

УДК 591.524.12(265.53)

БИОЛОГИЯ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ГИПЕРИИД ОХОТСКОГО МОРЯ

© 2017 г. К. М. Горбатенко, Р. П. Гришан, С. П. Дудков

Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр, Владивосток, Россия

e-mail: gorbatenko@tinro.ru

Поступила в редакцию 08.12.2014 г.

После доработки 03.09.2015 г.

Результаты многолетних исследований в Охотском море (1986–2012 гг.) показали, что доля гипериид в зоопланктоне была не велика и составляла – от 1.0 до 5.3% по массе. Минимальные биомассы наблюдались прибрежной зоне. В надшельфовом и сообществе у гипериид наблюдалось увеличения биомасс от весны к осени. В Охотском море, среди которых самыми массовыми в северных районах (в основном в заливе Шелихова) являются *Themisto libellula*, а в остальных *T. pacifica*. В распределении *T. pacifica* в различные сезоны наблюдались максимальные биомассы в глубоководной зоне. Ареал *T. libellula* в Охотском море ограничен и основным районом его обитания является зал Шелихова, но в отдельные годы он может быть более широким. В теплые годы с низкой ледовитостью наблюдались максимальное распространение *T. libellula* в западном направлении по северо-охотоморскому шельфу. Благодаря фатальной изменчивости для холодолюбивого и стеногалинного вида *T. libellula*, солёности и температуры в северной части Охотского моря, прогнозируемые изменения термохалинной циркуляции позволяют прогнозировать динамику развития популяции этого важнейшего вида.

DOI: 10.7868/S0030157416060022

ВВЕДЕНИЕ

Гиперииды в Охотском море были представлены: *T. pacifica*, *T. libellula*, *Primno macropa*, *Hyperia galba*, единично встречались *Hyperia medusarum*, *Hyperoche medusarum*, *Scina spinosa*, *Vibilia caeca*, *Cyphocaris sp.* [10]. В центральной глубоководной части Охотского моря был обнаружен единственный экземпляр *Chuneola spinifera*. Охотоморские гиперииды обитают, главным образом, в океанической части моря, избегая прибрежные воды и особенно распресненные воды берегового стока [20]. Самыми массовыми из них в северных районах (в основном в заливе Шелихова) являются *T. libellula*, а в остальных *T. pacifica*, частично *P. macropa* и *H. galba*. *P. macropa* встречалась только в теплых малотрансформированных водах. *H. galba* – в местах подъема холодных глубинных вод к поверхности. Остальные виды очень редки.

Исследования гипериид в последнее время было проведено Волковым [6, 7], который на основании многолетних наблюдений наряду с другими группами зоопланктона, привел данные по биомассе и распределению гипериид в прикамчатских и сахалинских водах. Однако специальных исследований по этой важной группе зоопланктона и ее динамике в Охотском море не проводилось. Поэтому в данной работе наряду с нашими исследованиями, мы приводим литературные данные по некоторым чертам биологии доминирующих видов гипериид в Охотском море.

В настоящей работе нами приводятся результаты исследований гипериид более чем за 25-летний период исследования Охотского моря, выполненных с 1986 по 2012 гг. Также рассмотрена межгодовая динамика – *T. libellula* в северной части моря в более поздний период, начиная с 1997 г.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Планктон облавливался в слое 0–200 м (0–дно при глубине менее 200 м) сетями БСД (площадь входного отверстия 0.1 м², сито с ячейей 0.168 мм) и обработан по единой методике принятой в ТИНРО-центре с введением поправок на недолов [3]. Для гипериид вводились коэффициенты недолова: для особей длиной 0.5–5.0 мм вводился коэффициент 1.5; длиной 5.1–10.0 мм – 3; более 10 мм–5. Скорость подъема сетей везде была одинаковой – 0.7–1.0.

Среднегодовые показатели биомасс без учета сезонности могут давать искаженную картину. Поэтому расчеты данных проводились по сезонам. Сезонные сроки, как и ранее [4], приняты: зима – декабрь–март, весна – апрель–15 июня, лето – 16 июня–15 сентября, осень – 16 сентября–ноябрь.

В северной части Охотского моря, начиная с 1997 г. ежегодно исследования проводились в зимне-весенний период – с марта по начало июня и летне-осенний – с сентября по декабрь.

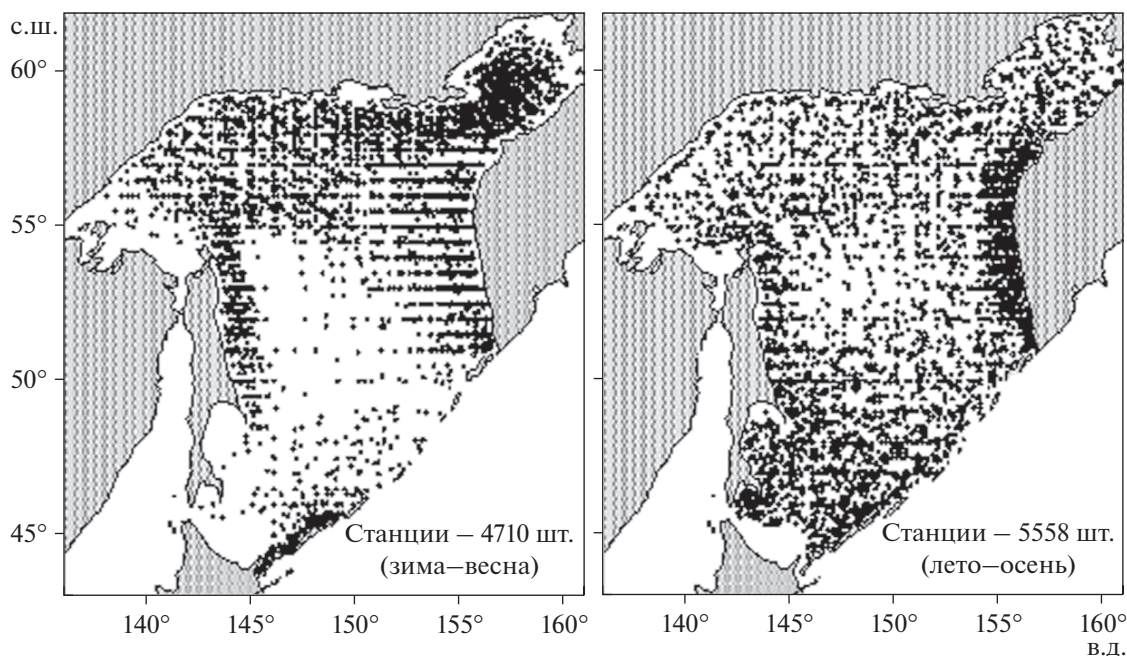


Рис. 1. Схема станций сетного зоопланктона за период 1986–2012 гг.

