

УДК 591.524.12:595.3(265.53+265.51)

М.А. Шебанова, В.И. Чучукало, К.М. Горбатенко*

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

ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ, СОМАТИЧЕСКАЯ ПРОДУКЦИЯ ГИПЕРИИД В ОХОТСКОМ И БЕРИНГОВОМ МОРЯХ

По материалам комплексных съемок ТИНРО-центра в Охотском и западной части Берингова морей с 1984 по 2011 г. описаны особенности биологии и рассчитана продукция *Themisto pacifica*, *T. libellula* и *Primno macropa*. Жизненные циклы рассматриваемых видов довольно схожи. Максимальная продолжительность жизни *T. pacifica* и *T. libellula* два года, *P. macropa* — три года. Наибольший прирост у *T. pacifica* и *P. macropa* свойствен особям первого года жизни длиной 7–10 мм, на втором году жизни максимальное увеличение массы отмечено у рачков 10–12 мм. У *T. libellula* на первом году жизни максимальный прирост тела присущ рачкам длиной 10–15 мм, а на втором году жизни — особям 20–30 мм. Нерестятся гиперииды два раза в жизни — на первом и на втором годах. Сроки размножения примерно совпадают. Нерест длится с мая по октябрь с максимальной интенсивностью в июле. В летне-осенний период продукция гипериид на единицу площади в Охотском и западной части Берингова морей самая высокая. Средняя удельная суточная продукция у исследуемых видов составляет: в Охотском море у *T. pacifica* — 0,0410, *T. libellula* — 0,0273, *P. macropa* — 0,0101; в Беринговом море у *T. pacifica* — 0,0492, *T. libellula* — 0,0361 и *P. macropa* — 0,0094. Все рассматриваемые виды гипериид за год продуцируют в Охотском море 30,235 млн т органического вещества, в западной части Берингова моря — 21,370 млн т.

Ключевые слова: гиперииды, жизненный цикл, удельная суточная продукция, суммарная продукция, Охотское море, западная часть Берингова моря.

Shebanova M.A., Chuchukalo V.I., Gorbatenko K.M. Life cycles and somatic production of hyperiid in the Okhotsk and Bering Seas // Izv. TINRO. — 2014. — Vol. 176. — P. 155–176.

Hyperiid species *Themisto pacifica*, *T. libellula*, and *Primno macropa* are widespread in the Far-Eastern Seas. They are an important element of trophic web in pelagic communities of these seas. Their food spectra are very broad and include copepods, euphausiids, arrowworms, and fish larvae. On the other hand, the hyperiid play an important role in the diet of large-sized marine organisms as walleye pollock *Theragra chalcogramma*, mackerels *Scomber japonicus*, *Pleurogrammus monopterygius*, and *Pleurogrammus azonus*, and japanese squid *Todarodes pacificus*. Life cycles and production of these hyperiid species are described on the base of samples collected in complex surveys conducted by Pacific Fish. Res. Center (TINRO) in the Okhotsk Sea and the western Bering Sea in 1984–2011. All three species have similar life

* Шебанова Марина Анатольевна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, e-mail: shebanova@tinro.ru; Чучукало Валерий Иванович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: napazakov@tinro.ru; Горбатенко Константин Михайлович, кандидат биологических наук, заведующий сектором, e-mail: gorbatenko@tinro.ru.

Shebanova Marina A., Ph.D., senior researcher, e-mail: shebanova@tinro.ru; Chuchukalo Valery I., D.Sc., leading researcher, e-mail: napazakov@tinro.ru; Gorbatenko Konstantin M., Ph.D., head of section, e-mail: gorbatenko@tinro.ru.

history though the maximal life span is 2 years for *T. pacifica* and *T. libellula* but 3 years for *Primno macropa*. They spawn twice in their life in the period from May to October with the peak in July. Their weight increments also increase twice, usually when their size is 7–10 and 10–12 mm for *T. pacifica* and *P. macropa* and 10–15 and 20–30 mm for *T. libellula*. The average specific daily production of hyperiids in the Okhotsk Sea is estimated as 0.0410 for *T. pacifica*, 0.0273 for *T. libellula*, and 0.0101 for *P. macropa*; but in the western Bering Sea — as 0.0492 for *T. pacifica*, 0.0361 for *T. libellula*, and 0.0094 for *P. macropa*. The most favorable feeding grounds for hyperiids are located at Kuril Islands, at West Kamchatka, and in the Anadyr Bay. Their summary annual production is estimated as 30.235 mln t in the Okhotsk Sea and 21.370 mln t in the western Bering Sea.

Key words: hyperiid, lifecycle, daily specific production, annual production, Okhotsk Sea, western Bering Sea.

Введение

В эпипелагиали Охотского и Берингова морей и в северо-западной части Тихого океана массовыми видами гиперIID являются *Themisto pacifica*, *T. libellula*, *Primno macropa* (Виноградов и др., 1982; Волков, 1996а; Чучукало и др., 1999; Шунтов, 2001). В планктонных сообществах Охотского и Берингова морей на их долю приходится от 3 до 10 % всей биомассы зоопланктона (Волков, 1996а; Горбатенко, 1997).

ГиперIIDы вовлечены в основные пищевые цепи планктона и нектона. В пище гиперIID встречаются копеподы, эвфаузииды, сагитты, личинки декапод и рыб (Чебанов, 1965; White, Bone, 1972; Yamashita et al., 1985; Свешников, Виноградов, 1987; Виноградов, 1988а, б; Раймонт, 1988; Ikeda et al., 1992).

T. pacifica, *T. libellula*, *P. macropa* — важнейшие кормовые объекты многих пелагических и мезопелагических рыб: всех видов тихоокеанских лососей, минтая, сельди, мойвы, песчанки, молоди северного и южного одноперого терпуга, длинного круглопера, мраморного липариса, морского леща, серебрянки, японской скумбрии, тихоокеанского, командорского и других видов кальмаров (Чучукало, 2006).

Основная цель настоящей статьи — описание особенностей биологии и оценка продукционных характеристик гиперIID в Охотском и Беринговом морях на основе анализа многолетних данных, собранных в экспедициях ТИНРО-центра.

Материалы и методы

Работа основана на материалах комплексных пелагических макросъемок ТИНРО-центра в Охотском и западной части Берингова морей в период с 1984 по 2011 г. Облов планктона производился сетью Джели в слое 200–0 м. Пробы обрабатывали по традиционно принятым в ТИНРО-центре методикам (Волков, 1996б, 2008). Каждую пробу разделяли на три размерные фракции: мелкая — 0,8–1,2 мм, средняя — 1,2–3,2, крупная — более 3,2 мм. Все данные приведены к ночному времени, для этого выделялись однородные районы и рассчитывались отдельно для дня и ночи осредненные биомассы гиперIID, затем определялось соотношение их дневных и ночных биомасс. Впоследствии значения биомасс на дневных станциях умножали на полученные коэффициенты, в зависимости от размера рачков применялись поправки на недолов сетей: до 5 мм — 1,5, 5–10 мм — 3, более 10 мм — 5. Всего к анализу привлечены материалы, полученные на 5000 станций. Осреднение всей информации проводилось по выделенным на основании гидрологических и геоморфологических характеристик стандартным статистическим районам (Шунтов, 2001; Волвенко, 2003) (рис. 1, 2).

Для расчета соматической продукции гиперIID были использованы осредненные данные по размерному и возрастному составу, биомассе и плотности концентраций видов в отдельные месяцы разных лет. Вычисления соматической продукции гиперIID выполнялись по уравнению Бойсен-Иенсена (Boysen-Jensen, 1919) $Pt = B_2 - B_1 + B_e$, где B_1 и B_2 — биомасса вида в начале и в конце периода наблюдения; B_e — убыль за счет выедания, естественной смертности и прижизненных потерь вещества. B_e вычисляли по формуле:

Рис. 1. Карта-схема районов осреднения данных в Охотском море: 1 — зал. Шелихова, 2 — ямско-тауйский, 3 — охотско-лисянский, 4 — аяно-шантарский, 5 — ионо-кашеваровский, 6 — впадина ТИНРО, 7 — северо-западнокамчатский, 8 — юго-западнокамчатский, 9 — центральная котловина, 10 — восточносахалинский шельф, 11 — заливы Терпениа и Анива, 12 — южная котловина, 13 — прикурильский

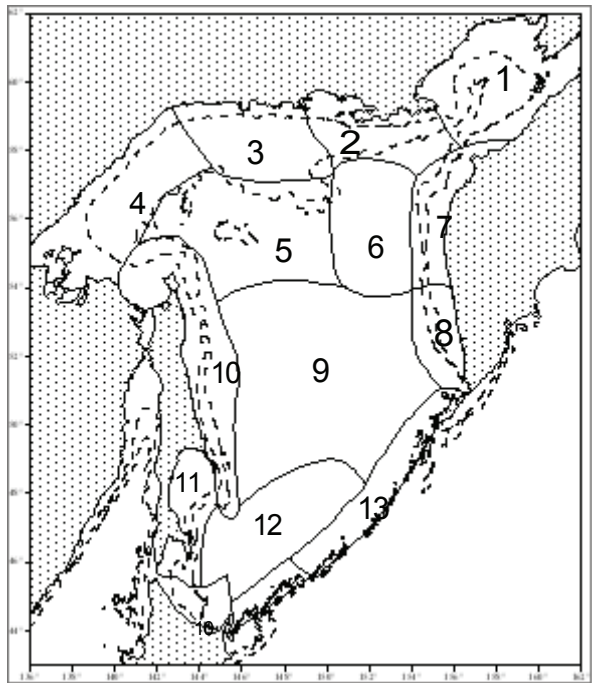


Fig. 1. Scheme of biostatistic areas in the Okhotsk Sea: 1 — Shelikhov Bay, 2 — Yamsko-Tauisky, 3 — Okhotsko-Lisyansky, 4 — Ayano-Shantarsky, 5 — Iono-Kashevarovsky, 6 — TINRO Trench, 7 — North-West Kamchatka, 8 — South-West Kamchatka, 9 — Central Basin, 10 — shelf of eastern Sakhalin, 11 — Terpeniya and Aniva Bays, 12 — Southern Basin, 13 — Prikurilsky

Рис. 2. Карта-схема районов осреднения данных в западной части Берингова моря: 1 — Берингов пролив, 2 — северо-западная часть Анадырского залива, 3 — юго-восточная часть Анадырского залива, 4 — восточная часть Анадырского залива, 5 — наваринский, 6 — корякский шельф, 7 — корякский свал глубин, 8 — западная часть Алеутской котловины, 9 — олюторский свал глубин, 10 — шельф Карагинского и Олюторского заливов, 11 — карагинский свал глубин, 12 — Командорская котловина, 13 — центральный бассейн

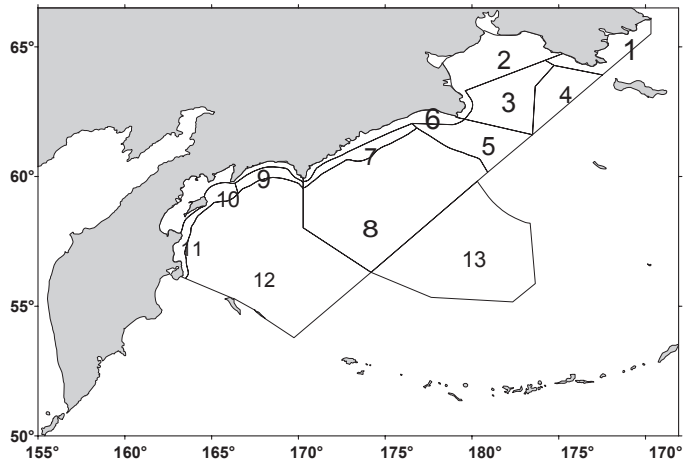


Fig. 2. Scheme of biostatistic areas in the western Bering Sea: 1 — Bering Strait, 2 — northwestern Anadyr Bay, 3 — southeastern Anadyr Bay, 4 — eastern Anadyr Bay, 5 — Navarinsky, 6 — Koryak shelf, 7 — Koryak slope, 8 — western Aleutian Basin, 9 — Olutorsky slope, 10 — shelf of Karaginsky and Olutorsky Bays, 11 — Karaginsky slope, 12 — Commander Basin, 13 — central Aleutian Basin

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

где N_1 и N_2 — соответственно начальная и конечная численности за определенный период. Все расчеты приводятся для слоя 200–0 м.

