

На правах рукописи

ШЕБАНОВА МАРИНА АНАТОЛЬЕВНА

БИОЛОГИЯ НЕКОТОРЫХ МАССОВЫХ ВИДОВ КОПЕПОД
(COPEROIDA: CALANOIDA) В ЭПИПЕЛАГИАЛИ ОХОТСКОГО МОРЯ

03.00.18 – гидробиология
03.00.16 - экология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Владивосток
2006

Работа выполнена в Лаборатории ресурсов пелагиали Федерального государственного унитарного предприятия “Тихоокеанский научно-исследовательский Центр” (ФГУП “ТИНРО-Центр”)

Научный руководитель

доктор биологических наук, старший научный сотрудник
Дулепова Елена Петровна

Научный консультант

доктор биологических наук, старший научный сотрудник
Чавтур Владимир Григорьевич

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, старший научный сотрудник
Шорников Евгений Иванович

кандидат биологических наук
Ленюх Наталья Николаевна

Ведущая организация

Дальневосточный государственный технический
рыбохозяйственный университет

Защита состоится “____” июня 2006 в 10 часов на заседании
Диссертационного совета Д 005.008.02 при Институте биологии моря
им. А.В. Жирмунского ДВО РАН по адресу: г. Владивосток, ул.
Пальчевского, 17

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института биологии
моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН

Автореферат разостлан “____” мая 2006 г.

Ученый секретарь диссертационного совета
кандидат биологических наук

Е.Е. Костина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Воды Охотского моря являются одними из наиболее высокопродуктивных районов в Мировом океане. По обилию и разнообразию промысловых объектов этому морю принадлежит ведущее место среди морских регионов России (Шунтов, 1987; Шунтов и др., 1993; Шунтов, 2001; Моисеев, 1989; Дулепова, 2002 и др.). Сырьевая база рыболовства этого района складывается из значительного количества рыб и беспозвоночных, пищей которым на протяжении всей жизни или большей ее части служит зоопланктон.

Веслоногие ракообразные *Metridia okhotensis*, *M. pacifica*, *Neocalanus plumchrus* и *N. flemingeri* являются обычными и массовыми видами копепод в Охотском море. Они встречаются в планктоне в течение всего года, составляя до 60 % от общей биомассы планктона (Волков, 1996). Данные виды занимают важное место в цепи трофических отношений пелагиали Охотского моря. Питаясь фитопланктоном веслоногие рачки сами служат пищей для многих промысловых рыб (минтай, сельдь, сардина, лососи и др.), особенно на начальном этапе развития сразу после перехода на экзогенное питание (Шунтов и др., 1993; Швецова, 1974 а, б; Котляр, 1971; Одате, 1973; Горбатенко, 1988; Максименков, 1982, 1986; Лубны-Герцык, 1962; Старовойтов, 2002; Кузнецова, 2004 и др.).

Жизненные циклы массовых видов пелагических копепод изучены недостаточно полно (Лубны-Герцык, 1959; Гейнрих, 1961; Сафронов, 1979; Макаров, 1967; Андреева, 1980 и др.) и для рассматриваемых видов они предварительны и нуждаются в уточнении. Знание этих циклов является необходимым условием достаточно достоверной оценки их продукции в водоеме и роли в экосистеме пелагиали.

Цели и задачи исследования. Целью настоящего исследования является выявление особенностей пространственного распределения и биологии 4-х видов копепод (*M. okhotensis*, *M. pacifica*, *N. plumchrus*, *N. flemingeri*) в эпипелагиали Охотского моря, а также оценка их продукции, роли в питании и значимости в пелагической подсистеме Охотского моря.

Для этого ставились следующие задачи:

- выявить морфологические особенности строения рассматриваемых видов веслоногих ракообразных;

- установить общие закономерности их пространственного распределения;
- проследить сезонные изменения возрастной структуры популяций;
- уточнить особенности их жизненных циклов;
- оценить продукцию этих видов в эпипелагиали Охотского моря в летне-осенний период;
- выяснить роль этих видов веслоногих ракообразных в планктоне и в питании наиболее значимых видов рыб.

Научная новизна. В данной работе по результатам 24 комплексных экспедиций в Охотское море представлены данные по количественному распределению, возрастному составу и особенностям биологии 4-х видов копепод (*M. okhotensis*, *M. pacifica*, *N. plumchrus*, *N. flemingeri*) в эпипелагиали Охотского моря. Оценена продукция этих видов в летне-осенний период, а также их роль в планктонном сообществе и в питании рыб. Впервые приведены данные о распределении *N. flemingeri* в эпипелагиали Охотского моря. Уточнены сроки нереста всех рассматриваемых видов и количество генераций в течение года. На основе полученных данных проанализированы трофические взаимоотношения рассматриваемых видов веслоногих ракообразных и nekтона в эпипелагиали Охотского моря.

Практическая ценность. Полученные в ходе исследований сведения, о сезонной динамике распределения биомассы и возрастного состава рассматриваемых видов в Охотском море, могут быть использованы при оценке состояния кормовой базы планктоноядных рыб, продукции копепод и прогнозирования обеспеченности кормовой базы промысловых рыб особенно сразу после перехода на экзогенное питание.

Апробация работы. Результаты исследований докладывались на отчетной сессии ТИНРО-Центра в 2001-2003 гг., на конференциях стран PICES (Циндао, 1995, 2002; Виктория, 2001; Сеул, 2003) на рабочей группе по Охотскому морю (Владивосток, 2003), на биологической секции Ученого совета ТИНРО-Центра (2006), на научном семинаре ИБМ ДВО РАН (2006).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 11 работ.

Структура работы. Диссертация состоит из введения, 9 глав, выводов и списка литературы. Объем работы 208 страниц, включая 44 рисунка и 25 таблиц.

Список цитируемой литературы состоит из 361 работы, из них 116 на иностранных языках.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для настоящей работы послужили сборы планктона сетью Джеди в Охотском море, преимущественно в верхнем 200 м слое воды, полученные в ходе комплексных экспедиций ТИНРО-Центра в различные сезоны с 1984 по 2003 гг. (24 экспедиции). Всего обработано 2296 планктонных проб (2266 из эпипелагиали и 30 стандартными ловами от поверхности до 1000 м). Данные анализировались по стандартным биостатистическим районам, принятым в ТИНРО-Центре (Шунтов и др., 1986) с уточнением площадей И.В. Волвенко (2003) (рис. 1.).

Обработку планктона проводили по стандартной методике принятой в подобных исследованиях в ТИНРО-Центре (Волков, 1984, 1996). В ее основе лежит принцип механического разделения планктонной пробы на три разноразмерные фракции: мелкую 0,6-1,2 мм, среднюю 1,2-3,2 мм и крупную более 3,2 мм, с последующим определением объема каждой фракции в волюминометре Яшнова (Яшнов, 1959) и подсчетом численности одним из стандартных методов (Богоров, 1957). Дополнительно были использованы поправки на уловистость сети Джеди предложенные А. Ф. Волковым (1984, 1996): для мелкой фракции - 1,5; средней - 2; крупной - 2-5. При определении биомассы рассматриваемых видов использовали индивидуальные сырые веса (Лубны-Герцык, 1953). Все данные приведены к ночному времени.

