

Научная статья

УДК [595.371:574.584](265.53)

DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-567-580

EDN: YSYARW



АМФИПОДЫ В ПИТАНИИ НЕКТОНА ОХОТСКОГО МОРЯ

А.Ф. Волков*

Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

Аннотация. Амфиподы (преимущественно гиперииды) в питании многих видов нектона занимают место в первой пятерке. В Охотском море из 106 видов нектона амфиподы встречены в пище у 83 видов, отсутствовали только у 23, при этом на 20 массовых видов нектона приходится 93 % проб. Видовой состав в планктоне и пище нектона совпадает: там и там доминируют 3 вида гипериид: *Themisto pacifica*, *T. libellula*, *Primno macropa*. Доля амфипод в пище возрастает у рыб длиной до 30–40 см, а затем снижается и у самых крупных (> 60 см) практически исчезает. У доминирующих промысловых рыб (минтай, треска, сельдь, серебрянка, горбуша, кета, нерка, сима, мальма) доля гипериид в желудке может составлять почти 100 % при ИНЖ 250–750 ‰. В дневное время крупная фракция гипериид уменьшается в 2–4 раза, так как опускается глубже 200 м. Межгодовая динамика сравнимого запаса показывает, что у *T. pacifica* и *P. macropa* в северной части моря он минимальный с тенденцией к понижению, а у *T. libellula* — максимальный; в центральной части моря запас *T. pacifica* и *P. macropa* выше, чем в северной, но у *T. pacifica* он снижается, а у *P. macropa* возрастает; в южной части запас *T. pacifica* самый большой с тенденцией к увеличению, у *P. macropa* он примерно такой же, что и в центральной части, но без выраженного многолетнего тренда.

Ключевые слова: Охотское море, амфиподы, гиперииды, питание рыб, питание кальмаров, зоопланктон, эпипелагиаль

Для цитирования: Волков А.Ф. Амфиподы в питании нектона Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 3. — С. 567–580. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-567-580. EDN: YSYARW.

Original article

Amphipoda in the diet of nekton in the Okhotsk Sea

Anatoly F. Volkov

Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia
D.Biol., principal researcher, volkov413@yandex.ru, ORCID 0000-0003-0057-8382

Abstract. Amphipods (mainly hyperiids) are among the top-five taxonomic groups in the diet of many nekton species. Feeding of 106 nekton species dwelled in the Okhotsk Sea is considered (though 93 % of the stomach samples were collected from only 20 mass species). Amphipods are found in the food of 83 species and are absent for 23 species. Taxonomic compo-

* Волков Анатолий Федорович, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, volkov413@yandex.ru, ORCID 0000-0003-0057-8382.

sition of Amphipoda coincides in plankton and stomach samples; 3 species of hyperiids dominate here and there: *Themisto pacifica*, *T. libellula*, *Primno macropa*. The portion of amphipods in food is the highest for fish with length of 30–40 cm, decreases for smaller and larger fish, and practically disappears for fish with the length > 60 cm. In the food of mass commercial fish species, as pollock, cod, herring, silverfish, char, and pink, chum, sockeye and cherry salmon, the portion of hyperiids in the food could be almost 100 %, with CI of 200–700 ‰. During the daytime, the portion of large-sized hyperiids decreases up to 3 times, as they descend deeper than 200 m. *T. pacifica* have the highest biomass in the southern Okhotsk Sea, with a long-term tendency to increasing, and the lowest biomass in the northern Okhotsk Sea, with a tendency to decreasing both in the northern and central parts of the sea. *P. macropa* have similar spatial patters of distribution, but dynamics of their biomass has negative trend in the northern part, positive trend in the central part, and no trend in the southern part of the sea. On the contrary, the biomass of *T. libellula* is the highest in the northern Okhotsk Sea.

Keywords: Okhotsk Sea, Amphipoda, hyperiid, feeding of fish, feeding of squids, zooplankton, epipelagic layer, index of stomach fullness, partial index of stomach fullness

For citation: Volkov A.F. Amphipoda in the diet of nekton in the Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 3, pp. 567–580. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-567-580. EDN: YSYARW.

Введение

В Охотском море амфиподы (это преимущественно гиперииды) являются одной из важных групп зоопланктона в питании многих видов рыб и кальмаров, несмотря на то что в составе планктона крупной фракции занимают только 5–6-е место. За последний более чем 30-летний период исследований в научных экспедициях ТИНРО были собраны обширные материалы по питанию видов нектона, обитающих в эпи- и мезопелагиали (базы данных «Трофология» и «Зоопланктон», их описание см.: Волков, 2019). Результаты этих исследований представлены в многочисленных научных статьях в «Известиях ТИНРО» и «Бюллетене изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке», простое перечисление которых займет неоправданно много места, а также в монографиях сотрудников ТИНРО [Шунтов, 2001; Кузнецова, 2005; Чучукало, 2006; Шунтов, Темных, 2008; Горбатенко, 2022], диссертациях и рейсовых отчетах (архив ТИНРО). Во всех этих публикациях в той или иной степени представлены материалы по значимости амфипод в питании нектона и оценке его кормовой базы.

Цель настоящей работы — определение количественных и качественных показателей амфипод в пище всех видов нектона из траловых сборов в Охотском море, определение их средних и максимальных значений в пище рыб и кальмаров, сравнение схем горизонтального распределения амфипод в планктоне и пище нектона, определение зависимости доли амфипод в пище массовых видов рыб от их размеров (длины), а также получение данных по многолетней, сезонной и суточной динамике трех массовых видов гипериид, определение для них значения дневных и ночных коэффициентов.

Предлагаемая статья не содержит материалов, заимствованных из других публикаций, а полностью основана на первичных данных из баз «Трофология» и «Зоопланктон».

Материалы и методы

Все пробы по планктону и питанию собраны и обработаны преимущественно сотрудниками лаборатории мониторинга кормовой базы и питания рыб (ранее лаборатории планктона) по единой методике, принятой в ТИНРО в качестве стандартной [Волков, 2008], поэтому являются сравнимыми. Кратко эта методика состоит в следующем.

Пробы по питанию. Из каждого улова пелагическим тралом отбираются по 10–25 желудков размерных классов каждого вида, которые обрабатываются в свежем виде без фиксации формалином «групповым» методом. Общий индекс наполнения желудка рассчитывается в продецимилле (‰) как отношение массы пищи к массе рыбы,

помноженное на 10000, т.е. 0,01 %. Масса пищи, длина и масса рыбы рассчитываются как среднеарифметические для пробы. В планктонной части определяются доля групп (эвфаузииды, гиперииды, копеподы, крылоногие и т.п.) и степень их переваренности, после чего эта фракция взвешивается.

