

УДК 595.135(265.53)

К.М. Горбатенко*

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

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, БИОМАССА, МЕЖГОДОВАЯ ДИНАМИКА САГИТТ ОХОТСКОГО МОРЯ

Многолетние исследования зоопланктона ТИНРО-центром в Охотском море показали, что по биомассе сагитты, которые представлены в эпипелагиали абсолютно доминирующим комплексным видом *Sagitta elegans*, в зоопланктоне составляют от 16,5 (летом) и до 24,1 % (зимой). Среднеголетняя биомасса сагитт в 1986–2012 гг. варьировала от 170,7 до 230,9 мг/м³. В зимне-весенний период наблюдались максимальные концентрации сагитт (216,5–230,9 мг/м³). Летом концентрации понижались до 189,4 мг/м³, а осенью увеличивались до 170,7 мг/м³. Во все сезоны максимальные концентрации сагитт (264,1–732,7 мг/м³) тяготели к внутренней части шельфа с глубинами до 100 м, а минимальные (93,3–127,9 мг/м³) — к открытым водам. Наиболее значительные скопления сагитт (> 500 мг/м³) наблюдались в восточной части моря — вдоль западнокамчатского шельфа, включая зал. Шелихова. В летне-осенний период повышенные биомассы сагитт (> 500 мг/м³) также отмечались в открытой части Охотского моря. Среднеголетняя (1986–2012 гг.) валовая биомасса сагитт в эпипелагиали Охотского моря оценена для весны в 52,0 млн т, лета — 43,1, осени — 38,2, зимы — 46,6 млн т. Суточный пищевой рацион у молоди сагитт составляет 4,0–6,0 %, а у крупных особей — от 1,5–2,0 % от массы тела. Среднеголетнее суммарное потребление кормовых объектов сагиттами составило 320 млн т/год. Среди пищевых объектов в годовом рационе сагитт преобладают копеподы — 281,4 млн т/год, или 87,9 % общего потребления. Потребление эвфаузиид относительно невысокое — 6,1 млн т (1,9 % общего потребления), так как сагитты потребляют только их яйца и науплии. В целом за год сагитты выедают 64,7 % валового запаса копепод, 2,2 — эвфаузиид и 2,0 % — сагитт.

Ключевые слова: сагитты, рацион, Охотское море, биомасса, нерест.

Gorbatenko K.M. Distribution, biomass, and year-to-year dynamics of *Sagitta* in the Okhotsk Sea // Izv. TINRO. — 2016. — Vol. 184. — P. 168–177.

Arrowworms, presented mostly by a complex species *Sagitta elegans*, form from 16.5 % (in summer) to 24.1 % (in winter) of zooplankton biomass in the Okhotsk Sea, with the mean annual value varied in the range 170.7–230.9 mg/m³ (the data of long-term surveys conducted by Pacific Fish, Res. Center, TINRO averaged for 1986–2012). Their abundance is the highest in winter-spring and the lowest in autumn. The main feature of their spatial distribution is the abundance increasing toward coasts, and the highest concentrations are usually found on the western shelf of Kamchatka, including the Shelikof Bay. However, in summer-autumn their dense concentrations (> 500 mg/m³) are observed sometimes in the deep-sea areas, too. Mean total stock of this taxon in the Okhotsk Sea is assessed as 52.0 · 10⁶ t in spring, 43.1 · 10⁶ t in summer, 38.2 · 10⁶ t in autumn, and 46.6 · 10⁶ t in winter. Recently (since 1997) the total stock in spring ranges between 11.2–38.5 million ton and has even higher variability in winter. The

* Горбатенко Константин Михайлович, кандидат биологических наук, заведующий сектором, e-mail: gorbatenko@tinro.ru.

Gorbatenko Konstantin M., Ph.D., head of section, e-mail: gorbatenko@tinro.ru.

variations of winter-spring stock determine changes in *Sagitta* juveniles abundance in autumn. Daily food ration of *Sagitta* is 4.0–6.0 % of body weight for juveniles and 1.5–2.0 % for adults; their mean total annual consumption in the Okhotsk Sea is estimated as 320 million ton, mainly copepods (87.9 % or $281.4 \cdot 10^6$ t that is 64.7 % of Copepoda stock). The other mass prey, as euphausiids, are weakly used by *Sagitta* ($6.1 \cdot 10^6$ t/year or 1.9 % of their total consumption and 2.2 % of Euphausia stock) because they consume mainly eggs and nauplii of euphausiids. Cannibalism of *Sagitta* is estimated as 2.0 % of their stock annually.

Key words: arrowworm, diet, Okhotsk Sea, zooplankton biomass, spawning.

Введение

Сагитты — исключительно морские хищники, гермафродиты, размножаются половым путем, откладывают свободно плавающие яйца, которые развиваются несколько дней (Касаткина, 1982; Парсонс и др., 1982). Основным объектом питания сагитт служат копеподы, а также все доступные по размеру гидробионты, кроме того, для них характерен каннибализм (Раймонт, 1988; Terazaki, 1995; Максименков, 2003).