Рассматриваемые виды совершают суточные вертикальные миграции большой амплитуды, поэтому для них был выполнен расчет коэффициента интенсивности миграций по методике М. Е. Виноградова (1954). $K = ML / ML_{Max}$, где ML - интенсивность миграций, ML_{Max} - максимально возможная при данной глубине интенсивность миграций $ML = (a_1 - b_1)L_1 + [(a_1 + a_2) - (b_1 + b_2)]L_2 + [(a_1 + a_2 + a_3) - (b_1 + b_2 + b_3)]L_3 + \dots + [(a_1 + a_2 + a_3 + \dots + a_{n-1}) - (b_1 + b_2 + b_3 + \dots + b_{n-1})]L_{n-1}$, где a - день, b - ночь, L - глубина, ML - интенсивность миграций, $ML_{Max} = 100[L_1 + L_2 + L_3 + \dots + L_{n-1}] \%$.

Обработку материалов по питанию выполняли в соответствии с “Рекомендациями по изучению питания рыб” (Чучукало, Волков, 1986).

Морфологические исследования. В связи с изменением систематического положения *N. plumchrus* и *N. flemingeri* и для уточнения морфометрических характеристик *M. okhotensis* и *M. pacifica* были проведены измерения общей длины тела у этих видов из разных районов Охотского моря. Наиболее характерные отличия были зарисованы. Препараты готовились в глицерин-желатине. Рисунки выполнялись с помощью рисовального аппарата РА-6. В общей сложности промерено 3425 особей (*M. okhotensis* 1300, *M. pacifica* 950, *N. plumchrus* 715, *N. flemingeri* 460).

Способы оценки продукции. На основании данных по биомассе и плотности проведен расчет продукции *M. okhotensis*, *M. pacifica*, *N. plumchrus* и *N. flemingeri* в Охотском море традиционным способом по уравнению П. Бойсен-Иенсена (Boysen-Jensen, 1919) $Pt = B_2 - B_1 + Be$, где B_1 и B_2 биомасса вида в начале и в конце периода наблюдения $t = t_2 - t_1$. Be - убыль за счет выедания, естественной смертности и прижизненных потерь вещества. Be вычисляли по формуле

$$Be = N_1 - N_2 \frac{1}{2} \left(\frac{B_1}{N_1} + \frac{B_2}{N_2} \right).$$

Для оценки трофической значимости рассматриваемых видов были рассчитаны объемы потребления ими кормовых организмов за летне-осенний период. Потребление органического вещества определяли по формуле М. Б. Ивановой (1985) $B = b \times R \times n$, где B - потребляемая биомасса в т., b - средняя биомасса вида за определенный период времени т., R - суточный рацион % от массы тела, n - количество суток. Так как суточные рационы копепод Охотского моря не известны, то были выведены экспертные рационы по аналогии с другими морями (Иванова, Умнов, 1979; Иванова, 1985; Виноградов, Шушкина, 1987; Петипа, 1981; Yen, 1986).

ГЛАВА 2. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

Анализ литературных данных с 1919 г., показал, что качественный состав планктона в эпипелагиали Охотского моря изучен достаточно хорошо. Количественное распределение многих видов отражено в ряде работ (Бродский, 1950, 1957; Бродский и др., 1983; Гейнрих, 1956, 1957; Кун, 1975; Лубны-Герцык,