Пробы планктона. Планктон облавливается сетями БСД (площадь устья 0,1 м², капроновое сито № 49, размер ячеек 0,15 мм) в слое 0–200 м или 0–«дно», если глубина менее 200 м. Скорость подъема сетей составляет 0,7–1,0 м/с. При обработке пробы зоопланктона механически разделяются на три размерные фракции посредством процеживания через набор из двух сит: № 7 (ячейка 1,2 мм) и № 14 (ячейка 0,5 мм), в итоге получаются 3 фракции: мелкая — МФ (длина животных от 0,6 до 1,2 мм), средняя — СФ (1,2–3,2 мм) и крупная — КФ (> 3,2–3,5 мм). В результаты вводятся дифференцированные поправки на недолов для мелкой фракции — 1,5, для средней фракции — 2,0; для планктона крупной фракции: для эвфаузиид, мизид и щетинкочелюстных длиной до 10 мм — 2,0, 10–20 мм — 5,0, более 20 мм — 10,0; для гипериид длиной до 5 мм — 1,5, 5–10 мм — 3,0, более 10 мм — 5,0; для копепод длиной до 5 мм — 2,0, более 5 мм — 3,0; для полихет, птеропод и других малоподвижных животных — 1,0. Условная продолжительность сезонов: зима — декабрь–март, весна — апрель — 15 июня, лето — 16 июня — 15 сентября, осень — 16 сентября — ноябрь.

В тексте, на рисунках и в таблицах используются сокращения: КФ — крупная фракция, ИНЖ — общий индекс наполнения желудков, ЧИН — частный индекс наполнения желудков (для отдельных видов и групп).

Результаты и их обсуждение

В базе данных «Трофология» в составе nekтона эпипелагиали по Охотскому морю насчитывается 106 видов рыб и кальмаров — это те виды, которые были обнаружены в уловах пелагическими тралами в слое эпипелагиали за 1990–2023 гг. Не находясь в составе доминирующих групп в планктоне, амфиподы в питании ряда видов nekтона могут составлять значительную часть, а в отдельных случаях доминировать. На эту тему приводятся данные в большом количестве публикаций о кормовой базе и питании видов, составляющих основу промышленного рыболовства: минтай [Шунтов и др., 1993; Волков, 2022; и др.], сельдь [Кузнецова, 2005; Чучукало, 2006; и др.], тихоокеанские лососи [Шунтов, Темных, 2008; Волков, 2016; и др.].

Общий объем материалов по питанию nekтона по Охотскому морю в базе «Трофология» составляет 22569 проб и 306751 желудок, планктон отмечен в 20237 пробах и 292460 желудках, из них амфиподы содержатся в 10748 пробах (114388 желудках). Количество проб и желудков видов nekтона по материалам Базы опосредованно отражает их численность в море и, соответственно, значимость в сообществе nekтона.

В планктоне и питании nekтона доминируют одни и те же виды, хотя по количеству проб их доля в планктоне заметно больше, чем в питании, но это можно отнести к тому, что в планктоне учтены даже самые мелкие особи, которые в пробах по питанию чаще всего отсутствуют (табл. 1).

Понятно, что амфиподы присутствовали не во всех пробах, но, учитывая наличие суточных вертикальных миграций, количество и доля проб с ними должны быть больше в ночное время, и действительно: из 6710 дневных проб амфиподы были в 52 %, а из 5399 ночных — в 72 %, разница существенная, при этом принимались во внимание только пробы с биомассой более 1 мг/м³.

В эпипелагиали Охотского моря в пробах планктона и пробах по питанию рыб и кальмаров амфиподы представлены теми же видами, что и в планктоне: *Themisto pacifica*, *T. libellula*, *Primno macropa*, *Phronima sedentaria*, *Hyperia galba*, *Scina curilensis* (?), *Vibilia borealis* (?), *Gammaridae* fam. gen. sp., — о частоте встречаемости которых можно судить по количеству проб, в которых они были обнаружены (табл. 1). Как видно, самые массовые виды амфипод и в планктоне, и в питании — это *T. pacifica*, *T. libellula* и *P. macropa*.

Количество проб с гипериидами и гаммаридами в пробах планктона
и пробах по питанию нектона в Охотском море

Table 1

Number of samples with hyperiids and gammarids in the plankton samples
and in the samples of nekton stomachs collected in the Okhotsk Sea

<i>Themisto pacifica</i>	<i>T. libellula</i>	<i>Primno macropa</i>	<i>Hyperia galba</i>	<i>Hyperia medusarum</i>	<i>Phronima sedentaria</i>	<i>Vibilia borealis</i>	<i>Scina curilensis</i>	Gammaridae
В 12109 пробах планктона проб с Amphipoda — 8530 (70,4 %)								
6372	984	817	55	1	11	1	61	228
В 22569 пробах по питанию проб с Amphipoda — 10748 (47,6 %)								
6149	1239	2652	222	0	1	32	7	446

В эпипелагиали Охотского моря самый массовый вид, к тому же встречающийся по всей акватории, — *T. pacifica*. Его максимальная длина составляет не более 10–12 мм, поэтому он отмечен в пище преимущественно мелких рыб и кальмаров.

Из 106 видов нектона амфиподы встречены в пище у 84 видов, отсутствовали у 23 (табл. 2 и 3). По количеству проб с амфиподами и без них и средним значениям общих и частных ИНЖ можно увидеть уровень пищевых предпочтений видов нектона по отношению к амфиподам. При этом к видам с небольшим количеством проб следует относиться более осторожно, поскольку в этом случае фактор случайности выше (здесь по отношению к наличию или отсутствию амфипод и их количеству). То же относится и к видам в табл. 3: при большем количестве проб в них вполне могут оказаться амфиподы. В тех случаях, когда количество проб по какому-либо виду было небольшим, к результатам нужно относиться критически, понимая, что они представляют только часть акватории, а порой и одну ее точку.

