадаются, и от них остается только жидкая фракция. Помимо этого, в планктоне благодаря нейтральной плавучести какое-то время сохраняются брошенные домики, которые вместе с содержащейся там планктонной и детритной «мелочью» также потребляются рыбами, хотя их питательность невелика. Таким образом, оказывается невозможным учесть

Таблица 10

Распределение проб с Oikopleura с учетом их доли в общем ИНЖ

Table 10

Occurrence of oikopleurids in diet of nekton, taking into account their portion in food

Рыба	Доля Oikopleura в общем ИНЖ, %											Всего проб	Проб с Oikopl., %
	100	90-100	80-90	70-80	60-70	50-60	40-50	30-40	20-30	10-20	0,5-10,0		
Горбуша	3	2	4	5	3	6	9	12	11	24	43	5191	2,4
Кета	60	64	63	80	90	79	93	115	91	133	83	8730	10,9
Минтай	10	16	26	31	47	56	100	120	176	343	532	12819	11,4
Нерка	2	4	1	0	3	5	8	9	14	10	17	4058	1,8
Сайка	0	1	2	0	0	0	1	4	2	8	8	209	12,4
Сельдь	2	5	0	0	0	2	2	2	5	14	23	2642	2,1
Серебрянка	3	2	3	2	4	4	9	11	18	20	20	526	18,3
<b>Сумма</b>	<b>80</b>	<b>94</b>	<b>99</b>	<b>118</b>	<b>147</b>	<b>152</b>	<b>222</b>	<b>273</b>	<b>317</b>	<b>552</b>	<b>726</b>	<b>34175</b>	<b>8,1</b>

Таблица 11

Доля Oikopleura в пище размерных групп некоторых массовых видов рыб

Table 11

Portion of oikopleurids in food of some common fish species, by size-classes

Рыба	Длина рыб, см	ИНЖ, ‰	ЧИН Oikopleura, ‰	ЧИН/ИНЖ, %	Кол-во проб
Горбуша ( <i>Oncorhynchus gorbuscha</i> )	10-20	167	48	28	24
	20-35	78	19	24	50
	35-50	77	15	20	41
Кета ( <i>Oncorhynchus keta</i> )	10-20	147	69	47	73
	20-30	104	53	51	132
	30-40	75	37	49	125
	40-50	89	33	37	201
	50-60	86	33	39	265
	60-75	67	23	34	145
Минтай ( <i>Theragra chalcogramma</i> )	5-10	182	36	20	20
	10-20	156	28	18	48
	20-30	100	17	17	177
	30-40	82	18	22	400
	40-50	85	20	24	411
	50-70	107	23	21	197

количество брошенных домиков как в планктоне, так и в пище рыб, а соответственно, и определить их значение в кормовой базе.

По осредненным данным на примере некоторых массовых видов (табл. 11) видно, что с возрастом значимость аппендикулярий в пище несколько снижается, но в списке проб с максимальными значениями ЧИН они остаются высокими у всех размерных классов (см. табл. 10).

Стоит еще раз обратить внимание на феномен, отмеченный летом 1988 г., когда в питании половозрелого минтая в Охотском море в камчатских районах [Волков и др., 1990] желудки минтая были наполнены аппендикуляриями и жидкостью от их домиков,

причем наполнение желудков в отдельных случаях превышало 10 % от массы тела. Возможно, что одновременно с наблюдавшимся там резким снижением биомассы эвфаузиид [Волков и др., 1990] могла произойти вспышка численности аппендикулярий. Справедливости ради отметим, что таковую зафиксировать нам не удалось, возможно, как раз из-за ее уничтожения благодаря безмерному аппетиту минтая. За все последующие годы подобной аномалии в питании минтая не наблюдалось.

