

УДК 597–153:591.524.12+551.464.6.027(265.53)

**К.М. Горбатенко, А.Е. Лаженцев, С.И. Кияшко\***

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

**СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ТРОФИЧЕСКОГО СТАТУСА  
ЗООПЛАНКТОНА ОХОТСКОГО МОРЯ  
(ПО ДАННЫМ АНАЛИЗА СТАБИЛЬНЫХ ИЗОТОПОВ С И N)**

В целях изучения сезонных изменений трофической структуры зоопланктонного сообщества и определения трофического статуса доминирующих видов зоопланктона Охотского моря был исследован состав стабильных изотопов углерода и азота 42 видов основных таксономических групп планктонных животных, собранных в весенний, летний и осенний сезоны по всей акватории моря. Наиболее низкие значения  $\delta^{15}\text{N}$  на протяжении всех сезонов имела копепода-фильтратор *Eucalanus bungii* (от 6,9 до 8,0 ‰), а наиболее высокие — щетинкочелюстные — *Sagitta elegans* (от 12,0 до 13,5 ‰). Трофический статус основных групп зоопланктона, установленный по значениям  $\delta^{15}\text{N}$ , возрастает в ряду: всеядные копеподы < эвфаузииды < гиперииды < медузы < хетогнаты. Установленная трофическая иерархия основных групп зоопланктона не претерпевает существенных сезонных изменений. Заметное понижение величин  $\delta^{15}\text{N}$  большинства видов летом, очевидно, отражает изменения в основании планктонной пищевой сети, обусловленные цветением фитопланктона в предшествующий весенний период. Виды зоопланктона, обитающие в шельфовой зоне, показали более высокие значения  $\delta^{13}\text{C}$  по сравнению с видами открытых вод. Сезонные вариации значений  $\delta^{13}\text{C}$  зоопланктона могут отражать сезонные перемещения скоплений отдельных видов между открытыми водами и шельфовой зоной.

**Ключевые слова:** зоопланктон, пищевая сеть, пелагиаль, трофическая позиция, углерод, азот, стабильные изотопы.

**Gorbatenko K.M., Lazhentsev A.E., Kiyashko S.I.** Seasonal dynamics of trophic status for zooplankton in the Okhotsk Sea (on the data of testing the stable isotopes of C and N) // Izv. TINRO. — 2014. — Vol. 177. — P. 25–39.

Stable isotopes composition is determined for carbon and nitrogen in tissues of 42 zooplankton species collected in the entire Okhotsk Sea in spring, summer, and autumn. These data allow to define trophic status of the animals and its seasonal variations. By  $\delta^{15}\text{N}$  value, the trophic position heightens in the order: omnivorous copepods < euphausiids < hyperiids < jellyfishes < arrowworms, so the filtering copepod *Eucalanus bungii* has the lowest  $\delta^{15}\text{N}$  value (6.9–8.0 ‰) and the arrowworm *Sagitta elegans* — the highest one (12.0–13.5 ‰). The hierarchy does not change seasonally, but  $\delta^{15}\text{N}$  decreases in summer for majority of species that reflects trophic

\* Горбатенко Константин Михайлович, кандидат биологических наук, заведующий сектором, e-mail: gorbatenko@tinro.ru; Лаженцев Артем Евгеньевич, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, e-mail: lagencev@mail.ru; Кияшко Сергей Ильич, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, e-mail: sekiyash@mail.ru.

Gorbatenko Konstantin M., Ph.D., head of section, e-mail: gorbatenko@tinro.ru; Lazhentsev Artem E., Ph.D., senior researcher, e-mail: lagencev@mail.ru; Kiyashko Sergey I., Ph.D., senior researcher, e-mail: sekiyash@mail.ru.

consequences of phytoplankton spring bloom. The dwellers of the shelf have higher  $\delta^{13}\text{C}$  values in comparison to the inhabitants of the deep-water sea, and seasonal variation of  $\delta^{13}\text{C}$  could be reasoned by seasonal transfers of some zooplankton species between these bathymetric zones.

**Key words:** zooplankton, food web, pelagic layer, trophic position, carbon, nitrogen, stable isotope.

## Введение

Информация о составе, структуре и динамике планктонных сообществ является необходимой основой для расчётов потоков вещества и энергии в пищевых сетях экосистемы пелагиали моря, а также для анализа состояния и функционирования нектонных сообществ. Другим ключевым моментом при построении схем таких сетей являются сведения о трофической структуре и сезонной трофодинамике сообществ зоопланктона, являющихся сложным связующим звеном между первичными продуцентами и промысловыми организмами.

Планктонные сообщества Охотского моря включают более 200 видов, но основу биомассы в них составляет ограниченное число видов (Волков, 1996). В различные сезоны более 90 % биомассы зоопланктона формируют 10 доминирующих видов, включающих копепод, сагитт, эвфаузиид, мизид и медуз (Горбатенко, 1997). Эти виды представляют разнообразные типы питания — от фильтраторов до плотоядных хватателей (Гейнрих, 1963; Раймонт, 1988) — и соответственно имеют различный трофический статус.

Точность определения состава рациона у планктонных организмов и их трофического статуса в основном осложняется эврифагией, в той или иной мере отмечаемой у всех исследованных видов зоопланктона, и усугубляется способностью многих зоопланктеров дополнять свой рацион детритом, значительное использование которого отмечено у видов в глубинных слоях пелагиали (Раймонт, 1988). Многие представители зоопланктона переключаются на потребление микрозоопланктона, когда недоступна более крупная пища (Parsons, 1976). Состав пищи отдельных видов гидробионтов может меняться в различные сезоны, что в свою очередь приводит к изменению их трофического статуса и, следовательно, потоков энергии в общей пищевой сети. Изменение питания зоопланктеров в основном связано с сезонными сукцессиями в составе взвешенного органического вещества (ВОВ) и входящих в него микрогетеротрофов (Сорокин, 1997). Хотя продукция микрогетеротрофов существенно ниже продукции фитопланктона, бактерии и инфузории, удлиняя трофические цепи, делают запасы «первопищи» более стабильными и значительными (Раймонт, 1983, 1988; Дулепова, 2002).

Многие трудности в изучении пищевых связей и трофодинамики зоопланктона могут быть преодолены при использовании данных анализа природных соотношений стабильных изотопов азота и углерода. Это направление находит все более широкое применение для исследования пищевых связей организмов и трофической структуры различных сообществ (Welch, Parsons, 1993; Michener and Schell, 1994; Hobson et al., 2002; Горбатенко и др., 2004; Горбатенко, Кияшко, 2007). Последовательное накопление более тяжелых изотопов при движении первичной продукции по пищевой цепи и их концентрация в тканях позволяют определить трофический статус потребленной гидробионтами пищи, при этом вне зависимости от некоторых ограничений и неточностей (различия скорости переваривания пищевых компонентов, усвояемости), накладываемых обычным анализом содержимого желудка. Соотношения  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  в органическом веществе претерпевают слабые изменения (около 1 ‰) по мере его прохождения по пищевой цепи от растений к растительноядным животным и далее к хищникам, что позволяет использовать их в качестве маркера основных источников органического вещества в экосистеме (DeNiro, Epstein, 1978). Анализ величин  $\delta^{13}\text{C}$  позволяет на полевом материале обнаружить различия в питании как между отдельными популяциями, так и между особями различных возрастных классов (Кияшко, 1987).

Изотопы азота в органическом веществе, напротив, подвергаются значительному фракционированию в ходе метаболических процессов, что приводит к закономерному

обогащению изотопом  $^{15}\text{N}$  (около 3,4 ‰) животных на каждом последующем трофическом уровне (Minagawa, Wada, 1984). Это дает возможность определять по значениям  $\delta^{15}\text{N}$  действительный трофический статус организмов, что особенно важно для морских и океанических сообществ, где преобладают в разной степени всеядные животные и поэтому довольно сложно определить место в пищевой сети (реальный трофический уровень —  $\text{TU}_k$ ) того или иного консумента.

Целью настоящей работы является выявление сезонных изменений в трофической структуре сообщества зоопланктона Охотского моря на основе определений трофического статуса доминирующих видов зоопланктона по данным анализа соотношений стабильных изотопов углерода и азота.

Несмотря на то что на акватории Охотского моря четко выделяется ряд отдельных планктонных сообществ — прибрежное, надшельфовое и сообщество открытых вод (Волков, 1996; Горбатенко, 1997), мы анализировали информацию по пищевым связям в обобщенном планктонном сообществе пелагиали всего Охотского моря без ранжирования на указанные локальные сообщества. Это обусловлено тем, что в дальнейшем, при построении моделей общей пищевой сети Охотского моря, главный интерес представляют основные промысловые виды нектона, минтай и сельдь, ареалы которых довольно обширны и не ограничены определенным биотопом (Горбатенко и др., 2004).