Результаты и их обсуждение

Themisto pacifica обитает в северной части Тихого океана, Охотском и Беринговом морях (Виноградов и др., 1982; Горбатенко, 2009). В Охотском море вид в значительных количествах отмечен в северной части, у западной Камчатки и в прикурильских водах (Чучукало и др., 1999). Высока численность его и у тихоокеанского побережья Хоккайдо и Хонсю (Yamada et al., 2004; Yamada, Ikeda, 2004).

Размер половозрелых самок *T. pacifica*, по данным М.Е. Виноградова с соавторами (1982), изменяется в пределах 4,5–8,5 мм. В Охотском море встречаются половозрелые самки 12 мм (Волков, Ефимкин, 2002). Количество яиц в выводковой камере варьирует от 20 до 60 экз. (Bowman, 1960).

Молодь размерами до 3–4 мм постоянно обитает в поверхностном 20-метровом слое воды (Чебанов, 1965; Журавлев, Нейман, 1976). По достижении длины тела свыше 5 мм она совершает продолжительные суточные вертикальные миграции, достигая глубины 400–500 м в дневное время (Ikeda et al., 1992; Чучукало и др., 1999).

В открытых водах северо-восточной части Тихого океана максимальная численность *T. pacifica* отмечается с мая по август, а обилие молоди — с мая по декабрь (Yamada et al., 2004). По данным Шедера (Sheader, 1981), в водах юго-восточной части зал. Аляска в течение года сменяется 4–5 генераций.

В Охотском море, судя по круглогодичной встречаемости в планктоне младших личинок размером 1–3 мм (табл. 1), размножение в течение года идет не прерываясь, но по обилию личинок четко выделяются наиболее мощная весенняя (апрель–май) и также хорошо выраженная летне-осенняя (июль–октябрь) генерации. Спаривание рачков и вынашивание зародышей и личинок самками в водах у западной Камчатки начинается в марте, а максимального развития достигает в апреле (Горбатенко, 2009).

Таблица 1
Размерный состав *T. pacifica* в слое 200–0 м в Охотском море по среднесезонным данным, % от общей численности

Table 1

Mean size composition of *T. pacifica* from the layer 200–0 m in the Okhotsk Sea, % of total number

Месяц	Длина особей, мм				Кол-во промеров	Численность, экз./м ³
	1–3	3–5	5–10	> 10		
I	2,4	28,8	54,9	13,9	1319	32,9
II	15,3	44,9	39,8	+	429	21,4
III	12,7	40,4	44,4	2,5	252	6,3
IV	21,9	28,5	43,9	5,7	182	4,5
V	10,1	15,9	53,6	20,4	69	3,4
VI	43,9	52,7	2,2	1,2	91	4,5
VII	22,5	31,2	37,2	9,1	2687	22,0
VIII	20,1	39,9	33,5	6,5	3045	16,9
IX	10,7	37,9	48,3	3,1	269	13,4
X	15,6	37,2	45,1	2,1	945	23,6
XI	3,6	30,6	49,1	16,7	555	13,8
XII	6,7	33,4	48,2	11,7	1652	27,5
Всего промеров	1751	4009	4777	958	11495	

Примечание. + — единично отмечено.

Продолжительность жизни вида около двух лет (Пискунова, 1982; Афанасьев, 1985; Чучукало и др., 1999).

У осенней генерации зимой рост замедляется. Особи, достигшие в августе-октябре 8–9 мм, к апрелю-маю следующего года вырастают до 10–13 мм и участвуют в весенне-летнем размножении. Особи весенне-летней генерации, имеющие в октябрь-ноябре длину тела 9–10 мм, участвуют в летне-осеннем размножении и достигают к июню-августу следующего года размеров 11–13 мм. После размножения большая их часть погибает (Чучукало и др., 1999).

Исходя из максимальной продолжительности жизни в два года и особенностей размерного состава, возраст особей, появившихся в результате размножения весенне-летней генерации предыдущего года и достигших к ноябрю-декабрю следующего года длины 11–13 мм, составляет полтора года. Таким образом, можно сделать вывод, что большая часть популяции *T. pacifica* имеет продолжительность жизни около полутора лет. В возрасте одного года самки весенне-летней генерации в Охотском море дости-

гают размера 9–10 мм в апреле-мае. Годовалые самцы весенне-летней генерации к этому сроку вырастают до 6–8 мм. Самки летне-осенней генерации достигают длины 9–10 мм в ноябре-декабре, а самцы этой генерации к концу года вырастают до 6–8 мм.

Мелкие особи длиной 1–3 мм, встречающиеся в зимнее время, скорее всего, являются результатом позднеосеннего, а возможно и зимнего, размножения, которое отмечено для рода *Themisto* в южной части Японского моря (Ikeda et al., 1992).

В течение года биомасса *T. pacifica* в эпипелагиали Охотского моря не превышает 100 мг/м³. Сезонная динамика биомассы представлена на рис. 3. Зимой значения ее изменяются в пределах 2,5–24,3 мг/м³. Максимальные концентрации приурочены к водам западнокамчатского (23,7 мг/м³) и ямско-тауйского (24,3 мг/м³) районов, а минимальные — к водам центральной котловины (2,5 мг/м³).

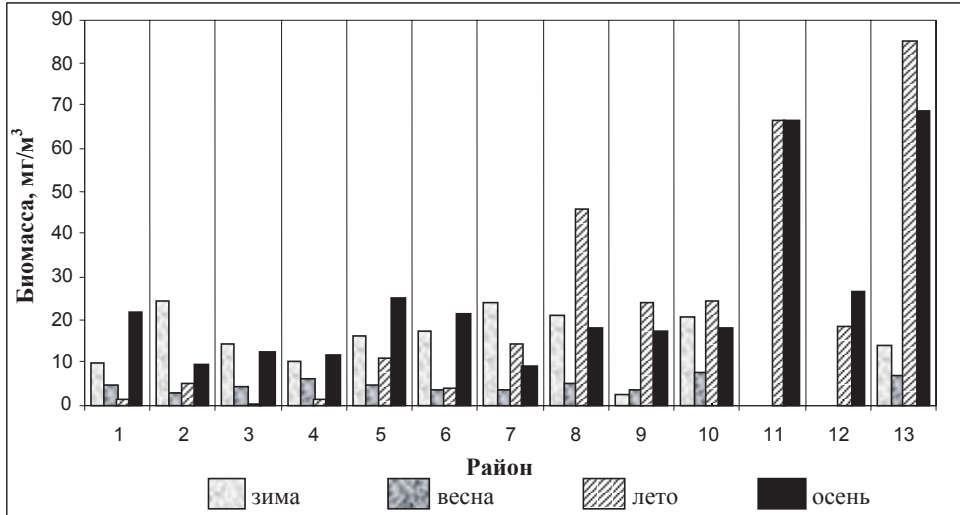


Рис. 3. Сезонная динамика биомассы *T. pacifica* в биостатистических районах Охотского моря (по среднемноголетним данным)

Fig. 3. Mean seasonal dynamics of *T. pacifica* biomass (mg/m³) in the Okhotsk Sea, by biostatistical areas

Весной наблюдается снижение биомассы в 2 раза, значения ее в этот период не превышают 10 мг/м³. Максимальные концентрации наблюдаются в шельфовых водах Сахалина (7,9 мг/м³), а минимальные — в водах ямско-тауйского района (2,6 мг/м³). Снижение биомассы в этот период обусловлено частично выеданием, частично вымиранием отнерестовавших особей предельного возраста.

В летний период с прогревом вод биомасса *T. pacifica* вновь возрастает, достигая максимума в водах прикурильского района (84,9 мг/м³). Высокие биомассы *T. pacifica* в этом районе, видимо, связаны и с приносом в этот район части особей из Тихого океана через Курильские проливы.

Осенью биомасса *T. pacifica* остается на уровне оценок для лета — 9–69 мг/м³. Как и летом, основные концентрации вида тяготеют к прикурильским водам и заливам Терпения и Анива — соответственно 69 и 66 мг/м³.

В настоящее время продукционные характеристики *T. pacifica* в дальневосточных морях практически не изучены. Обобщение всей имеющейся информации позволяет рассчитать приблизительную соматическую продукцию этого вида в Охотском море.

Средняя продукция *T. pacifica* на единицу площади в Охотском море в течение года находится примерно на следующем уровне: зимой — 3,39 г/м², летом — 5,16, осенью — 5,71, только весной значения ее уменьшаются до 0,95 г/м². Наиболее продуктивные районы для *T. pacifica* в Охотском море зимой — воды у юго-западного побережья Камчатки (5,83 г/м²), летом — юго-западного побережья Камчатки (13,73 г/м²) и прикурильского района (10,96 г/м²), а осенью — заливов Терпения и Анива (26,80 г/м²). Весной продукция этого вида во всех районах невелика (табл. 2).

Продукция *T. pacifica* в эпипелагиали Охотского моря по сезонам
 Mean production of *T. pacifica* in the epipelagic layer of the Okhotsk Sea in winter, spring, summer, and autumn

Показатель	Район												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Продукция, г/м ² , зима	1,668	3,564	3,256	2,490	3,990	2,613	5,830	3,630	—	5,084	—	—	1,790
Продукция за зимний период, млн т	0,204	0,231	0,272	0,298	0,638	0,258	0,315	0,163	—	0,667	—	—	0,176
Удельная суточная продукция за зимний период	0,031	0,023	0,040	0,048	0,045	0,021	0,067	0,023	—	0,076	—	—	0,019
Продукция, г/м ² , весна	1,280	0,557	0,833	1,307	0,847	0,690	0,724	1,193	0,799	1,396	—	—	0,836
Продукция за весенний период, млн т	0,156	0,036	0,069	0,156	0,135	0,068	0,039	0,053	0,281	0,183	—	—	0,082
Удельная суточная продукция за весенний период	0,067	0,047	0,043	0,048	0,036	0,039	0,044	0,062	0,052	0,033	—	—	0,015
Продукция, г/м ² , лето	—	—	1,197	—	2,242	1,026	4,990	13,732	4,056	4,864	7,326	1,210	10,964
Продукция за летний период, млн т	—	—	0,100	—	0,358	0,101	0,269	0,620	1,430	0,638	0,408	0,161	1,080
Удельная суточная продукция за летний период	—	—	0,037	—	0,043	0,046	0,015	0,099	0,033	0,056	0,017	0,014	0,022
Продукция, г/м ² , осень	4,190	1,770	2,370	1,190	4,593	4,305	1,770	3,397	3,513	4,198	26,801	5,125	11,087
Продукция за осенний период, млн т	0,513	0,115	0,198	0,142	0,734	0,426	0,095	0,156	1,230	0,551	1,490	0,682	1,090
Удельная суточная продукция за осенний период	0,032	0,053	0,044	0,013	0,036	0,048	0,046	0,048	0,045	0,060	0,082	0,036	0,027

Примечание. Здесь и далее прочерк — нет данных.