Таблица 2

Виды нектона, питавшиеся амфиподами (виды ранжированы по ЧИН Amphipoda)

Table 2

Nekton species preyed on amphipods (ranked by the stomach fullness with Amphipoda)

Вид	ИНЖ, ‰	ЧИН Amphipoda, ‰		Кол-во проб без амфипод		Вид	ИНЖ, ‰	ЧИН Amphipoda, ‰		Кол-во проб без амфипод	
		Кол-во проб с амфиподами	Кол-во проб без амфипод	Кол-во проб с амфиподами	Кол-во проб без амфипод						
<i>Onychoteuthis japonica</i>	658	526	1	0	<i>Limanda aspera</i>	93	31	16	73		
<i>Liparis marmares</i>	672	506	4	1	Agonidae	33	30	2	0		
<i>Blepias bilobus</i>	540	457	7	2	<i>Malacocottus zonurus</i>	198	29	26	26		
<i>Lycodes microlepidotus</i>	349	333	2	20	<i>Oncorhynchus masou</i>	57	29	306	351		
Cyclopteridae	585	330	15	0	<i>Oncorhynchus kisutch</i>	89	28	166	280		
<i>Melletes papilio</i>	487	237	16	11	<i>Berryteuthis magister</i>	83	27	35	32		
<i>Gonatus madokai</i>	438	195	3	14	<i>Scomber australasicus</i>	119	27	23	28		
<i>Careproctus rastrinus</i>	289	194	3	0	<i>Sardinops melanostictus</i>	85	26	19	11		
<i>Lycodes macrochir</i>	298	178	5	5	<i>Gymnocanthys detrisus</i>	179	24	16	39		
Leptoclinus	231	138	1	2	<i>Mallotus villosus</i>	196	23	72	306		
<i>Hemitripter villosus</i>	438	131	1	0	<i>Limanda proboscidea</i>	120	22	38	8		
<i>Platichthys stellatus</i>	446	129	2	6	<i>Scopelosaurus</i> sp.	53	21	1	2		
<i>Myoxocephalus jaok</i>	730	125	7	12	<i>Lepidopsetta bilineata</i>	114	21	26	39		
<i>Salvelinus leucomaenis</i>	166	119	13	0	<i>Zaprora silenus</i>	107	19	5	3		

Вид	ИНЖ, ‰	ЧИН Amphipoda, ‰	Кол-во проб с амфиподами	Кол-во проб без амфипод	Вид	ИНЖ, ‰	ЧИН Amphipoda, ‰	Кол-во проб с амфиподами	Кол-во проб без амфипод
<i>Anarhichas orientalis</i>	162	107	18	2	<i>Scomber japonicus</i>	131	17	10	4
<i>Leptoclinus maculatus</i>	333	100	1	3	<i>Gadus chalcogrammus</i>	84	17	3441	7527
<i>Hippoglossoides elassodon</i>	186	99	19	172	<i>Clupea pallasii</i>	128	17	357	1766
<i>Salvelinus malma</i>	110	97	67	9	<i>Lumpenella longirostris</i>	77	16	3	7
<i>Cololabis saira</i>	137	89	5	0	<i>Eumicrotremus soldatovi</i>	93	15	1	0
<i>Todarodes pacificus</i>	163	81	6	9	<i>Stenobranchius leucopsarus</i>	98	14	11	7
<i>Osmerus mordax</i>	152	76	9	28	<i>Sebastes paucispinus</i>	96	13	6	5
<i>Limanda sakhalinensis</i>	152	74	75	97	<i>Bothrocarina microcephala</i>	35	13	10	30
<i>Icelus rastrinoides</i>	656	72	1	1	<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	80	13	23	250
<i>Trichodon trichodon</i>	349	72	23	22	<i>Aptocyclus ventricosus</i>	443	12	3	12
<i>Hipoglossoides robustus</i>	198	71	16	67	<i>Lycogrammoides nigrocaudatus</i>	27	11	1	3
<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	105	50	1543	433	<i>Leuroglossus schmidti</i>	44	11	185	236
<i>Oncorhynchus keta</i>	103	46	1437	796	<i>Ammodytes hexapterus</i>	181	9	8	14
<i>Bathyraja interrupta</i>	176	40	3	2	<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	132	9	1	59
<i>Lycodes soldatovi</i>	96	38	6	56	<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i>	90	9	32	91
<i>Engraulis japonicus</i>	171	38	12	9	<i>Bathyraja violacea</i>	250	8	1	0
<i>Bathylagus ochotensis</i>	81	37	32	23	<i>Hemilepidotus gilberti</i>	82	7	1	3
<i>Gonatopsis borealis</i>	111	37	95	73	<i>Bathyraja parmifera</i>	74	6	4	21
<i>Pleurogrammus azonus</i>	122	37	119	33	<i>Onychoteuthis banksi</i>	53	5	9	3
<i>Pleurogrammus monopterygius</i>	132	36	31	11	<i>Triglops scepticus</i>	89	4	1	1
<i>Scomber sp.</i>	193	36	7	8	<i>Careproctus macrodiscus</i>	44	4	2	2
<i>Oncorhynchus nerka</i>	84	36	169	108	<i>Stenobranchius nannochir</i>	29	4	13	14
<i>Gadus macrocephalus</i>	320	35	24	129	<i>Lycogrammoides sp.</i>	13	3	3	8
<i>Lycodes sigmatoides</i>	427	35	3	4	<i>Diaphus theta</i>	104	3	1	3
<i>Albatrossia pectoralis</i>	160	34	5	5	<i>Lycogramma bruneum</i>	54	3	4	39
<i>Podothecus sturioides</i>	144	34	3	6	<i>Lycogramma soldatovi</i>	12	2	1	5
<i>Careproctus furcellus</i>	55	33	1	2	<i>Sebastolobus macrochir</i>	8	2	1	55
<i>Eleginus gracilis</i>	198	33	39	20					

Ранжирование значений амфипод в пище nekтона по интервалам (табл. 4) показало, что в сравнительно немногих случаях их количество в желудках может быть экстравысоким, но это относится вообще к показателям накормленности, которые большей частью укладываются в пределы 50–200 ‰, при этом, как правило, самые большие ИНЖ наблюдаются у сеголетов и молоди. Соответственно, при уменьшении ИНЖ и ЧИН амфипод возрастает количество проб и желудков.

Серия показателей по 20 видам nekтона, доминирующим по количеству проб (табл. 5), демонстрирует, какую долю в относительных и абсолютных цифрах в их пище занимают амфиподы. Понятно, что этот набор видов будет определять пресс на амфипод со стороны nekтона.

Всего на 20 проб массовых видов nekтона приходится 93 % проб и только 7 % на прочие 87.