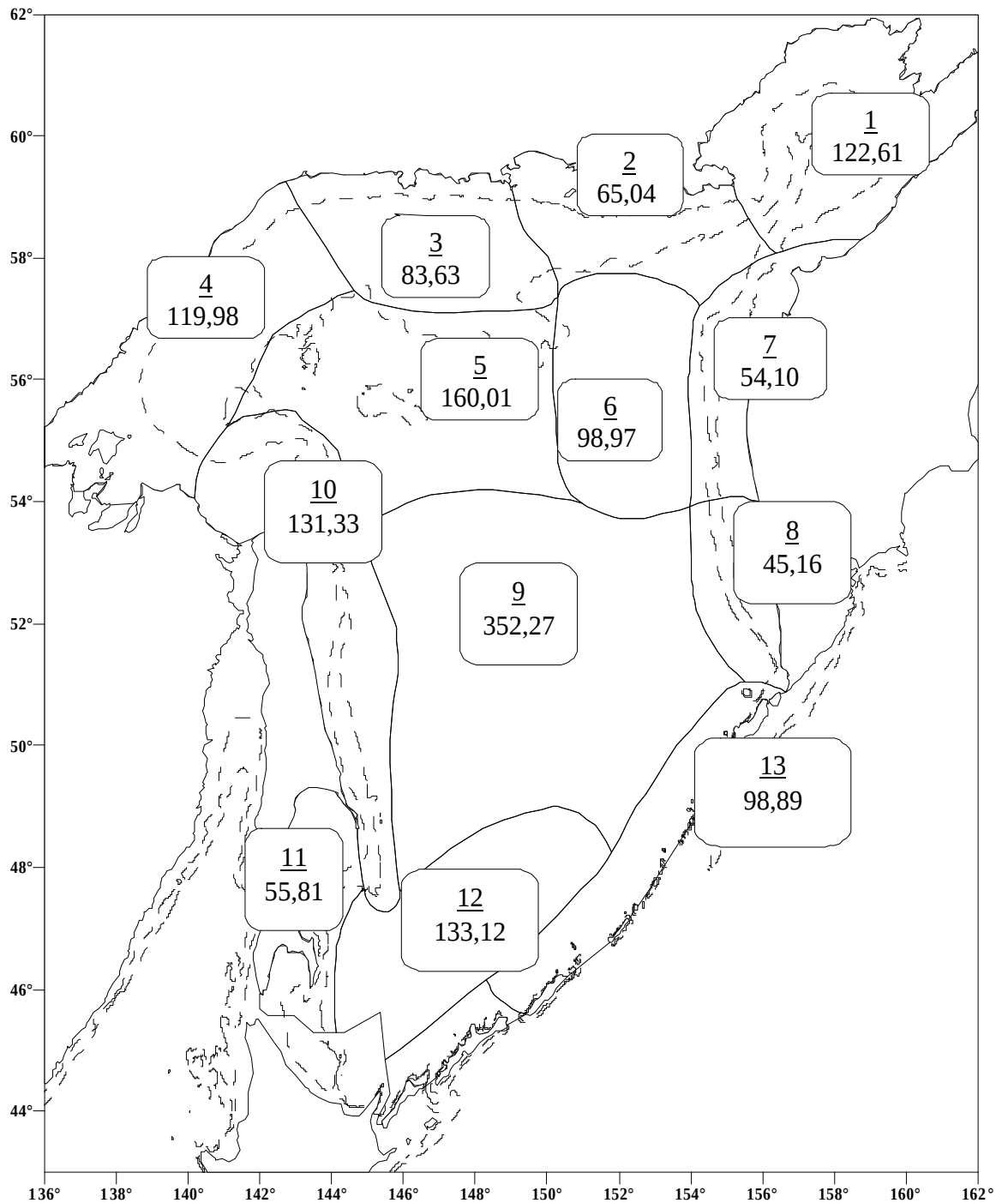


Рисунок 1.1 Схема биостатистических районов Охотского моря (Волвенко, 2003). Тонкими сплошными линиями обозначены границы биостатистических районов, пунктиром – изобаты 100 и 200 м. Цифры в прямоугольниках обозначают: числитель – номер района, знаменатель – площадь района, тыс.км² (Волвенко, 2003). Названия районов: 1 – зал. Шелихова, 2 – ямско-тауйский, 3 – охотско-лисянский, 4 – аяно-шантарский, 5 – июно-кашеваровский, 6 – впадина ТИНРО, 7 – северо-западнокамчатский, 8 – юго-западнокамчатский, 9 – центральная котловина Охотского моря, 10 – восточносахалинский шельф, 11 – зал. Терпения и Анива, 12 – южная котловина, 13 –прикурильский

1959; Микулич, 1960; Котляр, 1965, 1967, 1970; Федотова, 1965, 1975; Сафронов, 1985; Волков, 1996; Горбатенко, 1997 и др.)

Однако на наш взгляд остаются пока недостаточно изученными:

- особенности морфологического строения рассматриваемых видов веслоногих ракообразных;
- динамика вертикального распределения отдельных копеподитных стадий;
- жизненные циклы копепод в Охотском море;
- продукция, создаваемая рачками, и ее конкретное использование в пелагической подсистеме Охотского моря.

ГЛАВА 3. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

По литературным данным описаны географические и гидрологические особенности Охотского моря. Приведены данные о водных массах, структуре и циркуляции вод. Рассмотрены вопросы межгодовой и сезонной изменчивости океанологических условий.

ГЛАВА 4. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ *METRIDIA OKHOTENSIS*, *M. PACIFICA*, *NEOCALANUS PLUMCHRUS*, *N.* *FLEMINGERI* В ОХОТСКОМ МОРЕ

В результате сравнительно-морфологического исследования рассматриваемых видов копепод был установлен ряд признаков, позволяющих точно идентифицировать виды *M. okhotensis* и *M. pacifica* с CIII копеподитной стадии, а *N. plumchrus* и *N. flemingeri* с CIV.

Описанию различий предшествует рассмотрение истории описания видов, мест обитания и их роли в планктоне.

Основными признаками, отличающими *M. okhotensis* и *M. pacifica* друг от друга являются: строение первого членика эндоподита (Re1P2) второй пары плавательных ног, мандибулы и максиллипеды. На постерпарной стороне (Re1P2) у *M. okhotensis* имеется 3 ряда шипов в форме полумесяца, а у *M. pacifica* таких рядов 5 - в виде двух пиков. Мандибулы обоих видов различаются вооружением жевательной пластинки. У *M. okhotensis* шипы на ней расположены на ней параллельно жующему краю, точно повторяя его форму. У *M. pacifica* в районе второго вентрального зуба шипы образуют круг, далее повторяя форму жующего

края. Максиллипеды обоих видов имеют разное вооружение синкоксы и базиподита. У основания дистальной группы щетинок на синкоксе у *M. okhotensis* есть бугорок весь покрытый шипами, через всю поверхность базиподита ближе к внутреннему краю проходят 2 ряда коротких игловидных шипов. У *M. pacifica* на аналогичном месте - всего 2 ряда шипов, а на внутреннем крае базиподита - только один ряд шипов, длинных на проксимальном и дистальном конце и коротких на медиальном участке.

Отличие *N. plumchrus* от *N. flemingeri* заключается в строении мандибулы, максиллипеды, пропорциях тела и длине первой антенны. Вентральный зуб мандибулы *N. plumchrus* имеет одну большую вершину и одну малую, редко две. У *N. flemingeri* он с одной большой и 3-4 меньшими близкими по высоте вершинами. На боковой стороне дистальной лопасти синкоксы максиллипеды у *N. plumchrus* расположено пятно волосков, у *N. flemingeri* на этом месте - 2 ряда шипов. Отношение длины цефалосомы к просоме у *N. plumchrus* составляло 41,2-42,8 %, у *N. flemingeri* 38,5-38,7 %. Первые антенны у *N. plumchrus* обычно достигают конца каудальных ветвей, а у *N. flemingeri* - выступают за их внешний край на 2-3 членика.

ГЛАВА 5. ОСОБЕННОСТИ КОЛИЧЕСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ *METRIDIA OKHOTENSIS*, *M. PACIFICA*, *NEOCALANUS PLUMCHRUS* И *N.* *FLEMINGERI* В ОХОТСКОМ МОРЕ

В четырех подразделах этой главы на основании планктонных съемок приводится сезонная динамика распределения биомассы рассматриваемых видов.

M. okhotensis. Весной максимальные биомассы *M. okhotensis* отмечены в северной части Охотского моря, у северных Курильских островов и в районе материкового склона у юго-западного побережья Камчатки (200-500 мг/м³), на остальной акватории в этот период ее значения не превышали 50 мг/м³. Летом и осенью отмечено значительное увеличение биомассы вида, основные концентрации его (200-500 и 50-1000 мг/м³) были приурочены к фронтальной зоне и периферическим районам моря: Восточному Сахалину, Западной Камчатке, а также северной части моря. Скопления вида в данных местах обусловлены гидрологическими особенностями (меандрирование ветвей течений, подъем глубинных вод) (Чернявский, 1981). Минимальные биомассы *M.*

okhotensis в этот период 50 мг/м^3 отмечены в местах четко выраженного проникновения тихоокеанских вод. Зимой количество его заметно снизилось и не превышало 50 мг/м^3 . Локальные скопления отмечены в районе свала глубин и в южной глубоководной половине моря ($100\text{-}200 \text{ мг/м}^3$). В течение года вид постоянно входил в первую десятку доминирующих видов, однако доля его в планктоне менялась в зависимости от района, составляя весной 8-10 % от общего количества планктона (4 место), летом - 33,7 % (1), осенью - 5 % (6) и зимой 10-30 % (3-4).

M. pacifica. Распределение биомассы этого вида по акватории Охотского моря имело достаточно однородный характер в течение года, а значения ее в основном не превышали 50 мг/м^3 . Максимальные концентрации *M. pacifica* ($100\text{-}200 \text{ мг/м}^3$) отмечены в местах наибольшего влияния тихоокеанских вод: у побережья Западной Камчатки, над Впадиной ТИНРО, у входа в зал. Шелихова и у северных Курильских островов. Минимальные значения биомассы были в районах с низкими и отрицательными значениями температуры. Доля этого вида в планктоне ниже, чем у *M. okhotensis*. Весной *M. pacifica* в первой десятке доминирующих видов занимал последнее 10 место (1 %), летом и осенью – 7 (2-3 %), а зимой - 8 (0,6 % от общего количества планктона).