Средняя сезонная удельная суточная продукция зимой составляет 0,0393, весной — 0,0441, летом — 0,0381 и осенью — 0,043 (небольшие различия связаны с разным темпом роста весенней и летне-осенней генераций).

Динамика сезонного Р/В-коэффициента представлена на рис. 4. Среднесезонный Р/В-коэффициент *T. pacifica* в течение года примерно одинаков и варьирует в небольших пределах, от 3,43 летом до 3,96 весной, а годовой составляет 14,67.

Полученные нами данные для *T. pacifica* близки к продукционным характеристикам близкого вида *T. japonica* из западной субарктической части Тихого океана, где его годовой Р/В-коэффициент определен в 12,79, а удельная суточная продукция варьирует в пределах 0,02–0,06 (Yamada, Ikeda, 2006). В водах зал. Тояма среднегодовой Р/В-коэффициент *T. japonica* составил 5,71 (Ikeda, Shiga, 1999).

Всего в среднем за год в Охотском море *T. pacifica* продуцирует 17,063 млн т органического вещества (зима — 3,220, весна — 1,258, лето — 5,165, осень — 7,420).

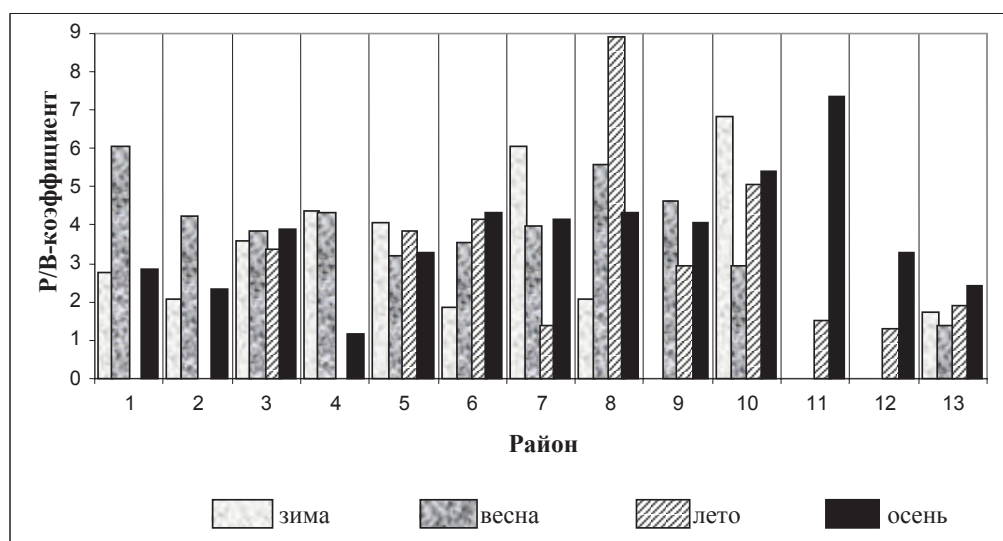


Рис. 4. Динамика сезонного P/B-коэффициента *T. pacifica* по районам Охотского моря в течение года

Fig. 4. Seasonal change of P/B-ratio for *T. pacifica* in the Okhotsk Sea, by biostatistic areas

В западной части Берингова моря максимальное количество молоди *T. pacifica* отмечается в мае-июне, меньший пик численности наблюдается с октября по декабрь (табл. 3). В наших сборах отсутствуют данные за февраль и март. Можно предположить, что молодь размером до 3 мм присутствует в планктоне круглогодично. Наиболее крупные самки достигают длины 13 мм, а самцы — 7–8 мм, мы полагаем, что по аналогии с охотоморской популяцией они имеют возраст 2 года. В минимальном количестве *T. pacifica* встречается в июле (летняя генерация), а также в ноябре (осенняя генерация). По нашим многочисленным измерениям, половозрелыми рачки становятся по достижении самками размера 5–7 мм, а самцами — 4–6 мм. Предположительный возраст этих особей около 1 года.

Таблица 3

Размерный состав *T. pacifica* в слое 200–0 м в западной части Берингова моря по среднемноголетним данным, % от общей численности

Table 3

Mean size composition of *T. pacifica* from the layer 200–0 m in the western Bering Sea, % of total number

Месяц	Длина особей, мм				Кол-во промеров	Численность, экз./м ³
	1–3	3–5	5–10	10–13		
IV	15,0	27,5	57,5	–	40	2,0
V	57,1	11,9	31,0	–	42	2,10
VI	41,1	37,2	21,7	–	927	11,50
VII	28,8	48,3	22,2	0,7	1642	20,50
VIII	9,02	51,03	39,95	–	1166	19,40
IX	34,9	46,3	18,8	–	4893	61,16
X	20,4	53,2	26,4	–	4726	53,40
XI	24,8	47,8	26,9	0,5	2302	28,70
XII	29,6	45,3	25,1	–	1135	28,30
I	5,9	68,3	25,8	–	1297	64,80
Всего промеров	4562	8785	4350	23	17720	

Биомасса *T. pacifica* в западной части Берингова моря невелика и не превышает 30 мг/м³. Сезонное ее распределение летом и осенью представлено на рис. 5. Весной данный вид встречается только в водах Командорской котловины (4,4 мг/м³). Летом он равномерно распределен по акватории западной части Берингова моря, его биомасса в

этот период изменяется от 3,4 до 9,7 мг/м³. Осенью отмечается незначительное увеличение биомассы *T. pacifica*. Максимальные скопления вида в этот период отмечены в водах над олюторским свалом глубин (27,8 мг/м³), минимальные — в водах Берингова пролива (0,6 мг/м³).

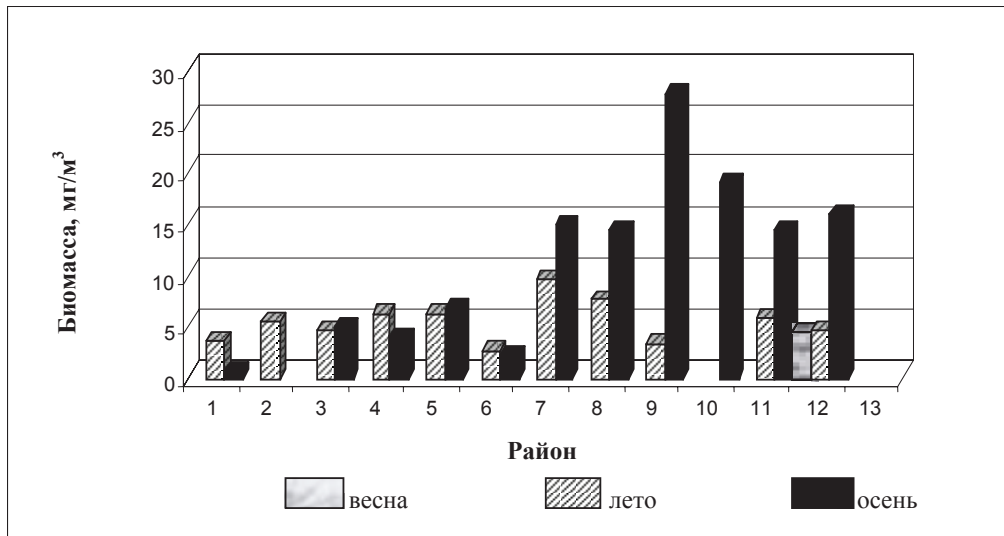


Рис. 5. Сезонная динамика биомассы *T. pacifica* в биостатистических районах западной части Берингова моря летом и осенью (по среднееголетним данным)

Fig. 5. Mean seasonal dynamics of *T. pacifica* biomass (mg/m³) in the western Bering Sea, by biostatistic areas (for summer-autumn only)

Все основные скопления *T. pacifica* в Беринговом море приурочены к районам над свалом глубин, где наблюдаются интенсивная динамика и проникновение тихоокеанских вод.

Сопоставив все имеющиеся данные по росту, динамике возрастного состава и количественному распределению *T. pacifica*, мы рассчитали осредненную величину продукции этого вида в западной части Берингова моря.

Весной в водах Командорской котловины продукция данного вида составляет 0,661 г/м², летом этот показатель возрастает до 0,911 г/м², а осенью достигает максимума — 3,402 г/м² (табл. 4). В летний период наиболее высокая продукция *T. pacifica* отмечена в водах наваринского района (2,199 г/м²), а осенью — в водах над свалом глубин Олюторского залива (6,306 г/м²), за счет концентрации особей благодаря Камчатскому течению.

Средняя сезонная удельная суточная продукция *T. pacifica* весной составляет 0,0350, летом — 0,0530, осенью — 0,0596.

Динамика сезонного Р/В-коэффициента представлена на рис. 6. Среднесезонный Р/В-коэффициент *T. pacifica* в течение года изменяется от 3,15 весной до 4,76 летом, достигая осенью своего максимального значения — 5,36, годовой составляет 13,27. Полученный нами годовой Р/В-коэффициент *T. pacifica* в западной части Берингова моря немного выше, чем в водах Ойясио (западная субарктическая часть Тихого океана). В этом районе его годовой Р/В-коэффициент составляет 9,89, а удельная суточная продукция варьирует в пределах от 0,02 до 0,06 (Yamada, Ikeda, 2006).

Всего за год *T. pacifica* продуцирует 3,277 млн т органического вещества (весна — 0,164, лето — 0,913, осень — 2,200).

Themisto libellula — самый крупный из рассматриваемых в статье видов гиперид, половозрелые особи достигают длины 30 мм, а самки — даже 60 мм (Wing, 1976; Виноградов и др., 1982). Циркумполярный холодноводный вид. Населяет центральный, полярный бассейны, где встречается вплоть до района полюса, и краевые арктические моря. В Атлантике он обитает до зал. Св. Лаврентия и берегов Ньюфаундленда, побе-

режья Исландии и мыса Нордкап. В Тихом океане — в Охотском и Беринговом морях, у северных Курильских островов и у восточного побережья Камчатки. Вид в основном сосредоточен в верхнем 100-метровом слое, но отдельные особи, согласно М.Е. Виноградову с соавторами (1982) и Reaгу (1993), могут встречаться на глубине 500 и даже 1000 м.

По сборам ТИНРО-центра, в уловах планктонных сетей размер особей данного вида не превышает 27 мм, в то же время в желудках рыб встречаются самки *T. libellula* до 30 мм длиной (Волков, 2012).

Для *T. libellula* характерен значительный темп роста, хотя в отдельных районах он весьма различается. В водах у о. Шпицберген выметанная молодь *T. libellula* появляется в марте-апреле. Летний прирост составляет около 3,5 мм в месяц, а осенний снижается до 0,6 мм (Dalel et al., 2006). В норвежских водах прирост молоди *T. libellula* на первом году жизни с мая по октябрь составляет 12–15 мм (Noyon et al., 2009).