Виды nekтона, в пище которых амфиподы отсутствовали
(виды ранжированы по количеству проб)

Table 3

Nekton species without amphipods in their food (ranked by number of stomach samples)

Вид nekтона	Кол-во проб	Вид nekтона	Кол-во проб	Вид nekтона	Кол-во проб
<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	157	<i>Myoxocephalus tuberculatus</i>	3	<i>Pseudobathylagus milleri</i>	1
<i>Atheresthes stomias</i>	45	<i>Dasycottus setiger</i>	3	<i>Triglops pingelii</i>	1
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	13	<i>Gonatus kamtschaticus</i>	3	<i>Hyperoglyphe japonica</i>	1
<i>Lamna ditropis</i>	8	<i>Petroschmidtia</i> sp.	3	<i>Icelus spiniger</i>	1
<i>Lycodes raridens</i>	5	<i>Bathyraja maculata</i>	3	<i>Gonatus onyx</i>	1
<i>Hemilepidotus jordani</i>	4	<i>Glyptocephalus stelleri</i>	2	<i>Lumpenus sagitta</i>	1
<i>Sebastes glaucus</i>	4	<i>Lycodes polaris</i>	2	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	1
<i>Sebastes borealis</i>	4	<i>Squalus acanthias</i>	1	Всего проб	267

Таблица 4

Ранжирование значений ЧИН Amphipoda по убывающим интервалам

Table 4

Partial indices of stomach fullness with Amphipoda, by nekton species in descending order

Интервалы ЧИН, ‰	ЧИН, ‰	Общий ИНЖ, ‰	Кол-во проб по питанию	Кол-во желудков	ЧИН видов Amphipoda, ‰							
					<i>T. pacifica</i>	<i>T. libellula</i>	<i>P. macropa</i>	<i>Ph. sedentaria</i>	<i>H. galba</i>	<i>S. curtilensis</i> (?)	<i>V. borealis</i> (?)	<i>Gammaridae</i> gen. sp.
400–600	476	527	27	194	192,0	180,0	59,0	0	21,0	0	0	24,0
300–400	339	392	54	434	203,0	49,0	49,0	0	6,5	0	0	33,0
200–300	240	320	128	1070	141,0	49,0	41,0	0	3,8	0	0,09	5,4
100–200	140	216	456	4084	89,0	21,0	25,0	0	1,0	0	0	3,9
50–100	71	140	827	8856	42,0	8,7	17,0	0	0,4	0,05	0,15	2,5
20–50	32	103	1548	18533	18,0	4,1	7,7	0,02	0,2	0	0,06	1,6
1–20	6	54	5674	81087	4,0	0,8	1,1	0	0,1	0,01	0,01	0,4
0	0	164	13850	192362	0	0	0	0	0	0	0	0

Максимальное количество амфипод в отдельных пробах у доминирующих видов nekтона может быть достаточно высоким (табл. 6), а у отдельных особей оно будет еще выше, что можно объяснить неравномерностью распределения амфипод, сконцентрированных в плотные скопления (гиперииды образуют менее подвижные стайки, чем, например, эвфаузииды и мизиды), наткнувшись на которые, рыбы активно ими кормятся.

Далеко не все виды nekтона из нашей охотоморской коллекции обеспечены достаточным количеством материалов, чтобы проследить изменение состава пищи в зависимости от их размерной структуры. Таких оказалось 9, и все они относятся к массовым и промысловым. В табл. 7 приведены средневзвешенные по количеству проб количественные показатели 4 основных групп планктона в питании этих 9 видов: ИНЖ копепод и эвфаузиид убывает с увеличением длины, а у птеропод и амфипод он сначала подрастает, но начиная с размерной группы 20–25 см плавно уменьшается. При этом следует помнить, что ИНЖ — это величина не абсолютная, а относительная и по сути своей представляет долю массы пищи или ее части по отношению к массе тела. У амфипод это обусловлено двумя видами — *T. pacifica* и *P. macropa*. Крупный и

Таблица 5

Первые 20 видов nekтона, ранжированных по количеству проб в базе «Трофология»

Table 5

The top-twenty mass species of nekton in the Okhotsk Sea ranked by number of stomach samples

Вид nekтона	Общий ИНЖ, ‰	ЧИН Amphipoda, ‰	Доля Amphipoda в ИНЖ, %	Всего проб в Базе	Кол-во проб с Amphipoda	Доля проб с Amphipoda, %
<i>Gadus chalcogrammus</i>	80	16	20	10968	3728	34
<i>Oncorhynchus keta</i>	98	43	44	2233	1489	67
<i>Clupea pallasii</i>	124	16	13	2123	369	17
<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	103	49	48	1976	1583	80
<i>Oncorhynchus masou</i>	56	28	50	657	312	47
<i>Oncorhynchus kisutch</i>	85	27	31	446	174	39
<i>Leuroglossus schmidti</i>	42	10	24	421	194	46
<i>Mallotus villosus</i>	196	23	12	378	72	19
<i>Oncorhynchus nerka</i>	81	35	43	277	175	63
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	75	12	16	273	25	9
<i>Hippoglossoides elassodon</i>	186	99	53	191	19	10
<i>Limanda sakhalinensis</i>	150	73	48	172	76	44
<i>Gonatopsis borealis</i>	111	37	33	168	95	57
<i>Gadus macrocephalus</i>	307	34	11	153	25	16
<i>Pleurogrammus azonus</i>	119	36	30	152	124	82
<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i>	90	9	10	123	32	26
<i>Limanda aspera</i>	93	31	33	89	16	18
<i>Hippoglossoides robustus</i>	198	71	36	83	16	19
<i>Salvelinus malma</i>	110	97	88	76	67	88
<i>Berryteuthis magister</i>	83	27	32	67	35	52
Все 20 видов nekтона	119	39	32	21026	8626	41

Таблица 6

Первые 20 проб доминирующих видов nekтона с максимальными ЧИН Amphipoda, ‰

Table 6

The top-twenty mass species of nekton in the Okhotsk Sea with the highest partial indices of stomach fullness with Amphipoda, ‰

№ пробы	<i>G. chalcogrammus</i>	<i>G. macrocephalus</i>	<i>C. pallasii</i>	<i>L. schmidti</i>	<i>O. gorbuscha</i>	<i>O. keta</i>	<i>O. nerka</i>	<i>O. tshawytscha</i> *	<i>O. masou</i>	<i>O. kisutch</i> *	<i>S. malma</i>
1	514	212	323	95	570	750	368	44	380	300	380
2	501	140	294	88	544	667	351	32	300	262	321
3	471	88	193	73	541	633	226	25	271	162	317
4	412	75	173	67	444	603	197	21	254	152	241
5	410	52	154	54	428	500	168	20	160	144	240
6	368	42	147	44	405	478	154	20	159	130	233
7	350	37	146	42	402	388	146	19	154	126	217
8	331	26	128	40	387	382	112	19	147	115	196
9	331	24	121	38	383	378	110	16	145	92	180
10	317	22	115	33	377	368	110	16	143	92	179
11	317	19	110	30	367	367	109	15	140	85	178
12	302	17	110	29	360	349	101	14	132	84	164
13	296	15	93	29	357	337	94	9	131	83	162
14	278	13	72	29	350	334	88	6	129	81	161
15	267	10	71	29	350	315	87	4	125	80	159
16	254	10	66	28	344	310	82	4	112	80	154
17	254	9	63	25	342	307	81	4	105	80	146
18	242	9	63	24	337	305	80	3	104	78	128
19	242	7	61	23	337	294	80	2	100	76	122
20	232	5	60	23	328	292	79	1	98	72	121

* Преимущественно сеголетки и молодь до 20–30 см.