### Материалы и методы

Материалом для работы послужили сборы зоопланктона в процессе многолетних комплексных съемок ТИНРО-центра (2003–2013 гг.) пелагиали Охотского моря. Сбор проб зоопланктона проводился в различных районах моря (рис. 1). Пробы для опре-

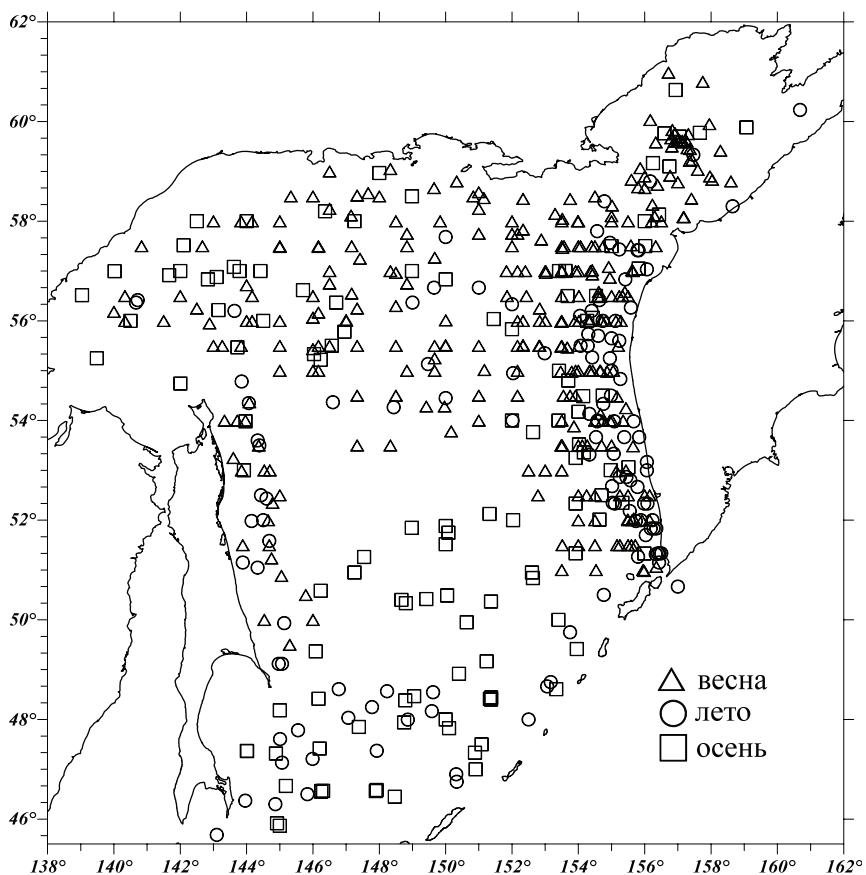


Рис. 1. Станции взятия проб на определение соотношения стабильных изотопов планктона Охотского моря

Fig. 1. Scheme of zooplankton sampling for testing the stable isotopes of C and N

деления изотопного состава планктеров были собраны большой сетью Джели (БСД) с площадью входного отверстия 0,1 м<sup>2</sup> и фильтрующим конусом, изготовленным из капронового сита с ячейей размером 0,168 мм, и сетью БОНГО (диаметр 60 см, площадь входного отверстия 0,2825 м<sup>2</sup>, ячейя 500 мкм, скорость траления около 2 уз) со счетчиком для определения объема профильтрованной воды, тотальными обловами слоя 200–0 и дно — 0 м, если глубины были меньшими.

Для анализа стабильных изотопов углерода и азота брали пробы отдельных видов зоопланктона, состоящие из 5–100 особей (в зависимости от размеров), промывали дистиллированной водой для удаления солей, затем высушивали в сушильном шкафу в течение 10–12 ч при температуре 80 °С до полного обезвоживания и хранили на борту судна при температуре минус 18 °С. Пробы перетирали с помощью корундовой ступки и пестика, снова высушивали и использовали для анализа. Из исследуемых образцов путём экстракции органическими растворителями была удалена липидная фракция, чтобы исключить влияние липидов при интерпретации межвидовых вариаций  $\delta^{13}\text{C}$  зоопланктона. Липиды, накапливающиеся в организмах, как правило, существенно обеднены изотопом  $^{13}\text{C}$  (DeNiro, Epstein, 1978), что приводит к значительным различиям в  $\delta^{13}\text{C}$  между животными зоопланктона со сходным изотопным составом пищи, но разным содержанием жира (Sato et al., 2002).

Изотопный анализ выполнен в лаборатории стабильных изотопов Дальневосточного геологического института ДВО РАН с использованием системы, состоящей из элементного анализатора FlashEA-1112, интерфейса ConFlo-III и изотопного масс-спектрометра MAT-253 (Термоквест, Германия). Содержание изотопов  $^{13}\text{C}$  и  $^{15}\text{N}$  в образцах определяли в общепринятой форме как величины отклонений  $\delta$  в промилле от стандарта изотопного состава:

$$\begin{aligned} \text{для углерода} & \text{ — } \delta^{13}\text{C} (\text{‰}) = \left[ \left( \frac{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{образца}}}{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{стандарта}}} - 1 \right) \cdot 1000 \right]; \\ \text{для азота} & \text{ — } \delta^{15}\text{N} (\text{‰}) = \left[ \left( \frac{^{15}\text{N}/^{14}\text{N}_{\text{образца}}}{^{15}\text{N}/^{14}\text{N}_{\text{стандарта}}} - 1 \right) \cdot 1000 \right]. \end{aligned}$$

Все приведенные ниже значения  $\delta^{13}\text{C}$  и  $\delta^{15}\text{N}$  даны в отношении к общепринятым международным эталонам изотопного состава — соответственно карбоната PDB и азота воздуха AIR. Для калибровки использовали стандарты IAEA CH-6, IAEA CH-7, IAEA N-1 и IAEA N-2, распространяемые Международным агентством по атомной энергии (Вена). Точность определения величин  $\delta^{13}\text{C}$  и  $\delta^{15}\text{N}$  составляла  $\pm 0,10$ .

Реальный трофический уровень консумента, занимаемый тем или иным видом в пищевых сетях водных экосистем, определяли по изотопному составу азота (Post, 2002):

$$\text{TU}_k = \lambda + (\delta^{15}\text{N}_k - \delta^{15}\text{N}_b) / \Delta,$$

где  $\text{TU}_k$  — трофический уровень консумента;  $\delta^{15}\text{N}_k$  — изотопный состав азота консумента;  $\delta^{15}\text{N}_b$  — изотопный состав азота организмов, принимаемых за основание данной пищевой цепи (первичных продуцентов или первичных консументов);  $\Delta$  — величина изменения изотопного состава на одном трофическом уровне (обычно принимается значение 3,4 ‰ (Minagawa, Wada, 1984));  $\lambda$  — значение трофического уровня организмов, принимаемых за основание пищевой цепи (1 — для первичных продуцентов или 2 — для первичных консументов). Ввиду отсутствия прямых измерений изотопного состава фитопланктона, мы принимали за основание пищевой цепи консументы первого порядка — копеподы *Eucalanus bungii*. Этот вид копепод, относящийся к тонким фильтраторам, показывал по нашим данным в большинстве случаев наименьшие значения  $\delta^{15}\text{N}$  среди зоопланктона Охотского моря во все сезоны, и мы полагаем, что *E. bungii* занимал трофический уровень 2 (Горбатенко, Кияшко, 2007, Горбатенко и др., 2008, 2009).

## Результаты и их обсуждение

Обобщенные данные по изотопному составу углерода и азота планктона на основании анализа более 1000 проб в Охотском море представлены в табл. 1–3. Полученные результаты позволили провести сравнительный анализ трофического статуса основных видов и групп зоопланктона. Соотношение стабильных изотопов углерода и азота у 42

Таблица 1

Изотопный состав зоопланктона Охотского моря в весенний период

Table 1

Isotope composition of carbon and nitrogen in tissues of zooplankton in the Okhotsk Sea in spring