Имеющиеся в литературе данные по продолжительности жизни *T. libellula* в Белом и Баренцевом морях позволяют заключить, что этот вид живет не более 2,0–2,5 года (Кособокова, Перцова, 2005; Dalel et al., 2006). Данбар (Dunbar, 1957) предполагает, что жизненный цикл *T. libellula* в Гудзоновом заливе (Канадская Арктика) охватывает два года, размножение происходит осенью и зимой второго года жизни, а затем рачки погибают. Небольшая часть рачков может размножиться и в конце первого года жизни (Виноградов и др., 1982).

В Охотском море основные концентрации *T. libellula* приурочены к шельфовым водам зал. Шелихова и северо-восточной части моря (Чучукало и др., 1999). Нерест происходит в основном на мелководье в июне-августе.

Таблица 4

Продукция *T. pacifica* в эпипелагиали западной части Берингова моря в весенний, летний и осенний периоды

Table 4

Mean production of *T. pacifica* in the epipelagic layer of the western Bering Sea in spring, summer, and autumn

Показатель	Район												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Продукция, г/м ² , весна	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,661	–
Продукция за весенний период, млн т	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,164	–
Удельная суточная продукция за весенний период	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,035	–
Продукция, г/м ² , лето	0,573	1,150	1,162	1,280	2,199	0,709	1,940	1,420	0,694	–	1,330	0,911	–
Продукция за летний период, млн т	0,038	0,123	0,051	0,034	0,081	0,013	0,029	0,289	0,006	–	0,022	0,227	–
Удельная суточная продукция за летний период	0,022	0,0285	0,087	0,052	0,151	0,030	0,056	0,051	0,028	–	0,025	0,053	–
Продукция, г/м ² , осень	–	–	0,942	0,624	1,445	0,861	3,690	3,290	6,306	4,148	5,026	3,402	–
Продукция за осенний период, млн т	–	–	0,041	0,017	0,053	0,016	0,056	0,671	0,256	0,110	0,084	0,848	–
Удельная суточная продукция за осенний период	–	–	0,028	0,030	0,062	0,079	0,076	0,065	0,071	0,043	0,082	0,060	–

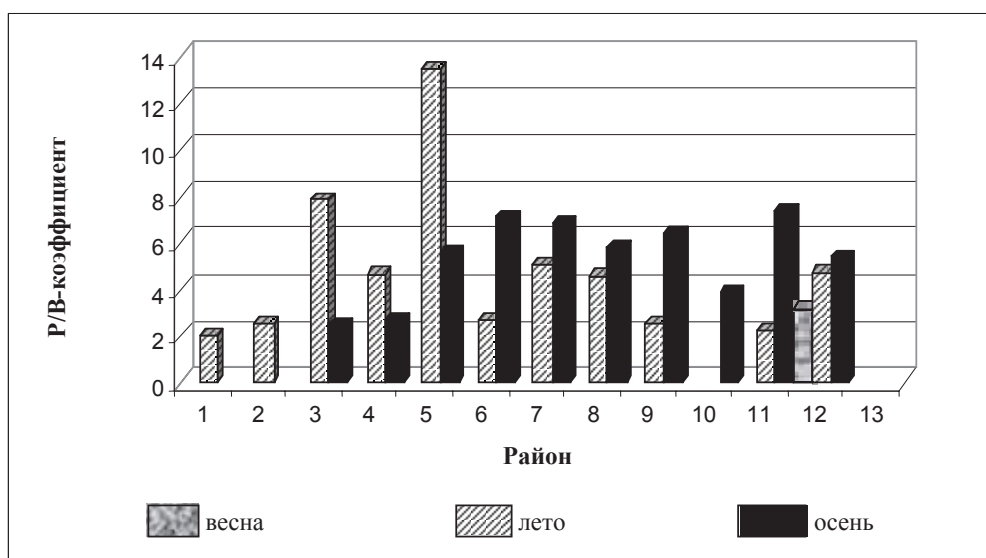


Рис. 6. Динамика сезонного P/B-коэффициента *T. pacifica* по районам в западной части Берингова моря в летний и осенний периоды

Fig. 6. Seasonal change of P/B-ratio for *T. pacifica* in the western Bering Sea, by biostatistic areas (for summer and autumn only)

Половая зрелость наступает при достижении размера 6–7 мм. Выметанная молодь имеет размеры 1,5–1,8 мм. Плодовитость самок в Охотском море составляет 60–250 яиц (Афанасьев, 1985).

В сборах ТИНРО-центра вид отмечается с конца марта — начала апреля (табл. 5).

Таблица 5
Размерный состав *T. libellula* в слое 200–0 м в Охотском море по среднеголетним данным, % от общей численности

Table 5
Mean size composition of *T. libellula* from the layer 200–0 m in the Okhotsk Sea, % of total number

Месяц	Длина особей, мм							Кол-во промеров	Численность, экз./м ³
	1–3	3–5	5–10	10–15	15–20	20–25	25–31		
III–IV	–	18,2	33,3	39,4	–	6,0	3,1	64	1,6
V	–	–	35,0	53,0	3,1	5,8	3,1	34	1,7
VI	0,8	49,0	44,0	6,2	–	–	–	159	8,0
VII	0,9	11,3	39,5	46,7	1,6	–	–	250	3,0
VIII	1,6	18,0	31,0	19,2	30,2	–	–	236	4,0
IX	–	1,7	23,0	61,0	13,2	1,1	–	113	5,0
X	–	3,6	21,4	71,4	3,6	–	–	28	1,4
XI	3,95	3,20	42,30	46,60	3,95	–	–	505	8,4
XII	3,1	19,8	30,9	18,5	26,9	0,8	–	312	5,2
Всего промеров	36	390	614	455	196	8	2	1701	

Судя по появлению молоди размером до 3 мм и особенностям размерного состава, можно предположить, что в Охотском море отмечаются две генерации *T. libellula*. Первая появляется в планктоне в июне-августе (Афанасьев, 1985), а вторая — в ноябре-декабре. Отметим, что в водах Канадской Арктики жизненный цикл продолжается два года, размножение происходит осенью и зимой второго года жизни, однако часть популяции может приступить к нересту в конце первого года жизни. За два года жизни рачки в этом районе достигают длины 60 мм (Dunbar, 1957). В зал. Аляска продолжительность жизненного цикла *T. libellula* составляет также два года. Предельный размер тела рачков также 60 мм. В год рачки дают одну генерацию (Wing, 1976).

В Охотском море, как уже указывалось выше, рачки этого вида значительно мельче и достигают размера 25–30 мм после полутора лет жизни, а максимальной длины тела 40 мм достигает незначительная часть популяции в возрасте двух лет. В возрасте одного года как летняя, так и зимняя генерации имеют размер 10–15 мм.

В течение года биомасса *T. libellula* в Охотском море не превышает 100 мг/м³. Ее сезонная динамика представлена на рис. 7. Зимой биомасса изменяется в пределах от 0,8 до 79,5 мг/м³. Максимальные скопления вида приурочены к водам зал. Шелихова (79,5 мг/м³), а минимальные — к водам восточного Сахалина (0,8 мг/м³). Весной наблюдается снижение биомассы в 2 раза, ее значения в этот период не превышают 40 мг/м³. Максимальные концентрации, как и зимой, регистрируются в водах зал. Шелихова (39,6 мг/м³), минимальные — в водах восточного Сахалина (8,6 мг/м³).

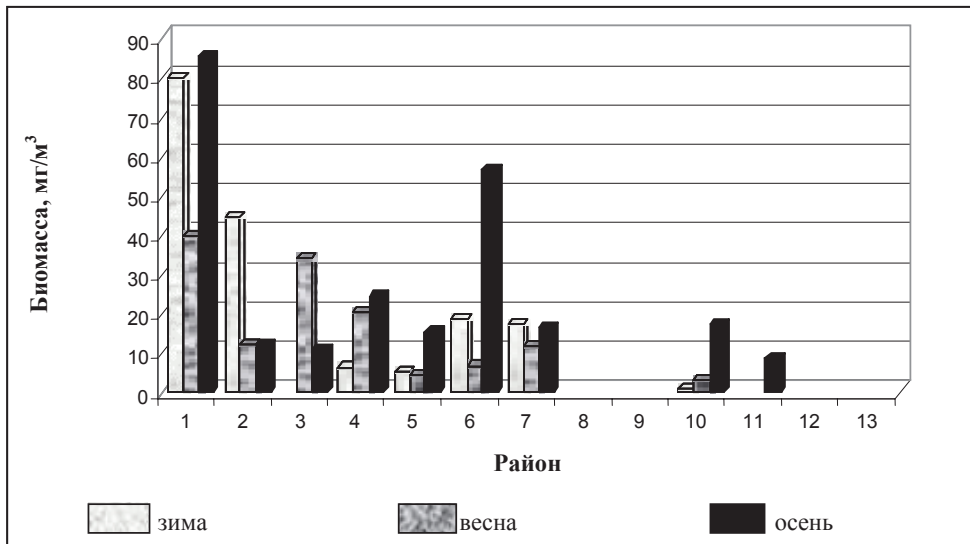


Рис. 7. Сезонная динамика биомассы *T. libellula* в биостатистических районах Охотского моря (по среднемноголетним данным)

Fig. 7. Mean seasonal dynamics of *T. libellula* biomass (mg/m³) in the Okhotsk Sea, by biostatistic areas

Осенью биомасса *T. libellula* увеличивается и достигает годового максимума. Основные скопления вида отмечаются в водах зал. Шелихова (85,7 мг/м³), минимальные — в заливах Терпения и Анива (8,5 мг/м³).

Повышенные значения биомассы *T. libellula* в зал. Шелихова и северной шельфовой зоне Охотского моря показывают центры размножения этого вида. Весеннее снижение биомассы обусловлено частично гибелью отнерестовавших особей, частично их смещением с холодными водами в более южные районы.

Средняя продукция на единицу площади *T. libellula* в Охотском море составила зимой 5,30 г/м², весной — 6,58 г/м², осенью — 6,57 г/м². Наиболее продуктивны для *T. libellula* в Охотском море зимой и весной воды зал. Шелихова — соответственно 9,72 и 20,59 г/м². Осенью к ним добавляются воды над впадиной ТИНРО — 19,5 г/м² (табл. 6).

Средняя удельная суточная продукция *T. libellula* в Охотском море зимой составляет 0,0118, весной увеличивается до 0,0450, а осенью снижается до 0,0253.

Динамика сезонного Р/В-коэффициента *T. libellula* представлена на рис. 8. Среднесезонный Р/В-коэффициент зимой составляет 1,05, весной увеличивается до 3,28, осенью снижается до 2,28, годовой достигает 6,61.

Высокие средняя удельная суточная продукция и Р/В-коэффициент *T. libellula* в весенний период связаны с большой численностью особей длиной 10–15 мм, имеющих значительный прирост массы тела.

Общая продукция *T. libellula* в Охотском море за 3 сезона оценивается в 11,18 млн т органического вещества (зимой — 1,66, весной — 4,70, осенью — 4,82).

