

На правах рукописи

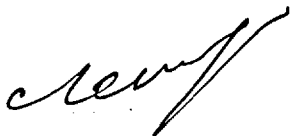
ЛАЖЕНЦЕВ АРТЁМ ЕВГЕНЬЕВИЧ

**ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПИТАНИЯ МИНТАЯ И
ТИХООКЕАНСКОЙ СЕЛЬДИ В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ**

03.00.10 – ихтиология

АВТОРЕФЕРАТ

**диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**



Владивосток – 2006

Работа выполнена в лаборатории гидробиологии Федерального государственного унитарного предприятия «Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр» (ФГУП «ТИНРО-центр»)

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Шунтов Вячеслав Петрович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Дулепова Елена Петровна

кандидат биологических наук
Токранов Алексей Михайлович

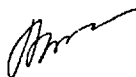
Ведущая организация: Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН

Защита состоится 4 июля 2006 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета Д 307.012.01 при ФГУП «ТИНРО-центр» по адресу: 690950, г. Владивосток, ГСП, пер. Шевченко, 4.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ФГУП «ТИНРО-центр»

Автореферат разослан « 2 » июня 2006 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
доктор биологических наук



О.С. Темных

Общая характеристика работы

Актуальность работы. Сохранение интенсивно эксплуатируемых промыслов запасов минтая (*Theragra chalcogramma*) требует, наряду с изучением его динамики численности, детального анализа его гидробиологического окружения, поскольку от кормовых условий зависят линейный и весовой рост рыб, смертность, интенсивность жиронакопления, скорость созревания половых продуктов, воспроизводительная способность и в результате – благополучие популяции. Известно, что выяснение факторов, определяющих обеспеченность пищей рыб, является одной из первоочередных задач изучения состояния их популяций (Никольский, 1965). Минтай, благодаря массовости играет важнейшую роль в трофических сетях пелагических и донных сообществ, выступая, как основной нектонный потребитель планктона и как объект питания многих хищников. Изучение питания минтая связано также с необходимостью обоснования особенностей его поведения и распределения, а также выявления степени воздействия на биоту и механизмов формирования урожайности его поколений (Шунтов и др. 1993).

В результате ежегодных комплексных экспедиций ТИНРО-центра, осуществляемых по программе изучения пелагических экосистем в Охотском море, с 1984 г., накоплены значительные массивы данных по биологии сельди, а также сведения о гидрологических и гидробиологических условиях её обитания. Полученная информация опубликована в ряде работ, однако публикации по питанию сельди касались только качественного и количественного анализа рационов в летне-осенний период, при этом вне зависимости от её физиологического состояния.

Целью настоящей работы является выявление особенностей интенсивности питания минтая и сельди северной части Охотского моря в связи с их эколого-физиологическими показателями на разных этапах годового цикла. При этом намечалось решение следующих задач:

- Выявить размерно-возрастную динамику рационов, а также суточную ритмику, географические, сезонные и межгодовые различия в питании минтая и сельди.
- Обосновать зависимость характера питания минтая и сельди от состояния кормовой базы.
- Показать влияние некоторых эколого-физиологических характеристик на интенсивность питания этих видов рыб.

- Определить трофический статус и оценить роль минтая и сельди как потребителей планктона и нектона в пелагических сообществах северной части Охотского моря.

Научная новизна. Суммирована информация за ранние периоды исследований и существенно расширена база данных по питанию различных размерных групп минтая и сельди в различных районах северной части Охотского моря. Приведены балансовые расчеты суточного и сезонного потребления кормовых ресурсов рассматриваемыми видами нектона. В сезонном, региональном и межгодовом аспектах определена зависимость интенсивности питания минтая и сельди от состояния кормовой базы и некоторых эколого-физиологических показателей этих видов рыб. Разработана схема трофической структуры нектонного сообщества северной части Охотского моря с учётом соотношений стабильных изотопов азота и углерода в тканях гидробионтов.

Практическая значимость. Использованный подход к изучению трофики массовых видов рыб направлен на выявление и применение физиолого-биохимических показателей для оценки и прогнозирования состояния рыб в различные периоды годового цикла. Результаты проведённых исследований имеют не только теоретическое значение, но и возможно их применение для краткосрочного прогнозирования промысловой обстановки. Полученные количественные оценки потребления массовыми видами рыб кормовых ресурсов в северной части Охотского моря могут быть использованы при исследовании функционирования пелагических сообществ и для балансовых экосистемных расчетов.

Апробация работы. Результаты исследований, приведенные в настоящей работе, были представлены и доложены на межрегиональных конференциях молодых ученых (Владивосток, 2001, 2003), XVII симпозиуме по стабильным изотопам (Москва, ГЕОХИ, 2004), научно-практической конференции «О приоритетных задачах рыбохозяйственной науки в развитии рыбной отрасли России до 2020 года», (Москва, ВНИРО, 2004), XX международном симпозиуме по Охотскому морю (MOMBETSU, HOKKAIDO, JAPAN, 2005), а также на отчетных годовых сессиях ТИНРО-центра 2002-2005 гг., выездной сессии НТО ТИНРО 2005.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 8 работ.

Структура работы. Диссертация состоит из введения, семи глав, выводов, списка литературы, включающего 275 источников, в том числе 30 на иностранном языке и 7 приложений. Объем работы – 170 страниц, 34 рисунка и 16 таблиц.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность научному руководителю д.б.н., профессору В.П. Шунтову. Считаю своим долгом поблагодарить сотрудников лаборатории гидробиологии – заведующего лабораторией к.б.н. В.И. Чучукало, ведущего научного сотрудника д.б.н. А.Ф.Волкова, ст.н.с. к.б.н. К.М. Горбатенко, в соавторстве с которым было написано большинство статей по теме диссертации, а также других сотрудников лаборатории за всестороннюю помощь и всех участников экспедиций, оказавших помощь в сборе материалов, использованных в диссертации.

Основное содержание работы

Глава 1. Материал и методика

Настоящая работа основана на материалах 10 ежегодных комплексных экспедиций ТИНРО-центра в Охотское море (1999-2005гг.) в 8 из которых автор принимал участие. Эти исследования проводились по программам лаборатории прикладной биоценологии и лаборатории гидробиологии ТИНРО-центра. Информация по питанию минтая и сельди, а также о составе планктонных и нектонных сообществ Охотского моря осреднялась по стандартным, принятым в практике ТИНРО, биостатистическим районам (Рис. 1), предложенным на начальных этапах экосистемных исследований (Шунтов и др. 1986; Волвенко, 2003). По этим районам рассчитывались биомасса и численность нектона, размерный состав уловов, данные о биологическом состоянии и питанию массовых видов рыб и кальмаров, а также о составе планктонных и нектонных сообществ.