Таблица 7
 Состав пищи размерных классов некоторых массовых видов нектона* Охотского моря, ‰
 Table 7
 Food composition (‰) for some mass species of nekton in the Okhotsk Sea, by size ranges

Размерный ряд, см	Copepoda	Euphausiacea	Pteropoda	Amphipoda	Виды Amphipoda				Кол-во проб
					<i>T. pacifica</i>	<i>T. libellula</i>	<i>P. macropra</i>	<i>H. galba</i>	
5–10	69,3	120,3	2,3	7,1	3,2	3,4	0,4	0	421
10–15	46,3	121,8	5,6	27,9	22,9	2,2	2,5	0	1531
15–20	42,6	74,7	6,4	43,9	38,0	1,5	4,3	0	1114
20–25	30,2	36,2	5,9	31,9	21,9	0,5	9,3	0	2019
25–30	32,7	33,0	2,8	28,5	15,8	0,7	11,7	0,1	1930
30–40	24,0	30,6	2,0	24,0	14,0	1,2	8,5	0	3578
40–50	9,9	38,5	3,2	18,2	12,7	0,6	2,8	0,1	4025
50–60	2,2	33,3	4,3	12,9	10,6	0,7	1,5	0,1	2109
60–80	0,8	25,1	3,5	5,5	4,0	0,7	0,6	0	396

* *C. pallasii*, *G. chalcogrammus*, *L. schmidti*, *M. villosus*, *O. gorbuscha*, *O. keta*, *O. kisutch*, *O. nerka*, *O. masou*.

немногочисленный вид гипериид *H. galba* в пище мелких планктофагов практически не встречается, поскольку обычно встречается на медузах *Syanea arctica* [Виноградов и др., 1982], жалящих щупальцев которых многие рыбы и кальмары стараются избегать.

Среднегодовалые данные, рассчитанные по базе «Трофология», показывают следующее значение групп зоопланктона крупной фракции в питании нектона (рыб и кальмаров) Охотского моря: Euphausiacea вместе с Mysidacea (1 %) — 50 %, Copepoda — 24, Amphipoda (преимущественно Hyperiidia) — 16, прочие — 10 % (Pteropoda — 2,5 %, Chaetognatha — 2,6, Tunicata — 2,1, Cladocera, Ostracoda, Cumacea, Polychaeta, Coelenterata — 2,8 %). В планктоне же доля амфипод примерно вдвое меньше (табл. 8), и уже это свидетельствует в пользу того, что они во многих случаях являются предпочтительной пищей для ряда видов нектона.

Ресурсы кормовой базы планктофагов эпипелагиали изменяются по сезонам и в течение суток (табл. 8), поэтому при расчётах запасов следует обязательно иметь в виду видоспецифические особенности сезонной и суточной динамики в первую очередь массовых и промысловых видов нектона. Так, при определении обеспеченности кормом лососей необходимо учитывать их преимущественное обитание и питание в верхней эпипелагиали, перемещения во времени и в пределах акваторий, сравнительно быструю изменчивость возрастной структуры и, соответственно, пищевых предпочтений и т.д. А поскольку максимальная интенсивность питания лососей приходится на светлое время [Волков, 2016], то и расчет запаса их кормовой базы нужно определять по дневному планктону в слое 0–50 м. И наоборот, для минтая в Охотском море следует ориентироваться на темное время суток [Волков, 2022] и больше по нижней эпипелагиали.

Что касается конкретно амфипод, то в сезонном плане в эпипелагиали их наименьшее количество приходится на весенний период: вероятно, половозрелые особи *T. pacifica* к весне завершают свой жизненный цикл и погибают, к этому может добавиться выедание нектоном. В течение суток в дневное время биомасса и запас амфипод снижаются в 2–3 раза явно вследствие миграций крупной их части в более глубокие горизонты, т.е. в мезопелагиаль.

Вертикальное распределение трех массовых видов в эпипелагиали в дневное и ночное время суток (табл. 9) показывает, что днем основная часть скоплений *T. pacifica*

Таблица 8

Групповой состав КФ зоопланктона Охотского моря (> 200 м)

Table 8

Taxonomic groups in the large-sized fraction of zooplankton in the Okhotsk Sea (epipelagic layer < 200 m)

Время суток	Сезон	Запас, т/км ²							Доля от КФ, %					
		КФ	Copepoda	Euphausiacea	Amphipoda	Pteropoda	Chaetognatha	Прочие	Copepoda	Euphausiacea	Amphipoda	Pteropoda	Chaetognatha	Прочие
День	Зима	52,4	11,8	6,2	2,4	3,30	28,4	0,31	22,5	11,8	4,6	6,3	54,2	0,6
	Весна	61,2	27,3	8,9	0,8	0,15	23,3	0,55	44,7	14,6	1,4	0,2	38,1	0,9
	Лето	84,2	47,5	7,2	2,9	0,29	25,7	0,67	56,4	8,5	3,4	0,3	30,5	0,8
	Осень	49,8	16,7	7,8	2,6	0,36	21,9	0,40	33,6	15,6	5,3	0,7	43,9	0,8
Ночь	Зима	120,0	29,4	48,7	9,5	1,87	29,2	1,29	24,5	40,6	7,9	1,6	24,4	1,1
	Весна	150,9	69,1	52,7	1,8	0,15	25,6	1,44	45,8	34,9	1,2	0,1	17,0	1,0
	Лето	165,1	77,5	49,6	7,1	0,66	29,0	1,30	46,9	30,0	4,3	0,4	17,6	0,8
	Осень	88,7	23,9	33,2	7,9	0,47	22,4	0,76	27,0	37,4	8,9	0,5	25,3	0,9