Вид	$\delta^{13}\text{C} \pm \text{SE}, \%$	$\delta^{15}\text{N} \pm \text{SE}, \%$	Кол-во проб	$\text{TU}_k$
<b>Эвфаузииды</b>				
<i>Euphausia pacifica</i> *	$-21,2 \pm 0,1$	$7,1 \pm 0,3$	4	1,8
<i>Thysanoessa inermis</i>	$-19,9 \pm 0,3$	$10,2 \pm 0,3$	5	2,7
<i>Thysanoessa inspinata</i>	$-20,8 \pm 0,4$	$8,9 \pm 0,4$	3	2,3
<i>Thysanoessa longipes</i>	$-21,3 \pm 0,1$	$9,6 \pm 0,1$	49	2,5
<i>Thysanoessa raschii</i>	$-20,3 \pm 0,1$	$8,8 \pm 0,1$	58	2,3
<b>Гиперииды</b>				
<i>Primno macropa</i>	$-19,8 \pm 0,6$	$11,9 \pm 0,2$	4	3,2
<i>Themisto libellula</i>	$-19,4 \pm 0,2$	$12,0 \pm 0,1$	27	3,2
<i>Themisto pacifica</i>	$-20,5 \pm 0,2$	$11,8 \pm 0,1$	23	3,2
<b>Копеподы</b>				
<i>Bradydium pacificum</i>	$-20,3 \pm 0,3$	$10,1 \pm 0,2$	10	2,7
<i>Calanus glacialis</i>	$-21,0 \pm 0,3$	$9,3 \pm 0,2$	33	2,5
<i>Eucalanus bungii</i>	$-21,9 \pm 0,3$	$7,8 \pm 0,2$	27	2,0
<i>Metridia okhotensis</i>	$-22,3 \pm 0,2$	$7,9 \pm 0,1$	40	2,0
<i>Metridia pacifica</i>	$-21,9 \pm 0,1$	$11,0 \pm 0,3$	2	2,9
<i>Neocalanus cristatus</i>	$-21,0 \pm 0,2$	$8,8 \pm 0,1$	55	2,3
<i>Neocalanus plumchrus</i>	$-23,2 \pm 0,2$	$8,8 \pm 0,1$	63	2,3
<i>Pareuchaeta japonica</i>	$-21,7 \pm 0,3$	$12,6 \pm 0,3$	6	3,4
<i>Pseudocalanus minutus</i>	$-20,9 \pm 0,7$	$9,1 \pm 0,7$	5	2,4
<b>Щетинкочелюстные</b>				
<i>Sagitta elegans</i>	$-19,2 \pm 0,1$	$13,5 \pm 0,1$	46	3,7
<b>Ойкоплевры</b>				
<i>Oikopleura labradoriensis</i>	$-26,6 \pm 1,0$	$5,9 \pm 0,4$	4	1,5
<b>Гребневки</b>				
<i>Ctenophora</i> gen. sp.	$-20,2 \pm 1,0$	$12,4 \pm 0,2$	2	3,4
<b>Медузы</b>				
<i>Aequorea</i> sp.	$-17,4 \pm 0,4$	$10,1 \pm 1,3$	5	2,7
<i>Atolla wyvillei</i>	$-21,1 \pm 0,2$	$11,1 \pm 0,1$	2	3,0
<i>Aurelia limbata</i>	$-22,5 \pm 0,4$	$11,2 \pm 0,2$	2	3,0
<i>Calycopsis nematophora</i>	$-20,1 \pm 0,6$	$13,3 \pm 0,3$	4	3,6
<i>Chrysaora helvola</i>	$-20,9 \pm 0,4$	$10,8 \pm 0,3$	3	2,9
<i>Chrysaora melonaster</i>	$-21,0 \pm 0,3$	$10,8 \pm 0,2$	12	2,9
<i>Chrysaora quinquecirrha</i>	$-20,8 \pm 0,2$	$10,7 \pm 0,3$	9	2,8
<i>Cyanea capillata</i>	$-17,9 \pm 0,7$	$12,4 \pm 0,6$	4	3,4
<i>Phacellophora camtschatica</i>	$-19,4 \pm 0,7$	$11,9 \pm 0,1$	3	3,2
<i>Ptychogena lactea</i>	$-21,3 \pm 1,0$	$11,3 \pm 0,5$	4	3,0
<i>Tima sachalinensis</i>	$-20,4 \pm 0,5$	$12,1 \pm 0,3$	7	3,3
<b>Птероподы</b>				
<i>Clione limacina</i>	$-20,7 \pm 0,2$	$10,5 \pm 0,2$	14	2,8
<i>Limacina helicina</i>	$-22,3$	$8,5$	1	2,2
<b>Ихтиопланктон</b>				
<i>Ova Theragra chalcogramma</i>	$-19,8 \pm 0,1$	$14,8 \pm 0,2$	7	4,1
<b>Мизиды</b>				
<i>Meteritrops microphthalma</i>	$-19,6 \pm 0,1$	$12,4 \pm 0,9$	2	3,4
<i>Neomysis mirabilis</i>	$-17,5$	$12,1$	1	3,3
<i>Neomysis</i> sp.	$-19,3 \pm 0,4$	$12,4 \pm 0,6$	4	3,3

\* Вид аллохтонного происхождения (Тихий океан).

исследованных видов планктона, составляющих основу сетного зоопланктона Охотского моря, варьируют в широких пределах, показывая в первую очередь межвидовую изменчивость, связанную с типом питания. Видна также пространственная и временная изменчивость. Диапазоны значений  $\delta^{13}\text{C}$  и  $\delta^{15}\text{N}$  для изученных видов составляют соответственно

Таблица 2

Изотопный состав зоопланктона Охотского моря в летний период

Table 2

Isotope composition of carbon and nitrogen in tissues of zooplankton in the Okhotsk Sea in summer

Вид	$\delta^{13}\text{C} \pm \text{SE}, \text{‰}$	$\delta^{15}\text{N} \pm \text{SE}, \text{‰}$	Кол-во проб	ТУ <sub>к</sub>
<b>Эвфаузииды</b>				
<i>Euphausia pacifica</i>	-21,0 ± 0,4	8,0 ± 0,7	3	2,3
<i>Thysanoessa inermis</i>	-18,7 ± 0,9	8,5 ± 0,6	2	2,5
<i>Thysanoessa longipes</i>	-20,5 ± 0,3	9,8 ± 0,2	18	2,9
<i>Thysanoessa raschii</i>	-19,6 ± 0,3	9,2 ± 0,1	22	2,7
<b>Гиперииды</b>				
<i>Hyperia galba</i>	-18,2 ± 0,3	11,6 ± 0,2	2	3,4
<i>Primno macropa</i>	-20,5 ± 0,2	9,2 ± 0,1	2	2,7
<i>Themisto libellula</i>	-18,5 ± 0,4	10,9 ± 0,5	3	3,2
<i>Themisto pacifica</i>	-18,9 ± 0,3	10,2 ± 0,2	21	3,0
<b>Гаммариды</b>				
<i>Acanthosthephia</i> sp.	-18,8	13,3	1	3,9
<i>Gammaridae</i> gen. sp.	-16,9	10,1	1	2,9
<b>Копеподы</b>				
<i>Bradydium pacificus</i>	-21,1 ± 0,3	6,9 ± 0,2	2	2,0
<i>Calanus glacialis</i>	-20,3 ± 0,3	9,7 ± 0,3	6	2,8
<i>Eucalanus bungii</i>	-20,0 ± 0,8	6,9 ± 0,1	5	2,0
<i>Metridia okhotensis</i>	-21,2 ± 0,7	8,4 ± 0,4	4	2,5
<i>Metridia pacifica</i>	-21,4 ± 0,2	8,2 ± 0,3	2	2,4
<i>Neocalanus cristatus</i>	-20,1 ± 0,6	8,4 ± 0,2	14	2,4
<i>Neocalanus plumchrus</i>	-20,6 ± 0,5	9,6 ± 0,2	22	2,8
<i>Pareuchaeta japonica</i>	-21,6 ± 0,5	10,3 ± 0,8	2	3,0
<b>Декаподы</b>				
Larvae brachiura	-19,3 ± 1,3	8,5 ± 1,1	2	2,5
Larvae decapoda	-18,3 ± 0,7	10,0 ± 0,5	2	2,9
<b>Щетинкочелюстные</b>				
<i>Sagitta elegans</i>	-19,0 ± 0,3	12,0 ± 0,3	15	3,5
<b>Медузы</b>				
<i>Aequorea</i> sp.	-18,7 ± 1,2	10,2 ± 0,8	2	3,0
<i>Aurelia limbata</i>	-18,4 ± 0,2	11,0 ± 0,1	2	3,2
<i>Chrysaora melonaster</i>	-19,2 ± 1,0	10,5 ± 0,4	6	3,1
<i>Cyanea capillata</i>	-17,4 ± 0,1	12,6 ± 0,6	3	3,7
<i>Phacellophora camtschatica</i>	-20,2 ± 0,2	9,2 ± 0,3	2	2,7
<i>Sarsia nipponica</i>	-18,1 ± 0,3	10,1 ± 0,3	2	2,9
<i>Sarsia tubulosa</i>	-20,6 ± 1,0	9,2 ± 1,1	3	2,7
<i>Tima sachalinensis</i>	-18,3 ± 0,4	10,4 ± 0,1	2	3,0
<b>Птероподы</b>				
<i>Clione limacina</i>	-19,0 ± 0,5	9,2 ± 0,8	6	2,7
<i>Limacina helicina</i>	-20,7 ± 1,0	7,3 ± 0,6	7	2,1
<b>Ихтиопланктон</b>				
Larvae cephalopoda	-18,1 ± 0,4	11,7 ± 0,1	2	3,4
Larvae pisces	-17,9	9,7	1	2,8
Larvae <i>Theragra chalcogramma</i>	-18,3 ± 0,5	11,4 ± 0,2	5	3,3
Ova <i>Theragra chalcogramma</i>	-19,1 ± 0,3	14,6 ± 0,1	3	4,3
<b>Мизиды</b>				
<i>Meteritrops microphthalma</i>	-20,9 ± 0,4	9,9 ± 0,3	2	2,9
<i>Neomysis mirabilis</i>	-17,9 ± 0,5	11,4 ± 0,2	5	3,3
<i>Neomysis</i> sp.	-20,0	10,2	1	3,0

от -23,2 до -16,9 и от 6,9 до 14,8 ‰. В целом основные группы планктона — копеподы, эвфаузииды, гиперииды, медузы и хетогнаты — во все сезоны показывают закономерное увеличение значений  $\delta^{15}\text{N}$  в этом ряду от копепод к медузам и хетогнатам (рис. 2).