Продукция *T. libellula* в эпипелагиали Охотского моря в зимний, весенний и осенний периоды

Mean production of *T. libellula* in the epipelagic layer of the Okhotsk Sea in winter, spring, and autumn

Показатель	Район												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Продукция, г/м ² , зима	9,720	4,140	-	-	-	2,04	-	-	-	-	-	-	-
Продукция за зимний период, млн т	1,190	0,269	-	-	-	0,201	-	-	-	-	-	-	-
Удельная суточная продукция за зимний период	0,013	0,010	-	-	-	0,012	-	-	-	-	-	-	-
Продукция, г/м ² , весна	20,590	1,410	16,146	2,170	0,874	2,199	2,410	-	-	-	-	-	-
Продукция за весенний период, млн т	2,520	0,090	1,350	0,260	1,390	0,217	0,130	-	-	-	-	-	-
Удельная суточная продукция за весенний период	0,1120	0,0130	0,0980	0,0117	0,0206	0,0359	0,0270	-	-	-	-	-	-
Продукция, г/м ² , осень	10,332	2,100	3,206	7,640	1,379	19,510	1,840	-	-	-	-	-	-
Продукция за осенний период, млн т	1,260	0,136	0,268	0,916	0,220	1,930	0,099	-	-	-	-	-	-
Удельная суточная продукция за осенний период	0,0130	0,0189	0,0330	0,0350	0,0101	0,0550	0,0126	-	-	-	-	-	-

В Беринговом море в зимнее и весеннее время исследования проводились в основном в открытых водах, поэтому *T. libellula* в пробах присутствовал в незначительных количествах. В западной части Берингова моря максимальный размер рачка в осенний период составил 32 мм (табл. 7).

Численность *T. libellula* в Беринговом море тесно связана с чередованием холодных и теплых периодов. В планктоне Берингова моря он появляется в больших количествах в периоды, соответствующие холодным годам, проникая из северных районов в более южные вместе с холодными водами (Волков, 2012).

Судя по размерному составу популяции *T. libellula* (табл. 7), можно предположить, что в Беринговом море этот вид представлен двумя генерациями: летней (июнь-сентябрь) и зимней (декабрь). Продолжительность жизненного цикла и темп роста *T. libellula* сходны с таковыми в Охотском море, а некоторые различия в соотношении размерных групп связаны с меньшей репрезентативностью материала в Беринговом море.

Биомасса *T. libellula* в западной части Берингова моря выше, чем в Охотском море, ее распределение в летний и осенний периоды представлено на рис. 9. Летом значения биомассы этого вида изменяются в пределах от 51,1 мг/м³ (район 8, воды западной части Алеутской котловины) до 213,7 мг/м³ (район 4, воды восточной части Анадырского залива). Осенью в целом по западной части моря отмечается повсеместное снижение биомассы в два раза.

Уменьшение биомассы *T. libellula* в Беринговом море в осенний период, видимо, связано с сезонной миграцией вида в более холодные воды.

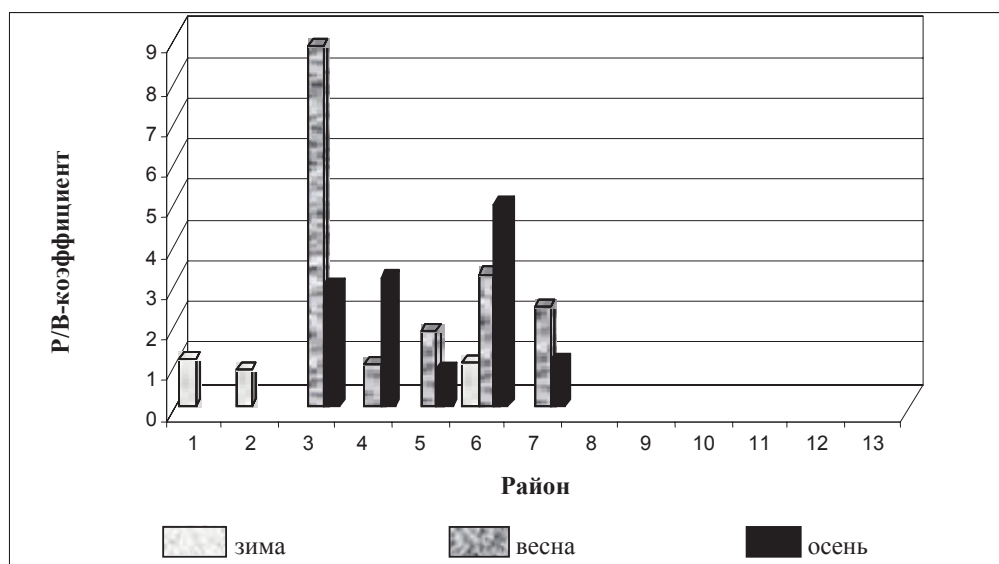


Рис. 8. Динамика сезонного Р/В-коэффициента *T. libellula* по районам Охотского моря в течение года

Fig. 8. Seasonal change of P/B-ratio for *T. libellula* in the Okhotsk Sea, by biostatistic areas (for winter, spring, and autumn only)

Размерный состав *T. libellula* в слое 200–0 м в западной части Берингова моря по среднесезонным данным, % от общей численности

Таблица 7

Mean size composition of *T. libellula* from the layer 200–0 m in the western Bering Sea, % of total number

Table 7

Месяц	Длина особей, мм							Кол-во промеров	Численность, экз./м ³
	1–3	3–5	5–10	10–15	15–20	20–25	25–32		
VI	1,6	16,0	79,0	3,4	–	–	–	63	3,10
VII	–	12,3	30,8	25,9	19,7	11,3	–	163	4,10
VIII	2,0	16,0	66,0	2,0	8,0	6,0	–	101	2,50
IX	1,4	2,3	3,5	8,3	32,9	41,1	10,5	252	4,20
X	–	–	17,6	29,4	17,6	35,4	–	33	0,80
XI	–	–	100	–	–	–	–	28	1,40
XII	18,3	73,7	8,0	–	–	–	–	61	3,05
Всего промеров	16	94	213	76	130	144	28	701	

Имеющиеся в нашем распоряжении данные по западной части Берингова моря позволили рассчитать продукцию *T. libellula* только для летнего и осеннего сезонов (табл. 8). Летом продукция *T. libellula* на единицу площади варьирует в значительных пределах, от 4 до 110 г/м², составляя в среднем 42,7 г/м². Максимальных значений она достигает в водах северо-западной и восточной части Анадырского залива (соответственно 111,96 и 85,70 г/м²). Осенью отмечается повсеместное снижение продукции *T. libellula* в 3 раза, что в среднем составляет 13,9 г/м². Максимальное значение продукции в этот период зарегистрировано в водах северо-западной части Анадырского залива (37,58 г/м²).

Средняя удельная суточная продукция летом составила 0,0528, осенью — 0,0195.

Динамика сезонного Р/В-коэффициента представлена на рис. 10. Среднесезонный Р/В-коэффициент *T. libellula* летом составляет 4,74, осенью — 1,75. Высокий летний Р/В-коэффициент в западной части Берингова моря обеспечивается за счет большой численности особей с длиной тела 5–20 мм, для которых характерен высокий прирост массы тела и максимальное накопление липидов.

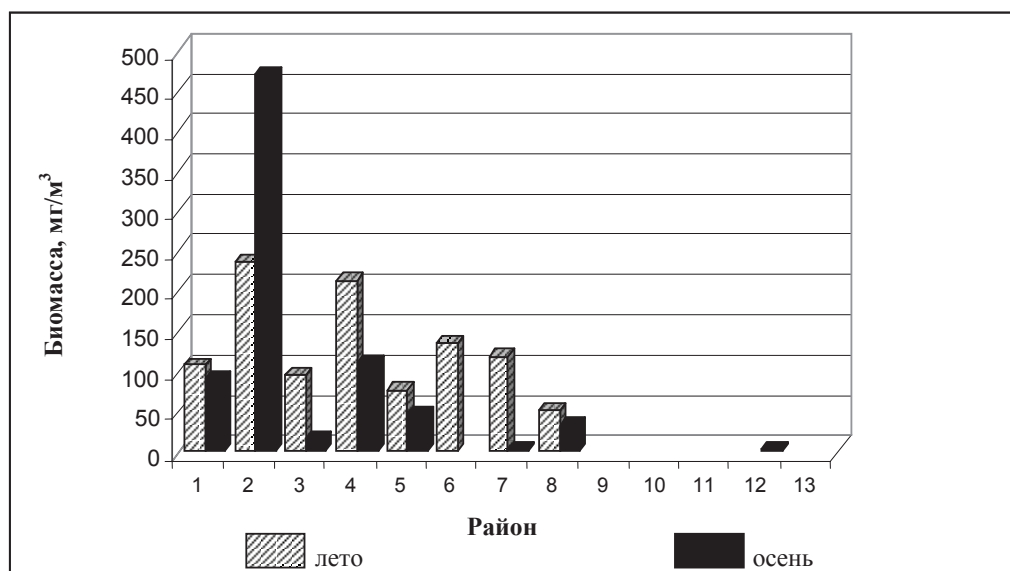


Рис. 9. Сезонная динамика биомассы *T. libellula* в биостатистических районах западной части Берингова моря (по среднемноголетним данным)

Fig. 9. Mean seasonal dynamics of *T. libellula* biomass (mg/m³) in the western Bering Sea, by biostatistic areas (for summer-autumn only)

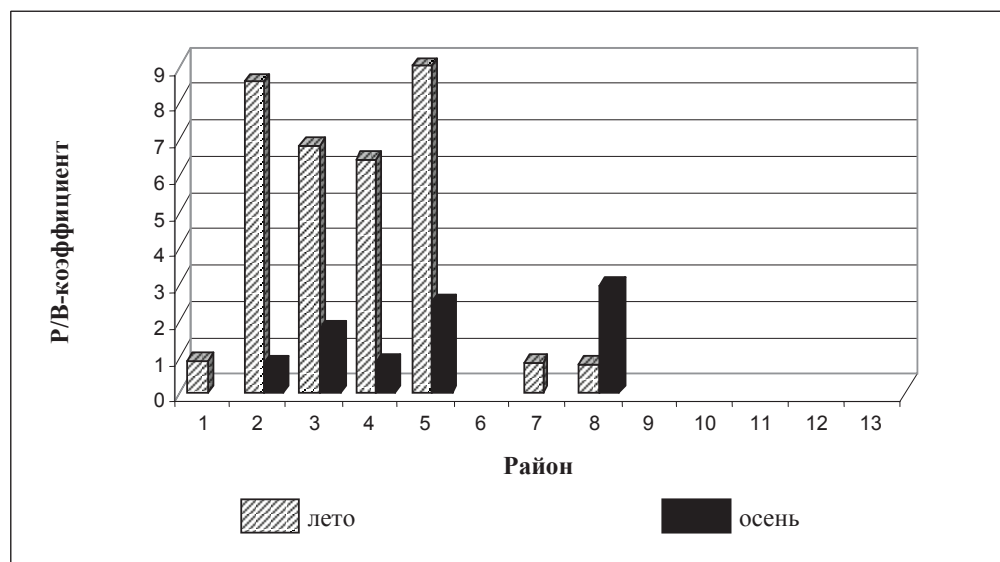


Рис. 10. Динамика сезонного P/B-коэффициента *T. libellula* по районам Берингова моря летом и осенью

Fig. 10. Seasonal change of P/B-ratio for *T. libellula* in the western Bering Sea, by biostatistic areas (for summer and autumn only)

Всего летом и осенью в западной части Берингова моря *T. libellula* продуцирует в 1,5 раза больше органического вещества, чем в Охотском море, — 16,527 млн т (летом — 12,060, осенью — 4,513).