### Заключение

Значение аппендикулярий как составной части планктонного сообщества и кормовой базы nekтона исследованных акваторий до сих пор недооценивается, что подтверждается отсутствием специальных публикаций по этой теме в отечественной научной литературе. А между тем оказалось, что по общей биомассе (запасу) в составе крупной фракции планктона они занимают место сразу за доминирующими группами крупной фракции зоопланктона (копеподы, эвфаузииды, щетинкочелюстные, амфиподы, кишечноротовые). Причем в нашем случае учтены только непосредственно животные без домиков, вместе с которыми их следовало бы присоединить к доминирующим группам. В дальневосточных морях и Северной Пацифике аппендикулярии представлены тремя видами: *Oikopleura vanhoeffeni*, *O. labradoriensis* и *Fritillaria borealis*, а в южной части СТО — еще и *F.* sp. (возможно, это *F. pacifica*). По численности и биомассе преобладают более крупные и многочисленные виды р. *Oikopleura*. Подавляющая часть *Fritillaria* sp. оказывается в МФ и лишь незначительная — в СФ.

Наиболее плотные скопления аппендикулярий характерны для верхней эпипелагиали (от 55 до 97 % от численности всей эпипелагиали), где они находят наиболее высокую концентрацию пищи. В эпипелагиали батиметрических зон Берингова и Охотского морей наиболее высокие биомасса и численность характерны для прибрежной зоны (0–50 м), затем следуют надшельфовая, сваловая и глубоководная, в СТО большую часть занимает глубоководная зона, поэтому прочие заметного влияния на общий запас не оказывают, в исследованной части Чукотского моря почти всю толщу занимает эпипелагиаль (от 0 до 200 м), а прибрежную часть акватории — верхняя эпипелагиаль (от 0 до 50 м).

Трофологические исследования показывают, что в питании nekтона аппендикулярии даже без учета домиков, долю которых учесть невозможно, составляют существенную часть рационов у многих видов (41 из 151 вида в базе «Трофология»), в том числе основных промысловых (минтай, лососи, сельдь, сайка, скумбрии, сардина и некоторые другие). Стекловидный домик вместе с аппендикулярией, у которой для обеспечения движения и питания постоянно вибрирует хвост, является достаточно крупным объектом, чтобы быть привлекательным для многих планктонофагов, особенно если учесть способность аппендикулярий к свечению ночью.

Ранжирование первых 20 проб у 6 размерных классов nekтона по количеству в пище аппендикулярий (по частному индексу наполнения желудков) показало, что высокие значения этого показателя (> 200 ‰) присущи всем размерным классам, хотя осредненные данные по всем пробам у некоторых массовых рыб (горбуша, кета, минтай) свидетельствуют о том, что более молодые рыбы этих видов оказывают аппендикуляриям явное предпочтение.

### Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Всем участникам экспедиций, в которых были собраны и обработаны материалы, объединенные в базы данных ТИНРО.

To all participants of the expeditions who collected and processed the samples of plankton and feeding, which results are combined in the TINRO databases.

### Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.  
The study was not sponsored.

## **Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)**

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объекта.

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

This article does not contain any research using animals as a subject.

The author declares that he has no conflict of interest.

## **Список литературы**

**Волков А.Ф.** Возможности и приемы при работе с базами данных ТИНРО «Зоопланктон северной части Тихого океана, Охотского, Берингова и Чукотского морей», «Трофология нектона» и «Морская биология» // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 198. — С. 239–261. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-198-239-261.

**Волков А.Ф.** Методика сбора и обработки планктона и проб по питанию нектона (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.

**Наумов Н.П., Каргашев Н.Н.** Зоология позвоночных. Ч. 1. Низшие хордовые, бесчелюстные, рыбы, земноводные : учеб. для биолог. спец. ун-тов. — М. : Высш. шк., 1979. — 333 с.

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

**Aldredge A.L.** Abandoned larvacean houses : A unique food source in the pelagic environment // Science. — 1972. — Vol. 177, Iss. 4052. — P. 885–887. DOI: 10.1126/science.177.4052.885.

**Aldredge A.L.** Discarded appendicularian houses as sources of food, surface habitats, and particulate organic matter in planktonic environments // Limnol. Oceanogr. — 1976. — Vol. 21, Iss. 1. — P. 14–24. DOI: 10.4319/lo.1976.21.1.0014.