Таблица 3

Изотопный состав зоопланктона Охотского моря в осенний период

Table 3

Isotope composition of carbon and nitrogen in tissues of zooplankton in the Okhotsk Sea in autumn

Вид	$\delta^{13}\text{C} \pm \text{SE}, \text{‰}$	$\delta^{15}\text{N} \pm \text{SE}, \text{‰}$	Кол-во проб	$TU_{\text{к}}$
<b>Эвфаузииды</b>				
<i>Euphausia pacifica</i>	$-21,6 \pm 0,2$	$8,0 \pm 0,2$	8	2,0
<i>Thysanoessa inermis</i>	$-21,2 \pm 0,4$	$10,0 \pm 0,4$	4	2,6
<i>Thysanoessa longipes</i>	$-21,5 \pm 0,2$	$10,0 \pm 0,1$	26	2,6
<i>Thysanoessa raschii</i>	$-20,7 \pm 0,2$	$9,7 \pm 0,2$	29	2,5
<b>Гиперииды</b>				
<i>Primno macropa</i>	$-21,5 \pm 0,3$	$10,7 \pm 0,3$	6	2,8
<i>Themisto libellula</i>	$-18,3 \pm 0,5$	$11,0 \pm 0,3$	9	2,9
<i>Themisto pacifica</i>	$-20,3 \pm 0,2$	$10,1 \pm 0,2$	25	2,6
<i>Vibilia</i> sp.	$-17,6$	$10,8$	1	2,8
<b>Копеподы</b>				
<i>Bradyidius pacificus</i>	$-19,9 \pm 0,3$	$10,7 \pm 0,2$	2	2,8
<i>Calanus glacialis</i>	$-19,8 \pm 1,1$	$9,2 \pm 0,8$	4	2,4
<i>Eucalanus bungii</i>	$-23,3 \pm 2,3$	$8,0 \pm 0,3$	2	2,0
<i>Metridia okhotensis</i>	$-20,5 \pm 0,8$	$9,5 \pm 0,4$	10	2,5
<i>Metridia pacifica</i>	$-21,6 \pm 0,2$	$9,7 \pm 0,6$	5	2,5
<i>Neocalanus cristatus</i>	$-21,9 \pm 0,4$	$9,1 \pm 0,3$	11	2,3
<i>Neocalanus plumchrus</i>	$-21,7 \pm 0,2$	$9,5 \pm 0,1$	22	2,4
<i>Pareuchaeta japonica</i>	$-21,9 \pm 0,2$	$11,5 \pm 0,1$	15	3,0
<b>Декаподы</b>				
Larvae brachiura	$-19,8 \pm 0,1$	$8,6 \pm 0,5$	2	2,2
Larvae decapoda	$-20,4 \pm 0,5$	$10,0 \pm 0,3$	2	2,6
<b>Щетинкочелюстные</b>				
<i>Sagitta elegans</i>	$-20,4 \pm 0,2$	$12,3 \pm 0,2$	25	3,3
<b>Медузы</b>				
<i>Aequorea</i> sp.	$-18,3 \pm 1,1$	$8,6 \pm 1,1$	2	2,2
<i>Aurelia limbata</i>	$-20,7 \pm 0,6$	$10,5 \pm 0,3$	7	2,8
<i>Chrysaora helvola</i>	$-19,9 \pm 0,6$	$10,8 \pm 0,2$	2	2,8
<i>Chrysaora melonaster</i>	$-19,8 \pm 0,4$	$10,9 \pm 0,4$	6	2,9
<i>Chrysaora quinquecirrha</i>	$-21,1 \pm 0,5$	$10,6 \pm 0,4$	2	2,8
<i>Cyanea capillata</i>	$-19,4 \pm 0,3$	$11,1 \pm 0,4$	10	2,9
<i>Phacellophora camtschatica</i>	$-19,3 \pm 0,3$	$9,9 \pm 0,2$	2	2,6
<i>Ptychogena lactea</i>	$-20,2 \pm 0,4$	$11,0 \pm 0,1$	2	2,9
<b>Птероподы</b>				
<i>Clione limacina</i>	$-21,0 \pm 0,4$	$9,3 \pm 0,4$	10	2,4
<i>Limacina helicina</i>	$-22,4 \pm 0,1$	$8,0 \pm 0,1$	2	2,0
<b>Мизиды</b>				
<i>Neomysis mirabilis</i>	$-18,7 \pm 0,7$	$12,3 \pm 0,3$	2	3,3

В весенний период (апрель-май) средняя величина  $\delta^{13}\text{C}$  зоопланктона составляла  $-20,5 \pm 0,4 \text{‰}$ . Изотопный состав углерода весной показал значительные вариации внутри всех исследованных групп зоопланктона (табл. 1, рис. 3). Среди исследованных видов зоопланктона в весенний период максимальное значение  $\delta^{13}\text{C}$  имел прибрежный вид мизид *Neomysis mirabilis* ( $-17,5 \text{‰}$ ), а минимальное — океанический вид копепоид *Neocalanus plumchrus* ( $-23,2 \text{‰}$ ).

У эвфаузиид значения  $\delta^{13}\text{C}$  варьировали в широких пределах от  $-20,5$  до  $-18,7 \text{‰}$  (табл. 1). Виды, обитающие в надшельфовых водах, *Thysanoessa raschii* и *Th. inermis*, более обогащены  $^{13}\text{C}$  (соответственно  $-19,6$  и  $-18,7 \text{‰}$ ), а представители открытых вод *Th. longipes*, *Th. inspinata* и *Euphausia pacifica* имели более низкие значения  $\delta^{13}\text{C}$  (от  $-20,5$  до  $-21,0 \text{‰}$ ). Аналогичная тенденция наблюдалась у копепоид. Надшельфовые виды (*Bradyidius pacificus*, *Calanus glacialis* и *Pseudocalanus minutus*) показали более высокие значения  $\delta^{13}\text{C}$  (от  $-20,9$  до  $-20,3 \text{‰}$ ), а виды открытых вод (*Eucalanus bungii*, *Neocalanus*

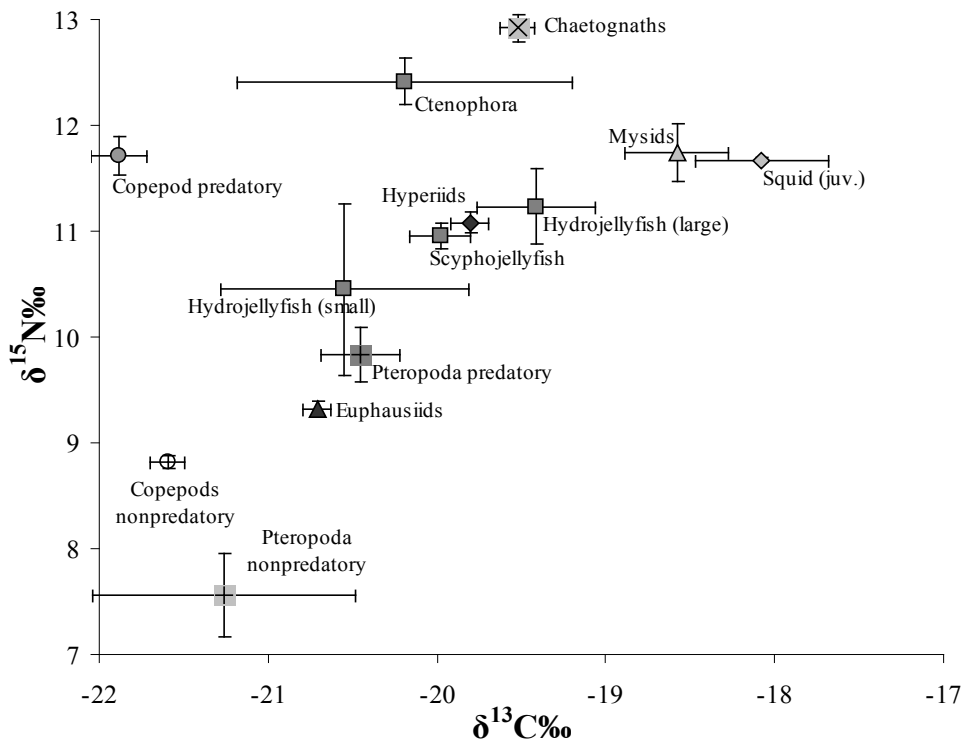


Рис. 2. Соотношения стабильных изотопов углерода и азота (средняя  $\pm$  стандартная ошибка) основных групп зоопланктона Охотского моря

Fig. 2. Content of carbon and nitrogen stable isotopes (mean  $\pm$  standard error) for the main zooplankton groups in the Okhotsk Sea