***Primno macropa*.** В северной части Тихого океана обитает вид рода *Primno*, который в работах российских ученых обычно называется *P. macropa*, а в статьях канадских, американских и японских ученых — *P. abyssalis*.

В Беринговом море этот рачок достигает длины 21 мм (Виноградов и др., 1982), в Охотском и Японском — 23 мм (Ikeda, 1995; Чучукало и др., 1999). Населяет в основном мезопелагиаль (Вогогов, 1958). В южной части Японского моря вид днем пре-

имущественно обитает на глубине 350–400 м, а ночью — в слое 200–350 м (Ikeda, 1995). В открытых водах северной части Тихого океана ночью он поднимается в верхний 200-метровый слой, а днем максимальные концентрации образует в слое 400–800 м (Brusca, 1967; Thurston, 1976).

Яйца и молодь развиваются в марсупиальной сумке самок. Самцы гораздо меньше самок. В Японском море размер половозрелых самцов варьирует в пределах 7–9 мм, а взрослые самки имеют длину 14–23 мм. Масса одной особи достигает 200 мг. По данным Ikeda (1995), максимальная продолжительность жизни самок 2,8 года, средняя для самок — 1,8–2,5 года, а для самцов — только 0,8 года. Размер сеголеток самок до 8 мм, длина тела годовиков составляет 9–18 мм. Двухлетние самки имеют длину 19–23 мм. Плодовитость самок составляет 10–214 яиц. Самки достигают половой зрелости в возрасте одного года. Вынашивание эмбрионов в марсупиальной сумке у *P. macropa* продолжается 2–3 мес. Краткость жизненного цикла самцов объясняется укороченным метаморфозом. У самцов отмечается всего одна личиночная стадия, в то время как у самок — 19. Пик спаривания в Японском море приходится на декабрь, в марте в планктоне в значительном количестве появляется молодь (Ikeda, 1995).

В северной части Охотского моря *P. macropa* скоплений не образует. Наиболее плотные концентрации вида отмечаются в прикурильском районе, особенно с тихоокеанской стороны. Безусловно, часть особей *P. macropa* из этого района проникает в Охотское море с затоком тихоокеанских вод. Судя по обилию молоди размером 1–3 мм в центральной глубоководной котловине, воспроизводство вида происходит и в водах Охотского моря (Афанасьев, 1985; Чучукало и др., 1999).

Размерный состав *P. macropa* в эпипелагиали Охотского моря представлен в табл. 9.

В течение года в популяции преобладают особи длиной 7–10 мм и более. Молодь встречается весной и осенью. Можно предположить, что у этого вида за год развивается две генерации; первая в феврале-марте, вторая в августе-сентябре.

Биомасса *P. macropa* в эпипелагиали Охотского моря в основном не превышает 30 мг/м³. Исключение составляет зимний период. Сезонная динамика биомассы представлена на рис. 11. Зимой вид встречается ис-

Таблица 8

Продукция *T. libellula* в эпипелагиали западной части Берингова моря в летний и осенний периоды

Table 8

Mean production of *T. libellula* in the epipelagic layer of the western Bering Sea in summer and autumn

Показатель	Район												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Продукция, г/м ² , лето	9,447	111,960	39,400	85,708	38,820	—	9,820	4,030	—	—	—	—	—
Продукция за летний период, млн т	0,184	5,400	1,740	2,330	1,440	—	0,149	0,821	—	—	—	—	—
Удельная суточная продукция за летний период	0,0097	0,0950	0,0756	0,0710	0,1000	—	0,0093	0,0087	—	—	—	—	—
Продукция, г/м ² , осень	—	37,580	2,942	9,858	9,590	—	—	9,570	—	—	—	—	—
Продукция за осенний период, млн т	—	1,810	0,130	0,268	0,355	—	—	1,950	—	—	—	—	—
Удельная суточная продукция за осенний период	—	0,0089	0,0195	0,0092	0,0274	—	—	0,0328	—	—	—	—	—

Размерный состав *P. macropa* в слое 200–0 м в пелагиали Охотского моря по среднемноголетним данным, % от общей численности

Table 9

Mean size composition of *P. macropa* from the layer 200–0 m in the Okhotsk Sea, % of total number

Сезон	Длина особей, мм					Численность, экз./м ³
	< 3	3–5	5–7	7–10	> 10	
Зима		0,75	1,3	10,2	87,75	0,54
Весна	4,0	18,0	9,0	51,0	18,0	0,89
Лето		1,0	1,0	98,0		4,67
Осень	0,3	1,6	3,0	23,2	71,9	5,35

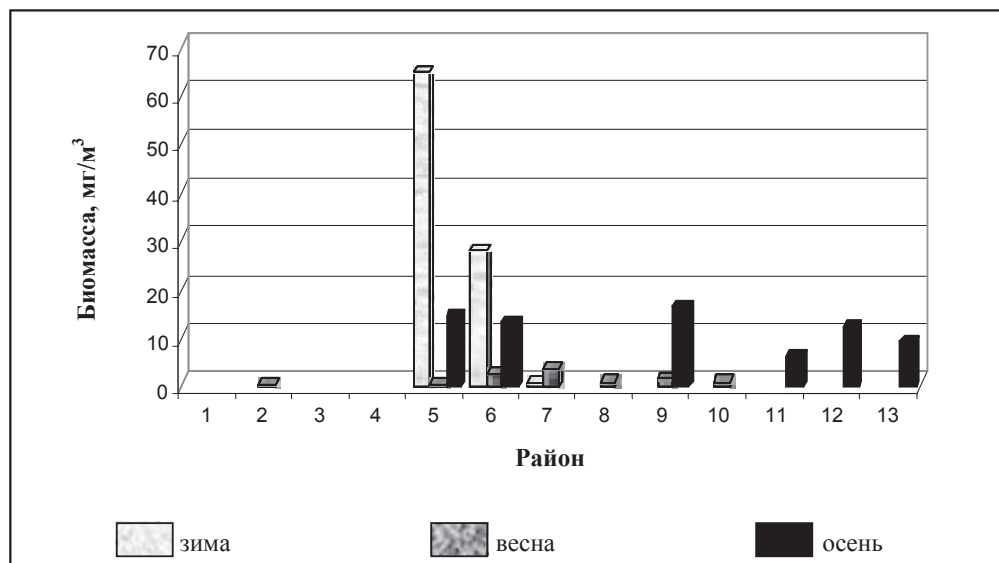


Рис. 11. Сезонная динамика биомассы *P. macropa* в биостатистических районах Охотского моря (по среднемноголетним данным)

Fig. 11. Mean seasonal dynamics of *P. macropa* biomass (mg/m³) in the Okhotsk Sea, by biostatistic areas (for winter, spring, and autumn only)

ключительно в водах ионо-кашеваровского района, где его биомасса достигает 64,7 мг/м³, и в водах над впадиной ТИНРО — 28,1 мг/м³. Весной и осенью ареал вида расширяется, а биомасса снижается и составляет от 0,3 до 3,6 мг/м³ (весна) и от 9,0 до 16,0 мг/м³ (осень).

Уменьшение биомассы *P. macropa* обусловлено тем, что особи, достигшие длины 7 мм, с конца весны и летом обитают преимущественно ниже 200 м.

Продукция этого вида в эпипелагиали отдельных районов Охотского моря была рассчитана только для трех сезонов (табл. 10). Для летнего периода материалов недостаточно. Среднесезонная продукция *P. macropa* в Охотском море на единицу площади в зимний период в водах над впадиной ТИНРО и в ионо-кашеваровском районе (5, 6-й районы) составила 3,18 г/м², весной отмечается ее снижение до 0,146 г/м², осенью — незначительное увеличение, до 0,996 г/м².

Средняя удельная суточная продукция *P. macropa* зимой составила 0,00780, весной — 0,01190, осенью — 0,01008.

Динамика сезонного Р/В-коэффициента *P. macropa* представлена на рис. 12.

Среднесезонный Р/В-коэффициент *P. macropa* зимой составил 0,701, весной — 1,073, осенью — 0,907, годовой — 2,681. Высокие Р/В-коэффициент и удельная суточная продукция в весенний период обусловлены большим количеством особей длиной 7–10 мм, для которых характерен высокий темп роста. Близкие значения получены для *Primno abyssalis* в западной части Тихого океана, удельная суточная продукция в этом районе составляет 0,001, годовой Р/В-коэффициент — 2,300 (Yamada, Ikeda, 2006).

Всего за указанные выше сезоны *P. macrora* в Охотском море продуцирует 1,995 млн т органического вещества (зимой — 0,8970, весной — 0,0965, осенью — 1,0018). Продукция этого вида может быть занижена в связи с тем, что расчет проводился для слоя 200–0 м, а вид обитает преимущественно на глубине 300–800 м.

В эпипелагиали западной части Берингова моря *P. macrora* немногочислен (табл. 11).

Судить о продолжительности жизненного цикла *P. macrora* в Беринговом море по данным, имеющимся в нашем распоряжении, сложно, так как материал для анализа собран в слое 200 м. Однако с достаточной долей уверенности можно предположить наличие не менее чем двух генераций в течение года: в июне-июле и в сентябре-ноябре. Отметим, что в планктоне пелагиали западной части Берингова моря особи этого вида крупнее 15 мм не встречались, хотя в желудках обитающих на больших глубинах морских окуней рода *Sebastes* встречались особи размером 20–24 мм.

Биомасса *P. macrora* в западной части Берингова моря в летний период варьирует в пределах от 2,8 до 277,1 мг/м³ (рис. 13). Максимальные значения отмечены в водах юго-восточной и восточной части Анадырского залива, соответственно 96,3 и 277,1 мг/м³, а минимальные — в водах северо-западной части Анадырского залива — 2,8 мг/м³. Осенью происходит значительное снижение биомассы *P. macrora*, до 0,9–11,5 мг/м³, и сокращение ареала. Максимальное значение биомассы в этот период отмечено в водах Командорской котловины (11,5 мг/м³), минимальное — в водах над корякским свалом глубин (0,9 мг/м³).