Трофологические исследования проводили по стандартной методике, принятой в ТИНРО-центре в соответствии с «Руководством по изучению питания рыб»...ТИНРО (1986). Пробы на питание массовых видов нектона отбирались из промыслового трала в количестве 20-25 экз. исследуемого вида рыб каждой размерной группы. Желудки обрабатывались сразу без предварительной фиксации, что даёт возможность определения доли «свежей» пищи и упрощает

таксономическую идентификацию. По возможности определяли вес каждого пищевого компонента, степень переваренности по 5-ти стадиям, значимость массовых видов (% по массе, общие и частные индексы наполнения желудков). Для подсчёта суточных рационов использовали метод А.В. Коган (1963) с дополнениями

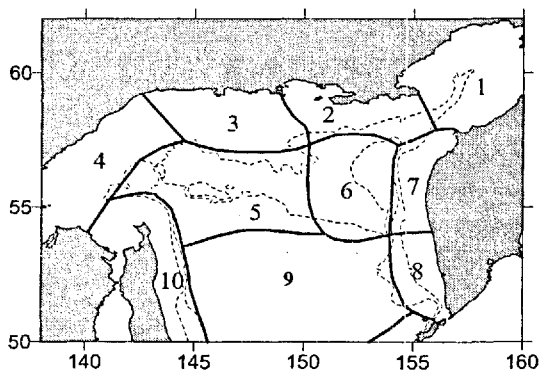


Рис. 1 Схема стандартных районов осреднения биостатистической информации в северной части Охотского моря. *Примечание.* 1- залив Шелихова, 2 - Притаульский, 3 - Охотско-Лисьянский, 4 - Аяно-Шантарский, 5 - Ионно-Кашеваровский, 6 - впадина ТИНРО, 7 - Северо-западнокамчатский, 8 - Юго-западнокамчатский, 9 - Центральный глубоководный, 10 - Присахалинский районы

В.И. Чучукало (1996): в этом случае рацион вычисляется как сумма потребленной пищи в каждый промежуток времени. В условиях недостатка материалов для рыб, имеющих выраженную суточную ритмику питания, для ориентировочных расчётов применяли методику Ю.Г. Юровицкого (1962). В некоторых случаях рацион рассчитывался как средне-многосуточное потребление корма, определяемое по количеству свежесоглоченной пищи. Количество исследованных желудков минтая и сельди составило 75808.

В весенний период для анализа физиологического состояния минтая и сельди материал собирался во время нереста. Съёмки охватывали воды у Камчатки (апрель), северо-охотоморский шельф (май - июнь) и присахалинский район (июнь). Пробы брались индивидуально для каждой особи, затем ранжировались по размеру, полу и стадии зрелости. В качестве показателя биологического состояния минтая и сельди принимали стадию зрелости половых продуктов: I - ювенильные, II - неполовозрелые, II-III - созревающие (в нересте текущего года участие не принимают), III -

половозрелые созревающие (нерест в текущем году), III-IV – созревающие, IV – созревающие, преднерестовые, IV-V – преднерестовые, V – текущие, нерестовые, VI – только что отнерестившиеся, VI-II – отнерестившиеся достаточно давно. Наполнение желудков определялось по 5 бальной шкале: 0 – пусто, 1 – мало (1-50‰), 2 – средне (50-100‰), 3 – много (100-150‰), 4 – очень много (более 150‰). Жирность сельди определялась визуалью по количеству полостного жира на внутренностях по 5-ти бальной шкале (Аюшин, 1956).

Для определения общего содержания липидов заготовка материала проходила по следующей схеме: согласно размерным группам при отборе проб брались ткани минтая (печень) и сельди (тушка). Образец ткани объекта измельчался при помощи турбомешалки. Для определения содержания липидов из полученного гомогената бралась навеска массой около 3 г., переносилась в стеклянный флакон и заполнялась смесью органических растворителей хлороформ-этанол (соотношение 2:1). Хранение проводилось при температуре -18°C. Определение общего содержания липидов проводилось в лаборатории Прикладной биохимии (сектор липидов) ТИНРО-центра по методу Фолча, путём экстрагирования смесью хлороформ-этанол (соотношение 2:1). Количество липидов определяли весовым методом.

Вместе с заготовками проб на калорийность производился сбор гидробионтов для определения соотношения стабильных изотопов углерода C^{13} и азота N^{15} . Изотопный анализ был выполнен в ДВГИ ДВО РАН с использованием элементного анализатора FlashEA1112, соединённого через интерфейс ConFlo III с изотопным масс-спектрометром MAT-252 (Thermoquest).

Автор считает своим приятным долгом выразить благодарность научному сотруднику лаборатории прикладной биохимии М.И. Юрьевой за выполнение трудоёмкого определения содержания липидов, а также ст.н.с., д.б.н. ИБМ ДВО РАН С.И. Кияшко, высокий уровень квалификации которого позволил в минимальный срок получить и проанализировать данные по соотношению стабильных изотопов.

Глава 2. Некоторые результаты экосистемных исследований биологических ресурсов в дальневосточных морях

По литературным данным в главе освещаются итоги экосистемных исследований в дальневосточных морях. Трофологические исследования помогают

понять особенности динамики темпов роста и жиракопления конкретных видов на отдельных стадиях онтогенеза в сезонном и межгодовом аспектах и являются солидным подспорьем в работе ихтиологов-объектников. Эти исследования востребованы при экосистемных исследованиях для оценки био- и рыбопродуктивности морских экосистем, что на примере дальневосточных морей показано в обобщающих работах В.П. Шунтова с соавторами (1993) и Е.П. Дулеповой (2002). В последнее десятилетие востребованность трофологических работ возросла, однако многие аспекты трофологии требуют дальнейшего развития. Особенно сложной является проблема оценки обеспеченности nektona пищей и пищевой конкуренции экологически близких видов. Многоуровневая система трофических взаимоотношений в морских экосистемах, когда практически каждое звено может быть одновременно и хищником и жертвой, а продолжительность жизни каждого звена сильно варьирует в зависимости от скорости потребления на следующем уровне, очень осложняет оценку продуктивности вод в условиях изменчивости окружающей среды (Чучукало, 2006 в печати).