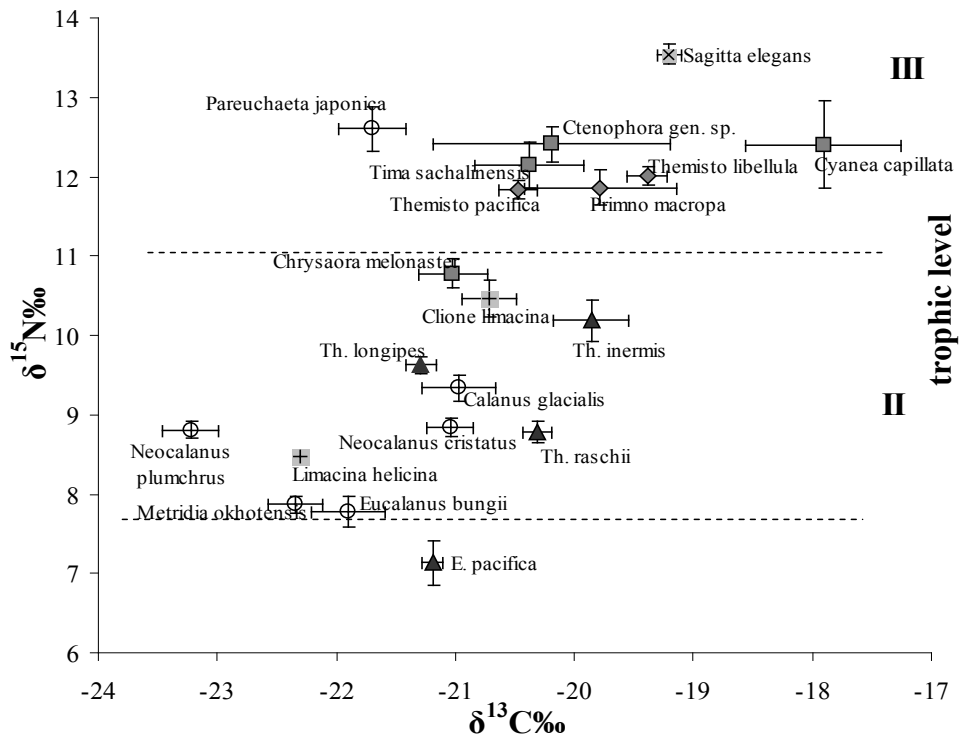


Рис. 3. Соотношения стабильных изотопов углерода и азота массовых видов зоопланктона Охотского моря в весенний период

Fig. 3. Content of carbon and nitrogen stable isotopes for mass zooplankton species in the Okhotsk Sea in spring



*plumchrus*, *N. cristatus*, *Metridia okhotensis*, *M. pacifica*, *Pareuchaeta japonica*) — более низкие значения (от  $-22,3$  до  $-21,0$  ‰). Среди гиперидов также отмечено максимальное обогащение тяжелым изотопом  $^{13}\text{C}$  у шельфового вида *Themisto libellula*.

Медуз по обогащению  $^{13}\text{C}$  также можно разделить на две группы. Представители первой группы — *Aequorea* sp., *Cyanea capillata* и *Phacellophora camtschatica* — имели относительно высокие значения  $\delta^{13}\text{C}$  (до  $-20$  ‰), вторую группу составили *Aurelia limbata*, *Atolla wyvillei*, *Ptychogena lactea*, *Chrysaora melonaster*, у которых значения  $\delta^{13}\text{C}$  были менее  $-21$  ‰ (табл. 1). Можно предположить, что первая группа представлена медузами, которые в весенний период тяготеют к надшельфовым водам, а вторая — соответственно к открытым водам.

Значения  $\delta^{15}\text{N}$  в весенний период у исследованных планктонов входили в диапазон от  $7,1$  до  $14,8$  ‰ (табл. 1, рис. 3). Минимальные значения имела *Euphausia pacifica*, встречающаяся в южной части Охотского моря, привносимая сюда из Тихого океана через Курильские проливы и таким образом несущая изотопную информацию тихоокеанского зоопланктонного комплекса. Максимальные значения  $\delta^{15}\text{N}$  наблюдались у икры минтая, которая несет изотопную информацию производителей. Если брать только охотоморских планктонов, то диапазон значений несколько сужается и составляет от  $7,8$  ‰ (*Eucalanus bungii*) до  $13,5$  ‰ (*Sagitta elegans*). Значения  $\delta^{15}\text{N}$ , близкие к значению этого изотопа у *E. bungii*, имели копеподы *Metridia okhotensis*, *M. pacifica*, *Neocalanus plumchrus* и *N. cristatus*, эвфаузиида *Thysanoessa raschii* и птеропода *Limacina helicina*. Эвфаузииды *Thysanoessa longipes*, *Th. inermis*, а также копеподы *Pseudocalanus minutus*, *Calanus glacialis* и *Bradyidius pacificus* были более обогащены изотопом  $^{15}\text{N}$ . Существенно более высокие значения  $\delta^{15}\text{N}$  (около  $12$  ‰) имели хищные копеподы *Pareuchaeta japonica* и амфиподы-гиперииды, а также мизиды, находящиеся на 3-м трофическом уровне. Максимально обогащенными  $^{15}\text{N}$  были хетогнаты. Таким образом, диапазон межвидовых различий в изотопном составе азота составлял около  $5,8$  ‰ (без учёта икры минтая). Другие компоненты весеннего зоопланктона — хищный крылоногий моллюск *Clione limacina* и сцифоидные медузы рода *Chrysaora* — по значениям  $\delta^{15}\text{N}$  занимали промежуточное положение между эвфаузиидами и гиперидами (табл. 1), тогда как гидроидные медузы *Tima sachalinensis* и *Phacellophora camtschatica* и крупные сцифоидные медузы были более обогащены  $^{15}\text{N}$  и близки к трофодинамической позиции гиперидов и мизид.

В летний период (июнь-август) изотопный состав углерода всех групп зоопланктона существенно изменился за счет обогащения изотопом  $^{13}\text{C}$  (см. табл. 2). Средняя величина  $\delta^{13}\text{C}$  зоопланктона возросла до  $-19,5 \pm 0,9$  ‰. В наибольшей степени изотопный состав углерода изменился у гиперидов *Th. pacifica* и копепод *Neocalanus plumchrus* — в пределах  $2$  ‰, а у медузы *Aurelia limbata* — на  $4$  ‰. Это, видимо, связано со смещением скоплений данных видов в шельфовую зону. Среди летнего зоопланктона минимальные значения  $\delta^{13}\text{C}$  имели гаммариды ( $-16,9$  ‰), выловленные в прибрежной зоне.

Летом, непосредственно после пика цветения фитопланктона в Охотском море, изотопный состав углерода зоопланктона становится менее изменчивым (от  $-21,6$  до  $-17,4$  ‰) по сравнению с весенним периодом при общем увеличении значений  $\delta^{13}\text{C}$  у большинства видов в среднем на  $1-2$  ‰ (табл. 2, рис. 4), а тенденция обогащения  $^{13}\text{C}$  от мирного к хищному зоопланктону становится более выраженной.

Изотопный состав азота летом у основных групп зоопланктона претерпел изменения в сторону понижения значений  $\delta^{15}\text{N}$ , однако общие закономерности межвидовых различий, отмеченные выше для весеннего периода, сохранились. Так, значения  $\delta^{15}\text{N}$  *Eucalanus bungii*, которые весной составляли  $7,8 \pm 0,2$  ‰, летом снизились до  $6,9 \pm 0,1$  ‰. В наибольшей степени в летний период уменьшились значения  $\delta^{15}\text{N}$  у копеподы *Bradyidius pacificus* (на  $3,1$  ‰) и гиперидов (на  $1,7-2,7$  ‰).

Среди представителей летнего меропланктона личинки крабов (larvae brachiura) имели самые низкие значения  $\delta^{15}\text{N}$  ( $8,5$  ‰), которые были сопоставимы со значениями у копепод и эвфаузиид (табл. 2). Личинки минтая (при длине тела  $4-10$  мм) имели изотопный показатель азота около  $11,4$  ‰, близкий к показателю гиперидов. Самыми обогащенными изотопом  $^{15}\text{N}$  среди всех представителей летнего зоопланктона оказа-

