УДК 574.58:57.087.45(265.53)

К.М. Горбатенко[1], С.И. Кияшко[2], А.Е. Лаженцев[1], П.О. Емелин[1], Р.П. Гришан[1]*

[1] Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр, 690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4;

[2] Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, 690059, г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17

ДОННО-ПЕЛАГИЧЕСКИЕ СВЯЗИ В ГЛУБОКОВОДНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ ПО ДАННЫМ АНАЛИЗА СТАБИЛЬНЫХ ИЗОТОПОВ С И N

На основе данных, собранных при проведении комплексных донных и пелагических съёмок ТИНРО-центра в глубоководной части Охотского моря, анализируются состав, обилие, питание и трофический статус наиболее массовых видов в пелагических и донных сообществах. Определен изотопный состав $\delta^{13}C$ и $\delta^{15}N$ у 107 видов планктона, бентоса, нектона, донных рыб и головоногих, составляющих основу пелагических и донных сообществ. Установлено, что зоопланктон значительно отличается от бентосных беспозвоночных по изотопному составу углерода: величины $\delta^{13}C$ зоопланктона находятся в пределах от –23,30 до –19,90 ‰; зообентоса — от –18,90 до –13,33 ‰. Средние значения $\delta^{13}C$ у исследованных пелагических и донных рыб и головоногих изменяются соответственно от –22,10 до –18,90 ‰ и от –20,08 до –15,75 ‰. Содержание изотопа углерода ^{13}C в тканях гидробионтов в основном зависит от доли в их рационе пелагических или донных кормовых объектов. Изотопные исследования показали, что только 30 % исследованных видов донных рыб и головоногих континентального склона используют ресурсы детритной пищевой цепи в основе своей кормовой базы. Диапазон значений $\delta^{15}N$ исследованных гидробионтов составил от 6,88–6,79 (*Eucalanus bungii* и *Megayoldia thraciaeformis*) до 18,26 ‰ (*Molpadia roretzii*). На вершине общей донно-пелагической пищевой цепи (ТУк ≥ 5) материкового склона находились 4 вида донных беспозвоночных и 8 видов рыб, кормовая база которых, судя по значениям $\delta^{13}C$, имеет различное происхождение (не только из детритной пищевой цепи, но и из пастбищной). Трофические связи в глубоководной части Охотского моря демонстрируют высокую степень взаимозависимости донного и пелагического сообществ, поскольку большинство массовых видов нектона пелагиали и донных рыб и головоногих в той или иной степени являются потребителями как донной, так и пелагической пищи. Около 70 % массовых

* *Горбатенко Константин Михайлович, кандидат биологических наук, заведующий сектором, e-mail: gorbatenko@tinro.ru; Кияшко Сергей Ильич, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, e-mail: sekiyash@mail.ru; Лаженцев Артем Евгеньевич, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, e-mail: lazshentsev@tinro.ru; Емелин Павел Олегович, младший научный сотрудник, e-mail: emelinpavel@gmail.com; Гришан Руслан Павлович, научный сотрудник, e-mail: grishan.rus125@mail.ru.*

Gorbatenko Konstantin M., Ph.D., head of section, e-mail: gorbatenko@tinro.ru; Kiyashko Sergey I., Ph.D., senior researcher, e-mail: sekiyash@mail.ru; Lazhentsev Artem E., Ph.D., senior researcher, e-mail: lazshentsev@tinro.ru; Emelin Pavel O., junior researcher, e-mail: emelinpavel@gmail.com; Grishan Ruslan P., researcher, e-mail: grishan.rus125@mail.ru.

видов донных рыб и головоногих питаются объектами из пастбищной пищевой цепи и не связаны с детритной пищевой цепью.

Ключевые слова: Охотское море, материковый склон, стабильные изотопы, азот, углерод, склон, планктон, нектон, бентос.