Накопленный объем информации о биомассах и продукции групп и компонентов основных трофических уровней экосистем Берингова и Охотского морей позволил представить процессы, протекающие в этих экосистемах, в виде адекватных балансовых схем (Шунтов, Дулепова, 1995, 1997). Такой подход обеспечивает количественно выраженные взаимодействия и взаимосвязи отдельных компонентов. Построение адекватных энергетических схем по сути дела является основным итогом, который венчает на определенных этапах труд гидробиологов и позволяет оценить функционирование экосистемы в целом (Сорокин, 1982). При построении подобных схем авторами, безусловно, огриваются все сделанные допущения и предположения, так как сложность и многообразие любой экосистемы и современный уровень знаний не позволяют точно установить количественные параметры её компонентов (Дулепова, 2005).

Глава 3. Физико-географические особенности Охотского моря

Гидрологические условия северной части Охотского моря определяются рядом физических факторов, основными из которых являются: интенсивность тепло-влагообмена с атмосферой, степень взаимодействия с южным глубоководным

бассейном, глубиной осенне-зимней конвекции, процессами формирования льда, интенсивностью ветрового и приливного перемешивания, мощностью берегового стока и др., находящихся в сложном взаимодействии. Их пространственно-временные изменения накладывают существенный отпечаток на формирование сезонных особенностей гидрологических условий как всего района, так и его отдельных участков. Во второй половине 1990-х гг. в северной части Охотского моря произошло сильное изменение в режиме вод, по масштабам сравнимое с климатическим сдвигом конца 70-х гг., приведшим к коренной перестройке в экосистеме (Хен и др. 2002).

Глава 4. Кормовая база планктонных рыб Охотского моря: многолетняя динамика и современное состояние

Из представителей макро-зоопланктона для минтая и сельди характерно потребление главным образом 2-3-х видов эвфаузиид, 4-6 видов копепод, в меньшей степени гиперид и крылоногих моллюсков. Соотношение перечисленных объектов в питании меняется в зависимости от сезона, местообитания, возраста и физиологических потребностей (Чучукало, Дулепова, 2002). За некоторым исключением в зоопланктоне эпипелагиали Охотского моря по биомассе преобладает зоопланктон крупной фракции, т.е. крупные зоопланктеры длиной более 3,5-5 мм. Это связано, прежде всего, с преобладанием среди них консументов 1-2 порядков, т.к. большинство представителей макропланктона – фильтраторы (эвфаузииды и копеподы). Преобладанием зоопланктеров с короткими пищевыми цепями обусловлены высокие показатели практически всех составляющих планктонного сообщества эпипелагиали Охотского моря (Волков, 1996а).

За исследованный период (1997-2005 гг.) количественные изменения в планктонном сообществе северной части Охотского моря носили высокоградиентный характер: от минимума в 1998г. до максимума в 1999г., когда в весенний период произошел скачок биомассы зоопланктона крупной фракции. В итоге, биомасса эвфаузиид, наиболее предпочитаемых рыбами кормовых объектов, возросла более чем в 5 раз, а копепод в 2,5 раза (рис. 2), что соответствующим образом сказалось и на состоянии кормовой базы. Весной 2000г. по сравнению с 1999 г. суммарный валовый запас несколько сократился, но по-прежнему остался на высоком уровне. Самой значимой группой в макропланктоне исследуемой акватории

также были эвфаузииды. В дальнейшем они несколько утратили роль доминантов (Волков, Ефимкин, 2002). В весенний период 2004 г. наблюдался очередной пик биомассы копепод. Высокие показатели биомасс кормового зоопланктона сохраняются и в настоящее время. Аналогичной выглядит ситуация и в осенний период.

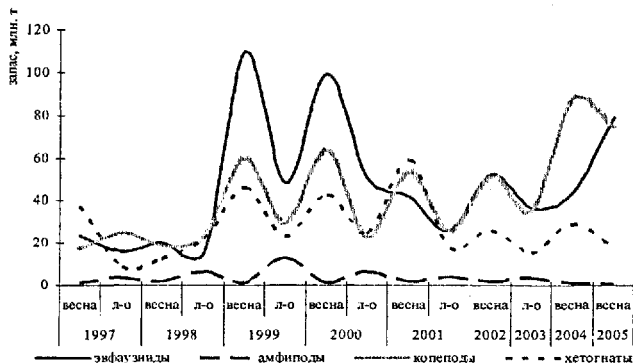


Рис. 2. Многолетняя динамика запаса основных групп кормового зоопланктона в северной части Охотского моря

Глава 5. Трофология минтая северной части Охотского моря

5.1 Пищевой спектр, ритмика питания и суточный рацион

По существу минтай является почти всеядным, он может питаться зоопланктоном, nekтоном, в том числе и собственной молодью, зообентосом, а преобладание той или иной группы животных зависит от места его обитания в данный конкретный момент. В Охотском море минтай предпочитает эвфаузиид, избирательность к которым особенно велика. С возрастанием длины минтая происходит увеличение размеров его пищевых организмов, сокращается доля копепод и амфипод, возрастает доля nekтона или бентоса и придонных организмов (Шунтов и др., 1993; Волков, 1996а; Горбатенко, Лаженцев, 2002). В весенний период 2005 г. в западнокамчатских водах (р-ны 7,8) наблюдалась невысокая интенсивность питания, а в рацион, помимо эвфаузиид, существенное значение имели копеподы и nekтон, использование которых наблюдается в случае, если значительно увеличивается напряжённость в обеспечении эвфаузидами (Волков и др. 1990). В