Таблица 10

Продукция *P. macrora* в эпипелагиали Охотского моря в зимний, весенний и осенний периоды

Table 10

Mean production of *P. macrora* in the epipelagic layer in the Okhotsk Sea in winter, spring and autumn

Показатель	Район												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Продукция, г/м ² , зима	–	–	–	–	4,40	1,96	–	–	–	–	–	–	–
Продукция за зимний период, млн т	–	–	–	–	0,704	0,193	–	–	–	–	–	–	–
Удельная суточная продукция за зимний период	–	–	–	–	0,0709	0,0077	–	–	–	–	–	–	–
Продукция, г/м ² , весна	–	–	–	–	–	0,215	0,188	0,100	0,147	0,080	–	–	–
Продукция за весенний период, млн т	–	–	–	–	–	0,0210	0,0100	0,0040	0,0510	0,0105	–	–	–
Удельная суточная продукция за весенний период	–	–	–	–	–	0,0120	0,0061	0,0123	0,0156	0,0136	–	–	–
Продукция, г/м ² , осень	–	–	–	–	1,280	0,890	–	–	1,200	–	0,352	1,340	0,916
Продукция за осенний период, млн т	–	–	–	–	0,2040	0,0880	–	–	0,4220	–	0,0196	0,1780	0,0902
Удельная суточная продукция за осенний период	–	–	–	–	0,0110	0,0076	–	–	0,0087	–	0,0063	0,0130	0,0139

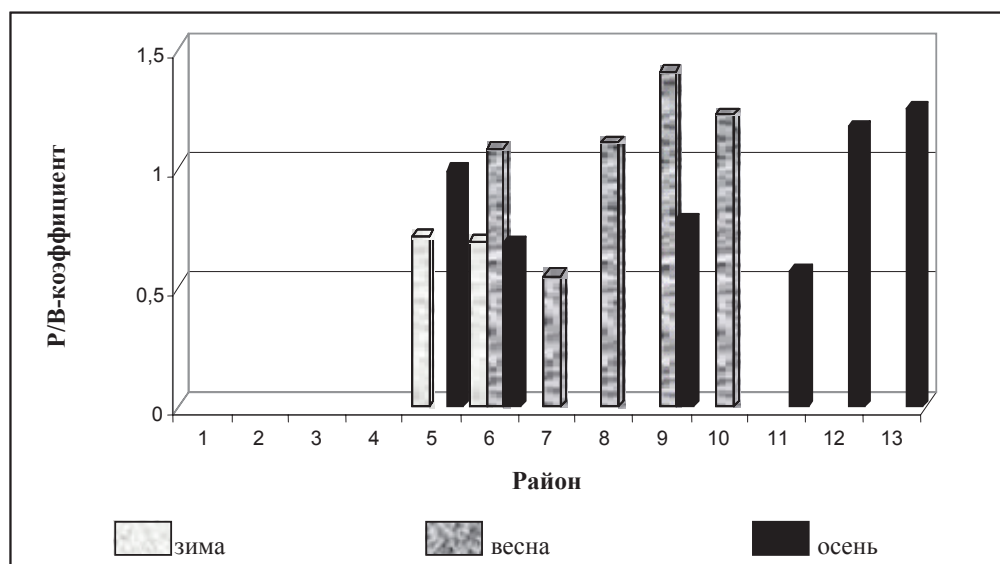


Рис. 12. Динамика сезонного Р/В-коэффициента *P. macropa* по районам Охотского моря в течение года

Fig. 12. Seasonal change of P/B-ratio for *P. macropa* in the Okhotsk Sea, by biostatistic areas (for winter, spring and autumn only)

Размерный состав *P. macropa* в слое 200–0 м в пелагиали западной части Берингова моря по среднемноголетним данным, % от общей численности

Таблица 11

Table 11
Mean size composition of *P. macropa* from the layer 200–0 m in the western Bering Sea, % of total number

Месяц	Длина, мм				Кол-во промеров	Численность, экз./м ³
	1–3	3–5	5–10	10–14		
VI	28,5	14,5	28,5	28,5	23	0,40
VII	7,5	50,0	28,5	14,0	39	0,60
VIII	–	40,0	60,0	–	10	0,25
IX	5,6	27,7	61,1	5,6	72	0,90
X	18,5	22,2	59,3	–	82	1,30
XI	18,2	27,3	45,5	9,0	44	0,50
XII	–	40,0	60,0	–	5	0,25
I	–	–	100	–	12	0,60
Всего промеров	37	83	136	21	287	

По имеющейся информации нам удалось рассчитать продукцию *P. macropa* в западной части Берингова моря только для летнего и осеннего сезонов.

Продукция *P. macropa* на единицу площади в западной части Берингова моря в летний период изменяется в пределах от 0,084 до 18,200 г/м², составляя в среднем 4,290 г/м². Осенью она снижается до 0,75 г/м² (табл. 12). Наиболее продуктивны в летний период воды восточной части Анадырского залива (18,2 г/м²).

Удельная суточная продукция *P. macropa* в западной части Берингова моря летом меняется в пределах от 0,0033 до 0,0128, составляя в среднем 0,0107 (табл. 12). Осенью среднесезонная удельная суточная продукция этого вида снижается до 0,0082, что отчасти может быть следствием вертикальной миграции подросшей молоди длиной 10–14 мм на глубину 200–500 м.

Динамика сезонного Р/В-коэффициента *P. macropa* в западной части Берингова моря представлена на рис. 14. Р/В-коэффициент *P. macropa* в летний период изменялся в пределах от 0,297 до 1,728, в среднем составляя 0,960. Осенью среднесезонный Р/В-коэффициент немного ниже — 0,742. Средняя удельная суточная продукция и годового

P/B-коэффициент *P. macropa* в Беринговом море немного ниже, чем в Охотском.

Всего за летне-осенний период в западной части Берингова моря *P. macropa* продуцирует 1,567 млн т органического вещества (летом — 1,198, осенью — 0,369).

Заклучение

Жизненные циклы рассматриваемых видов гипериид в Охотском и западной части Берингова морей в общих чертах совпадают. Продолжительность жизни *T. pacifica* и *T. libellula* составляет два года, а *P. macropa* — три. Рачки растут в течение всей жизни. Прирост массы тела идет скачкообразно. Наибольший прирост у *T. pacifica* и *P. macropa* свойствен особям первого года жизни длиной 7–10 мм, на втором году жизни максимальное увеличение массы отмечено у рачков 10–12 мм. У *T. libellula* на первом году жизни максимальный прирост тела присущ рачкам длиной 10–15 мм, а на втором году жизни — особям 20–30 мм.

Рачки нерестятся два раза в жизни — на первом и на втором годах. Сроки размножения гипериид примерно совпадают. Нерест длится с мая по октябрь с максимальной интенсивностью в июле.

Продукция на единицу площади в Охотском и западной части Берингова морей в летне-осенний период самая высокая. В этот же период отмечены и высокие значения удельной суточной продукции и P/B-коэффициента.

Самые высокие среднесезонные удельная суточная продукция и P/B-коэффициент в Охотском море у *T. pacifica* — соответственно 0,0410 и 14,67. Далее по мере убывания следуют *T. libellula* — 0,0273 и 6,62 — и *P. macropa* — 0,0101 и 2,74. В Беринговом море на первом месте *T. pacifica* — 0,0492 и 13,280, далее следует *T. libellula* — 0,0361 и 6,490, замыкает ряд *P. macropa* — 0,0094 и 1,702.

Наиболее благоприятными для развития *T. pacifica* в Охотском море можно считать воды прикурильского района, западного побережья Камчатки и зал. Шелихова. Для *T. libellula* это воды зал. Шелихова и впадины ТИНРО, а для *P. macropa* — воды над впадиной ТИНРО и ионо-кашеваровского района. В течение года в этих районах в большей или меньшей степени встречаются особи всех стадий развития. В Беринговом море такими районами для *T. pacifica* являются воды

Таблица 12

Продукция *P. macropa* в эпипелагиали западной части Берингова моря в летний и осенний периоды

Table 12

Mean production of *P. macropa* in the epipelagic layer of the western Bering Sea in summer and autumn

Показатель	Район												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Продукция, г/м ² , лето	—	0,084	8,246	18,200	0,596	—	1,600	0,493	—	—	—	0,749	—
Продукция за летний период, млн т	—	0,004	0,365	0,496	0,022	—	0,025	0,100	—	—	—	0,186	—
Удельная суточная продукция за летний период	—	0,0033	0,0097	0,0073	0,0119	—	0,0128	0,0192	—	—	—	0,0105	—
Продукция, г/м ² , осень	—	—	—	—	—	—	—	0,125	—	—	—	1,380	—
Продукция за осенний период, млн т	—	—	—	—	—	—	—	0,025	—	—	—	0,344	—
Удельная суточная продукция за осенний период	—	—	—	—	—	—	—	0,0051	—	—	—	0,0114	—

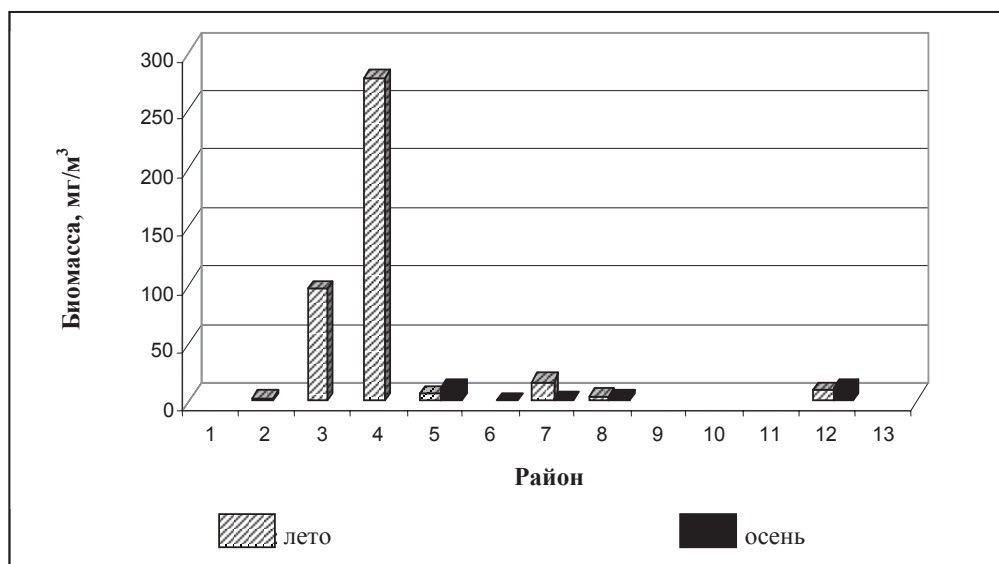


Рис. 13. Сезонная динамика биомассы *P. macropa* в биостатистических районах в западной части Берингова моря в летний и осенний периоды

Fig. 13. Seasonal dynamics of *P. macropa* biomass (mg/m³) in the western Bering Sea, by biostatistic areas (for summer-autumn only)

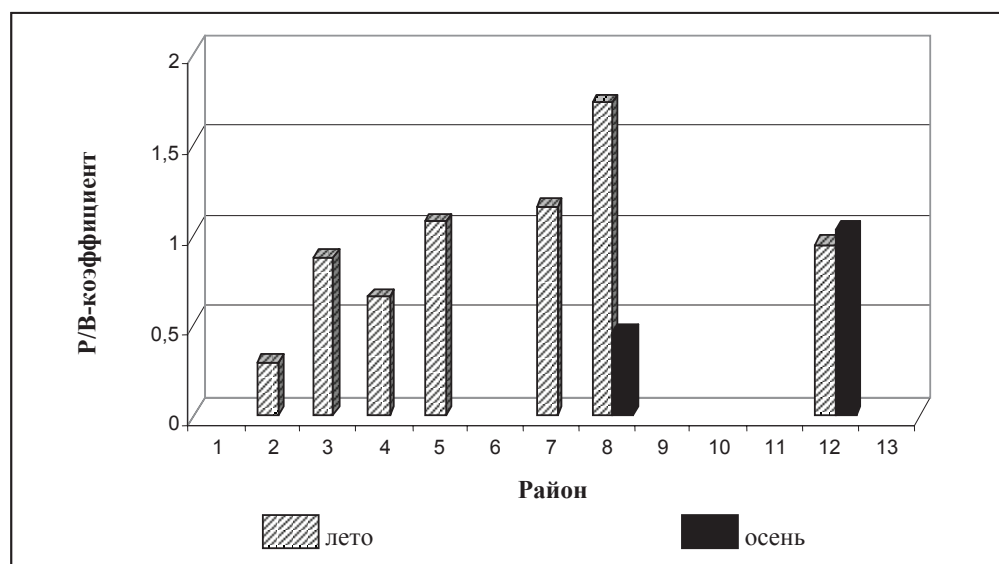


Рис. 14. Динамика сезонного P/B-коэффициента *P. macropa* по районам западной части Берингова моря летом и осенью

Fig. 14. Seasonal change of P/B-ratio for *P. macropa* in the western Bering Sea, by biostatistic areas (for summer and autumn only)

наваринского района и воды над олюторским свалом глубин, для *T. libellula* — воды северо-западной и восточной части Анадырского залива, а для *P. macropa* — восточной части Анадырского залива.