Таблица 9

Вертикальное распределение амфипод в эпипелагиали Охотского моря

Table 9

Vertical distribution of amphipods in the epipelagic layer of the Okhotsk Sea

Время суток	Слой, м	Мг/м ³				Мг/м ²			
		Amphipoda	<i>T. pacifica</i>	<i>T. libellula</i>	<i>P. macropa</i>	Amphipoda	<i>T. pacifica</i>	<i>T. libellula</i>	<i>P. macropa</i>
День	0–50 (вэп)	19,2	16,8	0,05	1,54	960	841	2	77
	50–200 (нэп)	16,5	12,4	1,06	1,48	2473	1865	159	222
	0–200 (эп)	17,2	13,5	0,81	1,50	3433	2705	161	300
Ночь	0–50 (вэп)	68,6	57,7	1,13	4,37	3429	2887	56	219
	50–200 (нэп)	35,8	27,6	0,85	6,13	5376	4134	128	920
	0–200 (эп)	44,0	35,1	0,92	5,69	8804	7021	185	1139

Примечание: вэп и нэп — верхняя и нижняя эпипелагиаль; эп — эпипелагиаль.

и *P. macropa* опускается глубже 200 м (это преимущественно более крупные особи), а *T. libellula* остается в пределах эпипелагиали. Ночная биомасса *T. pacifica* и *P. macropa* выше дневной в 2–3 раза, их скопления поднимаются в оба слоя эпипелагиали, в том числе в приповерхностные воды, где концентрируются основные объекты их питания — копеподы. Основная часть популяции *T. libellula* в дневное время находится глубже 50 м.

Среднемноголетнее распределение видов амфипод по акватории Охотского моря в планктоне и пище nekтона (рис. 1) составлено по всем трофологическим пробам, содержащим амфипод, но естественно, что их потребление определяется наиболее массовыми видами: минтаем, сельдью, лососями и некоторыми другими. Распределение *T. pacifica* выполнено в контурном формате, что более рельефно показало обедненные зоны в северной части моря и обильные — в южной.

Крупная гипериида *T. libellula*, длина которой в Охотском море достигает 30–35 мм, является холодноводным видом арктического комплекса [Виноградов и др., 1982] и обитает там преимущественно в северной шельфовой зоне, но в небольшом количестве встречается и в южной части моря, куда, по всей видимости, заносится Сахалинским течением. Южнее 54° с.ш. за период исследований ТИНРО с 1984 по 2023 г. были сделаны единичные находки некрупных животных (до 15–20 мм): в течение 11 лет —

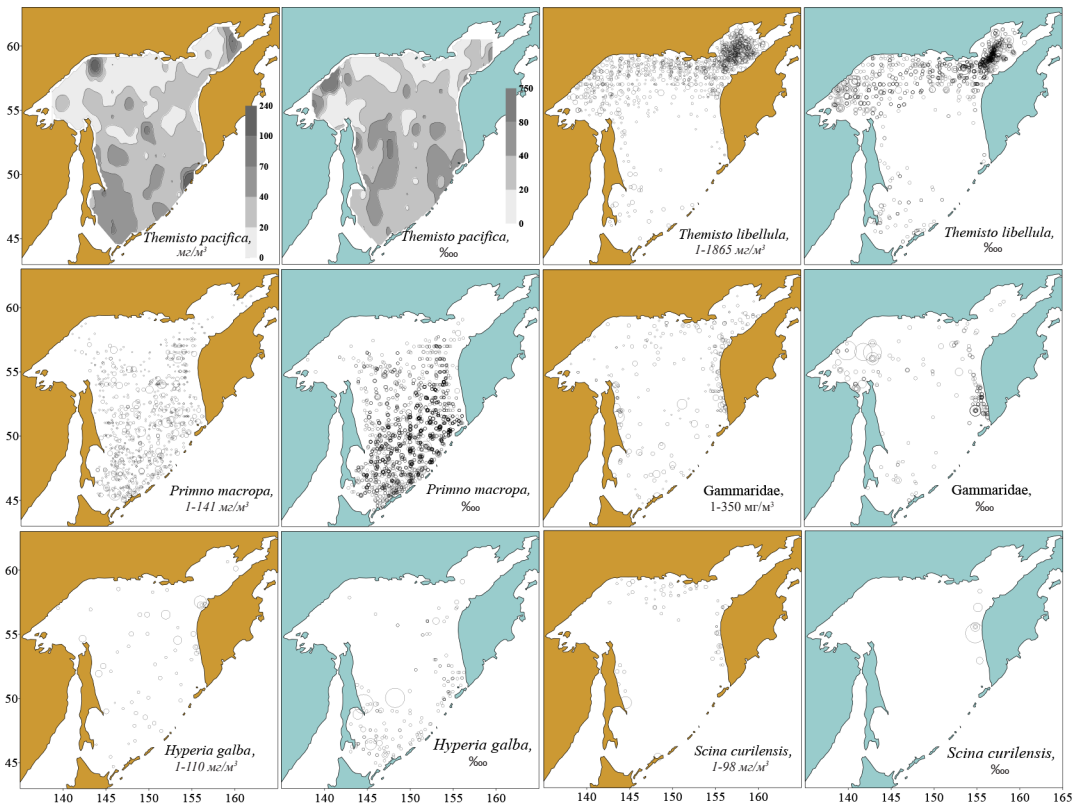


Рис. 1. Распределение Amphipoda в эпипелагиали Охотского моря по данным планктонных ($\text{мг}/\text{м}^3$) и трофологических (‰) проб

Fig. 1. Spatial distribution of Amphipoda in the epipelagic layer of the Okhotsk Sea on the data of planktonic (mg/m^3) and trophological (‰) samples

по 1 пробе в год, 5 лет — по 2, 3 года — по 4 и в 1999 г. — 14 проб, итого — 47 проб за почти 30 лет наблюдений. Очевидная связь этого вида с динамикой и термикой вод была показана на примере Берингова моря [Волков, 2012].

Третий массовый вид — *P. macropa* — отсутствует в мелководных зонах северного, камчатского и сахалинского шельфов, а основные скопления располагаются в южной части моря.

С учетом особенности распределения этих 3 массовых видов гипериид и их доли в питании nekтона вся акватория Охотского моря условно поделена на 3 макрорайона: «Север» — акватория севернее 55° с.ш.; «Центр» — между 49 и 55° с.ш. и «Юг» — к югу от 49° с.ш. (табл. 10), и подсчитан запас этих видов как части кормовой базы на сравнимую площадь 1000 км^2 (рис. 2) по периодам лет.