подтверждение этого можно констатировать факт весьма низкой интенсивности питания не только преднерестового минтая, для которого это характерно, но и у неполовозрелого ($> 30\text{см}$). В суточной ритмике значительных изменений пищевой активности не наблюдалось, максимальное наполнение желудков в водах юго-западного побережья Камчатки приходилось на утренние часы, а северо-западного – на вечернее время. СПР довольно низкий: 1.8, 1.4% соответственно, что в 1.5-2 раза ниже, чем в предыдущие годы. В зал. Шелихова в весенний период 2005 г. более 70% рациона составляла мойва, максимальное потребление которой приходилось на первую половину дня, СПР довольно высокий для преднерестового минтая – 2.2%. В притауйском районе в суточной ритмике каких либо заметных всплесков пищевой активности не наблюдалось, интенсивность питания была очень низкая, а рацион более чем на 50% представлен копеподами (*M. okhotensis*), СПР составил всего 0.5%. В глубоководной зоне наблюдалась обратная ситуация: минтай питался весьма интенсивно, около 80% рациона формировали эвфаузииды (*Thysanoessa longipes*) и различные виды копепод. Максимальное наполнение желудков наблюдалось в дневное время. Суточный пищевой рацион составил 3.9% от массы тела. В ионо-кашеваровском районе интенсивность питания была ещё выше (более 300 ‰), рацион формировали эвфаузииды и мизиды, а также рыбы и кальмары, СПР был довольно высокий – 4.9%. В северо-западной части моря весной 2005 г. в шельфовых районах северо-западной части моря (районы 3, 4) отмечалась относительно невысокая интенсивность питания, основу рациона составляли декаподы. Такие региональные отличия в характере питания созревающего и половозрелого минтая складываются под воздействием комплекса факторов, основными из которых являются – кормовая база, фактор плотности и физиологическое состояние рыб.

В осенний период в большинстве биостатистических районов в рационе половозрелого минтая доминировали эвфаузииды, а интенсивность питания напрямую зависела от их количества в планктонном сообществе. В северо-западной части Охотского моря, где ресурсы этой группы весьма масштабны (более 26 млн.т), соответственно и СПР минтая в несколько раз выше, чем в восточной части моря. За весь период исследований в северо-западной части Охотского моря кормовая база была благоприятной, что связано с одной стороны с относительно невысокими

биомассами нектона, а с другой – со значительными концентрациями эвфаузиид на большей части региона в летне-осенний период.

В подавляющем большинстве случаев интенсивность питания выше, причём как правило значительно, в летне-осенний период. Наиболее высокая интенсивность питания во все сезоны, характерна для северо-западной части моря, а низкая, независимо от сезона, – в притауйском районе (2) и у Западной Камчатки. Сезонная динамика в составе рационов в первую очередь связана с сукцессией в планктонных сообществах и сезонными вертикальными миграциями зоопланктона. Наиболее характерным в сезонной динамике питания, является возрастание осенью в рационе доли нектона. Интенсивность питания минтая в различные сезоны помимо состояния кормовой базы определяется эколого-физиологическими факторами.

5.2 Зависимость интенсивности питания минтая от стадии зрелости гонад

В Охотском море доля половозрелого минтая в весенний период достигает более 70% общей биомассы минтая. Весной 2005 г. отнерестившийся минтай в западнокамчатских водах (районы 7,8) составлял более 40% численности (табл. 1). Период посленерестового нагула у минтая обычно характеризуется максимальной интенсивностью питания. На этой стадии происходит активное восстановление жирового запаса. Однако в данных районах наблюдалась невысокая интенсивность питания, а в рационе, помимо эвфаузиид существенное значение имели копеподы и нектон. В северных шельфовых районах: зал. Шелихова (1) и притауйском (2) основу численности слагал преднерестовый и нерестовый минтай, питание которого происходит в поддерживающем режиме. В зал. Шелихова более 70% рациона составляли рыбы (мойва), СПР довольно высокий для преднерестового минтая – 2.2%. Таким образом, накормленность преднерестового минтая зависит не только от физиологического состояния, но и от доступности пищи, так как минтай, снижая перед нерестом активность передвижения и находясь постоянно в придонном слое, потенциальную потребность в корме не теряет. В притауйском районе, где основу численности (>80%) данной размерной группы слагал преднерестовый и нерестовый минтай, характер питания можно определить как поддерживающий. СПР составил всего 0.5%. В глубоководной зоне (впадина ТИНРО) наблюдалась обратная ситуация: минтай питался весьма интенсивно, около 80% рациона формировали эвфаузииды (*Thysanoessa longipes*) и различные виды копепод. СПР составил 3.9%.

Такая интенсивность питания характерна обычно для отнерестившегося минтая, составлявшего более 50% численности минтая данной размерной группы в глубоководной зоне (табл. 1).

Таблица 1

Соотношение (%) половозрелого минтая с различными стадиями зрелости гонад в северной части Охотского моря в весенний период 2005 г.

стадия \ район	1	2	3	4	5	6	7	8
Нагульный	5	3	0	0	11	22	12	12
Преднерестовый	56	56	39	31	22	18	31	21
Нерестящийся	28	29	52	68	17	8	15	22
Посленерестовый	11	12	9	1	50	52	42	45

В северо-западной части моря минтай традиционно питается более интенсивно, чем в восточной, что связано главным образом с масштабностью ресурсов эвфаузиид, а также незначительной его численностью в западных районах моря. В шельфовых районах (3, 4) отмечалась относительно невысокая интенсивность питания минтая, что вполне объясняется соотношением стадий зрелости, а именно: более 80% минтая было представлено преднерестовыми либо нерестящимися особями. Соотношение стадий зрелости минтая в ноно-кашеваровском районе (5) было близко к таковому в западно-камчатском, т.е. здесь также преобладали отнерестившиеся особи, однако интенсивность питания была значительно выше. Такие различия становятся вполне объяснимыми, если принять во внимание фактор плотности, а именно – биомасса минтая в водах Западной Камчатки в 2005г. была выше в 10 раз, а количественное соотношение биомасс: кормовой планктон / нектон в указанных регионах различалось более чем на порядок: 143 в 5 районе против 3.9-11.6 у западной Камчатки. Полученная картина укладывается в уже известные схемы (Шунтов и др., 1993), согласно которым половозрелый минтай в период нереста концентрируется в зоне внешнего шельфа, а неполовозрелые и отнерестовавшие особи держатся в районе свала глубин (Gorbatenko, Lazhentsev, 2005).

5.3 Особенности динамики упитанности охотоморского минтая

Познанию особенностей жизненных циклов рыб существенным образом способствует детальное изучение сезонной динамики их физиологического состояния (Шульман, 1972; Шатуновский, 1980). Для минтая наиболее

результативным из эколого-физиологических методов является исследование динамики депозитного жира. Этот вид относится к тощим рыбам, у которых содержание жира в мышечной ткани незначительно и основная масса жирового резерва (более 80%) сосредоточена в печени (Кизеветтер, 1971). Для анализа физиологического состояния минтая, использовались особи длиной 45-47см, имевшие максимальную численность в уловах и составлявшие основу генеративного фонда. Сборы были выполнены в весенний, летний и осенний периоды в комплексных экспедициях ТИНРО-центра (2003-2005 гг.).