Поэтому при рассмотрении межгодовых изменений и при составлении карт горизонтального распределения, данные были сгруппированы по двум периодам — зимне-весеннему и летне-осеннему. Схема взятия планктонных проб представлена на рис. 1.

При построении карт горизонтального распределения координаты округлялись: долгота — до 1.0° , широта — до 0.5 ; так что данные, попадавшие в округленные координаты, автоматически усреднялись.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ

Охотское море — район со сложной структурой вод, которая формируется целым рядом течений и вихрей [18], подверженных значительной сезонной и межгодовой изменчивости. Ход сезонных изменений в гидрологии Охотского моря, следующий: весной с увеличением инсоляции происходит интенсивное таяние льда, образуются обширные промоины с относительно низкой соленостью воды. Начинается медленное повышение температуры на поверхности воды. Формируется поверхностный прогретый слой высокого температурного градиента. Гидрологические условия Охотского моря подвержены значительной периодической изменчивости, что наглядно показывает многолетний ход ледовитости (рис. 2), соответственно и жизненные циклы гидробионтов, их биомассы и приуроченность к определенным участкам акватории также будут претерпевать периодические колебания.

Некоторые черты биологии гипериид

Гиперииды не являются доминирующими в планктоне Охотского моря. Однако в пище многих массовых и промысловых видов нектона могут составлять большую долю, а в отдельных районах даже преобладать, что отражено во многих публикациях, основанных на трофологических исследованиях ТИПРО-центра, за последние 20 лет [2, 5, 9, 10, 13–15, 19, 22, 23]. Причем, список потребителей гипериид, как высококалорийной пищи [12], включает в себя большое число представителей как эпи-, так и мезопелагического нектона, но особенно большое значение они имеют в питании тихоокеанских лососей (кета, нерка, а также сеголетки и молодь горбуши, кижуча и чавычи).

У доминирующих в Охотском море гипериид рода *Themisto* личиночная стадия происходит в яйце, выметанные из марсупиальной сумки зародыши имеют размеры $0.5\text{--}1.5\text{ мм}$ [1]. Половое созревание происходит у рачков длиной более 5 мм . Для достижения половозрелости, по данным Икеда [31], требуется $127\text{--}140$ суток.

Размножение *T. pacifica* в северной части Охотского моря происходит с марта по июнь, массовый нерест — в конце марта—апреле. *T. libellula* размножаются в более поздние сроки — в мае—августе. Массовый нерест приходится на лето — июль и август, на что указывает доминирование в сентябре личинок длиной $0.5\text{--}1.5\text{ мм}$ [11].

Жизненный цикл *T. libellula* в канадских и европейских арктических водах являлся объектом споров в течение многих десятилетий. Продол-

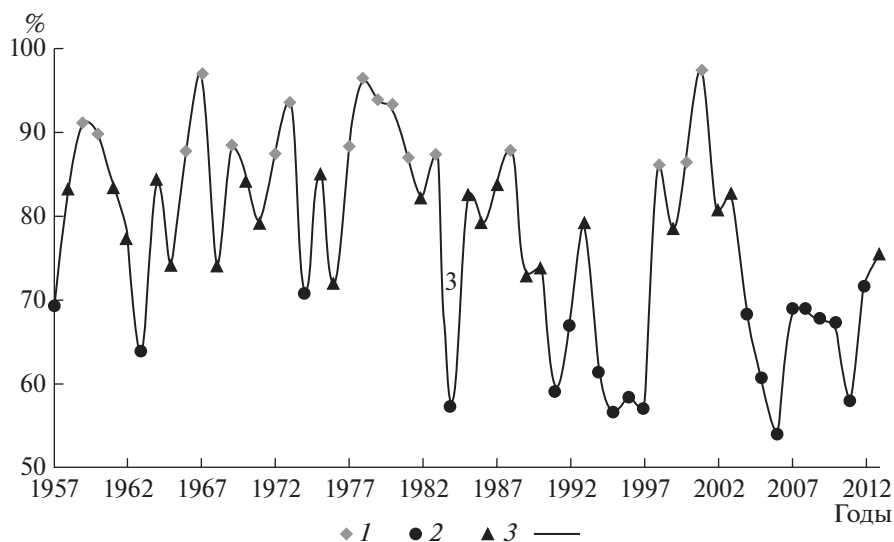


Рис. 2. Максимальная ледовитость (%) Охотского моря (Фигуркин, 2011, с добавлениями). 1 – холодное, 2 – теплые, 3 – промежуточные.

жительность жизни *T. libellula*, как сообщалось, длится от одного [29] до трех лет [34]. Различные оценки возникают, главным образом, из-за отсутствия сезонного сбора данных и относительно короткого периода выборки, который ограничен летом и осенью.

Наши исследования [11, 21] и литературные данные [1, 31, 38] по размерно-возрастной структуре и жизненным циклам гипериид в Охотском море, позволили установить, что гиперииды из рода *Themisto* (*libellula* и *pacifica*) созревают в течение одного года, могут воспроизводиться каждый год, не умирают после первого размножения и живут более двух лет. Наибольший прирост у *T. pacifica* свойствен особям первого года жизни с длиной тела 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 с длиной тела 10–15 мм, а на втором году жизни особям – 20–30 мм. Нерестятся гиперииды два раза в жизни на первом и на втором годах жизни.

Как и у многих океанических амфипод, глаза *Themisto* spp. покрывают всю поверхность головы. Они двойной структуры со специализированной указывающей вверх областью, покрывающей узкое поле зрения, которое используется для обнаружения мелкоразмерной добычи на фоне света, падающего от поверхности [36]. Эти большие шаровидные глаза, наряду с хорошо развитым абдоменом, делают их хорошими пловцами и эффективными хищниками [32]. Это согласуется с гипотезой о зрительном обнаружении и избегании сетей амфиподами в течение дня объясняет также более низкое их обилие в дневное время суток и высокое в ночные часы [27]. Кроме того, при

сравнении размерного состава гипериид рода *Themisto* (особенно это касается *T. libellula*) из планктонной сети БСД и содержания желудков nekтона (лососи, сельдь, минтай), где были обнаружены особенно крупные экземпляры (до 3–4 см), указывает на активное избегание крупными гипериидами планктонных сетей.