**An Illustrated Guide to Marine Plankton in Japan** / eds M. Chihara and M. Murano. — Tokyo : Tokai Univ. Press, 1997. — 1574 p.

**Choe N. and Deibel D.** Life history characters and population dynamics of the boreal larvacean *Oikopleura vanhoeffeni* (Tunicata) in Conception Bay, Newfoundland // J. Mar. Biol. Ass. U.K. — 2011. — Vol. 91, Iss. 8. — P. 1587–1598. DOI: 10.1017/S0025315410001876.

**Gorsky G. and Fenaux R.** The role of Appendicularia in marine food webs // The Biology of Pelagic Tunicates / ed. Q. Bone. — Oxford : Oxford Univ. Press, 1998. — P. 161–169.

**Knoechel R. and Steel-Flynn D.** Clearance rates of *Oikopleura* in cold coastal Newfoundland waters: a predictive model and its trophodynamic implications // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 1989. — Vol. 53. — P. 257–266.

**Lohmann H.** Die Appendicularien // Nordisches Plankton. — 1901. — Vol. 2(3). — P. 11–21 (Reprint Asher & Co., Amsterdam, 1964).

**Lohmann H.** Die Appendicularien der Plankton-Expedition : Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung 1889. Bd. 2, E.c. — Kiel ; Leipzig : Verlag Lipsius und Tischer, 1896. — 148 p.

**Maekakuchi M., Abe Y., Matsuno K. et al.** Horizontal and vertical distribution of the appendicularian community and population structure in the Bering and Chukchi Seas during the summer of 2007 // Bull. Fish. Sci. Hokkaido Univ. — 2018. — Vol. 68, Iss. 3. — P. 43–49. DOI: 10.14943/bull.fish.68.3.43.

**Paffenhöfer G.A.** On the biology of Appendicularia of the south-eastern North Sea // Proceedings of the 10<sup>th</sup> European Symposium on Marine Biology. — Wetteren, Belgium : Univ. Press, 1976. — P. 437–455.

**Shiga N.** Maturity stages and relative growth of *Oikopleura labradoriensis* Lohmann (Tunicata, Appendicularia) // Bull. Plankton Soc. Japan. — 1976. — Vol. 23. — P. 81–95.

**Shiga N.** Regional and Annual Variations in Abundance of an Appendicularian, *Oikopleura labradoriensis* in the Bering Sea and the Northern North Pacific Ocean during Summer // Bull. Plankton Soc. Japan. — 1982. — Vol. 29, № 2. — P. 119–128.

**Shiga N.** Regional and vertical distributions of *Oikopleura vanhoeffeni* on the northern Bering Sea shelf in summer // Bull. Plankton Soc. Japan. — 1993. — Vol. 39, Iss. 2. — P. 117–126.

**Shiga N.** Seasonal and vertical distributions of appendicularia in Volcano Bay, Hokkaido, Japan // Bull. Mar. Sci. — 1985. — Vol. 37, № 2. — P. 425–439.

**Shiga N., Takagi S., Nishiuchi K.** Interannual variation and vertical distribution of appendicularians in the south of St. Lawrence Island, northern Bering Sea shelf, in summer // Memoirs of the Faculty of Fisheries Hokkaido University. — 1998. — Vol. 45, № 1. — P. 48–51.

## References

**Volkov, A.F.**, Opportunities and techniques of using the databases of TINRO “Zooplankton of the north Pacific, Okhotsk, Bering, and Chukchi Seas”, “Nekton trophology”, and “Marine biology”, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 198, pp. 239–261. doi 10.26428/1606-9919-2019-198-239-261

**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.*, 2008, vol. 154, pp. 405–416.

**Volkov, A.F., Gorbatenko, K.M., and Efimkin, A.Ya.**, Feeding ways of pollack, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1990, vol. 111, pp. 123–132.

**Naumov, N.P. and Kartashev, N.N.**, *Zoologiya pozvonochnykh. CH. 1. Nizshiy khordovyye, beschelyustnyye, ryby, zemnovodnyye* (Zoology of vertebrates. Part 1. Lower chordates, jawless, fish, amphibians), Moscow: Vysshaya Shkola, 1979.