N. plumchrus. Распределение биомассы *N. plumchrus* в течение года по акватории Охотского моря было весьма мозаично. В своем распределении вид тесно связан с распределением трансформированных тихоокеанских вод. Максимальные значения биомассы отмечены у побережья Западной Камчатки, над Впадиной ТИНРО и у северных Курильских островов. Весной они достигали $100\text{-}150 \text{ мг/м}^3$, летом - 500 мг/м^3 , а осенью опускались до 200 мг/м^3 . В прибрежных районах количество этого вида было минимально и не превышало 20 мг/м^3 . Снижение биомассы в осенний период связано с сезонной миграцией этого вида на глубину (200-500 м) для зимовки. Зимой биомасса в среднем была около 50 мг/м^3 . Отдельные скопления зафиксированы в районах Впадины ТИНРО, центральной и южной глубоководных котловинах моря (100 мг/м^3). В течение года вид постоянно входил в первую десятку доминирующих видов, занимая весной 4 место (15 % от общего количества планктона), летом – 2 (16,5 %), осенью и зимой опускаясь на 10 (1-2 %).

N. flemingeri. Вид *N. flemingeri* в Охотском море больших скоплений не образует. Весной его максимальные концентрации более 100 мг/м³ отмечены лишь на отдельных станциях в районе Впадины ТИНРО, на остальной акватории они не превышали 50 мг/м³. Летом максимальные значения биомассы 200-500 мг/м³ были обнаружены у юго-западного побережья Камчатки, в Прикурильском районе и в центральной глубоководной части моря, т. е. в зоне наиболее сильного влияния тихоокеанских вод. В северной мелководной части Охотского моря и в зал. Шелихова вид отсутствовал. Осенью биомасса этого вида опускалась до отметки 10 мг/м³ и была достаточно равномерно распределена по акватории моря. В течение всего рассматриваемого периода вид не входил в первую десятку доминирующих видов, доля его в планктоне не превышала 0,5 % (от общего количества планктона).

ГЛАВА 6. СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ВОЗРАСТНОГО СОСТАВА И ПЛОТНОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ *METRIDIA OKHOTENSIS*, *M. PACIFICA*, *NEOCALANUS PLUMCHRUS* И *N. FLEMINGERI*

Глава состоит из 4 подразделов, в каждом из которых, подробно рассматриваются сезонные изменения возрастного состава и плотности популяций рассматриваемых видов, а также особенности их биологии, проводится сравнение с литературными данными. В ходе анализа установлено, что характерной чертой жизненного цикла у всех рассматриваемых видов является наличие двух периодов активного и неактивного. В течение активного периода рачки интенсивно питались, росли, линяли, достигали половой зрелости и размножались, а неактивного когда линька прекращалась, развитие приостанавливалось, и рачки находились в состоянии диапаузы.

M. okhotensis и *M. pacifica* в Охотском море имели годичный жизненный цикл. Размножение *M. okhotensis* происходило в верхнем 200-м слое воды и продолжалось с мая до августа, а у *M. pacifica* – в верхнем 100 м слое – с июня до начала сентября. Максимальная интенсивность нереста у обоих видов отмечена в июле. Размножение обоих видов начиналось на юге и постепенно смещалось на север по мере освобождения моря от ледового покрова и прогрева вод. Первые копеподитные стадии в массовом количестве отмечены в июне-июле. К сентябрю основная масса особей обоих видов находилась на CIV-CV копеподитных стадиях,

которыми и представлен зимующий фонд. В осенне-зимний период рачки этих видов находились в состоянии диапаузы, а половозрелыми становились в апреле-мае, тем самым, давая начало новому годовому циклу развития. *M. okhotensis* и *M. pacifica* в Охотском море моноцикличны.

Ход развития *N. plumchrus* и *N. flemingeri* в Охотском море в общих чертах совпадал. Отличия наблюдались в сроках наступления нерестового периода, времени подъема молоди к поверхности для откорма и опускания CV копепоидитной стадии на глубину для зимовки. Нерест у обоих видов длился 2-3 месяца. У *N. plumchrus* он начинался ранней весной в конце февраля начале марта на глубине более 500 м и продолжался до конца мая с максимальной интенсивностью в марте-апреле. Первые копепоидитные стадии в поверхностных слоях отмечены в конце апреля. Размножение *N. flemingeri* отмечено с декабря с максимальной интенсивностью в январе. Первая молодь этого вида в поверхностных слоях была обнаружена в марте, к апрелю большинство особей достигло CIV-CV копепоидитных стадий. Летом и осенью рачки обоих видов обитали в верхнем 200 м слое воды, где они интенсивно питались и накапливали необходимый запас питательных веществ для зимовки и нереста. Появление в поверхностных слоях воды молоди обоих видов совпадало с сезонной вспышкой развития фитопланктона (Лапшина, 1996), которым они и питались. В конце осени и зимой веслоногие ракообразные *N. plumchrus* и *N. flemingeri* находились на глубине в состоянии диапаузы до начала нереста. Полный цикл развития эти виды в Охотском море совершают за один год.

ГЛАВА 7. ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ КОПЕПОД РОДОВ *METRIDIA* И *NEOCALANUS* В ОХОТСКОМ МОРЕ В ЛЕТНИЙ И ОСЕННИЙ ПЕРИОДЫ

M. okhotensis, *M. pacifica*, *N. plumchrus* и *N. flemingeri* – являются верхне-интерзональными мигрантами (Виноградов, 1954, 1967, 1970; Виноградов, Арашкевич, 1969; Горбатенко, 1996; Kobari, Ikeda, 2001; Hattori, 1989; Enrigh, Honegger, 1977). Эти виды предпочитали переходную зону и имели, как правило, хорошо выраженные сезонные (*N. plumchrus*, *N. flemingeri*) и суточные (*M. okhotensis*, *M. pacifica*) миграции. Молодые стадии развития веслоногих ракообразных обычно придерживались поверхностных горизонтов (0-200 м), а

взрослые – совершали регулярные суточные вертикальные миграции, опускаясь до глубины 1000 м и более. Во время миграций рачки осуществляли активный транспорт органического вещества из верхних слоев воды в глубокие.

В четырех подразделах этой главы подробно рассмотрено вертикальное распределение данных видов в зависимости от стадии развития и времени года.

M. okhotensis и *M. pacifica* в Охотском море совершали активные суточные вертикальные миграции большой амплитуды (около 500 м), начиная с CIV копепоидитной стадии. В целом вертикальное распределение обоих видов в Охотском море имело одномодальный характер летом и бимодальный осенью. Холодный промежуточный слой воды не являлся непреодолимой преградой для суточных вертикальных миграций метридий, а служил как бы демпфером, уменьшающим интенсивность миграций и задерживающим часть особей над ним или под ним. Особи в популяциях рассматриваемых видов мигрировали не все одновременно, часть их оставалась на месте. Полный цикл миграций они совершали за двое суток.