Гиперииды составляют в среднем 30 % рациона таких рыб, как минтай, мезопелагические рыбы, дальневосточные лососи и др. (Шунтов, Дулепова, 1991; Шунтов и др., 1993; Темных, 2004). Примерное потребление ими рассматриваемых видов гиперидов за год составляет в Охотском море 13 млн т, в Беринговом — 12 млн т, что значительно ниже, чем продукция, создаваемая этими видами (Дулепова, 2002; Шунтов, Темных, 2008).

Гиперииды в Охотском море за год продуцируют 30,235 млн т органического вещества: *T. pacifica* — 17,060 млн т (зима — 3,220, весна — 1,258, лето — 5,165, осень — 7,420), *T. libellula* — 11,180 млн т (зима — 1,660, весна — 4,700, осень — 4,820), *P. macropa* — 1,995 млн т (зима — 0,8970, весна — 0,0965, осень — 1,0018). В западной части Берингова моря эти виды продуцируют 21,370 млн т: *T. pacifica* — 3,277 млн т (весна — 0,164, лето — 0,913, осень — 2,200), *T. libellula* — 16,527 (лето — 12,060, осень — 4,513), *P. macropa* — 1,567 млн т (лето — 1,198, осень — 0,369).

Список литературы

- Афанасьев Н.Н.** Макропланктон северной части Охотского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1985. — 23 с.
- Виноградов Г.М.** Жизненные формы амфипод-гипериид родов *Hyperia* и *Parathemisto* на различных этапах онтогенеза // Зоол. журн. — 1988а. — Т. 67, вып. 3. — С. 346–352.
- Виноградов Г.М.** О жизненных формах пелагических амфипод // Зоол. журн. — 1988б. — Т. 67, вып. 12. — С. 1765–1775.
- Виноградов М.Е., Волков А.Ф., Семенова Т.Н.** Амфиподы-гиперииды (Amphipoda, *Hyperiidae*) Мирового океана : монография. — Л. : Наука, 1982. — 429 с.
- Волвенко И.В.** Морфометрические характеристики стандартных биостатистических районов для биоценологических исследований рыболовной зоны России на Дальнем Востоке // Изв. ТИНРО. — 2003. — Т. 132. — С. 27–42.
- Волков А.Ф.** Зоопланктон эпипелагиали дальневосточных морей: состав сообществ, межгодовая динамика, значение в питании nekтона : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток, 1996а. — 70 с.
- Волков А.Ф.** О методике взятия проб зоопланктона // Изв. ТИНРО. — 1996б. — Т. 119. — С. 306–311.
- Волков А.Ф.** Массовое появление *Themisto libellula* в северной части Берингова моря: «вторжение» или «вспышка»? // Изв. ТИНРО. — 2012. — Т. 168. — С. 142–151.
- Волков А.Ф.** Методика сбора и обработки планктона и проб по питанию nekтона (пошаговые инструкции) // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 154. — С. 405–416.
- Волков А.Ф., Ефимкин А.Я.** Современное состояние планктонного сообщества эпипелагиали Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 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. ТИНРО. — 2009. — Т. 156. — С. 174–191.
- Горбатенко К.М.** Состав, структура и динамика планктона Охотского моря : дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1997. — 219 с.
- Дулупова Е.П.** Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2002. — 274 с.
- Журавлев В.М., Нейман М.Ю.** К изучению суточного ритма вертикальных миграций и питания *Parathemisto japonica* Bovallius (Crustacea, *Hyperiidae*) в Охотском море // Океанол. — 1976. — Т. 16, № 2. — С. 346–350.
- Кособокова К.Н., Перцова Н.М.** Зоопланктон глубоководной части Белого моря в конце гидробиологической зимы // Океанол. — 2005. — Т. 45, № 5. — С. 1–13.
- Пискунова Л.В.** Межгодовая изменчивость численности гипериид и эвфаузиид в прикамчатских водах Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 1982. — Т. 106. — С. 97–101.
- Раймонт Д.** Планктон и продуктивность океана. Зоопланктон : монография. — М. : Агропромиздат, 1988. — Т. 2, ч. 1. — 544 с.
- Свешников В.А., Виноградов Г.М.** Жизненные формы рачков амфипод гипериид // ДАН СССР. — 1987. — Т. 293, вып. 4. — С. 1011–1015.
- Темных О.С.** Азиатская горбуша в морской период жизни: биология, пространственная дифференциация, место и роль в пелагических сообществах : дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2004. — 466 с.
- Чебанов С.М.** Распределение гипериид в приповерхностном слое южной части Берингова моря и прилежащих районах Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 1965. — Т. 53. — С. 85–90.
- Чучукало В.И.** Питание и пищевые отношения nekтона и nekтобентоса в дальневосточных морях : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 484 с.
- Чучукало В.И., Напазиков В.В., Борисов Б.М., Самко Е.В.** Сезонное распределение и некоторые черты биологии массовых видов гипериид пелагиали Охотского моря и прилежащих вод Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 1999. — Т. 126. — С. 529–551.

- Шунтов В.П.** Биология дальневосточных морей : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2001. — Т. 1. — 588 с.
- Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Дулепова Е.П.** Минтай в экосистемах дальневосточных морей : монография. — Владивосток : ТИНРО, 1993. — 426 с.
- Шунтов В.П., Дулепова Е.П.** Экосистемы Берингова и Охотского морей // Рыб. хоз-во. — 1991. — № 6. — С. 25–28.
- Шунтов В.П., Темных О.С.** Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — Т. 1. — 481 с.
- Bogorov B.G.** Biogeographical regions of the plankton of the northwestern Pacific Oceans and their influence of the deep-sea // Deep-sea Research. — 1958. — Vol. 5. — P. 149–161.
- Bowman T.E.** The pelagic amphipod genus *Parathemisto* (Hyperiid, Hyperiididae) in the North Pacific and adjacent Arctic Ocean // Proc. US Natl. Mus. — 1960. — Vol. 112. — P. 343–392.
- Boysen-Jensen P.** Valuation of the Limfjord. I. Studies on the Fish-Food in the Limfjord 1909–1917 // Rep. Danish Biol. St. — 1919. — Vol. 26. — P. 1–44.
- Brusca G.I.** The ecology of pelagic Amphipoda. 1. Species accounts, vertical zonation and migration of Amphipoda from waters off Southern California // Pacific Science. — 1967. — Vol. 21. — P. 232–393.
- Dalel K., Falk-Petersen S., Hopf H., Fevalden S.-E.** Population dynamics and body composition of the Arctic hyperiid amphipod *Themisto libellula* in Svalbard fjords // Polar. Biol. — 2006. — Vol. 29, № 12. — P. 1063–1070.
- Dunbar M.J.** The determination of production in northern areas. A study *Themisto libellula* Mandt. // Can. J. Zool. — 1957. — Vol. 35. — P. 797–819.
- Ikeda T.** Distribution, growth and life cycle of the mesopelagic amphipod *Primno abyssalis* (Hyperiid: Phrosinidae) in the southern Japan Sea // Mar. Biol. — 1995. — Vol. 123. — P. 789–798.
- Ikeda T., Hirakawa R., Imamura A.** Abundance, population structure and life cycle of a Hyperiid, Amphipod, *Themisto japonica* (Bovallius) in Toyama Bay, Southern Japan Sea // Bull. Planct. Soc. of Jap. — 1992. — Vol. 39, № 1. — P. 1–16.
- Ikeda T., Shiga N.** Production, metabolism and production/biomass (P/B) ratio of *Themisto japonica* (Crustacea: Amphipoda) in Toyama Bay, southern Japan Sea // J. of Plankton Research. — 1999. — Vol. 21, № 2. — P. 299–308.
- Noyon M., Gasparini S., Mayzaud P.** Feeding of the *Themisto libellula* (Amphipoda: Crustacea) on natural copepods assemblages in an Arctic fjord (Kongsfjorden, Svalbard) // Polar. Biol. — 2009. — Vol. 32, № 11. — P. 1559–1570.
- Pearcy J.A.** Reproduction and growth of the Arctic Hyperiid Amphipod *Themisto libellula* Mandt. // Polar. Biol. — 1993. — Vol. 13. — P. 131–139.
- Shearer M.** Development and growth in laboratory maintained and field populations of *Parathemisto gaudichaudi* (Hyperiid: Amphipoda) // J. Mar. Biol. Ass. U. K. — 1981. — Vol. 61. — P. 769–787.
- Thurston M.N.** The vertical distribution and diurnal migration of the Crustacea, Amphipoda collected during the Sound Cruise, 1965. II. The Hyperiid and general discussion // J. Mar. Biol. Ass. U.K. — 1976. — Vol. 56. — P. 383–470.
- White M.G., Bone D.G.** The interrelations of *Hyperia galba* (Crustacea, Amphipoda) and *Desmonema gaudichaudi* (Scyphomedusae, Samaeostomae) from the Antarctic // Brit. Antarct. Surv. Bull. — 1972. — Vol. 27. — P. 39–49.
- Wing B.L.** Ecology of *Parathemisto libellula* and *P. pacifica* (Amphipoda: Hyperiid) in Alaskan coastal waters // Ph. D. thesis, University of Rhode Island, Kingston. — 1976. — R I. — P. 49.
- Yamada Y., Ikeda T.** Production, metabolism and trophic importance of four pelagic amphipods in the Oyashio region, western subarctic Pacific // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 2006. — Vol. 308. — P. 155–163.
- Yamada Y., Ikeda T.** Some diagnostic characters for the classification of the two sympatric hyperiid amphipods, *Themisto pacifica* and *Themisto japonica*, in the western North Pacific // Bull. of Fisheries Science, Hokkaido Univ. — 2004. — Vol. 54. — P. 59–65.
- Yamada Y., Ikeda T., Tsuda A.** Comparative life-history study on sympatric hyperiid amphipods (*Themisto pacifica* and *Themisto japonica*) in Oyashio region, western North Pacific // Mar. Biol. — 2004. — Vol. 145. — P. 515–527.
- Yamashita Y., Kitagawa D., Aoyama T.** A field study of the predation of the hyperiid amphipod *Parathemisto pacifica* and *Themisto japonica* on larvae of the Japanese sand eel *Ammodytes personatus* // Bull. Japan Soc. Sci. Fish. — 1985. — Vol. 51. — P. 1599–1607.

Поступила в редакцию 4.10.13 г.