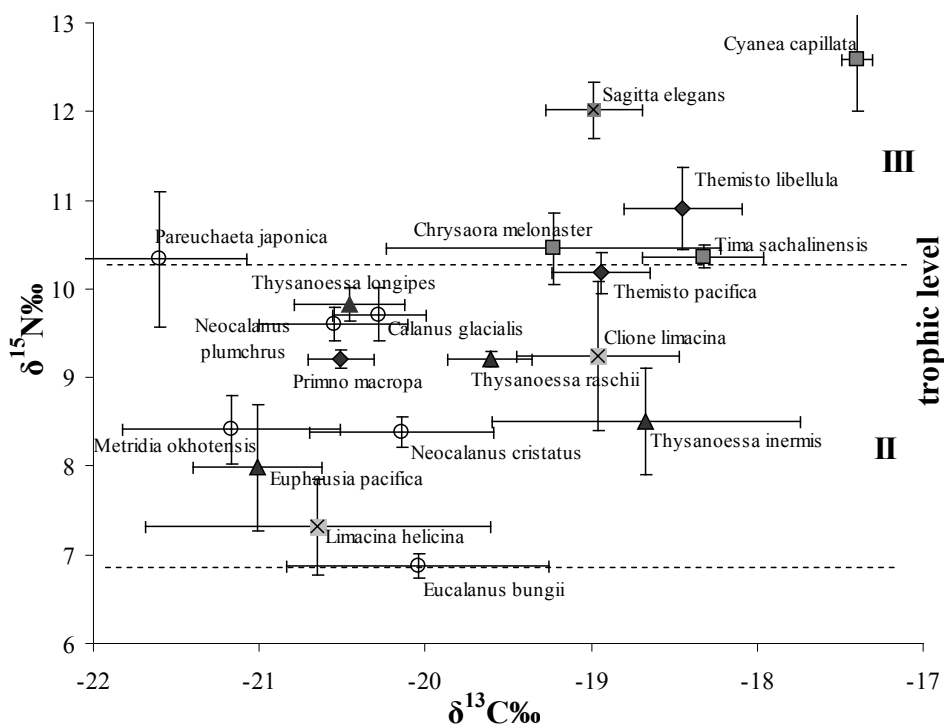


Рис. 4. Соотношения стабильных изотопов углерода и азота массовых видов зоопланктона Охотского моря в летний период

Fig. 4. Content of carbon and nitrogen stable isotopes for mass zooplankton species in the Okhotsk Sea in summer

лись икра минтая, сцифоидные медузы *Cyanea capillata* и сагитты *Sagitta elegans*. Таким образом, для летнего зоопланктона диапазон межвидовых различий в изотопном составе азота изменялся от 6,9 до 12,6 ‰ (без учёта икры минтая) и составил 5,7 ‰.

*Осенний период.* Осенью картина распределения стабильных изотопов углерода и азота становится близкой к весенней (см. табл. 3, рис. 5): значения  $\delta^{13}\text{C}$  снова снижаются (среднее значение  $\delta^{13}\text{C}$  всего зоопланктона составило  $-20,8 \pm 0,3$  ‰), а средние значения  $\delta^{15}\text{N}$  большинства видов в свою очередь выросли. Изотопный состав углерода показал значительные вариации внутри всех исследованных групп зоопланктона в разных районах, и величина  $\delta^{13}\text{C}$  изменялась от  $-22,4$  ‰ (*Limacina helicina*) до  $-18,7$  ‰ (*Neomysis mirabilis*).

Как и в предыдущие сезоны, копепода *Eucalanus bungii* среди осеннего планктона характеризовалась наиболее низкими значениями  $\delta^{15}\text{N}$  (8,0 ‰) (табл. 3). В осеннем зоопланктоне, как и в другие сезоны, большинство исследованных видов относились к консументам 1-го порядка и находились между вторым и третьим трофическими уровнями. Наиболее высокие значения  $\delta^{15}\text{N}$  были у хетогнаты *Sagitta elegans* — 12,3 ‰, хищной копеподы *Pareuchaeta japonica* — 11,5 ‰ и мизиды *Neomysis mirabilis* — 12,3 ‰. Все перечисленные виды находились выше третьего трофического уровня и относились к консументам 2-го порядка. Диапазон межвидовых различий в изотопном составе азота осеннего зоопланктона составлял около 4,3 ‰.

Изотопный состав углерода и азота был исследован у 9 таксономических групп зоопланктона, включающих 42 вида (см. табл. 1–3). Как и в предыдущих исследованиях (Горбатенко, Кияшко, 2007), наблюдалось закономерное увеличение значений  $\delta^{15}\text{N}$  от копепод к сагиттам (см. рис. 2). Очевидно, что значения  $\delta^{15}\text{N}$  отражают степень хищничества и показывают в основном соотношение в пищевом рационе зоопланктона консументов 1 и 2-го порядков.

В Охотском море минимальные значения  $\delta^{15}\text{N}$  во все сезоны имела копепода-фильтратор *Eucalanus bungii* — от 6,9 до 8,0 ‰, а максимальные (без учёта икры мин-

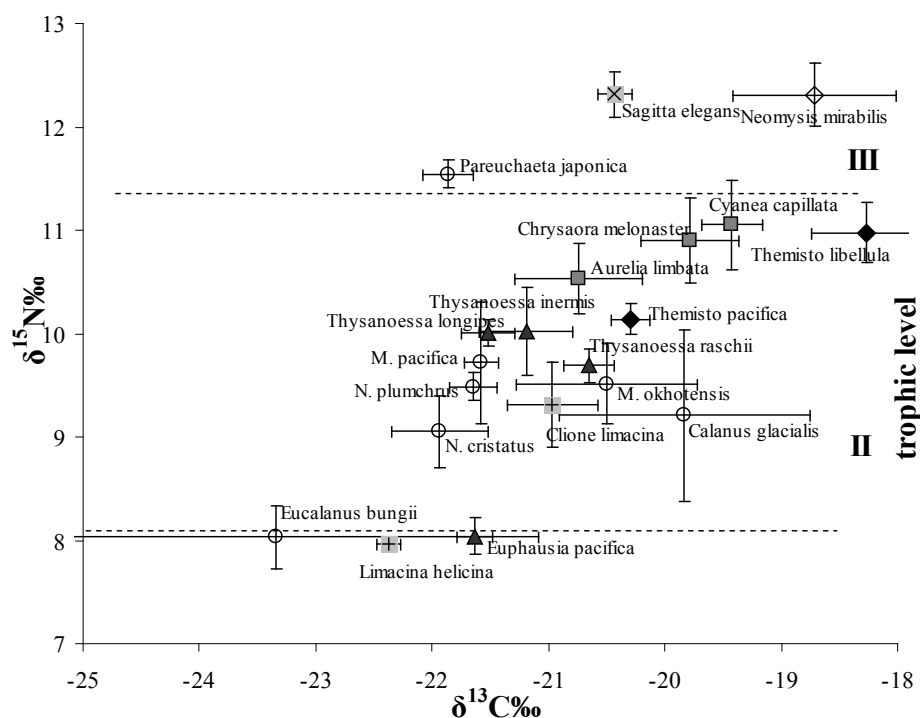


Рис. 5. Соотношения стабильных изотопов углерода и азота массовых видов зоопланктона Охотского моря в осенний период

Fig. 5. Content of carbon and nitrogen stable isotopes for mass zooplankton species in the Okhotsk Sea in autumn

тая) — хищные сагитты *Sagitta elegans* — от 12,0 до 13,5 ‰. Таким образом, значения азота копеподы *E. bungii*, принимаемой нами за основание пищевой сети, равное 2 как для консументов 1-го порядка, по сезонам значительно изменялись. Весной среднее значение  $\delta^{15}\text{N}$  *E. bungii* составляло  $7,8 \pm 0,2$  ‰, в летний период —  $6,9 \pm 0,1$  ‰, осенью —  $8,0 \pm 0,3$  ‰ (табл. 1–3). Очевидно, что уменьшение содержания изотопа  $^{15}\text{N}$  в организмах зоопланктона по всей пищевой цепи в исследуемом районе в летний период по сравнению с весенним и осенним обусловлено перестройкой в основании пищевой пирамиды и с запозданием несет информацию весеннего питания фитопланктоном. В свою очередь весной и осенью гидробионты несут изотопную информацию зимнего и летнего питания. Существенные изменения значений  $\delta^{15}\text{N}$  у *E. bungii*, возможно, связано с тем, что в период весеннего цветения фитопланктона основу питания нехищного зоопланктона составляет фитопланктон, а в другие сезоны — микрогетеротрофы — бактерии и инфузории, значение которых в рационе у фильтраторов может быть более 50 % (Раймонт, 1988).

Весной виды мирного зоопланктона, питаясь в основном первичными продуцентами — фитопланктоном, являются консументами 1-го порядка и занимают 2-й трофический уровень. В летне-осенний период, когда основу ВОВ составляют уже гетеротрофы (простейшие, бактериопланктон), нехищные фильтраторы, потребляя их, уже в какой-то степени являются консументами 2-го порядка и занимают более высокое положение в трофической сети, близкое к 3-му трофическому уровню. Можно заключить, что общее увеличение значений  $\delta^{15}\text{N}$  весной и осенью является отражением ситуации (показатель  $\delta^{15}\text{N}$  ВОВ) предыдущего периода. В весенний период изотопный состав зоопланктона в основном должен отражать состав пищевого рациона в предшествующие зимние месяцы, а осенью — в предшествующие летние месяцы, когда основу ВОВ составляют гетеротрофы — простейшие и бактериопланктон (Сорокин, 1997). Минимальные значения в летние месяцы — ответ на питание в весенний период фитопланктоном, когда во время цветения у фитопланктона наблюдаются наиболее

низкие значения  $\delta^{15}\text{N}$  на фоне резкого снижения содержания нитратов в воде (Ostrom et al., 1997).