Большинство *Hyperiidae* – плотоядны [25, 39]. Ротовой аппарат и пищеварительный тракт устроены так, чтобы потреблять широкий диапазон пищевых объектов разных типов и размеров. *T. libellula* – активный визуальный хищник, и для взрослых особей характерна разреженность концентраций, в отличие от более мелких видов из рода *Themisto* (в Охотском море *T. pacifica*), которые в поверхностных водах могут образовывать плотные концентрации [8, 17]. Обычно жертвами мелких особей становятся преимущественно ослабленные или погибшие животные (копеподы и эвфаузииды). Для крупной *T. libellula* наиболее распространенная добыча, обнаруженная в содержимом пищеварительного тракта – копеподы (каланусы), амфиподы (включая свой собственный вид), щетинкочелюстные и личинки рыб [26, 28, 32, 33, 39–41]. Желетельный планктон в пище не обнаружен. При этом известно, что другие виды гипериид в различной степени питаются медузами, гребневиками и морскими оболочниками. Отсутствие желетелого планктона в желудках *T. libellula* возможно связано с быстрым перевариванием [38].

Исследования пищи у *T. libellula* в разные сезоны показали, что в течение весны и лета содержимое их желудков состояло из морских водорослей и рачков [38]. В апреле наблюдалось выедание самками собственных личинок. По данным [38]

Таблица 1. Доля (%) по массе доминирующих групп планктона в различных биотопах Охотского моря по сезонам, в период с 1986–2012 гг.

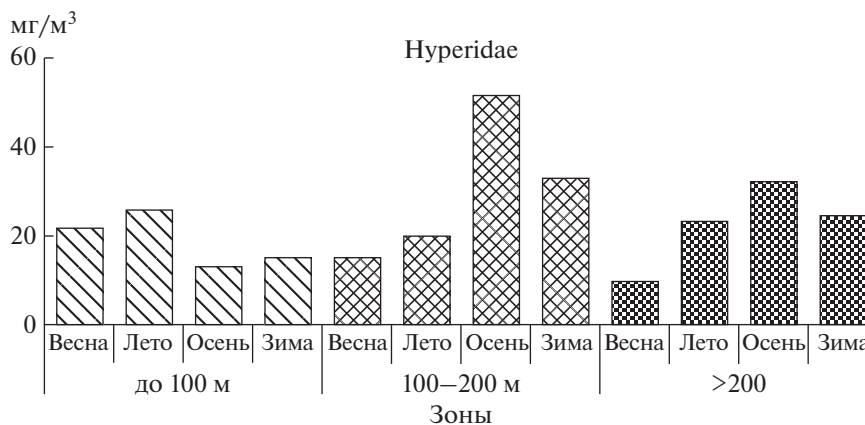
Сезоны	Весна				Лето			
	до 100 м	100–200 м	более 200 м	Вся акватория	до 100 м	100–200 м	более 200 м	Вся акватория
Зоны по глубине площадь т. кв. км	316	295	932	1544	316	295	932	1544
Слой, м	59	160	202	140.8	59	160	202	140.8
Биомасса, мг/м ³	22.0	15.0	9.7	13.6	25.8	20.1	23.7	26.4
Запас, млн т	0.54	0.68	1.86	3.07	0.42	1.04	4.56	6.01
% от биомассы зоопланктона	1.0	1.5	1.0	1.1	1.3	1.8	2.7	2.3
Сезоны	Осень				Зима			
	до 100 м	100–200 м	более 200 м	Вся акватория	до 100 м	100–200 м	более 200 м	Вся акватория
Зоны по глубине площадь т. кв. км	316	295	932	1544	316	295	932	1544
Слой, м	59	160	202	140.8	59	160	202	140.8
Биомасса, мг/м ³	13.4	51.8	32.6	39.7	15.2	33.4	24.7	30.0
Запас, млн т	0.34	2.21	6.34	8.89	0.37	1.30	4.78	6.46
% от биомассы зоопланктона	1.4	4.2	5.3	4.5	1.0	3.6	3.9	3.3

рацион хорошо согласуется с результатами газохроматографического анализа и изотопного состава. Кроме того, следы жирных кислот у *T. libellula* подтвердили значение “мирного” планктона (копепод) как главного источника липидов, а также наличие в рационе фитопланктона и каннибализма вида. Широкий диапазон рациона *T. libellula* (от фитопланктона до потребления собственного вида), показывает удивительно пластичную стратегию питания данного вида гипериид, которая смягчает затраты на размножение и помогает пережить зимнее голодание.

Многолетние исследования ТИНРО-центра в Охотском море показали, что доля гипериид в зоопланктоне была невелика и составляла в различных биотопах от 1.0 до 5.3% по массе, по всему морю в различные сезоны от 1.1% весной до 4.5% осенью (табл. 1). Все рассматриваемые виды ги-

периид в год продуцируют в Охотском море 30.235 млн. т органического вещества [21].

В Охотском море у гипериид максимальные концентрации наблюдались в верхнем 50-метровом слое [10] и это вполне объясняет их большое значение в питании лососей, которые также концентрируются в верхних слоях [23]. В связи с растянутостью нереста гипериид с мая по август [11] в пробах постоянно встречались их личинки, особенно велико их значение было в осенний период, когда наблюдались максимальные концентрации. В прибрежной зоне доля гипериид в планктоне была минимальной от 1.0 до 1.4% по массе, что связано с избеганием распресненных вод берегового стока, а самые низкие значения биомасс наблюдались в осенний период (рис. 3). В надшельфовом сообществе у гипериид наблюдалось увеличение биомассы от весны к осени.

**Рис. 3.** Сезонные изменения средней величины биомассы гипериид в различных биотопах Охотского моря, в период с 1986–2012 гг.