Для *N. plumchrus* и *N. flemingeri* характерны сезонные миграции большой амплитуды и незначительная амплитуда суточных вертикальных миграций (200 м), которая обычно ограничена водами над холодным промежуточным слоем. Максимальная интенсивность миграций была отмечена осенью перед опусканием видов на глубину для зимовки. Активные вертикальные перемещения свойственны в основном CIV-CV копепоидитным стадиям *N. plumchrus* и *N. flemingeri*. Вертикальное распределение этих видов по глубине летом было одномодальным, а осенью бимодальным. Во время сезонной вертикальной миграции рачки свободно преодолевали холодный промежуточный слой воды.

ГЛАВА 8. ПРОДУКЦИЯ *METRIDIA OKHOTENSIS*, *M. PACIFICA*, *NEOCALANUS PLUMCHRUS* И *N. FLEMINGERI* В ОХОТСКОМ МОРЕ В ЛЕТНЕ- ОСЕННИЙ ПЕРИОД

Высокая динамичность вод Охотского моря и богатство биогенных элементов способствуют формированию в нем высокой первичной и вторичной продукции (Сорокин, 1997; Шунтов, Дулепова, 1995, 1997; Шунтов, 2001). При исследовании основ продуцирования пелагической подсистемы Охотского моря расчет продукционных характеристик такого объемного компонента как

зоопланктон представляется особенно важным. Продукционные показатели рассматриваемых видов веслоногих ракообразных в Охотском море изучены недостаточно. Сведения о продукции отдельных видов зоопланктона в дальневосточных морях даны в работах (Шушкина, 1972, 1977; Андреева, 1977, 1980; Кожевников, 1979; Погодин, 1990; Заика, 1983; Ikeda, Shiga, 1999; Дулепова, 2002; Napp et. al., 2005; Coyle, Pinchuk, 2003). Мы попытались восполнить этот пробел, рассчитав продукцию *M. okhotensis*, *M. pacifica*, *N. plumchrus* и *N. flemingeri* в летне-осенний период в Охотском море, так как в это время в планктоне достаточно полно представлены все стадии развития указанных видов.

В результате подсчетов было установлено, что наибольшая удельная суточная продукция характерна для *N. plumchrus* и *M. okhotensis* – 0,151 (сут.⁻¹), далее следовали *M. pacifica* – 0,039 (сут.⁻¹) и *N. flemingeri* – 0,032 (сут.⁻¹).

Полученные результаты несколько выходят за рамки оценок об удельной продуктивности планктонных беспозвоночных в дальневосточных морях с учетом температурных поправок, которые меняются в пределах 0,004-0,128 сут.⁻¹ летом и 0,001- 0,045 сут.⁻¹ осенью (Дулепова, 2002). Объединенная удельная суточная продукция *N. plumchrus* и *N. flemingeri* в Охотском море составила 0,183 сут.⁻¹, что чуть выше аналогичного показателя в Беринговом море (0,14 сут.⁻¹) (Coyle, Pinchuk, 2003). Удельная суточная продукция *M. pacifica* в Охотском море (0,039 сут.⁻¹), что немного ниже, чем в Татарском проливе (Японское море) (0,045 сут.⁻¹) (Андреева, 1980). Небольшие расхождения в величине удельной суточной продукции рассматриваемых видов, связаны, прежде всего, с особенностями их жизни, на которую накладывают отпечаток гидрологические условия водоема.

Уровню продуцирования этих видов копепод в Охотском море свойственна пространственная неоднородность. Повышенной продукцией всех рассматриваемых видов копепод отличались районы Впадины ТИНРО, Ионикашеваровский, Прикурильский, центральной и южной котловины, а также воды у побережья Западной Камчатки. Для *M. okhotensis* еще дополнительно зал. Шелихова и воды над северо-восточным шельфом Охотского моря. Высокая продуктивность данных районов объясняется особенностями гидрологического режима, тесной связью с тихоокеанскими водами и наличием мощных апвеллингов, характеризующихся высоким поступлением биогенных элементов в

слой фотосинтеза и последующим обильным цветением фитопланктона в этих районах, способствующих хорошему развитию веслоногих ракообразных.

В пересчете на единицу площади, средняя продукция за летне-осенний сезон составила у *N. plumchrus* 27,2 г/м², *M. okhotensis* 26,5 г/м², *M. pacifica* 10,4 г/м², *N. flemingeri* 5,8 г/м². Общая продукция за исследуемый период достигла 95,78 млн. т. (*N. plumchrus* - 40,08 млн. т, *M. okhotensis* - 37,9 млн. т, *M. pacifica* - 11,5 млн. т, *N. flemingeri* 6,3 млн. т).

ГЛАВА 9. РОЛЬ МАССОВЫХ ВИДОВ КОПЕПОД РОДОВ *METRIDIA* И *NEOCALANUS* В ПЛАНКТОННОМ СООБЩЕСТВЕ ОХОТСКОГО МОРЯ И В ПИТАНИИ РЫБ

Место и роль любого вида в экосистеме определяется не только его биомассой, но и трофическими связями. Данные копеподы будучи представителями низшего гетеротрофного звена в пелагическом сообществе Охотского моря участвуют в передаче вещества и энергии от автотрофов к последующим трофическим уровням, тем самым, играя существенную роль в функционировании экосистемы Охотского моря (Виноградов, Шушкина, 1988; Дулепова, 1991, 1993, 2002; Шунтов, Дулепова, 1991; Шунтов и др., 1993; Шунтов, 2001 и др.).

В основе оценок по составу пищи рассматриваемых видов веслоногих ракообразных в Охотском море лежат литературные данные о питании близких видов, полученные в других морях (Андреева, 1977; Беклемишев, 1954; Петипа, 1964, 1965, 1981; Liu et al., 2005; Tsuda, Sugisaki, 1994; Marshall, Orr, 1955 и др.) с некоторыми изменениями согласно их биологии.

Так состав спектра питания *N. plumchrus* и *N. flemingeri* в Охотском море следующий: фитопланктон 84 %, простейшие 12,5 %, детрит 3 %, РОВ 0,5 % от массы пищи. Суточный рацион копеподиты CI - 25 %, CII - 21%, CIII - 25 %, CIV - 58 %, CV - 65 % от массы тела. Половозрелые особи не питаются. Наибольшая интенсивность питания характерна для CIV-CV копеподитных стадий, так как на этих стадиях отмечен и наиболее активный рост.

Примерный состав пищи двух других видов (*M. okhotensis*, *M. pacifica*): фитопланктон 80 %, простейшие 16 %, детрит 3 %, ракообразные 0,5 %, РОВ 0,5

%. Суточный рацион копеподиты CI - 29 %, CII - 23 %, CIII - 27 %, CIV - 40 %, CV - 40 %, CVI - 55 % от массы тела.