Сагитты играют важную роль в пелагических сообществах Охотского моря, являются самыми многочисленными хищниками в зоопланктоне и представлены в основном комплексным видом *Sagitta elegans*. Во многих районах Охотского моря они постоянно входят в первую тройку доминирующих по биомассе видов (Волков, 1996; Горбатенко, 1997).

В большинстве случаев сагитты потребляют те группы гидробионтов, которые преобладают в зоопланктоне и доступны по размерам, при этом предпочитают жертвы относительно крупных размеров. Сагитты обычно считаются консументами второго и третьего порядков, поскольку потребляют растительных копепод и другие планктонные виды, а также хищные формы, в том числе личинок рыб, собственную молодь и даже медуз (Sameoto, 1972; Szyper, 1978; Terazaki, 1998; Максименков, 2003). Сагитты используют в пищу также мертвые частицы и детрит, особенно в зимний период. В литературе (Sameoto, 1972; Szyper, 1978; Terazaki, 1998; Максименков, 2003) величина суточных рационов (СПР) сильно варьирует — от 1,0 до 15,0 % от массы тела — и в основном зависит от температурного режима и размера особи. Японским исследователем Теразаки (Terazaki, 1998) были произведены расчеты СПР для доминирующего в субарктических водах *S. elegans*, у взрослых особей он составил около 4–10 % от массы тела. Основу рациона в Японском море составляют копеподы — 74,6 %, остракоды — 20,3 и сагитты — 1,7 %. Сагитты питаются не каждый день, пища встречается в желудках у 15–30 % особей, т.е. питаются они один раз в 3–6 дней (Fraser, 1969; наши наблюдения в рейсах). Поэтому, несмотря на то что у отдельных особей расчетный суточный рацион составляет 10 % и более, при расчетах выедания гидробионтов следует учитывать, что этот рацион относится к 15–30 % популяции, а средний СПР окажется в 4–6 раз ниже.

В Охотском море районы воспроизводства *S. elegans* приурочены к шельфовой зоне. Интенсивный нерест отмечен у западной Камчатки и в зал. Шелихова, где в весенний период отмечаются скопления половозрелых особей размером 20–25 мм, а также особей 15–20 мм, которые в середине лета станут половозрелыми и примут участие в размножении (Волков, Ефимкин, 2002; Волков, 2004). В работе Н.Н. Афанасьева (1985) указывается, что в размножении у *S. elegans* участвуют особи, достигшие длины тела более 22 мм, а начало размножения приходится на апрель. В мае особи со зрелыми ооцитами в яичнике составляли 74 %, в июне — 46, в августе — 8 %, в октябре они отсутствовали. По мере накопления материалов выявлено, что в северной части Охотского моря нерест *S. elegans* растянут с апреля по август, с пиком в мае, а в южных районах размножение длится с марта по июль, с максимумом в апреле-мае (Горбатенко, 2009). Продолжительность жизни у *S. elegans* до 2 лет (Афанасьев, 1985), причем 2 года живут только крупные особи более 30 мм, численность которых составляет около 1 % общей численности вида, а основная часть популяции живет чуть больше одного года (Чучукало и др., 1997).

Мелкая молодь до 3–5 мм появляется в апреле-мае, максимум ее численности отмечен в июне-августе (Горбатенко, 2009). На втором году жизни сверхкрупные особи

S. elegans также участвуют в размножении. Максимальная численность самых крупных (более 30 мм) особей отмечается весной в центральной глубоководной котловине Охотского моря (Волков, 2004).

Начиная с 1984 г. ТИНРО-центром в Охотском море проведено более 50 комплексных экспедиций, составной частью которых являются планктонные съемки. Более детальные весенние съемки начали выполняться только с 1997 г. и регулярно проводятся по настоящее время, в течение этих лет по условиям ледовитости выделялись холодные, теплые и промежуточные типы лет (Фигуркин, 2011).

В настоящей статье приводятся результаты исследований сагитт Охотского моря более чем за 25-летний период (1986–2012 гг.). Также рассмотрена межгодовая динамика биомассы сагитт в северной части моря в более поздний период, начиная с 1997 г.

Материалы и методы

Планктон облавливался в слое 0–200 м (0–дно при глубине менее 200 м) сетями БСД (площадь входного отверстия 0,1 м², сито с ячейей 0,168 мм) и обработан по единой методике, принятой в ТИНРО-центре (Волков, 2008а). Скорость подъема сетей везде была одинаковой — 0,7–1,0 м/с. Поскольку все орудия лова планктона фильтрующего типа дают заниженные результаты, в полученные результаты вводились поправки на недолов. Для сагитт вводились следующие коэффициенты недолова: для особей длиной до 10 мм — 2, 10–20 мм — 5, более 20 мм — 10.

Среднегодовые показатели биомассы без учета сезонности могут давать искаженную картину, поэтому расчеты данных проводились по сезонам. Сезонные сроки, как и ранее (Волков, 2008б): зима — декабрь–март, весна — апрель — 15 июня, лето — 16 июня — 15 сентября, осень — 16 сентября — ноябрь.