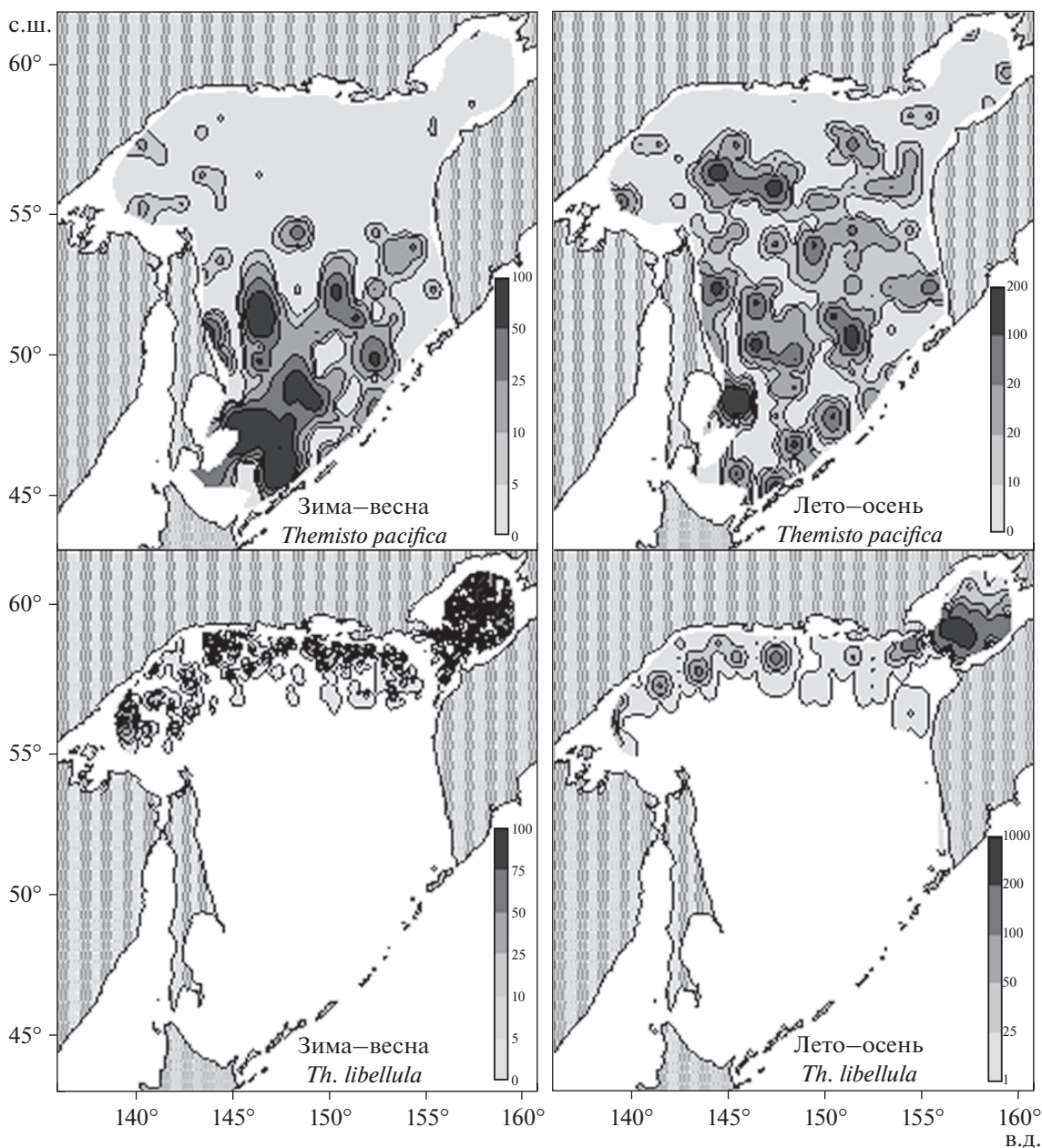


Рис. 4. Распределение биомассы доминирующих видов гипериид (1986–2012 гг.), мг/м³.

Минимальная биомасса приурочена к весне, когда происходит размножение, появившаяся молодь быстро растет и к зиме достигает половозрелости и длины 20–25 мм [5, 11]. Максимальные значения биомассы гипериид отмечались в шельфовой зоне, это связано с тем, что ареал *T. libellula* в Охотском море ограничен шельфовой зоной, и в открытых водах гиперииды представлены в основном *T. pacifica*.

Многолетние данные (1986–2012 гг.) по обилию сетного зоопланктона в эпипелагиали Охотского моря позволили построить карты среднеголет-

него горизонтального распределений гипериид в Охотском море, в различные сезоны (рис. 4).

Горизонтальное распределение основных видов гипериид (*T. pacifica* и *T. libellula*) в Охотском море показывает, что они имеют четко выраженные особенности. Распределение *T. pacifica*, указывает на то, что этот вид распространен по всей акватории моря, а ядра с максимальной биомассой по большей части располагались в глубоководной зоне (рис. 4). Ареал холодноводного вида *T. libellula* в Охотском море ограничен и основным районом его обитания является залив Шели-

Таблица 2. Межгодовые изменения биомассы гипериид в северной части Охотского моря в апреле–мае

Год	<i>T. pacifica</i>		<i>T. libellula</i>		Сумма тыс. т	Тип года*	Ледовитость, %
	тыс. т	%	тыс. т	%			
1997	338	39.9	509	60.1	847	т	56.9
1998	393	34.4	749	65.6	1142	х	86.3
1999	474	35.9	845	64.1	1319	х	78.4
2000	586	51.9	544	48.1	1130	х	86.6
2001	842	66.2	430	33.8	1272	х	97.5
2002	797	50.0	797	50.0	1594	пр	80.8
2004	836	70.9	344	29.1	1179	т	68.2
2005	568	70.8	234	29.2	802	т	60.6
2006	364	68.8	165	31.2	529	т	54.1
2007	317	35.8	568	64.2	884	т	69.1
2008	235	29.2	571	70.8	806	т	68.9
2009	154	38.3	248	61.7	402	т	67.9
2010	297	63.7	169	36.3	466	т	67.4
2011	293	61.7	182	38.3	476	т	58.0
2012	359	29.8	845	70.2	1204	пр	71.7
2013	263	26.8	719	73.2	982	пр	75.8

Примечание. т – теплый, х – холодный, пр – промежуточный.

* Типизация лет по атмосферному режиму и ледовым условиям.

хова. Однако часть популяции выносится в северную зону охотоморского шельфа. Среднепогодные данные показывают, что максимально широкое распространение *T. libellula* наблюдается в летне-осенний период (рис. 4).

Межгодовая динамика гипериид

Развитие гидрологической обстановки в северной части Охотского моря значительной степени определяется степенью ледовитости Охотского моря в зимний период [16]. Так как межгодовые изменения максимальной ледовитости находятся в довольно широких пределах – < 60% в теплые годы и > 90% в холодные (рис. 2), то и гидрологические условия теплых и холодных лет имеют существенные отличия.

Северная часть моря принадлежит к регионам с наиболее высоким уровнем ледовитости, что оказывает влияние на динамику океанологической ситуации в Охотском море и соответственно распределение и биомассу планктона в различных районах северной части моря. Межгодовые исследования гипериид в весенний период, начиная с 1997 г., показали существенные различия в суммарной биомассе двух доминирующих видов, которые варьировали в различные годы от 402 до 1594 тыс. т (табл. 2). Такие резкие флуктуации биомассы гипериид, очевидно, происходят вследствие резких изменений условий обитания и

прежде температуры и солёности, которые отражаются в ледовитости и температуре деятельного слоя. Как видно из табл. 2 биомасса гипериид в холодный период (1998–2001 гг.) была постоянно высокой, и изменялась в узких пределах – от 1130 до 1319 тыс. т. В годы со средними температурными условиями биомассы гипериид также были высокими. В теплый период биомассы гипериид были значительно ниже, и изменялись в широких пределах – от 402 до 1179 тыс. т.