В летне-осенний период указанными видами в Охотском море потреблялось около 92,39 млн. т. оформленного и растворенного органического вещества. В силу того, что наибольшей биомассой среди этих видов обладал *M. okhotensis*, то на его долю приходилось 46,5 % потребления органического вещества (42,96 млн. т). Оставшиеся виды можно ранжировать в следующем порядке *N. plumchrus* 33,2 % (30,66 млн. т), *N. flemingeri* 10,8 % (9,94 млн. т), *M. pacifica* 9,5 % (8,63 млн. т). Трофические связи данных видов в планктонном сообществе Охотского моря можно представить следующим образом рис. 2.

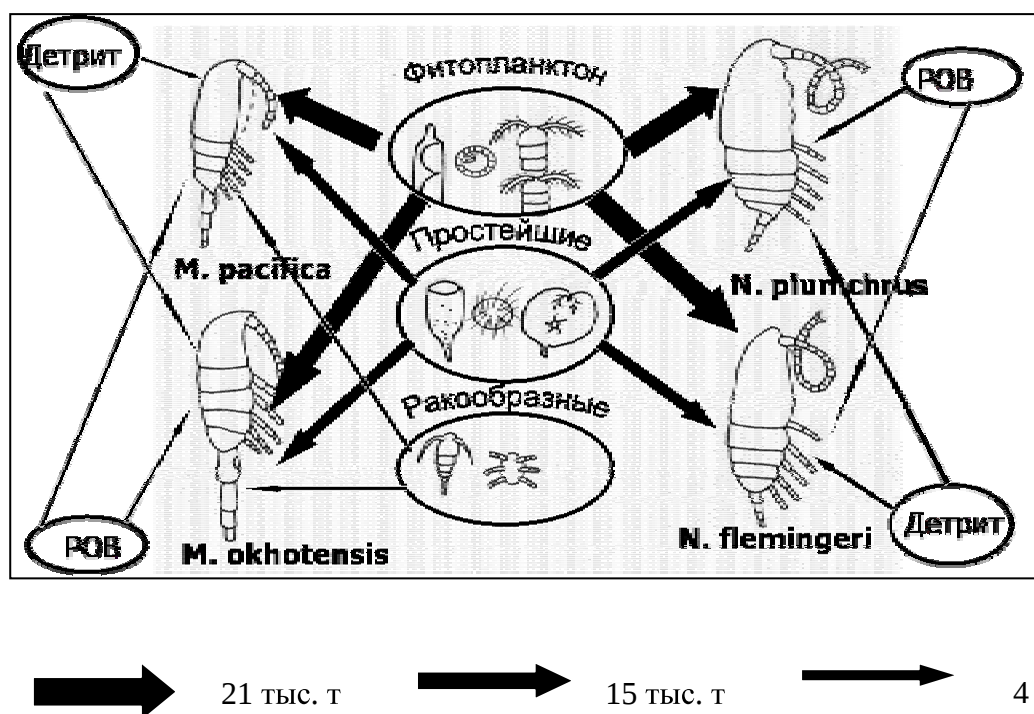


Рис. 2. Трофические связи и потоки вещества *Neocalanus plumchrus*, *N. flemingeri*, *Metridia okhotensis* и *M. pacifica* в планктонном сообществе Охотского моря (тыс. т).

Во втором подразделе этой главы по литературным данным и траловым карточкам предпринята попытка, оценить роль веслоногих ракообразных в питании основных видов планктоноядных рыб в Охотском море.

Копеподы *N. plumchrus* s. l., *M. okhotensis* и *M. pacifica* являются основой кормовой базы молоди большей части промысловых пелагических рыб (минтай, сельдь, серебрянка, мойва, лососи и др.). Особенно велико их значение на раннем

этапе онтогенеза в момент перехода на экзогенное питание (Расс, Желтенкова, 1948; Дука, Синюкова, 1976; Кун, 1975; Волков, 1996; Шунтов и др., 1993; Дулепова, 2002; Долганова, 1986; Кузнецова, 2004 и др.).

Минтай. Веслоногие ракообразные (*N. plumchrus s. l.*, *M. okhotensis* и *M. pacifica*) в основном были отмечены в питании годовиков и сеголетков минтая, составляя от 1 до 54,4 % всего содержимого желудка. Количество копепод в пище минтая зависело от размерно-возрастного состава рыб, района обитания, времени года и концентрации копепод в окружающей среде (Долганова, 1986; Горбатенко, 1988; Горбатенко, Долганова, 1989; Волков и др., 1993, 2002; Кузнецова, 2004).

В соответствии с суточными рационами минтая по сезонам расчетная величина потребления им копепод в 1990-е годы составила в весенне-летний сезон 79,12 тыс. т. (*M. okhotensis* - 62,52 тыс. т, *N. plumchrus s. l.* - 12,17 тыс. т, *M. pacifica* - 4,43 тыс. т).

В летне-осенний период общее потребление копепод минтаем сократилось в 2 раза и составило 40,5 тыс. т. При этом произошла смена лидирующего компонента, им стал *N. plumchrus s. l.* - 30,56 тыс. т., *M. okhotensis* - 8,57, *M. pacifica* - 1,37.

Сельдь. В течение года *N. plumchrus s. l.*, *M. okhotensis* и *M. pacifica* практически всегда присутствовали в питании сельди (Котляр, 1971; Кузнецова, 2004; Чучукало и др., 1995; Мельников, Кузнецова, 2002). Обычно они занимали ведущее место в рационе, хотя иногда отступали на второй план после эвфаузиид. Количество копепод в пище сельди тесно связано с их количеством в планктоне, а также от физиологического состояния рыб (Горбатенко, 2004) Особенно много веслоногих рачков в желудках в период их массового развития. Расчетное потребление сельдью рассматриваемых видов копепод в весенне-летний период в 1990-е гг. составило 46,14 тыс. т (*M. okhotensis* - 32,85 тыс. т, *N. plumchrus s. l.* - 13,25 тыс. т, *M. pacifica* - 0,04 тыс. т). В летне-осенний период отмечено снижение доли веслоногих рачков в пище до 40,25 тыс. т., первое место по-прежнему принадлежало *M. okhotensis* – 30,3 тыс. т, далее следовали *N. plumchrus s. l.* – 9,2 тыс. т, *M. pacifica* - 0,75 тыс. т.

Серебрянка. Копеподы *N. plumchrus s. l.*, *M. okhotensis* и *M. pacifica* в питании серебрянки занимали почти 80 % веса пищевого комка. Наибольшее

количество копепод отмечено в пище рыб с длиной тела 6 см. Общее потребление копепод серебрянкой в летне-осенний период достигало 6 тыс. т. (*N. plumchrus s. l.* - 4,57 тыс. т, *M. okhotensis* - 0,6 тыс. т, *M. pacifica* - 0,83 тыс. т).