В северной части Охотского моря начиная с 1997 г. ежегодно исследования проводились в зимне-весенний период — с марта по начало июня — и в летне-осенний — с сентября по декабрь. Поэтому при рассмотрении межгодовых изменений и при составлении карт горизонтального распределения данные были сгруппированы по двум периодам — зимне-весеннему и летне-осеннему. Схема взятия планктонных проб представлена на рис. 1.

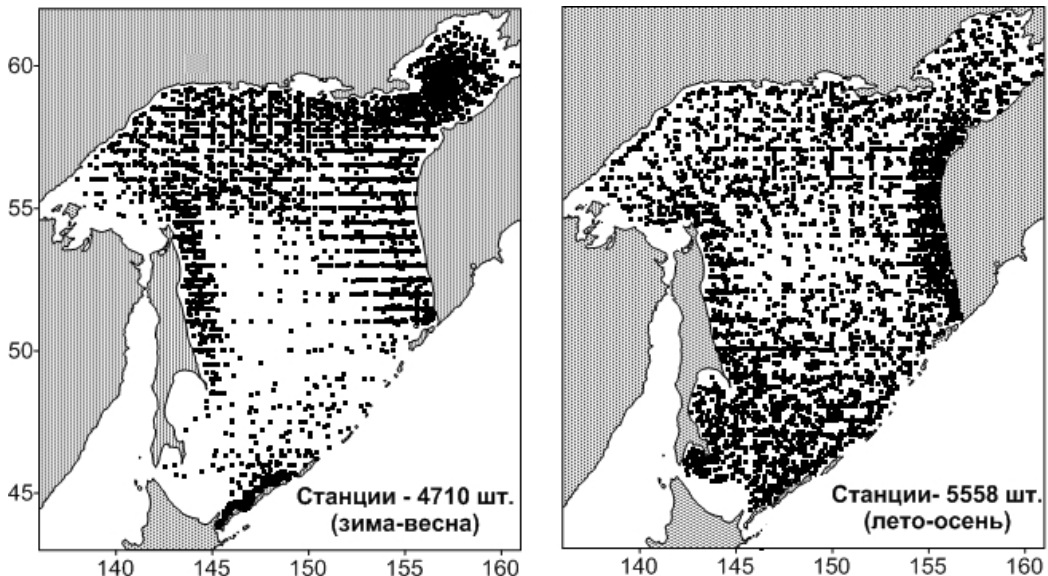


Рис. 1. Схема станций взятия проб сетевого зоопланктона в 1986–2012 гг.

Fig. 1. Scheme of zooplankton sampling for 1986–2012

При построении карт горизонтального распределения координаты округлялись, долгота до 1°, широта до 0,5°, поэтому данные, попадавшие в округленные координаты, автоматически усреднялись.

Результаты и их обсуждение

Из 4 доминирующих групп зоопланктона сагитты по биомассе находятся на 3-м месте после копепод и эвфаузиид. Многолетние исследования в Охотском море показали, что доля сагитт по биомассе составляла в различных биотопах от 11,8 до 48,3 %, на всей акватории моря — от 16,5 % (летом) и до 24,1 % (зимой) (табл. 1).

Таблица 1
Среднегодовья биомасса и доля сагитт в зоопланктоне эпипелагиали Охотского моря по сезонам в 1986–2012 гг.

Table 1
Mean annual biomass of *Sagitta* in the Okhotsk Sea and their portion in the total zooplankton biomass in the 1986–2012

Показатель	< 100 м	100–200 м	> 200 м	Вся акватория	< 100 м	100–200 м	> 200 м	Вся акватория
	Весна				Лето			
Площадь, тыс. км ²	316	295	932	1544	316	295	932	1544
Слой, м	59,0	160,0	202,0	140,8	59,0	160,0	202,0	140,8
Биомасса, мг/м ³	732,7	261,6	116,8	230,9	451,8	216,5	127,9	189,4
Запас, млн т	18,0	11,8	22,2	52,0	7,3	11,2	24,6	43,1
Доля от биомассы зоопланктона, %	32,1	26,8	11,8	18,0	22,1	19,7	14,3	16,5
	Осень				Зима			
Площадь, тыс. км ²	316	295	932	1544	316	295	932	1544
Слой, м	59,0	160,0	202,0	140,8	59,0	160,0	202,0	140,8
Биомасса, мг/м ³	264,1	198,0	118,7	170,7	715,7	282,5	93,3	216,5
Запас, млн т	6,6	8,5	23,1	38,2	17,5	11,0	18,1	46,6
Доля от биомассы зоопланктона, %	26,8	16,2	19,2	19,4	48,3	30,5	14,9	24,1

Осредненные данные за период исследований не выявили столь значительных сезонных изменений, как в отдельные годы (Горбатенко, 1997; Волков, 2004). Среднегодовья сезонная биомасса сагитт изменялась от 170,7 до 230,9 мг/м³ (табл. 1).