Gorbatenko K.M., Kiyashko S.I., Lazhentsev A.E., Emelin P.O., Grishan R.P. Bentho-pelagic relations in the deep-water part of the Okhotsk Sea by the data of stable isotopes C and N analysis // Izv. TINRO. — 2015. — Vol. 183. — P. 200–216.

Composition, abundance, diet and trophic status are analyzed for dominant benthic and pelagic species in the deep-water Okhotsk Sea on the data collected in demersal and pelagic trawl surveys conducted by Pacific Fisheries Research Center (TINRO). Isotope composition of ^{13}C and ^{15}N is determined for tissues of 107 species of plankton, benthos, demersal fish, and cephalopods, which form a basis of pelagic and benthic communities. The carbon isotope content is significantly different between these groups: $\delta^{13}C$ ranges from –23.30 to –19.90 ‰ for zooplankton, from –18.90 to –13.33 ‰ for benthos, from –22.10 to –18.90 ‰ for fish (mean values), and from –20.08 to –15.75 ‰ for cephalopods. It depends mainly on proportion of pelagic and benthic food in their diet. Following to these values, 30 % of examined species of demersal fishes and cephalopods use resources of detritus food chain as the base of their diet. The range of $\delta^{15}N$ is from 6.79 (*Megayoldia thraciaeformis*), 6.88 (*Eucalanus bungii*) to 18.26 ‰ (*Molpadia roretzii*). Its highest level is observed for 4 species of benthic invertebrates and 8 species of demersal fishes on the continental slope characterized by high tropic level (≥5) and included to the bentho-pelagic food chain, that corresponds with their $\delta^{13}C$ values. Trophic relations in the deep-water Okhotsk Sea demonstrates high dependence between benthic and pelagic communities, as far as many dominant species of pelagic and demersal nekton consume both benthic and pelagic food. Feeding about of 70 % of dominant species of demersal fishes and cephalopods is based on grazing rather than on detritus food.

Key words: Okhotsk Sea, continental slope, stable isotope, nitrogen, carbon, plankton, nekton, benthos.

Введение

Охотское море относится к важнейшим промысловым районам России, где осуществляется регулярный мониторинг состояния биологических ресурсов. Частью этих исследований почти всегда было изучение питания и трофических отношений рыб и промысловых беспозвоночных. (Шунтов и др., 2010). С внедрением в практику экологического мониторинга экосистемных подходов появилась необходимость расширения и углубления трофологических работ, в том числе по данным анализа стабильных изотопов в тканях гидробионтов. Описания трофических связей в экосистемах, основанные на изотопном анализе, выполнялись многими исследователями при анализе пищевого поведения и распределения консументов на различных уровнях трофической пирамиды (Minagawa, Wada, 1984; Kurle, Worthy, 2002; Herman et al., 2005; Kurle, Gudmundson, 2007; Drazen et al., 2008; Newsome et al., 2010). Закономерное изменение соотношения стабильных изотопов азота $\delta^{15}N$ с повышением трофического уровня у животных позволяет оценить относительное положение консументов в трофической иерархии (Vanderklift, Ponsard, 2003). С другой стороны, соотношение стабильных изотопов углерода $\delta^{13}C$ может служить индикатором как источника пищи, так и района обитания пелагических животных (Rubenstein, Hobson, 2004). Значения $\delta^{13}C$ консументов определяются источниками первичной продукции, которая в свою очередь характеризует район нагула. Таким образом можно отслеживать миграции гидробионтов между изотопно-различными географическими регионами (Hobson, 2005) и биотопами (Petersen, Curtis, 1980). В последние годы активно развиваются исследования пищевых связей гидробионтов при помощи изотопов и в российских водах дальневосточных морей (Горбатенко и др., 2005, 2008, 2009а, б, 2012, 2013, 2014; Горбатенко, Кияшко, 2007; Харламенко и др., 2008, 2015; Шунтов и др., 2010).