Мойва. Мойва предпочитала питаться *N. plumchrus s. l.*, в меньшей степени *M. okhotensis* и *M. pacifica*. У рыб с длиной тела 5-15 см доля *N. plumchrus s. l.* в питании занимала 31,6, а *M. pacifica* 47,8 %. В рационе мойвы размерами 10-15 см 78 % массы пищевого комка составлял *M. okhotensis*. При дальнейшем увеличении размеров тела рыб количество веслоногих рачков в пище, сократилось до 20 %. Расчетное потребление мойвой копепод за летне-осенний период достигало 2,62 тыс. т. (*N. plumchrus s. l.* – 1,6 тыс. т, *M. okhotensis* - 0,9 тыс. т, *M. pacifica* - 0,13 тыс. т).

Лососи. Тихоокеанские лососи вследствие своей относительно невысокой биомассы и временного пребывания в Охотском море заметной роли в суммарном потреблении копепод не играли. Веслоногие ракообразные (*N. plumchrus s. l.*, *M. okhotensis* и *M. pacifica*) присутствовали в рационе лососей (горбуша, кета, нерка, чавыча, сима) в значительном количестве только в начальный морской период жизни, когда они питались, как типичные планктофаги. *N. plumchrus s. l.* доминировал в питании молоди кеты (3,8-28,3 %) и горбуши (17,4-41,8 %), у рыб средних и крупных размеров доля копепод не превышала 5 % от общей биомассы пищевого комка. Количество *M. okhotensis* и *M. pacifica* в желудках лососей незначительно около 0,1 %. Аналогичную картину в питании рыб этого рода отмечали (Андриевская, 1968, 1975; Волков, 1994, 1996; Старовойтов, 2002; Радченко и др., 1991).

Общее потребление лососями веслоногих рачков в Охотском море в летне-осенний период составило 1,97 тыс. т. (*N. plumchrus s. l.* - 1,25 тыс. т, *M. pacifica* – 0,716 тыс. т, *M. okhotensis* – 0,013 тыс.т).

Кроме перечисленных видов рыб копеподы (*N. plumchrus s. l.*, *M. okhotensis* и *M. pacifica*) имели существенное значение в питании некоторых видов субтропического комплекса (сардина, сайра, анчоус, скумбрия и др.) и придонных (терпуги, батилляг, лептоклин, камбалы и др.).

На основании всего вышесказанного делается вывод, что интенсивность потребления веслоногих рачков рыбами в Охотском море зависела от сезона,

размеров рыб и копепод, а также от их концентрации в окружающей среде. Особенно велика роль рассматриваемых видов в питании рыб на раннем этапе онтогенеза в момент перехода на экзогенное питание, когда формируются основные запасы рыб и определяется динамика их численности. Так *N. plumchrus s. l.* преобладал в пище рыб в летне-осенний период, когда рачки достигали своих максимальных размеров и жирности. *M. okhotensis* доминировал в пищевом комке рыб в весенне-летний сезон, когда нерестился и находился в верхнем 200 м слое воды, а *M. pacifica* особой роли в питании - не играл.

Общее потребление копепод (*N. plumchrus s. l.*, *M. okhotensis* и *M. pacifica*) основными промысловыми видами рыб в летне-осенний период в Охотском море составило 212,6 тыс. т. (*M. okhotensis* - 129,7; *N. plumchrus s. l.* - 75,6; *M. pacifica* - 7,3). Уровень потребления рассматриваемых видов веслоногих ракообразных существенно ниже продукции создаваемой ими в период исследований.

Трофические связи основных промысловых видов рыб представлены на рис. 3.

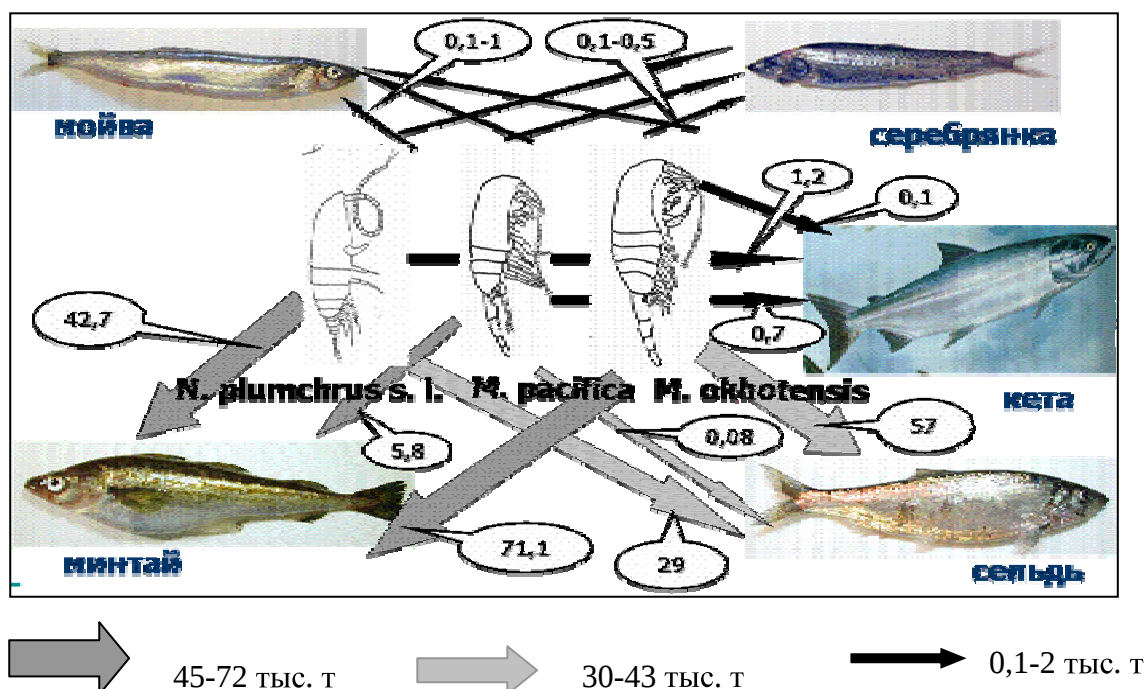


Рис. 3. Схема и объемы использования рассматриваемых видов копепод в эпипелагиали Охотского моря в летне-осенний период (тыс. т)

Так как минтай обладал наиболее высокой биомассой в Охотском море, то на его долю приходилось более половины потребления копепод 54,8 %, далее в

порядке убывания следовали сельдь 40,92 %, серебрянка 2,3 %, мойва 1,04 % и лососи 0,94 %.

ВЫВОДЫ

1. В планктоне Охотского моря *Metridia okhotensis*, *M. pacifica*, *Neocalanus plumchrus* и *N. flemingeri* встречаются круглогодично.

2. Основными дифференцирующими признаками между *M. okhotensis* и *M. pacifica* дополнительно являются: строение первого членика эндоподита второй пары плавательных ног, мандибулы и максиллипеды. А между *N. plumchrus* и *N. flemingeri* длина первой антенны и пропорции тела.

3. Максимальные биомассы *M. okhotensis* наблюдаются над шельфом в северной части моря и южной глубоководной котловиной весной, летом и осенью. Максимальные скопления *M. pacifica* приурочены к водам у побережья Западной Камчатки и около Курильских островов весной, летом и осенью. Зимой биомасса обоих видов незначительна.