В холодные и промежуточные годы отмечались наиболее высокие биомассы холодолюбивых *T. libellula*, максимальные концентрации которых были сосредоточены в заливе Шелихова и прилегающих вод, где средняя величина биомассы превышала 50 мг/м³. В аномально холодном 2001 г. также наблюдались максимальные биомассы *T. pacifica* (табл. 2), которые были сосредоточены в глубоководном районе впадины ТИПРО.

Среднепогодные биомассы гипериид показали, что весной в холодные годы биомассы гипериид были в среднем почти в 2 раза выше, чем в теплые годы (табл. 3). Причем пониженные биомассы в теплые годы наблюдалось у обоих видов.

Данные по осеннему периоду, когда проводилась полномасштабная съемка, представлены в табл. 4. Средняя величина биомассы гипериид, по сравнению с весной увеличилась в 2–3 раза.

Максимальные биомассы наблюдались осенью 2011 г., когда были обнаружены максималь-

ные концентрации *T. pacifica* и *T. libellula*. Относительно теплолюбивый вид *T. pacifica* был сосредоточен в основном в сваловой и глубоководной зоне. Максимальные концентрации *T. libellula*, находились в заливе Шелихова, где на отдельных участках биомасса превышала 300 мг/м³, а в среднем по району биомасса составляла более 100 мг/м³.

Среднегодовое данные показали, что осенью в холодные и теплые годы, биомасса гипериид была сопоставима (табл. 4). Средние биомассы *T. pacifica* и *T. libellula*, в теплые годы имели близкие значения, а в холодные явно преобладала *T. pacifica* – 70.2% (табл. 3).

Горизонтальное распределение доминирующего в северной части Охотского моря *T. libellula*, представлено на рис. 5. Как видно из рис. 5, в холодный 2001 г., основные концентрации *T. libellula* были сосредоточены в заливе Шелихова, хотя на локальных участках они встречались в центральной и западной частях шельфа. В теплый 2004 г. в весенний период (май) рачки встречались по всему северо-охотоморскому шельфу. Однако исследования, проведенные в летне-осенний период, показали наличие рачков только в заливе Шелихова и северной части западнокамчатского шельфа. Весной, в теплые 2008 и 2009 гг., также наблюдался значительный вынос рачков из залива Шелихова в западном направлении, которые выжили и были обнаружены в летне-осенний период. Однако весной теплого 2011 г., также был значительный вынос рачков и они были распространены по всему северо-охотоморскому шельфу, с максимальными концентрациями в западной части. Однако осенью, рачки *T. libellula* были обнаружены только в восточной части североохотоморского шельфа.

Таким образом, за 5-летний ряд наблюдений, обнаружены существенные различия в распределении рачков *T. libellula*, причем в теплые годы ареал распространения сильно увеличивается. Особенно заметным в этом ряду наблюдений, выглядит отсутствие гиперииды *T. libellula* в отдельные годы, там, где в предшествовавший сезон она присутствовала.

Для выявления закономерностей распределения *T. libellula* в северных районах Охотского моря, была проанализирована гидрологическая ситуация в аномально холодный 2001 г. и теплый 2008 г. Проведенные исследования показали, что высокая ледовитость холодных лет обуславливает более значительное распреснение поверхностного слоя по сравнению с теплыми годами при таянии льда в весенний период (рис. 6).

Причем картина, аналогичная распределению поверхностной солености, сохраняется для ее средневзвешенных значений верхнего 20-метрового слоя. Сравнение солёности поверхностного слоя в летне-осенний период показало, что более

Таблица 3. Среднегодовое биомассы гипериид в различные типы лет в северной части Охотского моря за период 1997–2013 гг.

Тип года	<i>T. pacifica</i>		<i>T. libellula</i>		Сумма тыс. т
	тыс. т	%	тыс. т	%	
апрель–май					
Холодный	526	46	616	54	1142
Теплый	378	53	332	47	710
сентябрь–декабрь					
Холодный	1688	70.2	693	29.8	2381
Теплый	1265	49.7	1245	50.3	2511

Таблица 4. Межгодовые изменения биомассы гипериид в северной части Охотского моря в сентябре–декабре

Год	<i>T. pacifica</i>		<i>T. libellula</i>		Сумма тыс. т	Тип года
	тыс. т	%	тыс. т	%		
1997	1047	53.0	928	47.0	1976	т
1998	2151	75.0	717	25.0	2868	х
2000	1641	72.4	627	27.6	2267	х
2001	1271	63.4	735	36.6	2006	х
2007	1511	66.0	777	34.0	2288	т
2008	1218	48.1	1315	51.9	2533	т
2009	539	31.5	1170	68.5	1709	т
2011	2011	49.7	2036	50.3	4046	т

низкие значения поверхностной солености в годы с высокой ледовитостью сохраняются практически в течение всего года.

Значительное распреснение поверхностного слоя моря в годы с высокой ледовитостью приводит к усилению вертикальной стратификации поверхностного слоя, что препятствует теплообмену с ниже лежащими слоями. В связи с чем, тепло получаемое поверхностью с лучистой энергией и при теплообмене с атмосферой аккумулируется в тонком поверхностном слое, так что температура поверхности в весенний период в годы с высокой ледовитостью выше, чем в годы с низкой ледовитостью (рис. 7).

В 2001 г. (год с высокой ледовитостью), поверхностная температура весной на северо-охотоморском шельфе почти повсеместно была на 1–3°C выше поверхностной температуры, чем в 2008 г. (рис. 7).

Таким образом, в холодные годы, в связи с значительным распреснением поверхностных вод, после таяния льдов, на северо-охотоморском шельфе наблюдаются неблагоприятные условия для распространения гиперииды *T. libellula*, которая в отличие от других гипериид, является стеногалинным видом, не может регулировать концентрацию натрия и хлора в своей гемолимфе, и