Литературные данные по содержанию изотопов у первичных продуцентов в донной и пелагической трофических сетях показывают, что средние значения содержания $\delta^{13}C$ в морском фитопланктоне и в макрофитах составляют соответственно –22 и более –17 ‰ (France, 1995). Близкие к донным макрофитам средние величины $\delta^{13}C$

микрофитобентоса — около –16,5 ‰ — отмечались в Японском море (Харламенко и др., 2008). Предыдущие исследования изотопного состава гидробионтов в Охотском и Беринговом морях выявили устойчивую границу между видами, потребляющими пищу пелагического и донного происхождения, которая проходит по значению $\delta^{13}C$ –17,5 ‰ (Горбатенко и др., 2008, 2013). С другой стороны, изотопные исследования планктона Охотского моря (Горбатенко, Кияшко, 2007; Горбатенко и др., 2014) показали, что виды планктона, обитающие в шельфовой зоне, всегда показывают более высокие значения $\delta^{13}C$ по сравнению с видами открытых вод. Это вполне закономерно, так как более высокие значения $\delta^{13}C$ взвешенного органического вещества (ВОВ) наблюдаются именно в шельфовой зоне по сравнению с открытыми водами (Miller et al., 2010).

Для глубоководных сообществ дальневосточных морей роль различных источников органического вещества (фитопланктон, фитодетрит) остается во многом невыясненной, однако изотопные исследования донных сообществ на континентальном склоне Охотского моря до настоящего времени не проводились. В настоящей работе объединены данные анализа стабильных изотопов у доминирующих видов планктона, бентоса, нектона, донных рыб и головоногих в глубоководной части Охотского моря с целью определения основных донно-пелагических связей.

Материалы и методы

Пробы для определения изотопного состава планктона, рыб и донных беспозвоночных глубоководной части Охотского моря были собраны во время комплексных пелагических и донных траловых съёмок, выполненных в экспедициях ТИНРО-центра в 2004–2013 гг. (рис. 1).

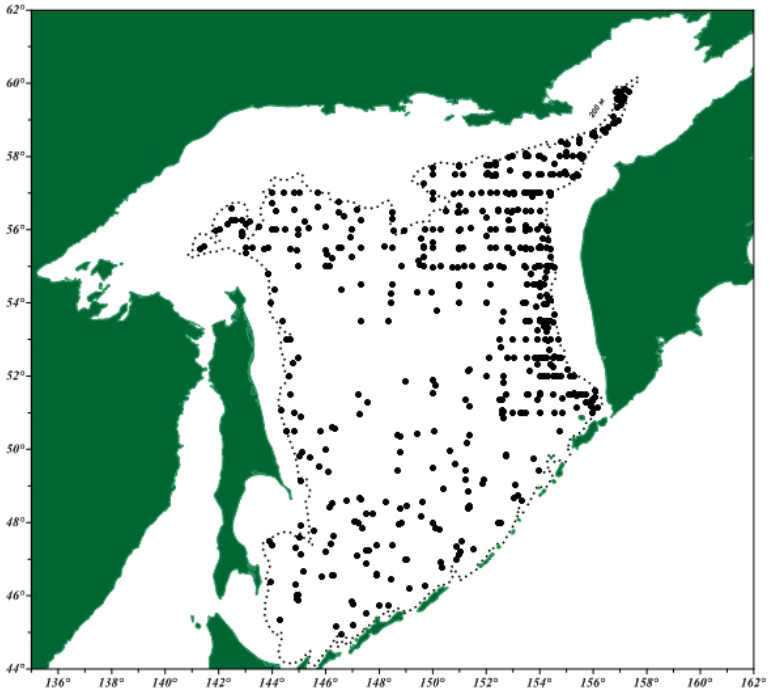

Рис. 1. Схема отбора проб гидробионтов на континентальном склоне Охотского моря для определения стабильных изотопов

Fig. 1. Scheme of samplings on continental slope of the Okhotsk Sea for determination of stable isotopes values

Основные сборы донных гидробионтов в глубоководной части Охотского моря проводились в позднелетний и осенний периоды.