Большинство видов нехищных копепод-фильтраторов летом имели низкие значения  $\delta^{15}\text{N}$  (см. рис. 4). Копеподы представлены наибольшим количеством видов среди планктеров, но основу их биомасс составляют 5–6 видов. Степень эврифагии возрастает в ряду копепод *Eucalanus bungii*, *Neocalanus plumchrus*, *N. cristatus*, *Pseudocalanus minutus*, *Metridia okhotensis*, *Bradyidius pacificus*, *Calanus glacialis*, *Pareuchaeta japonica*, которые занимают промежуточное положение между вторым и третьим трофическими уровнями. В весенний период копепода *M. okhotensis* составляет основу биомассы зоопланктона открытых вод (Горбатенко, 1997) и занимает, судя по низким значениям  $\delta^{15}\text{N}$ , самый низкий трофический уровень, соответствующий фитофагу *E. bungii* (табл. 1). *M. okhotensis* считается всеядным и даже иногда хищным видом копепод (Арашкевич, 1969; Гейнрих, 1993), но, очевидно, она обладает большой пластичностью пищевого поведения и в весенний период потребляет в основном фитопланктон, на что указывает желудок, набитый зеленоватой массой. Таким образом, можно предположить, что низкие значения  $\delta^{15}\text{N}$  у *M. okhotensis* в весенний период обусловлены содержанием желудка и в существенной степени несут изотопную информацию потребленного фитопланктона. В летний и осенний периоды *M. okhotensis* имеет изотопный состав азота значительно выше, чем у тонкого фильтратора *E. bungii* (см. табл. 2, 3), и близка к копеподам, которые в равной мере всеядные.

Более высокие значения  $\delta^{15}\text{N}$  имеют гиперииды, эвфаузииды, а также мизиды. Это указывает на то, что они потребляют не только фитопланктон (первичных продуцентов) и микрозоопланктон (консументов 1-го порядка — бактерий и простейших), но и, возможно, яйца и ранние стадии представителей основных групп зоопланктона.

Эвфаузииды *Thysanoessa raschii*, *Th. longipes* и *Th. inermis* существенно не различаются по изотопному составу азота, в летний и осенний периоды имеют одинаковый трофический статус ( $\text{TU}_k$  около 2,5), весьма близкий к статусу всеядных копепод р. *Neocalanus* (см. рис. 3–5). В весенний период трофический статус эвфаузиид заметно выше. *Euphausia pacifica* встречается только в южной части моря и имеет изотопный состав азота, близкий к составу азота типичного фитофага *Eucalanus bungii*. Амфиподы во все сезоны имеют более высокие значения  $\delta^{15}\text{N}$  по сравнению с эвфаузиидами и копеподами, но более низкие по сравнению с сагиттами.

Медузы представлены 13 видами, среди которых максимальные значения  $\delta^{15}\text{N}$  имела крупная сцифоидная медуза *Cyanea capillata*, а минимальные — мелкая гидридная медуза *Sarsia tubulosa* (9,2 ‰) и сцифоидная *Aequorea* sp. (8,6 ‰) (см. табл. 1–3). Высокие значения изотопного состава азота у *C. capillata* обусловлены тем, что она интенсивно потребляет мелких медуз и ихтиопланктон (Gorbatenko et al., 2009). Среди изученных нами видов медуз представители гидромедуз, как правило, имеют более высокий трофический статус, чем большинство сцифоидных медуз, что отмечено для экосистемы пелагиали Охотского моря ранее (Горбатенко и др., 2005). Самый высокий трофический статус в исследованном сообществе зоопланктона имеют сагитты *Sagitta elegans* (рис. 3–5), так как основу их пищи составляют консументы 1–2-го порядка (зоопланктон).

Различия по  $\delta^{15}\text{N}$  между сагиттами и копеподами в среднем составляют около 4 ‰, что соответствует более чем одному трофическому уровню. В Беринговом море различия по  $\delta^{15}\text{N}$  между хетогнатами и копеподами были выражены в меньшей степени (2,7–3,1 ‰) (Schell et al., 1998), что свидетельствует о некоторых различиях в трофической структуре сравниваемых сообществ.

Среди представителей весеннего и летнего ихтиопланктона максимальные значения  $\delta^{15}\text{N}$  имеет икра минтая ( $\text{TU}_k$  4,1–4,3), причем она оказалась наиболее обогащенной изотопом  $^{15}\text{N}$  среди всех представителей зоопланктона (табл. 1, 2). Личинки минтая, перешедшие на экзогенное питание, в летний период имели более низкий трофический статус ( $\text{TU}_k$  3,3), сходный со статусом хищных амфипод, мизид и сцифоидных медуз *Chrysaora melonaster*, вероятно, по причине сходства рационов.

Изотопный состав углерода также обнаружил заметные вариации между исследованными группами зоопланктона (табл. 1–3). У зоопланктона по обогащению  $^{13}\text{C}$  заметно выделяются 2 группы: виды, обитающие в шельфовой зоне, которые имели более высокие значения (на 1–2 ‰ и более); и виды открытых вод, которые характеризовались пониженным содержанием  $^{13}\text{C}$  (рис. 6). Это вполне закономерно, так как более высокие значения  $\delta^{13}\text{C}$  ВОВ наблюдаются именно в шельфовой зоне по сравнению с открытыми водами (Miller et al., 2010). Ранние исследования (Горбатенко, Кияшко, 2007) также показали, что виды зоопланктона из наиболее мелководных участков имеют высокие значения  $\delta^{13}\text{C}$ .

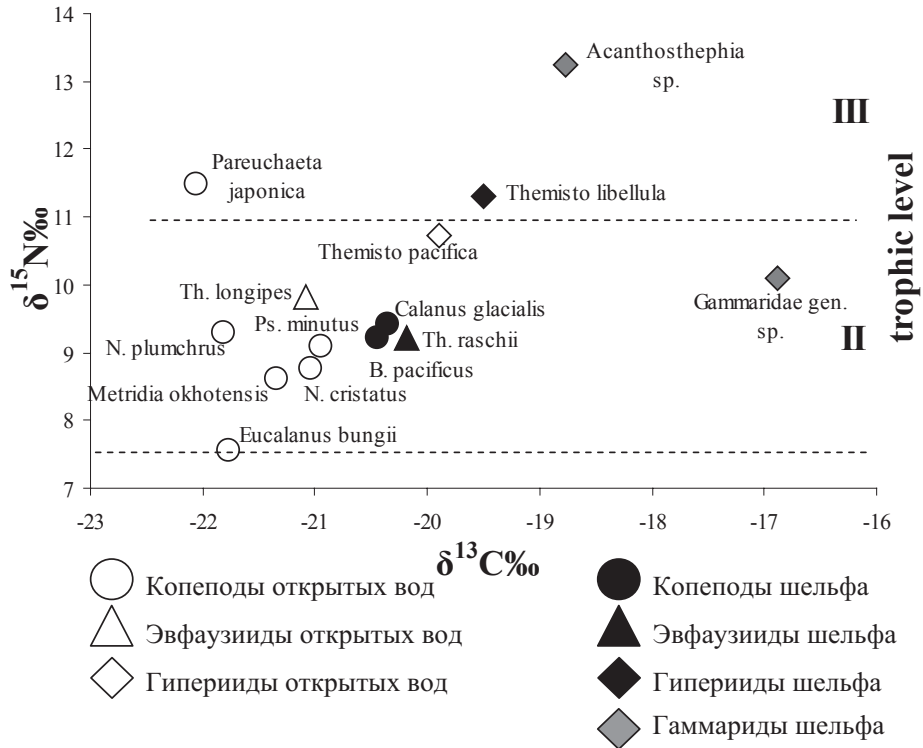


Рис. 6. Соотношения стабильных изотопов углерода и азота массовых видов зоопланктона открытых и надшельфовых вод Охотского моря (среднее значение по исследованным сезонам)  
Fig. 6. Content of carbon and nitrogen stable isotopes for mass zooplankton species in shelf and deep-water areas of the Okhotsk Sea (averaged by seasons)

За весь период исследований минимальные значения  $\delta^{13}\text{C}$  имел океанический вид копепоид *Neocalanus plumchrus* (-23,2 ‰) весной, когда его основные скопления формируются в глубоководных районах (табл. 1). Наиболее высокие значения  $\delta^{13}\text{C}$  отмечены у *Gammaridae* gen. sp. (-16,9 ‰), выловленных летом в прибрежной зоне, которые несут изотопную информацию неритического сообщества.

Изотопный состав углерода показал значительные вариации внутри всех исследованных групп зоопланктона (табл. 1, рис. 3). Он отражает существенные пространственные различия в видовом и изотопном составе углерода основы пищевой сети (ВОВ) на исследованной акватории Охотского моря, подтверждая, что исследования проводились в различных биотопах (прибрежная, шельфовая зоны, открытые воды).