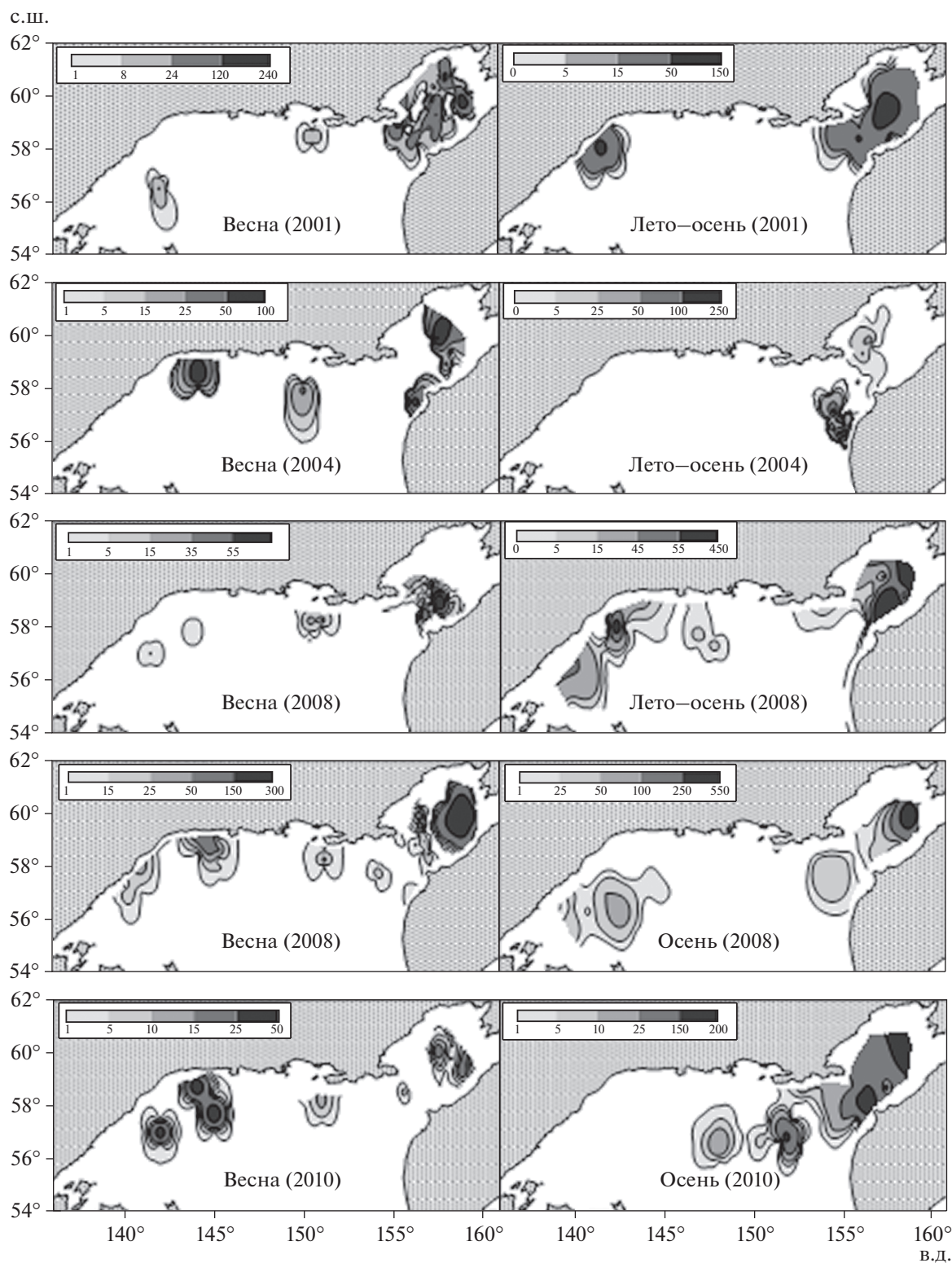


Рис. 5. Распределение биомассы *T. libellula* в различные сезоны, мг/м³.

не выдерживает соленость <30‰ [24]. Так миграция *T. libellula* в мелководную внутреннюю часть Шпицбергена с низкой соленостью привела к их массовой гибели [30].

Это объясняет локальное распространение *T. libellula* — в районе залива Шелихова и прилегающих вод — куда происходит постоянное поступление вод из глубоководной части моря с высокой

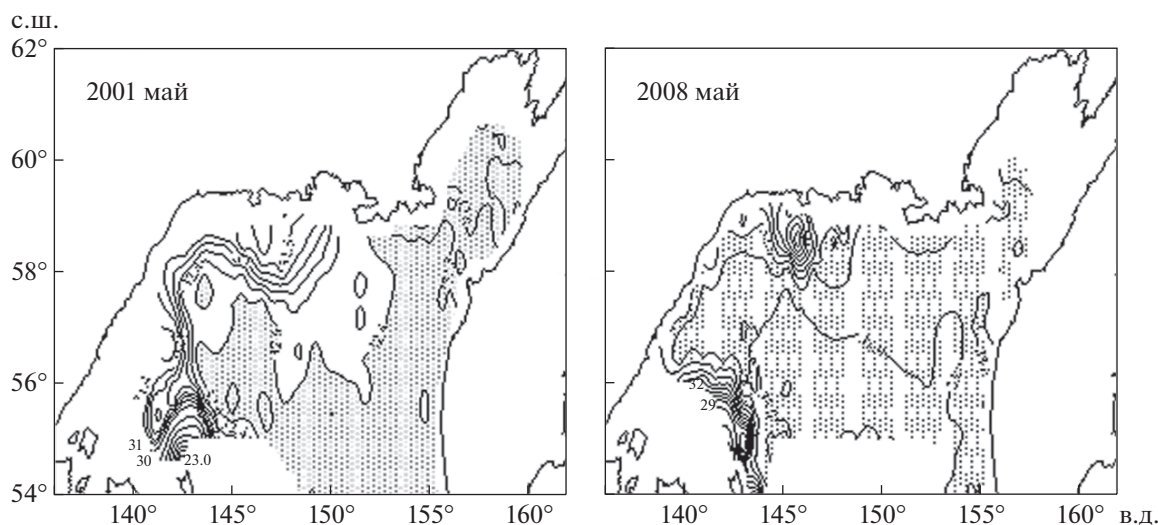


Рис. 6. Соленость поверхностного слоя в весенний период в холодный 2001 г. и теплый 2008 г. (заштрихована область более 32.6 е.п.с.).

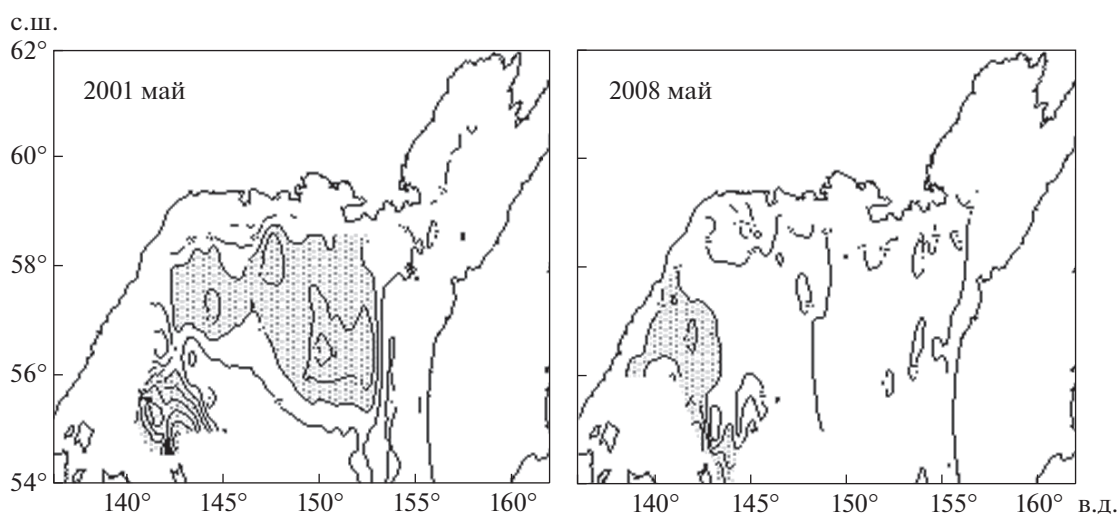


Рис. 7. Температура поверхностного слоя в весенне-летний период в холодный 2001 г. и теплый 2008 г. (заштрихована область >1°C).