К моменту окончания зимовки минтай данного размера находится на III стадии зрелости гонад. Содержание жира в печени составляет около 65% от максимального, наблюдавшегося на пике нагульного периода, что свидетельствует о значительных энергетических затратах в течение зимнего периода. Аналогичная ситуация была описана для минтая Японского моря (Швыдкий и др., 1994). При этом следует учесть, что генеративный рост на данном этапе незначительный. К моменту достижения III-IV стадии зрелости масса гонад увеличивается вдвое (ГСИ около 6), однако заметной мобилизации энергозапаса при этом не наблюдается. Как видно по рис. 3, масса депозитного жира практически не изменилась, это очевидно связано с тем, что минтай на этой стадии продолжает питаться со средней интенсивностью, тем самым несколько восполняя энергозатраты. Более значительное энергопотребление наблюдается на IV стадии, когда значения ГСИ минтая такого размера составляют около 12, а интенсивность питания снижается вдвое. При гидратации икры (стадия IV-V) ГСИ достигает максимальных значений. В то же время при максимальных значениях массы гонад на данной стадии не отмечается существенных затрат энергии, т.е. масса жира снижается по сравнению с IV стадией незначительно, что видимо связано с кратковременностью гидратации икры (около 10 дней). Кроме того, процесс гидратации икры не относится к энергоемким, так как увеличение массы сухого вещества в икре не происходит (Швыдкий др., 1994). В период непосредственно нереста (V стадия) минтай практически перестает питаться, в этот период происходит резкое снижение упитанности, количество жира лишь не намного выше, чем у только что отнерестившихся особей. Минимальные значения всех исследованных показателей печени и гонад имели только что отнерестившиеся особи (VI стадия). На этой стадии минтай откочевывает к местам нагула и начинает

интенсивный откорм. На стадии VI-II происходит активное восстановление энергетического запаса за счет интенсивного питания. В летний период у минтая отмечается наибольшая интенсивность питания, о чём свидетельствуют значения СПР, например, в июле 1997 г., когда минтай, несмотря на относительно неблагоприятные кормовые условия, питался интенсивно. По нашим собственным наблюдениям в июле 2005 г. в дневных сборах на западнокамчатском шельфе ИНЖ минтай размером 40-50см достигал 200-300 ‰ при доминировании в рационе эвфаузиид (*Th. raschii*). В осенний период по мере жиронакопления и увеличения

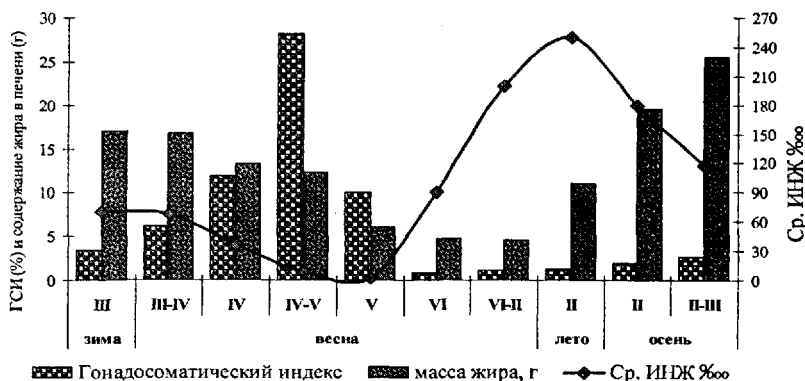


Рис. 3. Сезонная динамика ГСИ и биохимических показателей печени (1 ось Y) и интенсивность питания (2 ось Y) взрослого минтая (45-47см) на различных стадиях зрелости гонад в северной части Охотского моря

степени зрелости гонад интенсивность питания снижается, и в зимний период режим питания можно оценить как поддерживающий (Волков и др., 1990). В нагульный период, длящийся около полугода, рыба для успешного нереста должна накопить определенное количество энергетического потенциала (депозитного жира), для чего необходимы благоприятные кормовые условия. Соответственно урожайность поколений по видимому во многом находится в прямой зависимости от того, какая доля рыб в популяции имеет необходимый запас депозитного жира для созревания гонад и последующего нереста.

Глава 6. Трофология тихоокеанской сельди северной части Охотского моря

6.1 Пищевой спектр, ритмика питания и суточный рацион

Тихоокеанская сельдь представлена в северной части Охотского моря двумя крупными стадами – охотско-аянским и гижигинско-камчатским (Аюшин, 1951). В Охотском море в пище сельди отмечено 15 видов копепоид. Однако существенную роль в питании крупноразмерной сельди играют *Neocalanus plumchrus* (совместно с *N. flemingeri*), *Metridia okhotensis*, *M. pacifica*, *Calanus glacialis* (совместно с *C. marshallae*), *Bradydium pacificus*, среди эвфаузиид наиболее важными в рационе являются *Thysanoessa raschii* и *Th. longipes*. Сельдь одна из немногих массовых видов рыб, у которых в питании разноразмерных особей не отмечается принципиальных отличий (Кун, 1951; Микулич, 1957; Харитонов, 1965; Чучкало и др., 1995; Кузнецова, 1997; Горбатенко и др., 2004а). Состав пищи охотской и гижигинско-камчатской сельдей очень близок.

В осенний период 2003 г. основу пищи охотско-аянской сельди составляли копепоиды и эвфаузииды. Суточная ритмика описывается кривой с двумя максимумами наполнения желудков: в вечернее время и ночью (рис. 4). СПР этой сельди в данном регионе составил 3.3%.

В северо-восточной части крупноразмерная сельдь встречалась в зал. Шелихова и Притауйском районе, где в пище доминировали копепоиды (*M. okhotensis*). Наибольшая пищевая активность в этих районах отмечена в вечернее время, когда более 50% рациона составляли различные виды копепоид.