В зимне-весенний период наблюдались максимальные концентрации сагитт, средняя величина биомассы составляла 216,5–230,9 мг/м³. Летом концентрации снижались до 189,4 мг/м³, а осенью увеличивались до 170,7 мг/м³.

Анализ сезонной динамики размерного состава *S. elegans* в Охотском море показал, что в весенний период (апрель–май) она представлена особями длиной от 3,0 до 38,0 мм (Горбатенко, 2009). Основу популяции составляют половозрелые особи длиной более 20 мм. Большинство из них имеют зрелые ооциты в яичнике. Доля личинок новой генерации длиной 3–5 мм составляет 3,8 %. В начале лета (июнь–июль) наблюдается максимальное количество личинок новой генерации длиной от 3 до 8 мм, их доля — 19,1 % общей численности популяции, а основу составляют неполовозрелые годовики длиной 15–25 мм, которые будут размножаться в следующем году. В сентябре популяция состоит из подросшей молодежи новой генерации длиной 10–15 мм, на долю которой приходится 64,9 %. В ноябре личинки практически отсутствуют и популяция бывает представлена молодью длиной 15–20 мм.

Во все сезоны в эпипелагиали наиболее высокие концентрации сагитт наблюдаются в водах внутреннего шельфа (до 100 м глубины), а минимальные — в открытых районах (рис. 2). На глубинах до 100 м максимальные биомассы сагитт наблюдаются в весенний и зимний периоды, а средняя биомасса составляет соответственно 732,7 и 715,7 мг/м³ (табл. 1). В водах внешнего шельфа (100–200 м) и в открытых районах сезонные изменения незначительны.

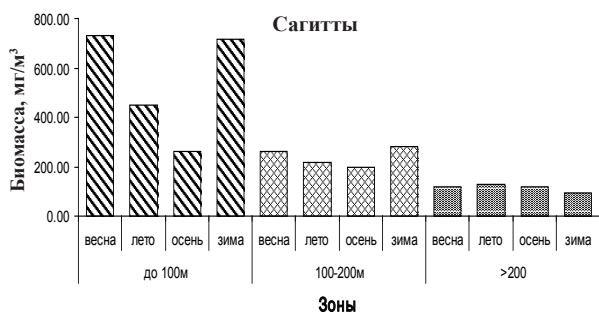


Рис. 2. Сезонные изменения средней величины биомассы сагитт в различных биотопах Охотского моря в 1986–2012 гг.

Fig. 2. Seasonal change of mean biomass of *Sagitta* in the Okhotsk Sea in the 1986–2012, by habitats

В зимне-весенний период наиболее плотные скопления сагитт находятся в восточной части моря — вдоль западнокамчатского шельфа, включая зал. Шелихова (рис. 3). А.Ф. Волков (2004) показал, что основные запасы *S. elegans* весной (51–68 % общего запаса) сосредоточены в районах западной Камчатки и зал. Шелихова, которые по площади составляли только четвертую часть исследованной акватории, что вполне соответствует нашим данным. В летне-осенний период в глубоководных районах наблюдаются повышенные концентрации сагитт, а их доля из-за большой площади составляет 57,1–60,5 % всего валового запаса (табл. 1). Повышенные концентрации сагитт в летне-осенний период отмечались и в предыдущих исследованиях (Чучукало и др., 1997).

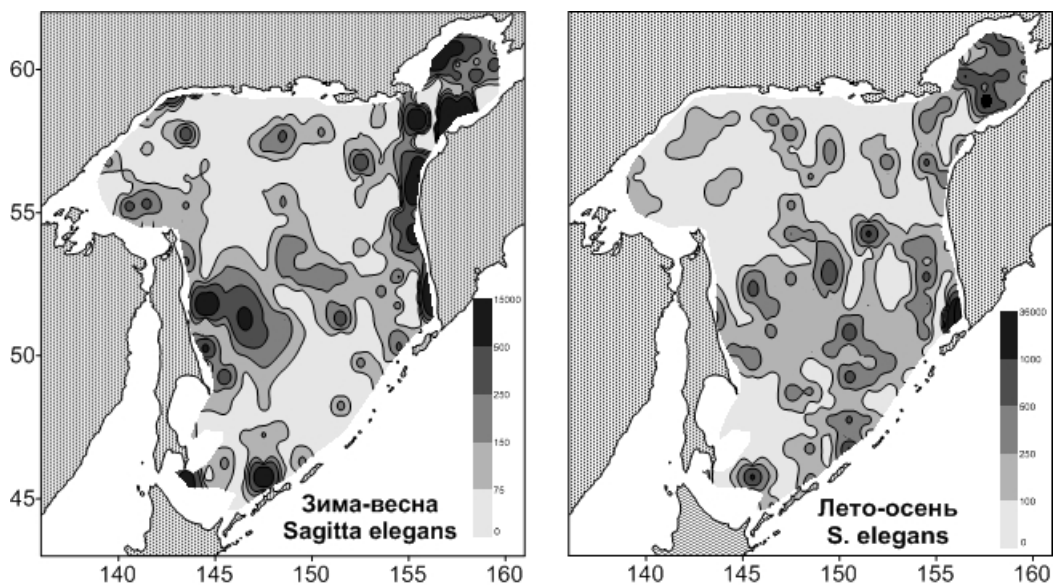


Рис. 3. Распределение биомассы сагитт (1986–2012 гг.), мг/м³

Fig. 3. *Sagitta* biomass distribution for the 1986–2012, mg/m³

Гидрологическая обстановка в северной части Охотского моря во многом определяется степенью ледовитости Охотского моря в зимний период, которая изменялась в период 1997–2013 гг. от менее 60 % в тёплые годы до более 90 % в холодные (Фигуркин, 2011).