В летние месяцы содержание углерода  $^{13}\text{C}$  показывает более высокие значения для всех видов относительно других сезонов в среднем на 2 ‰. Это связано с тем, что изотопный состав зоопланктона летом должен в основном отражать состав пищевых рационов в предшествующие весенние месяцы. Очевидно, эти изменения в изотопном составе зоопланктона обусловлены тем, что во время пика развития фитопланктона основа пищевой сети становится более однородной, состоящей преимущественно из диатомей. Известно, что в период массового развития диатомей содержание  $^{13}\text{C}$  в фи-

топланктоне существенно повышается (Fry, Wainright, 1991). Кроме того, увеличение значений  $^{13}\text{C}$  у планктеров связано с тем, что летом большинство видов, в том числе и типичные представители открытых вод, тяготеют к шельфовой зоне, так как область распространения океанических группировок с усилением циркуляции вод расширяется в сторону шельфа и области смешанных вод занимают обширные акватории в шельфовой зоне (Горбатенко, 1997). В частности, гипериида *Themisto pacifica* в летний период создает высокие концентрации в шельфовой зоне, вследствие чего происходит обогащение  $^{13}\text{C}$  на 2 ‰ (табл. 1, 2). Осенью картина распределения стабильных изотопов углерода и азота становится близкой к весенней: средние значения  $\delta^{13}\text{C}$  снова снижаются до  $-19,8$  ‰, а  $\delta^{15}\text{N}$  копепоид и эвфаузиид возрастают (см. рис. 5). Это может быть обусловлено как изменениями в изотопном составе фитопланктона, так и массовым развитием бактериопланктона, составляющего в предшествующий летний период основную базу трофической сети.

### Заключение

В Охотском море наиболее низкие значения  $\delta^{15}\text{N}$  на протяжении всех сезонов имела копепода-фильтратор *Eucalanus bungii* (от 6,9 до 8,0 ‰), а высокие — хищные сагитты *Sagitta elegans* — от 12,0 до 13,5 ‰. В весенний период основу пищевой сети пелагиали составляют продуценты (фитопланктон), существенно обеднённые тяжёлым азотом. Однако передача изотопной информации по пищевой цепи требует достаточного количества времени, чем и обусловлено заметное снижение трофодинамической позиции по азоту зоопланктеров в летний период. Летом в основании пищевой пирамиды происходит существенная перестройка. Цветение фитопланктона прекращается, и основу пищевой сети составляют бактериопланктон и простейшие, что способствует изменению пищевых цепей в сторону усложнения и удлинения и, как следствие, повышению трофодинамических позиций гидробионтов, что с учётом скорости метаболических процессов наблюдается в осенний период.

За весь период исследований минимальные значения  $\delta^{13}\text{C}$  имел океанический вид копепоид *Neocalanus plumchrus* ( $-23,2$  ‰) весной, когда его основные скопления формируются в глубоководных районах. Наиболее высокие значения  $\delta^{13}\text{C}$  отмечены у амфипод гаммарид ( $-16,9$  ‰), обитающих в неритической зоне и несущих изотопную информацию бентосного сообщества. У зоопланктона по обогащению  $\delta^{13}\text{C}$  четко выделяются 2 группы – виды, обитающие в шельфовой зоне и имеющие более высокие значения  $\delta^{13}\text{C}$  (1–2 ‰ и более) относительно видов открытых вод, для которых характерно пониженное содержание  $\delta^{13}\text{C}$ .

### Список литературы

- Арашкевич Е.Г.** Характеристика питания копепоид северо-западной части Тихого океана // Океанол. — 1969. — Т. 9, вып. 5. — С. 857–873.
- Волков А.Ф.** Зоопланктон эпипелагиали дальневосточных морей: состав сообществ, межгодовая динамика, значение в питании нектона : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток : ДВГУ, 1996. — 70 с.
- Гейнрих А.К.** О питании морских копепоид бореальной и тропической областей Тихого океана // Тр. ИОАН СССР. — 1963. — Т. 71. — С. 60–71.
- Гейнрих А.К.** Сравнительная экология планктонных океанических сообществ : монография. — М. : Наука, 1993. — 160 с.
- Горбатенко К.М.** Состав, структура и динамика планктона Охотского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ИБМ ДВО РАН, 1997. — 24 с.
- Горбатенко К.М., Заволокин А.В., Мерзляков А.Ю., Княшко С.И.** Трофический статус медуз (Cnidaria) Охотского моря и специфика их питания весной по данным анализов содержимого желудков и соотношений стабильных изотопов // Изв. ТИНРО. — 2005. — Т. 143. — С. 240–248.
- Горбатенко К.М., Княшко С.И.** Состав сообщества зоопланктона эпипелагиали северо-восточной части Охотского моря и трофический статус доминирующих видов по данным анализа соотношений стабильных изотопов  $\delta^{13}\text{C}$  и  $\delta^{15}\text{N}$  // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 148. — С. 3–22.

**Горбатенко К.М., Кияшко С.И., Лаженцев А.Е. и др.** Бенито-пелагические трофические связи в ихтиоценое шельфовой зоны западной части Берингова моря по данным анализа содержимого желудков и стабильных изотопов углерода и азота // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 153. — С. 284–295.

**Горбатенко К.М., Кияшко С.И., Лаженцев А.Е. и др.** Исследование трофической структуры экосистемы пелагиали Охотского моря по изотопному составу азота и углерода в органическом веществе гидробионтов // Тез. докл. 17-го симпозиума по стабильным изотопам. — М.: ГЕОХИ, 2004. — С. 68–69.

**Горбатенко К.М., Кияшко С.И., Лаженцев А.Е.** Питание и состав стабильных изотопов углерода и азота тихоокеанских лососей *Oncorhynchus* spp. в Охотском море и сопредельных водах Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 2009. — Т. 156. — С. 159–173.

**Дулупова Е.П.** Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей: монография. — Владивосток: ТИНРО-центр, 2002. — 273 с.

**Кияшко С.И.** Изучение потоков углерода в морских экосистемах по природным соотношениям стабильных изотопов ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ) // Биол. моря. — 1987. — № 5. — С. 3–12.

**Раймонт Дж.** Планктон и продуктивность океана. Зоопланктон: монография. — М.: Агропромиздат, 1988. — Ч. 1. — 544 с.; Ч. 2. — 357 с.

**Раймонт Дж.** Планктон и продуктивность океана. Т. 1: Фитопланктон: монография. — М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1983. — 568 с.

**Сорокин Ю.И.** Первичная продукция в Охотском море // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. — М.: ВНИРО, 1997. — С. 103–110.

**DeNiro M.J., Epstein S.** Influence of the diet on the distribution of carbon isotopes in animals // Geochim. Cosmochim. Acta. — 1978. — Vol. 42. — P. 595–506.

**Fry B., Wainright S.C.** Diatom sources of  $^{13}\text{C}$ -rich carbon in marine food webs // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 1991. — Vol. 76. — P. 149–157.

**Gorbatenko K.M., Nikolayev A.V., Figurkin A.L., Il'inskii E.N.** Quantitative Composition, Distribution, and Feeding of Large Jellyfish (Scyphozoa et Hydrozoa) on the West Kamchatka Shelf in Summer // Russian Journal of Marine Biology. — 2009. — Vol. 35, № 7. — P. 1–14.

**Hobson K.A., Fisk A., Karnovsky N. et al.** Stable isotope ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ) model for the North Water food web: implication for evaluating trophodynamics and the flow of energy and contaminants // Deep-Sea Res. II. — 2002. — Vol. 49. — P. 5131–5150.

**Michener R.H. and Schell D.M.** Stable isotope ratios as tracers in marine aquatic food webs // Stable isotopes in ecology and environmental science / ed. by K. Lajtha and H. Michener. — Blackwell Scientific Publications, Oxford, 1994. — P. 138–157.

**Miller T.W., Brodeur R.D., Rau G., Omori K.** Prey dominance shapes trophic structure of the northern California Current pelagic food web: evidence from stable isotopes and diet analysis // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 2010. — Vol. 420. — P. 15–26.

**Minagawa M., Wada E.** Stepwise enrichment of  $^{15}\text{N}$  along food chains: further evidence and the relation between  $\delta^{15}\text{N}$  and animal age // Geochim. Cosmochim. Acta. — 1984. — Vol. 48. — P. 1135–1140.

**Ostrom N.E., Macko S.A., Deibel D., Thompson R.J.** Seasonal variations in the stable carbon and nitrogen isotope biogeochemistry of a coastal ocean environment // Geochim. Cosmochim. Acta. — 1997. — Vol. 61. — P. 2929–2942.

**Parsons T.R.** The structure of life in the sea // The ecology of the seas / ed. D.H. Cushing, J.J. Walsh. — Oxford: Blackwell, 1976. — P. 81–97.

**Post D.M.** Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumption // Ecology. — 2002. — Vol. 83. — P. 703–718.

**Sato M., Sasaki H., Fukuchi M.** Stable isotopic compositions of overwintering copepods in the arctic and subarctic waters and implications to the feeding history // J. Mar. Systems. — 2002. — Vol. 38. — P. 165–174.

**Schell D.M., Barnett B.A., Vinette K.A.** Carbon and nitrogen isotope ratios in zooplankton of the Bering, Chukchi and Beaufort seas // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 1998. — Vol. 162. — P. 11–23.

**Welch D.W., Parsons T.R.**  $\delta^{13}\text{C}$  —  $\delta^{15}\text{N}$  values as indicators of trophic position and competitive overlap for Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) // Fish. Oceanogr. — 1993. — Vol. 2, № 1. — P. 11–23.

*Поступила в редакцию 19.03.14 г.*