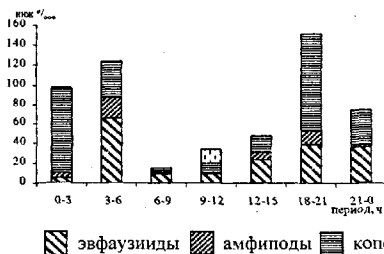


Рис. 4. Суточная ритмика питания крупноразмерной охотско-аянской сельди (>20 см) в сентябре-октябре 2003 г.

Основу рациона средне- и крупноразмерной гижигинско-камчатской сельди в весенний период 2004 г. в равной пропорции составляли эвфаузииды и копепоиды. В суточной ритмике заметных изменений пищевой активности не наблюдалось (рис. 5). СПР имел невысокие значения – 2.4%. В шельфовых аяно-шантарском и охотско-

лисанском районах северо-западной части Охотского моря большая часть сельди (60%) охотского стада была представлена уже отнерестившимися особями (VI стадии), которые интенсивно откармливались. Основу рациона составляли эвфаузииды, максимальное потребление которых происходило в ночное время, а биомасса на отдельных участках акватории превышала 2000 мг/м³. В Ионо-кашеваровском районе более 80% рациона формировали копеподы (*M. okhotensis* и *N. plumchrus*), суммарная биомасса которых в среднем по району составляла около 1000 мг/м³. Таким образом, основу (до 90%) рациона охотской и гижигинско-камчатской сельди составляют две группы планктона: эвфаузииды и копеподы.



Рис. 5. Суточная ритмика питания сельди длиной более 20см в северной части Охотского моря в весенний период 2004 г. Обозначения как на рис. 4

Соотношение эвфаузиид и копепод в рационе сельди неодинаково в разные годы и зависит главным образом от состояния кормовой базы. Из анализируемых семи лет 1998 г. был менее кормный по сравнению со следующими. В 1998 г биомасса эвфаузиид в шельфовых районах Охотского моря многократно превосходила биомассу копепод. Данное обстоятельство непосредственно сказалось на рационе сельди, 65-87% которого составили эвфаузииды, в основном *Th. rashii*. В 1999 г. произошло значительное увеличение биомассы кормового планктона, в первую очередь эвфаузиид и копепод. В последующие годы, на фоне возросшей биомассы копепод в шельфовых районах эта группа, в ряде случаев, становится преобладающей в рационе сельди, что указывает на очевидную избирательность сельди в отношении копепод, поскольку в планктоне они по-прежнему значительно уступают эвфаузиидам по биомассе (Горбатенко и др., 2004). В мористых районах: Ионо-кашеваровском (5) и Впадине ТИПРО (6) наблюдается обратная ситуация: как в планктоне, так и в питании, в большинстве случаев преобладали копеподы.

6.2 Зависимость интенсивности питания тихоокеанской сельди от стадий зрелости гонад

Гижигинско-камчатская сельдь в весенний период 2004 г. была представлена нагульными и преднерестовыми особями в соотношении примерно 3:1. Более 85% нагульной сельди особей имели средний балл жирности (табл. 2). Наибольшая интенсивность питания отмечалась у маложирных особей на II стадии зрелости, постепенно снижаясь как по мере созревания гонад, так и при увеличении степени жирности. Преднерестовая сельдь, имевшая IV стадию зрелости, на 90% состояла из маложирных особей, при этом >70% желудков были пустыми.

В шельфовых (аяно-шантарском и охотско-лисянском) районах северо-западной части Охотского моря нагульная охотская сельдь составляла около 35%. Наибольшая интенсивность питания была характерна для более зрелых особей III стадии, на 69% состоявших из маложирных особей и питавшихся значительно интенсивнее. Наибольшая часть сельди (> 60%), локализованной на северо-западном шельфе, была представлена уже отнерестившимися истощёнными особями (VI стадии), которые интенсивно откармливались (табл. 2, рис. 5). Наибольшей численности (около 80%), неполовозрелая нагульная сельдь достигает в надсваловых районах Охотского моря: ИONO-Кашеваровском и впадине ТИНРО, где она продолжает активно питаться, накапливая жир. К концу календарной весны более 20% сельди в уловах составляли уже отнерестившиеся особи, совершавшие нагульную миграцию. Они характеризовались низкой жирностью и очень высокой пищевой активностью. СПР охотской сельди в шельфовых районах составил 8.8%, а на банке Кашеварова 6.3%.

Жировые депо, концентрирующие запасы энергии, у сельди расположены в подкожной ткани, в скелетных мышцах и в брюшной полости (в мезентерии и на брыжейке) (Кизеветтер, 1942). Степень мобилизации энергозапасов зависит от интенсивности развития гонад, а также от того, в каких условиях происходит преднерестовый период.

Таблица. 2

Зависимость интенсивности питания сельди Охотского моря от степени жирности на различных стадиях зрелости гонад в весенний период 2004 г.