В Охотском море гипериида *T. pacifica* ведет себя как умеренно холодноводный вид, что подтверждается ее горизонтальным распределением (см. рис. 1) и запасом в макрорайонах с очевидной тенденцией к его возрастанию с севера на юг, при этом «Север» и «Центр» показывают снижение запаса в межгодовом плане, что, возможно, связано со значительным уменьшением ледового покрытия моря в 2011, 2015, 2017 и 2022 гг. (рис. 3) и поэтому неустойчивостью температурного режима в верхних слоях воды, а на «Юге» видна серия разнонаправленных флюктуаций запаса без четко выраженной тенденции. Запас *T. libellula* в северном макрорайоне, где обитает основная часть ее популяции, особенно заметно снизился за последние 2 периода, показывая ту же тенденцию, что и *T. pacifica*. По-видимому, такую динамику у *T. libellula* также можно объяснить потеплением в северной части моря. У *P. macropa*, как более тепловодного вида, наоборот, всё кажется понятным, если принять общую тенденцию вод эпипелагиали к потеплению.

Амфипода в питании nekтона трех макрорайонов Охотского моря

Table 10

Amphipoda in the diet of nekton in three subregions of the Okhotsk Sea

Макрорайон	Площадь, тыс. км ²	Средняя длина рыб, см	Средняя масса рыб, г	Всего проб по питанию	Кол-во проб с Amphipoda	Доля проб с Amphipoda, %	Общий ИНЖ, ‰	ЧИН, ‰				
								Amphipoda	Доля Amphipoda в ИНЖ, %	<i>T. pacifica</i>	<i>T. libellula</i>	<i>P. macropa</i>
«Север»	660	33	380	11037	2952	26,7	114	30	26,3	12,4	14,9	0,9
«Центр»	593	35	618	8851	3548	40,1	99	36	36,4	24,8	0,2	8,3
«Юг»	330	31	595	2976	1692	56,9	103	41	39,8	25,2	1,0	13,3

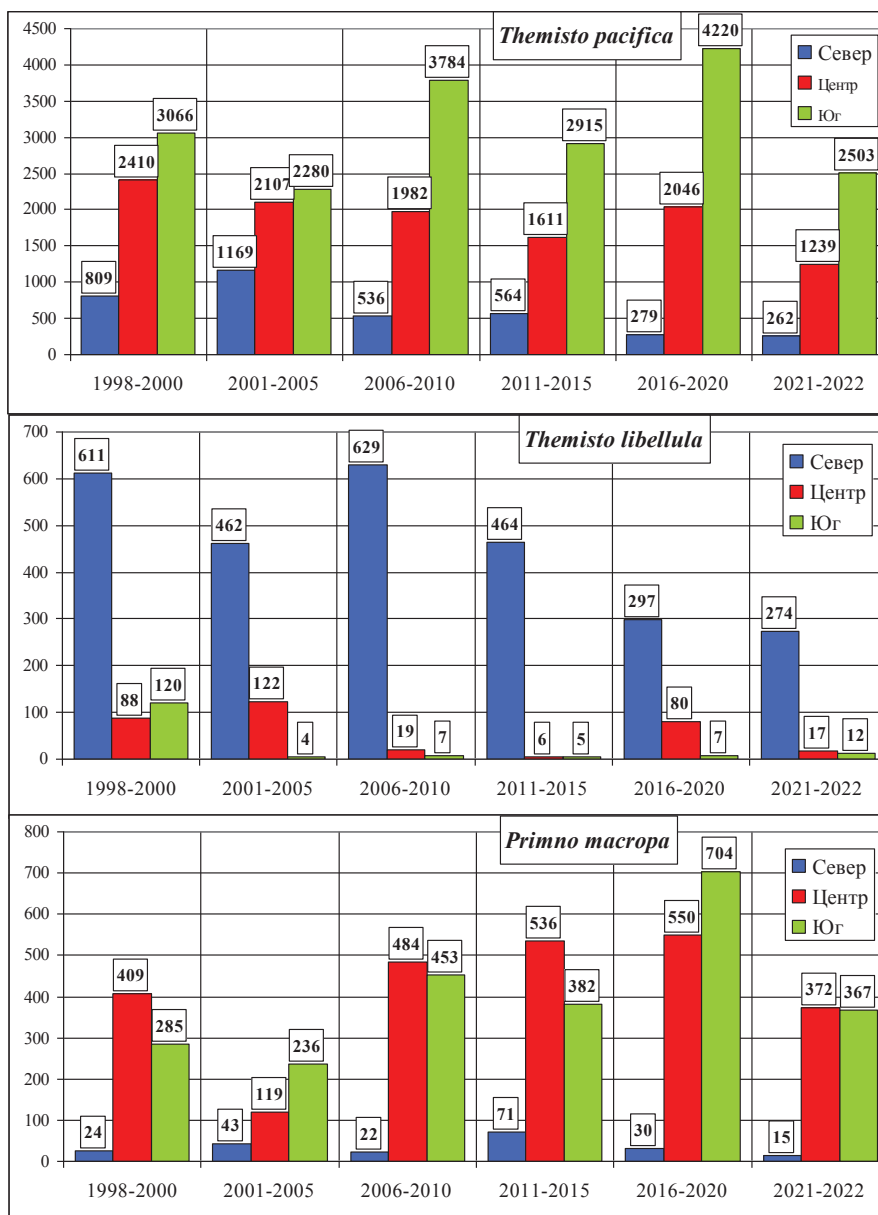


Рис. 2. Запас амфипод в трех макрорайонах, т/1000 км²

Fig. 2. Resources of Amphipoda in three subregions of the Okhotsk Sea, t per 1000 km²

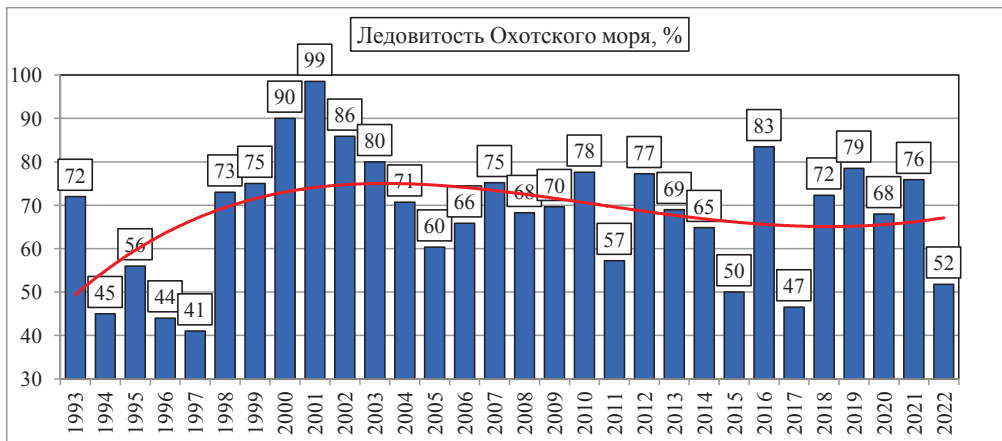


Рис. 3. Динамика ледяного покрова Охотского моря в марте (красная линия — полиномиальная 4) [по: Волков, 2022]