Валовый запас сагитт в весенний период 1997–2013 гг. варьировал в разные годы от 11,2 до 38,5 млн т (табл. 2). Можно предположить, что такая разница валовой биомассы сагитт проявляется вследствие изменений условий обитания, развитие популяции *S. elegans* происходит по-разному. Как видно из данных табл. 2, в холодные годы наблюдались более высокие биомассы сагитт. В холодные годы их биомасса варьировала от 23,6 до 38,5 млн т, в теплые — от 13,9 до 33,6 млн т. Однако сильные межгодовые флюктуации биомассы сагитт как в холодный, так и в теплый периоды указывают на отсутствие прямой зависимости величины биомассы сагитт от температуры воды. Возможно, определяющим фактором изменения количества сагитт в различные годы

является численность их молоди в осенний период. Так, в весенний период 1999 г. отмечались максимальные концентрации сагитт (38,5 млн т), что, возможно, было связано с их 2-кратным увеличением в летне-осенний период 1998 г. (табл. 3). Рост биомассы сагитт в 3,5 раза в 1999 г. по сравнению с 1998 г. предполагает, что длительность жизни основной части популяции *S. elegans* составляет 1 год, и это подтверждают выводы В.И. Чучукало с соавторами (1997).

Таблица 2
Межгодовые изменения биомассы сагитт в северной части Охотского моря весной (апрель-май), млн т

Table 2
Interannual variations of Sagitta biomass in the northern Okhotsk Sea in spring (April-May), 10 · 6 ton

Год	< 5 мм	5,1–33,0 мм	Всего	Тип года*
1997	0,0002	33,6	33,6002	Т
1998	0,0000	11,2	11,2000	Пр
1999	0,0000	38,5	38,5000	Х
2000	0,0000	32,4	32,4000	«
2001	0,0000	23,6	23,6000	«
2002	0,0000	24,7	24,7000	Пр
2004	0,0097	25,8	25,8097	Т
2005	0,0003	16,1	16,1003	«
2006	0,0011	21,2	21,2011	«
2007	0,0001	17,0	17,0001	«
2008	0,0011	13,9	13,9011	«
2009	0,0036	15,7	15,7036	«
2010	0,0033	25,5	25,5033	«
2011	0,0001	29,7	29,7001	«
2012	0,0002	35,9	35,9002	Пр
2013	0,0001	34,5	34,5001	«

* Типизация лет по атмосферному режиму и ледовым условиям: т — теплый, х — холодный, пр — промежуточный (Фигуркин, 2011; с дополнениями).

Таблица 3
Межгодовые изменения биомассы сагитт в летне-осенний период в северной части Охотского моря, млн т

Table 3
Interannual variations of Sagitta biomass in the northern Okhotsk Sea in summer and autumn, 10 · 6 ton

Год	Месяц	Сезон	Размерные фракции		Всего	Тип года
			< 5 мм	5,1–33,0 мм		
1997	Июль-август	Лето	0,449	8,57	9,469	Т
1998	Сентябрь-октябрь	Лето-осень	0,005	19,64	19,655	Х
2000	Август-октябрь	Лето-осень	0,004	18,58	18,584	«
2001	Август-октябрь	Лето-осень	0,005	15,77	15,785	«
2007	Ноябрь	Осень	0,051	19,88	19,981	Т
2008	Ноябрь	Осень	0,069	13,69	13,829	«
2009	Август-ноябрь	Лето-осень	0,012	22,24	22,272	«
2011	Октябрь-ноябрь	Осень	0,013	22,66	22,683	«

В теплые годы в апреле-мае личинки сагитт постоянно присутствовали в пробах, а в холодные отсутствовали, что, видимо, связано с задержкой нереста. Нами (Горбатенко, 2009) было показано, что весной доля личинок новой генерации длиной до 5 мм в теплые годы в среднем составляла 4,0 % по численности и 0,02 % по биомассе.

В летне-осенний период наблюдения проводились в разные сроки, с июля по ноябрь (табл. 3), поэтому анализировать межгодовую динамику некорректно. Можно только заключить, что максимальное количество личинок наблюдалось в летний период в июле-августе 1997 г., когда доля личинок составляла 4,4 % по биомассе. Наши

исследования в Охотском море по размерно-возрастной структуре сагитт показали, что в июне-июле в популяции *S. elegans* также отмечалось максимальное количество личинок (до 5 мм) новой генерации, когда их доля по численности составляла более 10 %. Осенью количество личинок сокращалось на 1–2 порядка, что связано с естественной смертностью и активным ростом (Горбатенко, 2009).