Гижигинско-камчатская							
стадия	жирность(балл) и к-во особей		наполнение желудков в баллах				
			0	1	2	3	4
II	0	12.5%	58.3%	16.7%	0.0%	16.7%	8.3%
	1	59.4%	29.8%	38.6%	15.8%	14.0%	1.8%
	2	27.1%	34.6%	34.6%	15.4%	15.4%	0.0%
	3	1.0%	100.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%
III	0	8.5%	83.3%	16.7%	0.0%	0.0%	0.0%
	1	42.3%	53.3%	30.0%	16.7%	0.0%	0.0%
	2	43.7%	58.1%	38.7%	3.2%	0.0%	0.0%
	3	5.6%	75.0%	25.0%	0.0%	0.0%	0.0%
IV	0	89.2%	74.1%	20.7%	2.9%	1.1%	1.1%
	1	10.3%	30.0%	50.0%	15.0%	5.0%	0.0%
	2	0.5%	100.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%
Ср. по стадиям			58.6%	28.2%	7.5%	4.7%	1.1%
Охотская шельф							
стадия	жирность(балл) и к-во особей		наполнение желудков в баллах				
			0	1	2	3	4
II	0	13.3%	25.0%	43.8%	12.5%	18.8%	0.0%
	1	44.2%	20.8%	49.1%	13.2%	13.2%	3.8%
	2	40.0%	10.4%	62.5%	14.6%	6.3%	6.3%
	3	2.5%	33.3%	66.7%	0.0%	0.0%	0.0%
III	0	68.7%	5.9%	5.9%	10.3%	27.9%	50.0%
	1	13.1%	0.0%	30.8%	7.7%	46.2%	15.4%
	2	17.2%	23.5%	41.2%	35.3%	0.0%	0.0%
	3	1.0%	0.0%	100.0%	0.0%	0.0%	0.0%
IV	0	92.4%	57.5%	21.9%	5.5%	12.3%	2.7%
	1	7.6%	16.7%	33.3%	16.7%	16.7%	16.7%
VI	0	98.4%	14.4%	21.5%	20.7%	21.5%	21.8%
	1	1.3%	0.0%	0.0%	0.0%	60.0%	40.0%
	2	0.3%	100.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%
Ср. по стадиям			19.1%	26.5%	16.4%	19.4%	18.6%
Охотская б. Кашеварова							
стадия	жирность(балл) и к-во особей		наполнение желудков в баллах				
			0	1	2	3	4
II	0	4.9%	25.0%	37.5%	25.0%	0.0%	12.5%
	1	47.5%	42.9%	29.9%	10.4%	9.1%	7.8%
	2	40.7%	62.1%	21.2%	3.0%	10.6%	3.0%
	3	4.9%	37.5%	12.5%	25.0%	12.5%	12.5%
	4	1.9%	100.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%
III	0	3.1%	0.0%	50.0%	25.0%	25.0%	0.0%
	1	53.5%	13.2%	17.6%	8.8%	13.2%	47.1%
	2	37.0%	31.9%	34.0%	12.8%	10.6%	10.6%
	3	6.3%	62.5%	25.0%	12.5%	0.0%	0.0%
IV	0	80.0%	62.5%	25.0%	12.5%	0.0%	0.0%
	1	20.0%	50.0%	50.0%	0.0%	0.0%	0.0%
VI	0	85.0%	20.8%	26.4%	17.6%	19.2%	16.0%
	1	9.5%	57.1%	0.0%	14.3%	14.3%	14.3%
	2	4.1%	66.7%	16.7%	0.0%	16.7%	0.0%
	3	1.4%	100.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%
Ср. по стадиям			35.1%	24.8%	11.9%	12.8%	15.4%

Сельдь за период зимовки расходует около половины жирового запаса (рис. 6). По окончании зимовки и созревании гонад количество жира начинает снижаться. Питание сельди в этот период активизируется, но незначительно, в какой-то мере компенсируя энергозатраты. Жир вначале накапливается на внутренностях, где по-видимому, значительно выше его лабильность (метаболическая активность), необходимая при повышающейся к этому времени миграционной активности. В мышцах жир накапливается во вторую очередь. Наибольший расход жировых

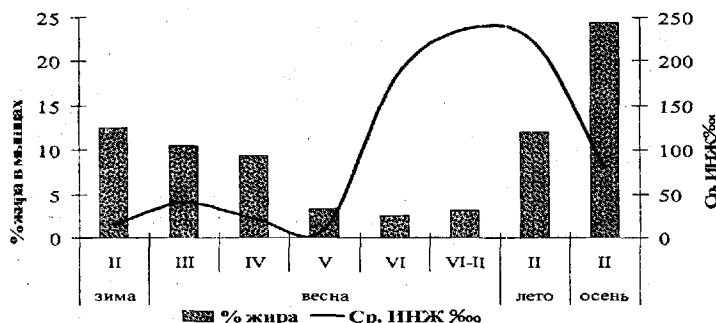


Рис. 6. Содержание жира (%) в мышечной ткани (I ось Y) на различных стадиях зрелости гонад и интенсивность питания (2 ось Y) тихоокеанской крупноразмерной (>25 см) сельди

запасов отмечается во время нереста, сельдь при этом полностью перестаёт питаться. С окончанием нереста содержание жира в мышцах составляет около 2.5% (сырой массы). В этот период сельдь откочёвывает на шельф и далее в присваловые районы и начинает интенсивный откорм. СПР посленерестовой сельди в этих регионах составляет соответственно 8.8 и 6.3%. В летний период интенсивность питания несколько снижается. Осенью, по мере накопления жира тенденция в снижении интенсивности питания сохраняется.

Глава 7. Трофический статус минтая и сельди, их место и роль в трофической структуре пелагических сообществ Охотского моря

С особенностью состава ихтиоценоа эпипелагиали северной части Охотского моря является доминирование в них минтая. Помимо минтая в нектоне значительную численность имеют также сельдь, мойва, серебрянка. Перечисленные виды формируют основу трофической структуры нектона эпипелагиали (Дулепова, 2002).

В зависимости от сезона выполнения съёмки в соотношении указанных видов могут наблюдаться существенные различия.

Использованный нами метод для определения трофического позиционирования основан на принципиальной разнице в скорости, с которой природные тяжелые изотопы $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ депонируются в тканях (DeNiro, Epstein, 1978). Последовательная концентрация более тяжелых изотопов при движении первичной продукции по пищевой сети позволяет определять трофический уровень потребленной рыбой пищи и не зависит от некоторых ограничений, накладываемых анализом содержимого желудков (Welch, Parsons, 1993). Значение $\delta^{15}\text{N}$ увеличивается на 1.5-5.3 ‰ на каждом трофическом уровне в морских экосистемах (Minagawa, Wada, 1984), значение $\delta^{13}\text{C}$ увеличивается на 1-2 ‰ на каждом трофическом уровне. Это приводит к соотношению $\delta^{15}\text{N}:\delta^{13}\text{C}$ приблизительно 3:1 в морских экосистемах. Основными кормовыми объектами нектона в Охотском море являются эвфаузииды и копеподы – консументы 1-2 порядков. Среди нектона ведущая роль в экосистеме северной части Охотского моря принадлежит минтаю, практически находящемуся на вершине экологической пирамиды пелагиали (рис. 7). Суммарное воздействие минтая на биоту акватории, выраженное в виде потребления кормовых объектов (в тыс. т/сутки) составляет как в осенний, так и в весенний