Fig. 3. Dynamics of the Okhotsk Sea ice cover in March (red line — approximation with polynomial function of degree 4) [from: Volkov, 2022]

Заключение

Общий объем материалов по питанию nekтона Охотского моря в базе «Трофология» составил более 22 тыс. проб и почти 307 тыс. желудков, амфиподы содержались в 47 % проб и 37 % желудков. Количество проб и желудков видов рыб и кальмаров по материалам базы «Трофология» опосредованно отражает их численность в море и, соответственно, значимость в сообществе nekтона. Из 106 видов nekтона в Охотском море, числящихся в Базе, амфиподы встречены в пище у 83 видов, отсутствовали у 23, при этом на 20 массовых видов nekтона приходится 93 % проб и только 7 % на прочие 86.

Видовой состав амфипод одинаков в планктоне и пище nekтона: *T. pacifica*, *T. libellula*, *P. macropa*, *Ph. sedentaria*, *H. galba*, *S. curilensis* (?), *V. borealis* (?), *Gammaridae* fam. gen. sp., *C. challengerii*, из них массовыми являются первые 3. Распределение по акватории моря амфипод в планктонных и трофологических пробах совпадает в деталях, за исключением немногочисленных видов.

Доля амфипод в пище видов nekтона возрастает у рыб длиной до 30–40 см, затем снижается и у самых крупных (> 60 см) практически исчезает.

Наименьшее количество *T. pacifica* приходится на весенний период, вероятно, половозрелые особи к весне завершают свой жизненный цикл и погибают, к этому, очевидно, добавляется выедание nekтоном. В течение суток в дневное время их биомасса и запас снижаются в 2–3 раза вследствие их миграций в более глубокие горизонты, т.е. в мезопелагиаль.

Днем основная часть скоплений *T. pacifica* и *P. macropa* опускается глубже 200 м (это преимущественно более крупные особи), а *T. libellula* остается в пределах эпипелагиали. Ночью скопления *T. pacifica* поднимаются в верхнюю эпипелагиаль, в том числе в приповерхностные воды, где концентрируются основные объекты их питания — копеподы.

Запас *T. pacifica* и *P. macropa* (т/1000 км²) в северной части моря минимальный с тенденцией к понижению в межгодовом плане, а *T. libellula* — максимальный; в центральной части запас *T. pacifica* и *P. macropa* выше, но у *T. pacifica* он снижается, а у *P. macropa* возрастает; в южной части запас *T. pacifica* самый большой и возрастающий в межгодовом плане, у *P. macropa* он примерно такой же, как и в центральной части.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Выражаю благодарность всем участникам экспедиций, в которых были собраны и обработаны материалы, объединенные в базы данных ТИНРО.

Thanks to all participants of marine expeditions collected and processed the samples of zooplankton and nekton stomachs, whose results are loaded to the databases in TINRO.

Финансирование (FUNDING)

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

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов. Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объекта.

The author declares that he has no conflict of interest. This article does not contain any research using animals as a subject.

Список литературы

Виноградов М.Е., Волков А.Ф., Семенова Т.Н. Амфиподы-гиперииды (Amphipoda, Hyperiidae) Мирового океана : моногр. — Л. : Наука, 1982. — 493 с.

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

Волков А.Ф. Массовое появление *Themisto libellula* в северной части Берингова моря: «вторжение» или «вспышка»? // Изв. ТИНРО. — 2012. — Т. 168. — С. 142–151.

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

Волков А.Ф. Основные элементы трофологии минтая и его кормовой базы // Тр. ВНИРО. — 2022. — Т. 189. — С. 45–72. DOI: 10.36038/2307-3497-2022-189-45-72.

Волков А.Ф. Элементарная трофология тихоокеанских лососей в Беринговом море. Видовые и региональные отличия. Обеспеченность пищей при различных условиях среды // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 187. — С. 162–186. DOI: 10.26428/1606-9919-2016-187-162-186.

Горбатенко К.М. Трофодинамика гидробионтов в Охотском море : моногр. — Владивосток : ТИНРО, 2022. — 326 с.

Кузнецова Н.А. Питание и пищевые отношения nektona в эпипелагиали северной части Охотского моря : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2005. — 236 с.

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

Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей России: в 3 томах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2001. — Т. 1. — 580 с.

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

Шунтов В.П., Темных О.С. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — Т. 1. — 481 с.

References

Vinogradov, M.E., Volkov, A.F., and Semenova, T.N., *Giperiidnyye amfipody (Amphipoda, Hyperiidae) Mirovogo okeana* (Hyperiid amphipods (Amphipoda, Hyperiidae) of the World Ocean), Leningrad: Nauka, 1982.

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., Mass development of *Themisto libellula* in the northern Bering Sea: invasion or bloom?, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2012, vol. 168, pp. 142–151.

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. Basic trophological elements of walleye pollock and its food supply, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 189, pp. 45–72. doi 10.36038/2307-3497-2022-189-45-72

Volkov, A.F., Elementary trophic ecology of pacific salmon in the Bering Sea. Species and regional differences. Provision with food in different environments, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2016, vol. 187, pp. 162–186. doi 10.26428/1606-9919-2016-187-162-186

Gorbatenko, K.M., *Trofodinamika gidrobiontov v Okhrotskom more* (Trophodynamics of hydrobionts in the Sea of Okhrota), Vladivostok: TINRO, 2022.

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

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

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

Shuntov, V.P., Volkov, A.F., 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.

Shuntov, V.P. and Temnykh, O.S., *Tikhookeanskie lososi v morskikh i okeanicheskikh ekosistemakh* (Pacific Salmon in Sea and Ocean Ecosystems), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2008, vol. 1.

Поступила в редакцию 22.05.2023 г.

После доработки 7.06.2023 г.

Принята к публикации 4.09.2023 г.

*The article was submitted 22.05.2023; approved after reviewing 7.06.2023;
accepted for publication 4.09.2023*