соленостью и поэтому в период таяния льдов соленость не изменяется. А вынос *T. libellula* в западном направлении в весенний период в отдельные годы заканчивается их гибелью в летне-осенний период, в связи с неблагоприятными условиями, и в первую очередь, с понижением солености.

Кроме распреснения, в холодные годы весной на северо-охотоморском шельфе также наблюдаются максимальное превышение поверхностной температуры воды, что также может негативно влиять на распределение холодолюбивого *T. libellula*, обитающего, при температуре ниже 4°C [28, 35], который может находиться в поверхностных водах. Подтверждение присутствия *T. libellula* в

поверхностных водах косвенно подтвердили исследования в арктических водах в районе Шпицбергена, которые показали, что *T. libellula* является важным объектом питания кайр (*Cephalus grylle*), малой гагарки (*Aile aile*), буревестника (*Fratercula arctica*) и моевки (*Rissa tridactyla*) [37]. Волков [5] также указывал на прямую зависимость распределения *T. libellula* в Беринговом море от термических условий в теплые и холодные периоды.

ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

1. Многолетние исследования в Охотском море показали, что доля гипериид в зоопланктоне

была невелика и составляла — от 1.0 до 5.3% по массе. Минимальные биомассы наблюдались прибрежной зоне. Надшельфовом и в сообществе открытых вод у гипериид наблюдалось увеличение биомасс от весны к осени.

2. Виды р. *Themisto*, являясь консументами 2–3-го порядка, в Охотском море осуществляют важную трофическую связь между мелкоразмерным зоопланктоном и многими морскими позвоночными. С одной стороны они потребляют планктон, включая собственную молодь, с другой сами являются важной добычей nekтона и морских птиц.

3. Весной в холодные годы биомассы гипериид были в среднем почти в 2 раза выше, чем в теплые периоды. Осенью средняя величина биомассы гипериид, по сравнению с весной увеличилась в 2–3 раза, а средние биомассы в холодные и теплые годы были сопоставимы. Биомассы *T. pacifica* и *T. libellula*, в теплые годы имели близкие значения, а в холодные, в связи с минимальными биомассами *T. libellula*, явно преобладала *T. pacifica*, составляя 70.2% по массе.