На основании литературных данных (Fraser, 1969; Sameoto, 1972; Szyper, 1978; Terazaki, 1998; Максименков, 2003) и собственных наблюдений мы определили суточные рационы для сагитт Охотского моря, рассчитав их по методу Байкова (Baikov, 1935). СПР молоди сагитт Охотского моря в зимне-весенний период составил 4,0 % от массы тела, в летне-осенний — 6,0, для крупных особей — соответственно 1,5 и 2,0 % (табл. 4). Величина СПР в различные сезоны варьировала в 2,5–3,0 раза и в основном зависела от температурного режима и размера особи, на что указывали большинство авторов, исследовавших сагитт (см., напр. Fraser, 1969; Максименков, 2003).

Таблица 4

Состав пищи и СПР (% от массы тела) сагитт в Охотском море
(по среднемноголетним данным)

Table 4

Mean diet and daily food ration (% of body weight) for Sagitta in the Okhotsk Sea

Пищевой компонент	Зимне-весенний период		Летне-осенний период	
	> 15 мм	< 15 мм	> 15 мм	< 15 мм
Копеподы	92,0	89,0	87,7	84,6
Эвфаузииды (яйца науплии)	2,0	1,5	1,5	2,5
Сагитты (молодь)	0,5	1,2	0,5	2,1
Меропланктон	0,5	1,1	1,5	2,5
Икра и личинки рыб	0,0	0,1	0	0,5
Прочие	5,0	7,1	8,8	7,8
СПР	4,0	1,5	6,0	2,0

В связи с тем что величина СПР у мелких и крупных сагитт различалась, при расчетах потребления пищи учитывалось соотношение размерных групп абсолютно доминирующего в Охотском море вида сагитт — *S. elegans* (табл. 5).

Таблица 5

Размерный состав *S. elegans* в Охотском море
(Горбатенко, 2009, с сокращениями и дополнениями) по сезонам, %

Table 5

Size composition of *S. elegans* in the Okhotsk Sea
(from Горбатенко, 2009, with cuts and additions), %

Размер, мм	Весна	Лето	Осень	Зима
< 15	13,4	45,4	20,0	12,0
> 15	86,6	54,6	80,0	88,0

Используя СПР разноразмерных сагитт (см. табл. 4) и их запасы (по экспедиционным данным ТИНРО-центра), мы произвели расчеты потребления пищи сагиттами в течение года (табл. 6). Среднемноголетнее суммарное потребление кормовых объектов сагиттами составило 320 млн т/год. Среди кормовых объектов в годовом рационе сагитт преобладали копеподы — 281,4 млн т/год, или 87,9 % по биомассе от общего потребления. Потребление эвфаузиид было относительно невысоким, в течение года сагиттами потреблялось 6,1 млн т, или 1,9 %. Сагитты вследствие своих относительно небольших размеров выедают в основном яйца и науплии эвфаузиид, т.е. пресс со стороны сагитт на эвфаузиид существует только в период нерестового и на начальной стадии посленерестового периода.

При сопоставлении осредненных данных по валовому запасу зоопланктона и его доминирующих групп (табл. 7) с их потреблением сагиттами видно, что на обеспечение годового рациона сагитт используется 64,7 % валового запаса копепод, 2,2 — эвфаузиид и 2,0 % — сагитт (табл. 8). Низкие значения в рационе сагитт эвфаузиид в значительной

Таблица 6

Среднемноголетние данные по потреблению гидробионтов сагиттами
в Охотском море, млн т

Table 6

Mean Sagitta consumption in the Okhotsk Sea (10 · 6 t), by taxa

Пищевой компонент	Суточное потребление				3-месячное потребление				За год	Доля по массе, %
	Весна	Лето	Осень	Зима	Весна	Лето	Осень	Зима		
Копеподы	0,87	1,19	0,61	0,46	77,9	106,9	54,8	41,8	281,4	87,9
Эвфаузииды (яйца и науплии)	0,02	0,03	0,01	0,01	1,5	2,5	1,3	0,8	6,1	1,9
Сагитты (молодь)	0,01	0,02	0,01	0,00	0,7	1,6	0,8	0,4	3,6	1,1
Меропланктон	0,01	0,03	0,01	0,00	0,7	2,5	1,3	0,4	4,8	1,5
Икра и личинки рыб	0	0	0	0	0	0,3	0,2	0	0,5	0,2
Прочие	0,06	0,11	0,06	0,03	5,2	10,3	5,3	2,8	23,6	7,4
Сумма	0,96	1,38	0,71	0,51	86,1	124,1	63,6	46,1	320,0	100,0
Средний СПР, %*	1,84	3,2	1,85	1,1	–	–	–	–	–	–
Запасы сагитт, млн т	52	43,1	38,2	46,6	–	–	–	–	–	–

* При расчетах рационов также учитывалось соотношение крупных и мелких сагитт.