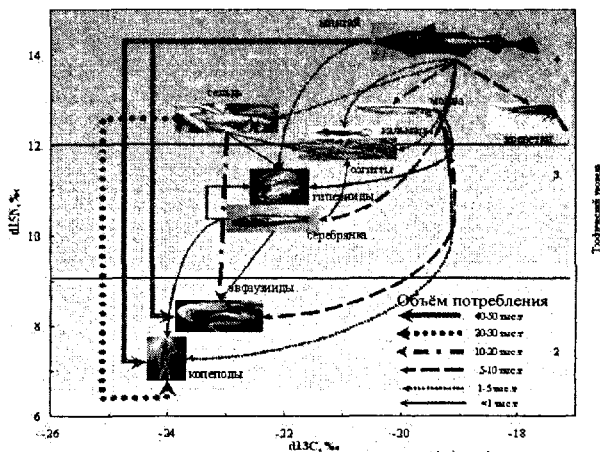


Рис. 7. Определение трофических связей гидробионтов (по соотношениям стабильных изотопов) в северной части Охотского моря в весенний период

периоды от 100 до 200 тыс.т. Заметно меньше выедается кормовых объектов другими массовыми видами рыб. Довольно значительный пресс на кормовые объекты, помимо минтая, оказывает сельдь (около 40 тыс. тонн в сутки). Более значима роль сельди в осенний период, когда её учённая биомасса в 1.5-2 раза превышает весенние показатели. Основной пресс потребления кормовых объектов, как минтаем, так и сельдью, приходится на эвфаузиид и копепод. В осенний период выедание эвфаузиид минтаем в 2-3 раза превышает выедание копепод. Сельдью обе группы выедаются относительно равномерно.

Выводы

1. В большинстве районов в рационе половозрелого минтая доминируют эвфаузииды, а интенсивность питания напрямую зависит от их количества в планктонном сообществе. Наиболее высокая интенсивность питания, причём во все сезоны, характерна для минтая в северо-западной части моря, а низкая, независимо от сезона, в притауйском районе и в водах Западной Камчатки. Сезонная динамика в составе рационов в первую очередь связана с сукцессией в планктонных сообществах. Интенсивность питания минтая в различные сезоны помимо состояния кормовой базы определяется эколого-физиологическими факторами.
2. Интенсивность питания преднерестового минтая зависит не только от физиологического состояния, но и от доступности пищи, так как минтай, снижая перед нерестом двигательную активность, потенциальную потребность в корме не теряет и при наличии значительных концентраций кормовых объектов, сохраняет пищевую активность.
3. К моменту окончания зимовки содержание жира в печени минтая составляет около 65% от максимального, что свидетельствует о значительных энергетических затратах в течение зимнего периода. В период нереста (V стадия) минтай практически перестает питаться, в этот период происходит резкое снижение упитанности. Минимальные значения всех исследованных показателей печени и гонад имеют только что отнерестившиеся особи (VI стадия). На стадии VI-II происходит активное восстановление энергетического запаса за счет интенсивного питания. В осенний период по мере жирионакопления и увеличения степени зрелости гонад интенсивность питания снижается.

4. Основу рациона охотского и гижигинско-камчатского стада сельди составляют эвфаузииды и копеподы. Среди эвфаузиид, пищевые связи сельди, замыкаются главным образом на *Th. rashii*, а среди копепод – на *C. glacialis*, *N. plumchrus*, и *M. okhotsensis*. Качественный состав рациона практически не меняется с возрастом. Соотношение эвфаузиид и копепод в рационе сельди неодинаково в разные годы и зависит главным образом от состояния кормовой базы.

5. В весенний период интенсивность питания сельди в основном зависит не столько от состояния кормовой базы, сколько от её физиологических показателей. У нагульной взрослой сельди таким показателем является жирность (при увеличении которой интенсивность питания падает), а у преднерестовых рыб основным фактором, лимитирующим пищевую активность – стадия зрелости гонад (преднерестовые особи, несмотря на невысокую упитанность питаются слабо). Увеличение среднесуточной накормленности у сельди связано с началом ее интенсивного откорма после нереста.

6. Максимальные энергозатраты у сельди наблюдаются в процессе нереста, при этом содержание жира в мышцах составляет в это время менее 5% (сырой массы). Посленерестовый нагул характеризуется очень высокой пищевой активностью и к осени содержание жира в мышцах превышает 20%, в интенсивности питания при этом наблюдается тенденция к снижению.

7. На основании соотношения стабильных изотопов углерода и азота определен трофический статус гидробионтов пелагиали Охотского моря. Основными кормовыми объектами нектона являются эвфаузииды и копеподы – консументы 1-2 порядка.

8. Кормовые условия на большей части северной части Охотского моря благоприятны для пелагических рыб, за исключением отдельных локальных участков северо-восточной части моря. Максимальный пресс на кормовой планктон со стороны потребителей наблюдается в летне-осенний период, когда происходит нагул доминирующих видов нектона.

Список работ, опубликованных по теме диссертации:

1. **Лажинцев А.Е.** Питание и пищевая обеспеченность охотоморского минтая в летне-осенний период // Тез. Всерос. конф. мол. учёных, «Рыбохозяйственная наука на пути в XXI век», Владивосток 21-23 мая. – 2001. – С. 97-100.
2. **Лажинцев А.Е., Бохан Л.Н.** Питание молоди кеты и горбуши в Охотском море в осенний период. // Изв. ТИПРО. – 2001. – Т. 128. – С. 791-799.

3. Горбатенко К.М., Лаженцев А.Е. Питание минтая и пищевая обеспеченность nekтона в северной части Охотского моря. // Изв. ТИНРО. – 2002. – Т. 130. – С. 408-422.

4. Горбатенко К.М., Лаженцев А.Е., Лобода С.В. Распределение, питание и некоторые физиологические показатели тихоокеанской сельди гижигинского и охотского стад северной части Охотского моря в весенний период. // Биол. моря. – 2004. – Т. 30, №5. – С. 352-358

5. Горбатенко К.М., Кияшко С.И., Лаженцев А.Е., Игнатъев А.В., Веливецкая Т.А. Исследование трофической структуры экосистемы пелагиали Охотского моря по изотопному составу азота и углерода в органическом веществе гидробионтов // Материалы XVII симпозиума по стабильным изотопам. Москва, ГЕОХИ. – 2004. – С. 68-69.

6. Gorbatenko K.M., Lazhentsev A.E. Modern data about the structure of stages and feeding of mature pollack in Okhotsk Sea during the spring period. // The 20th international symposium on Okhotsk sea & sea ice. MOMBETSU, HOKKAIDO, JAPAN.– 20-24 February 2005. – P. 248-251.

Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр

Владивосток, пер. Шевченко, 4

Подписано в печать 26.05.2006. Формат 60х90/16. Уч.-изд. л. 1.

Тираж 100. Заказ № 6.