4. В распределении *T. pacifica* в различные сезоны наблюдались максимальные биомассы в глубоководной зоне. Ареал *T. libellula* в Охотском море ограничен и основным районом его обитания является зал Шелихова, но в отдельные годы он может быть более широким. В холодные годы распространение на северо-охотоморском шельфе ограничено распресненными участками, которые образуются после таяния льдов. В теплые годы с низкой ледовитостью наблюдались максимальное распространение *T. libellula* в западном направлении по северо-охотоморскому шельфу, однако в отдельные годы отсутствие рачков *T. libellula* в этот же год в летне-осенний период в шельфовой зоне западнее залива Шелихова, показывает, что экспансия рачков привела к их тотальной гибели. Таким образом, благодаря сильно выраженной чувствительности *T. libellula* к солёности и температуре, прогнозируемые изменения термохалинной циркуляции в Охотском море позволят прогнозировать динамику развития популяции этого важнейшего вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Афанасьев Н.Н. Макропланктон северной части Охотского моря. Дисс. канд. биол. наук. М.: ИО АН СССР, 1985. 216 с.
2. Волков А.Ф. Особенности питания горбуши, кеты и нерки во время анадромных миграций // Изв. ТИНРО. 1994. Т. 116. С. 128–136.
3. Волков А.Ф. Методика сбора и обработки планктона и проб по питанию nekтона (пошаговые инструкции) // Изв. ТИНРО. 2008. Т. 154. С. 405–416.
4. Волков А.Ф. Методика сбора и обработки планктона и проб по питанию nekтона (пошаговые инструкции) // Изв. ТИНРО. 2008. Т. 154. С. 405–416.
5. Волков А.Ф. Массовое появление *Themisto libellula* в северной части Берингова моря: вторжение или вспышка? // Изв. ТИНРО. 2012. Т. 168. С. 142–151.
6. Волков А.Ф. Распределение и количественные показатели меропланктона в Беринговом и Охотском морях // Изв. ТИНРО. 2013. Т. 173. С. 130–145.
7. Волков А.Ф. Сезонная и многолетняя динамика в планктоне эпипелагиали присахалинских вод Охотского моря // Изв. ТИНРО. 2013. Т. 175. С. 206–233.
8. Виноградов М.Е., Волков А.Ф., Семенова Т.Н. Амфиподы-гиперииды Мирового океана. Л.: Наука, 1982. С. 492 с.
9. Горбатенко К.М. Питание молодёи горбуши и кеты в эпипелагиали Охотского моря в зимний период // Изв. ТИНРО. 1996. Т. 119. С. 234–243.
10. Горбатенко К.М. Состав, структура и динамика планктона Охотского моря. Автореф. дис.... канд. биол. наук. Владивосток, 1997. 23 с.
11. 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.
12. Горбатенко К.М., Лаженцев А.Е., Павловский Ф.М., Юрьева М.И. Кормовая ценность зоопланктона ДВ — морей и сопредельных вод // Бюллетень № 1 реализации “концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. ТИНРО, 2006. С. 259–265.
13. Долганова Н.Т. Питание сеголеток минтая в Охотском море осенью // Тресковые дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО, 1986. С. 69–78.
14. Кузнецова Н.А. Питание кальмаров в летне-осенний период в эпипелагиали Охотского моря и в тихоокеанских водах Курильских островов // Изв. ТИНРО. 1998. Т. 124. С. 624–634.
15. Лапко В.В. Трофические отношения в эпипелагическом ихтиоценозе Охотского моря // Изв. ТИНРО. 1994. Т. 116. С. 168–178.
16. Фигуркин А.Л. Изменчивость термохалинного состояния придонных вод северной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. 2011. Т. 166. С. 255–274.
17. Чебанов С.М. Распределение гипериид в приповерхностном слое южной части Берингова моря и прилегающих районах Тихого океана // Изв. ТИНРО. 1965. Т. 116. С. 137–141.
18. Чернявский В.И., Жигалов И.А., Матвеев В.И. Океанологические основы формирования зон высокой биологической продуктивности // Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. IX. Охотское море, вып. 2. СПб.: Гидрометеоздат, 1993. С. 157–160.
19. Чучукало В.И., Волков А.Ф., Ефимкин А.Я., Кузнецова Н.А. Питание и суточные рационы нерки (*Oncorhynchus nerka*) в летний период // Изв. ТИНРО. 1994. Т. 116. С. 122–127.
20. Чучукало В.И., Напезаков 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.
21. Шебанова М.А., Чучукало В.И., Горбатенко К.М. Жизненные циклы, соматическая продукция гипериид в Охотском и Беринговом морях // Изв. ТИНРО. 2013. Т. 173. С. 164–183.
 22. Шунтов В.П., Радченко В.И., Ланко В.В., Полтев Ю.Н. Распределение лососей в западной части Берингова моря и сопредельных водах в период анадромных миграций // Вопр. ихтиол. 1993. Т. 33. вып. 3. С. 337–347.
 23. Шунтов В.П., Темных О.С. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах: монография. Владивосток: ТИНРО-центр, 2008. Т. 1. 481 с.
 24. Aarset A.V., Aunaas T. Physiological adaptations to low temperature and brine exposure in the circumpolar amphipod *Gammarus wilkitzkii* // Polar Biol. 1987. V. 8. P. 129–133.
 25. Auel H., Harjes M., da Rocha R. et al. Lipid biomarkers indicate different ecological niches and trophic relationships of the Arctic hyperiid amphipods *Themisto abyssorum* and *T. libellula* // Polar Biol. 2002. V. 25. P. 374–383.
 26. Bradstreet M.S.W., Cross W.E. Trophic relationship at high Arctic ice edges // Arctic. 1982. V. 35. P. 1–12.
 27. Dalpadado P., Borkner N., Bogstad B., Sigbjorn M. Distribution of *Themisto* (Amphipoda) spp. in the Barents Sea and predator-prey interactions // J. Mar. Scien. 2001. V. 58. P. 876–895.
 28. Dunbar M.J. On *Themisto libellula* in Baffin Island Coastal Waters // J. Fish. Res. Board Can. 1946. V. 6. P. 419–434.
 29. Dunbar M.J. The determination of production in northern areas. A study *Themisto libellula* Mandt // Can. J. Zool. 1957. V. 35. P. 797–819.
 30. Eiane K., Daase M. Observations of mass mortality of *Themisto libellula* (Amphipoda, Hyperidae) // Polar Biol. 2002. V.125. P. 396–398.
 31. Ikeda T., Hirakawa K., Imamura A. Abundance, population structure and life cycle of a Hyperiid Amphipod *Themisto japonica* (Bovallius) in Toyama Bay, Southern Japan Sea // Bull. Jap. Sea Natl. Fish. Res. Inst. 1992. V. 39. № 1. P. 1–16.
 32. Fortier M., Fortier L., Hattori H., Saito H. et al. Visual predators and the diel vertical migration of copepods under Arctic sea ice during the midnight sun // J. Plank Res. 2001. V. 23. P. 1263–1278.
 33. Grainger E.H., Hsiao S.I.C. Trophic relationship of the sea ice meiofauna in Frobisher Bay, Arctic Canada // Polar Biol. 1990. V.10. P. 283–292.
 34. Kosztye J., Timofeev S., Weslawski J.M., Malinga B. Size structure of *Themisto abyssorum* (Boeck) and *Themisto libellula* (Mandt) populations in European Arctic seas // Polar Biol. 1995. V. 15. P. 85–92.
 35. Klekowski R.Z., Weslawski J.M. Invertebrates Part 1. Atlas of the marine fauna of southern Spitsbergen. Gdansk: Ossolineum, 1991. P. 316–317.
 36. Landt M.F. The eyes of hyperiid amphipods: relations of optical structure to depth // J. Comp. Physiol. 1989. V. 164. P. 751–762.
 37. Lydersen C., Gjertz I., Weslawski J.M. Stomach contents of autumn-feeding marine vertebrates from Homsund, Svalbard // Polar Res. 1989. V. 25. P. 107–114.
 38. Prokopowicz A. J. Ecophysiologie de l'Amphipode *Themisto libellula* sur le plateau du Mackenzie et dans la polynie du cap Bathurst (mer de Beaufort, océan arctique). Thèse (Ph. D.) Université Laval. 2011. P. 112. (<http://www.theses.ulaval.ca/2011/27940/27940.pdf>).
 39. Sheader M., Evans F. Feeding and gut structure of *Parathemisto gadichaudi* (Guerin) (Amphipoda, Hyperidae) // J. Mar. Biol. Assoc. UK. 1975. V. 55. P. 641–656.
 40. Wing B.L. Ecology of *Parathemisto libellula* and *P. pacifica* (Amphipoda: Hyperidae) in Alaskan coastal waters. Fisheries Center Processed Report March 1976. US National Marine Fisheries Service. P. 266. (http://www.afsc.noaa.gov/Publications/ProcRpt/PR1976_Wing_Ecology.pdf).
 41. Yamashita Y., Kitagawa D., Aoyama T. A field study of prédation of the hyperiid amphipod *Parathemisto japonica* on larvae of the Japanese sand-eel *Ammodytes personatus* // Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish. 1985. V. 51. P. 1599–1607.

Biology and Distribution of Hyperiid in the Sea of Okhotsk

K. M. Gorbatenko, R. P. Grishan, S. P. Dudkov

Long-term studies (1986–2012) showed that the weight proportion of hyperiid zooplankton is low (1.0–5.3%). The minimum biomass was observed in the coastal zone. In the open waters of the shelf community of hyperiid an increase in the biomass was observed from spring to autumn. In the Sea of Okhotsk hyperiid are presented by 10 species, among which the most abundant in the northern parts (mainly in the Shelikhov Gulf) are *Themisto libellula*, and in the other regions *Themisto pacifica* dominates. The maximum biomass in the distribution of *T. pacifica* was observed in different seasons in the deep zone. The region of the *T. libellula* distribution in the Sea of Okhotsk is restricted by the Shelikhov Gulf, but in some years it may be wider. In the warm years with low ice cover the maximum spreading of *T. libellula* was observed in the western direction over the North Okhotsk shelf. Due to the variability of salinity and temperature in the northern Sea of Okhotsk, which are fatal for the coldwater stenohaline *T. libellula* species, the changes in the thermohaline circulation can possibly allow us to predict the dynamics of the population of this important species.