Таблица 7

Среднемноголетняя биомасса доминирующих групп зоопланктона в Охотском море
по сезонам, млн т

Table 7

Mean annual biomass of zooplankton in the Okhotsk Sea of its dominant groups,
by seasons

Группа зоопланктона	Весна	Лето	Осень	Зима
Весь зоопланктон	289,0	261,7	197,1	193,7
Copepoda	145,4	137,2	89,9	62,2
Euphausiacea	83,2	66,3	57,4	73,3
Chaetognatha	52,0	43,1	38,2	46,6
Amphipoda	3,1	6,0	8,9	6,5
Прочие	5,3	9,1	2,8	5,2

Таблица 8

Доля выедания сагиттами валового запаса зоопланктона и его доминирующих групп
в Охотском море, %

Table 8

Relative grazing (%) of zooplankton stocks in the Okhotsk Sea by Sagitta, by taxa

Пищевой компонент	Весна	Лето	Осень	Зима	За год
Весь зоопланктон	29,8	47,4	32,3	23,8	34,0
Копеподы	53,6	77,9	60,9	67,1	64,7
Эвфаузииды	1,8	3,7	2,2	1,1	2,2
Сагитты	1,4	3,7	2,2	0,8	2,0
Прочие	0,8	3,4	5,7	0,4	2,4

степени связаны с разобщенностью в пространстве Охотского моря максимальных скоплений сагитт и основных нерестилищ эвфаузиид, а также с тем, что взрослые особи эвфаузиид и даже их молодь недоступны по размерам для потребления сагиттами.

Таким образом, щетинкочелюстные являются серьезными конкурентами молоди рыб, питающейся зоопланктоном, в первую очередь копеподами. С другой стороны, рыбы, а также медузы питаются сагиттами (Раймонт, 1988; Горбатенко, 1997; Чучукало, 2006).

Полученные нами результаты в общем не противоречат выводам других исследователей. Так, большинство специалистов отмечает преимущественное питание щетинкочелюстных копеподами (Reeve, 1964; Pearre, 1973; Feigenbaum, 1982), низкую долю питающихся особей (Nagasawa, Marumo, 1972; Szyper, 1978; Feigenbaum, 1982), небольшое количество организмов в кишечнике (Миронов, 1960; Szyper, 1978).

Доля сагитт в питании nekтона обычно невелика по сравнению с их количеством в зоопланктоне, однако и они часто встречаются в пище nekтона, а иногда преобладают в рационе, поэтому в Охотском море эта группа в трофическом отношении является резервным кормом для nekтона (Горбатенко, 1997; Шунтов, 2001; Волков, 2004).

Выводы

Доля сагитт, которые представлены в основном комплексным видом *Sagitta elegans*, в зоопланктоне Охотского моря составляет в различных биотопах от 11,8 (на глубине > 200 м) до 48,3 % (на глубине < 100 м) по биомассе, на всей акватории моря — от 16,5 (летом) до 24,1 % (зимой). Среднегодовалая биомасса сагитт варьирует от 170,7 до 230,9 мг/м³. В зимне-весенний период наблюдаются максимальные концентрации сагитт, летом они снижаются, а осенью отмечаются их минимальные значения.

Наиболее плотные скопления сагитт отмечены в восточной части моря вдоль западнокамчатского шельфа, включая зал. Шелихова. В летне-осенний период повышенные биомассы сагитт также наблюдаются в открытой части Охотского моря.

Как в холодный, так и в теплый периоды отмечены значительные межгодовые изменения биомассы сагитт, что указывает на отсутствие корреляции величины биомассы сагитт и температуры воды. Возможно, что росту и уменьшению биомассы и запасов сагитт предшествует возрастание и снижение количества их молоди в осенний период.

Сагитты, являясь консументами 2–3-го порядков и имея высокую биомассу, представляют собой важное звено трофической связи между мелкоразмерным зоопланктоном и многими морскими позвоночными. С одной стороны, потребляя планктон, они являются пищевыми конкурентами nekтона, особенно их молоди, с другой — сами являются добычей nekтона.

Среднегодовалая (1986–2012 гг.) валовая биомасса сагитт в Охотском море в эпипелагиали оценена нами следующим образом: весной — 52,0 млн т, летом — 43,1, осенью — 38,2, зимой — 46,6 млн т.

Суточный пищевой рацион молоди сагитт — 4,0–6,0 %, а у крупных особей — 1,5–2,0 % от массы тела. Среднегодовое суммарное потребление кормовых объектов сагиттами в Охотском море составляет 320 млн т/год. Среди кормовых объектов в годовом рационе сагитт преобладают копеподы — 281,4 млн т/год, или 87,9 % по массе от общего потребления. Потребление эвфаузиид сагиттами относительно невысоко, в течение года потребляется 6,1 млн т, или 1,9 %. На обеспечение годового рациона сагитт уходит 64,7 % валового запаса копепод, 2,2 — эвфаузиид и 2,0 % — сагитт.