4. *M. okhotensis* и *M. pacifica* в Охотском море имеют годичный жизненный цикл. Размножение *M. okhotensis* происходит в верхнем 200-м слое воды и продолжается с мая до августа, а у *M. pacifica* – в верхнем 100 м слое – с июня до начала сентября. Максимальная интенсивность нереста у обоих видов отмечается в июле. Размножение обоих видов начинается на юге и постепенно смещается на север по мере освобождения моря от ледового покрова и прогрева вод. Зимующий фонд представлен CIV-CV копепоидными стадиями.

5. Максимальные значения биомассы *N. plumchrus* регистрируются весной у побережья Западной Камчатки, летом - в центральной глубоководной части моря, осенью - в Прикурильском, Ионо-кашеваровском и центральном глубоководном районе. Зимой биомасса его невысока, а распределение достаточно равномерно. Максимальные концентрации *N. flemingeri* в течение года приурочены к зонам влияния тихоокеанских вод у Западного побережья Камчатки, в районах центральной котловины и Курильских островов.

6. Нерест у обоих видов длится 2-3 месяца. У *N. plumchrus* он начинается ранней весной в конце февраля начале марта на глубине более 500 м и продолжается до конца мая с максимальной интенсивностью в марте-апреле.

Размножение *N. flemingeri* отмечено с декабря с максимальной интенсивностью в январе. Зимуют виды на CV копепоидитной стадии, находясь в состоянии диапаузы, на глубине более 500 м.

7. Вертикальные миграции (суточные и сезонные) характерны для каждого из изученных видов. *M. okhotensis* и *M. pacifica* в Охотском море совершают активные суточные вертикальные миграции большой амплитуды (до 500 м), начиная с CIV копепоидитной стадии. В целом вертикальное распределение метридий в Охотском море имеет одномодальный характер летом и бимодальный осенью. Для *N. plumchrus* и *N. flemingeri* характерны сезонные миграции большой амплитуды и незначительная амплитуда суточных вертикальных миграций (200 м). Максимальная интенсивность миграций отмечается осенью перед опусканием видов на глубину для зимовки. Активные вертикальные перемещения свойственны в основном CIV-CV копепоидитным стадиям. Вертикальное распределение этих видов по глубине летом одномодальное, а осенью бимодальное. Во время суточной и сезонной вертикальной миграции все рачки свободно преодолевают холодный промежуточный слой воды.

8. Виды *N. plumchrus* и *M. okhotensis* являются наиболее продуктивными в Охотском море, их удельная суточная продукция составляет $0,151 \text{ сут.}^{-1}$. Далее по мере убывания следуют *M. pacifica* $0,039 \text{ сут.}^{-1}$ и *N. flemingeri* $0,032 \text{ сут.}^{-1}$. Повышенной продуктивностью всех рассматриваемых видов отличаются районы Впадины ТИНРО, Ионо-кашеваровский, Прикурильский, центральной и южной котловин, а для *M. okhotensis* дополнительно зал. Шелихова и воды у юго-западного побережья Камчатки. Общая продукция всех видов за летне-осенний сезон составляет около 96 млн. т (*N. plumchrus* 40 млн. т, *M. okhotensis* 38 млн. т, *M. pacifica* 12 млн. т, *N. flemingeri* 6 млн. т).

9. Изученные виды копепод входят в состав пищи основных промысловых рыб в Охотском море. Суммарное потребление их в летне-осенний сезон составляет около 212 тыс. т (*M. okhotensis* 126 тыс. т, *N. plumchrus* s. l. 79 тыс. т, *M. pacifica* 7 тыс. т), что существенно ниже продукции создаваемой ими за этот период.

Список работ опубликованных по теме диссертации.

1. Шебанова М. А. Распределение веслоногих ракообразных *Metridia okhotensis* и *M. pacifica* (Copepoda: Calanoida) в Охотском море летом 1988-1989 гг.// рукопись деп ВИНТИ. № 526-В 92.Владивосток, 1992. 42 с.
2. Шебанова М. А. Распределение копеподы *M. pacifica* в зимний период в эпипелагиали Охотского моря // Биол. моря. 1994. Т. 20. N. 6. С. 426-430.
3. Shebanova M.A. Vertical distribution of the copepods *Metridia okhotensis* and *M. pacifica* in the south of the Okhotsk Sea in summer 1989, 1994 // North. Pacific. Marine Science Organization (PICES) Fourth Annual Meeting, October, 16-22, 1995, Qingdao, Peoples Republic of China. P.60.
4. Шебанова М. А. Вертикальное распределение метридий (Copepoda: Calanoida) в южной части Охотского моря в летний и осенний периоды // Изв. ТИНРО. 1996. Т. 119. С. 282-288.
5. Шебанова М. А. Распределение и возрастной состав *Metridia okhotensis* и *M. pacifica* (Copepoda: Calanoida) в эпипелагиали Охотского моря // Изв. ТИНРО. 1997 а. Т. 122. С. 361-373.
6. Шебанова М. А. Закономерности сезонного распределения *Neocalanus plumchrus*, *Neocalanus cristatus*, *Eucalanus bungii* (Copepoda:Calanoida) в эпипелагиали Охотского моря// Изв. ТИНРО. 1997 б. Т. 122. С. 342-360.
7. Shebanova M.A. Vertical distribution of copepods *Neocalanus cristatus*, *Neocalanus plumchrus/flemingeri* and *Eucalanus bungii* in the South part of the Okhotsk Sea in summer 1989, 1994 // North. Pacific Marine Science Organization (PICES) Ten Annual Meeting, October. 5-13. 2001. Victoria B.C. Canada. P. 176.
8. Shebanova M. A. Distribution of *Neocalanus flemingeri* in the Okhotsk Sea in summer 1988 // North. Pacific Marine Science Organization (PICES) Eleventh Annual Meeting, Qingdao, October 18-26, 2002. - P. 198.
9. Shebanova M. A. Distribution and age structure of *Metridia pacifica* Brodsky in the Okhotsk Sea during year // North. Pacific Marine Science Organization (PICES) Twelfth Annual Meeting, Seoul. October 9-18, 2003. - P. 82.
10. Shebanova M. A. Distribution and age structure of *Metridia okhotensis* Brodsky in the Okhotsk Sea during year // North. Pacific Marine Science Organization (PICES), Sidney, 2004. - P. 195.
11. Шебанова М. А. Распределение и возрастной состав *Neocalanus plumchrus* и *N. flemingeri* в весенне-летний период в Охотском море // Изв. ТИНРО. - 2003. - Т. 135. - С. 178-189.

Шебанова Марина Анатольевна

Автореферат диссертации

БИОЛОГИЯ НЕКОТОРЫХ МАССОВЫХ ВИДОВ КОПЕПОД (COPEPODA:
CALANOIDA) В ЭПИПЕЛАГИАЛИ ОХОТСКОГО МОРЯ