**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.

**Allredge, A.L.**, Abandoned larvacean houses: A unique food source in the pelagic environment, *Science*, 1972, vol. 177, no. 4052, pp. 885–887. doi 10.1126/science.177.4052.885

**Allredge, A.L.**, Discarded appendicularian houses as sources of food, surface habitats, and particulate organic matter in planktonic environments, *Limnol. Oceanogr.*, 1976, vol. 21, no. 1, pp. 14–24. doi 10.4319/lo.1976.21.1.0014

*An Illustrated Guide to Marine Plankton in Japan*, Chihara, M. and Murano, M., eds, Tokyo: Tokai Univ. Press, 1997.

**Choe, N. and Deibel, D.** Life history characters and population dynamics of the boreal larvacean *Oikopleura vanhoeffeni* (Tunicata) in Conception Bay, Newfoundland, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 2011, vol. 91, no. 8, pp. 1587–1598. doi /10.1017/S0025315410001876

**Gorsky, G. and Fenaux, R.** The role of Appendicularia in marine food webs, *The Biology of Pelagic Tunicates*, Bone, Q., ed., Oxford: Oxford. Univ. Press, 1998, pp. 161–169.

**Knoechel, R. and Steel-Flynn, D.**, Clearance rates of *Oikopleura* in cold coastal Newfoundland waters: a predictive model and its trophodynamic implications, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1989, vol. 53, pp. 257–266.

**Lohmann, H.**, Die Appendicularien, *Nordisches Plankton*, 1901, vol. 2, no. 3, pp. 11–21, Reprint Asher & Co., Amsterdam, 1964.

**Lohmann, H.**, Die Appendicularien der Plankton-Expedition, *Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung 1889. Bd. 2, E.c.*, Kiel: Verlag Lipsius und Tischer, 1896.

**Maekakuchi, M., Abe, Y., Matsuno, K., Hirawake, T., and Yamaguchi, A.**, Horizontal and vertical distribution of the appendicularian community and population structure in the Bering and Chukchi Seas during the summer of 2007, *Bull. Fish. Sci. Hokkaido Univ.*, 2018, vol. 68, no. 3, pp. 43–49. doi 10.14943/bull.fish.68.3.43

**Paffenhöfer, G.A.**, On the biology of Appendicularia of the south-eastern North Sea, in *Proceedings of the 10<sup>th</sup> European Symposium on Marine Biology*, Wetteren, Belgium: Univ. Press, 1976, pp. 437–455.

**Shiga, N.**, Maturity stages and relative growth of *Oikopleura labradoriensis* Lohmann (Tunicata, Appendicularia), *Bull. Plankton Soc. Japan*, 1976, vol. 23, pp. 81–95.

**Shiga, N.**, Regional and Annual Variations in Abundance of an Appendicularian, *Oikopleura labradoriensis* in the Bering Sea and the Northern North Pacific Ocean during Summer, *Bull. Plankton Soc. Japan*, 1982, vol. 29, no. 2, pp. 119–128.

**Shiga, N.**, Regional and vertical distributions of *Oikopleura vanhoeffeni* on the northern Bering Sea shelf in summer, *Bull. Plankton Soc. Japan*, 1993, vol. 39, no. 2, pp. 117–126.

**Shiga, N.**, Seasonal and vertical distributions of appendicularia in Volcano Bay, Hokkaido, Japan, *Bull. Mar. Sci.*, 1985, vol. 37, no. 2, pp. 425–439.

**Shiga, N., Takagi, S., and Nishiuchi, K.**, Interannual variation and vertical distribution of appendicularians in the south of St. Lawrence Island, northern Bering Sea shelf, in summer, *Memoirs of the Faculty of Fisheries Hokkaido University*, 1998, vol. 45, no. 1, pp. 48–51.

Поступила в редакцию 15.03.2022 г.

После доработки 25.03.2022 г.

Принята к публикации 20.05.2022 г.

The article was submitted 15.03.2022; approved after reviewing 25.03.2022; accepted for publication 20.05.2022