Список литературы

- Афанасьев Н.Н.** Макропланктон северной части Охотского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1985. — 23 с.
- Волков А.Ф.** Зоопланктон эпипелагиали дальневосточных морей: состав сообществ, межгодовая динамика, значение в питании nekтона : дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток : ТИПРО-центр, 1996. — 69 с.
- Волков А.Ф.** Методика сбора и обработки планктона и проб по питанию nekтона (пошаговые инструкции) // Изв. ТИПРО. — 2008а. — Т. 154. — С. 405–416.
- Волков А.Ф.** Среднегодовые характеристики зоопланктона Охотского и Берингова морей и СЗТО (межгодовые и сезонные значения биомассы, доминирование) // Изв. ТИПРО. — 2008б. — Т. 152. — С. 253–270.
- Волков А.Ф.** Численность, биомасса и запас *Sagitta elegans* в Охотском море в весенний период // Изв. ТИПРО. — 2004. — Т. 136. — С. 205–214.
- Волков А.Ф., Ефимкин А.Я.** Современное состояние планктонного сообщества эпипелагиали Охотского моря // Изв. ТИПРО. — 2002. — Т. 130. — С. 355–407.
- Горбатенко К.М.** Сезонные изменения размерного состава массовых видов зоопланктона (эвфаузиид, гипериид, сагитт и крылоногих) Охотского моря и прилегающих вод // Изв. ТИПРО. — 2009. — Т. 156. — С. 174–191.
- Горбатенко К.М.** Состав, структура и динамика планктона Охотского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1997. — 23 с.

- Касаткина А.П.** Щетинкочелюстные морей СССР и сопредельных вод : моногр. — Л. : Наука, 1982. — 136 с.
- Максименков В.В.** Питание щетинкочелюстных *Parasagitta elegans* в заливе Корфа Берингова моря // Тр. КФ ТИГ ДВО РАН. — 2003. — Вып. 4. — С. 60–68.
- Миронов Г.Н.** Питание планктонных хищников // Тр. Севастоп. биол. станции. — 1960. — № 13. — С. 78–88.
- Парсонс Т.П., Такахаши М., Харгрейв Б.** Биологическая океанография : моногр. — М. : Лег. пром-сть, 1982. — 432 с.
- Раймонт Дж.** Планктон и продуктивность океана. Т. 2 : Зоопланктон, ч. 2 : моногр. / под ред. К.Н. Несиса. — М. : Агропромиздат, 1988. — 356 с.
- Фигуркин А.Л.** Изменчивость термохалинного состояния придонных вод северной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 166. — С. 255–274.
- Чучукало В.И.** Питание и пищевые отношения нектона и нектобентоса в дальневосточных морях : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 484 с.
- Чучукало В.И., Напазаков В.В., Борисов Б.М.** Распределение и некоторые черты биологии массовых видов щетинкочелюстных в Охотском и Беринговом морях и сопредельных водах Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 1997. — Т. 122. — С. 238–254.
- Шунтов В.П.** Биология дальневосточных морей России. Т. 1 : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2001. — 588 с.
- Вайков А.Д.** How to estimate the daily food consumption of fish under natural conditions // Trans. Amer. Fish. Soc. — 1935. — Vol. 65. — P. 288–289.
- Feigenbaum D.** Feeding by the chaetognath, *Sagitta elegans*, at low temperatures in Vineyard Sound, Massachusetts // Limnol. Oceanogr. — 1982. — № 4. — P. 699–706.
- Fraser D.C.** Contouring of VLF-EM data // Geophysics. — 1969. — Т. 34, № 6. — С. 958–967.
- Nagasawa S., Marumo R.** Feeding of pelagic Chaetognatha *Sagitta nagae* in Siruga Bay // J. Oceanogr. Soc. Japan. — 1972. — Vol. 28. — P. 181–186.
- Pearre S.Jr.** Vertical migration and feeding in *Sagitta elegans* Verril // Ecology. — 1973. — Vol. 54, № 2. — P. 300–314.
- Reeve M.R.** Feeding of zooplankton with special reference to some experiments with *Sagitta* // Nature. — 1964. — № 201. — P. 211–213.
- Sameoto D.D.** Yearly respiration rate and estimated energy budget for *Sagitta elegans* // J. Fish. Bd Canada. — 1972. — Vol. 29, № 7. — С. 987–996.
- Szyper J.P.** Feeding rate of the Chaetognatha *Sagitta enflata* in nature // Estuar. coast, mar. sci. — 1978. — Vol. 7(6). — P. 567–575.
- Terazaki M.** Life history, distribution, seasonal variability and feeding of the pelagic chaetognath *Sagitta elegans* in the Subarctic Pacific: a review // Plankton Biol. Ecol. — 1998. — Vol. 45, № 1. — P. 1–17.
- Terazaki M.** The role of carnivorous zooplankton, prarticulare chaetognaths in ocean flux // Biochemical Processes and Ocean Flux in the Western Pacific. — Tokyo : Terra Sci. Publ. Co, 1995. — P. 319–330.

Поступила в редакцию 27.09.15 г.