Для определения трофического статуса гидробионтов был выполнен изотопный анализ азота и углерода их тканей в количестве 622 проб, выделенных из 107 видов планктона, бентоса, нектона, донных рыб и беспозвоночных (табл. 1).

Таблица 1

Предельные значения изотопного состава $\delta^{13}C$ и $\delta^{15}N$ доминирующих групп гидробионтов открытых вод глубоководной части Охотского моря в 2004–2013 гг., ‰

Table 1

Limit values of $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ for dominant groups of animals in the deep-water Okhotsk Sea in 2004–2013, ‰

Экологическая группа	Кол-во видов	Min $\delta^{13}C$	Max $\delta^{13}C$	Min $\delta^{15}N$	Max $\delta^{15}N$	Кол-во проб (n)
Зоопланктон	21	–23,30	–19,90	6,88	12,30	204
Зообентос	43	–18,90	–13,33	6,79	18,26	65
Пелагический нектон	21	–22,10	–18,90	11,40	16,84	627
Донные рыбы и головоногие	22	–20,08	–15,75	13,05	18,40	86
Всего	**107**	**–23,30**	**–13,33**	**6,79**	**18,40**	**622**

Соотношения стабильных изотопов углерода ($^{13}C/^{12}C$) и азота ($^{15}N/^{14}N$) в образцах принято определять в виде относительных величин $\delta^{13}C$ и $\delta^{15}N$, измеряемых в промилле, как разница между соотношением изотопов в исследуемом объекте и стандарте:

для углерода $\delta^{13}C$ (‰) = $[(^{13}C/^{12}C_{образца} - {}^{13}C/^{12}C_{стандарта})/{}^{13}C/^{12}C_{стандарта}]$ x 1000;

для азота $\delta^{15}N$ (‰) = $[(^{15}N/^{14}N_{образца} - {}^{15}N/^{14}N_{стандарта})/{}^{15}N/^{14}N_{стандарта}]$ x 1000.

Для унификации данных значения стабильных изотопов углерода выражают относительно карбоната Vienna Pee Dee Belemnite [V-PDB], а азота — относительно атмосферного азота. Изотопный анализ был проведен в Лаборатории стабильных изотопов Дальневосточного геологического института ДВО РАН с использованием элементного анализатора FlashEA-1112, соединенного через интерфейс ConFlo IV с изотопным масс-спектрометром MAT-253 (Thermoquest). Для калибровки использованы стандарты IAEA CH-6, NBS-22, IAEA N-1 и IAEA N-2 (Международное агентство по атомной энергии, Вена). Точность определения величин $\delta^{13}C$ и $\delta^{15}N$ составила соответственно ±0,06 и ±0,10 ‰.

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

$$ТУк = \lambda + (\delta^{15}N_c - \delta^{15}N_b)/\Delta,$$

где $\delta^{15}N_c$ — изотопный состав азота консумента; $\delta^{15}N_b$ — изотопный состав азота организмов, принимаемых за основание данной пищевой цепи. В глубоководной части Охотского моря для планктона принято значение $\delta^{15}N$ у копеподы *Eucalanus bungii* (6,88 ‰), а для бентоса — у двустворки *Megayoldia thraciaeformis* (6,79 ‰), поскольку среди исследованных видов консументов они имели наименьшие значения $\delta^{15}N$ и с наибольшей вероятностью могут считаться консументами первого порядка. Δ — величина изменения изотопного состава на одном трофическом уровне, согласно Minagawa и Wada (1984) принята равной 3,4 ‰; λ — значение трофического уровня организмов, принимаемых за основание пищевой цепи (в нашем случае принято равным 2, как для консументов первого порядка). Так как минимальные значения азота у консументов 1-го порядка у зообентоса и зоопланктона были близки, расчёт трофических уровней в пелагических и донных сообществах нектона был произведён по одной схеме. При этом для основания пищевой цепи в глубоководной части Охотского моря принято среднее от вышеуказанных значений для бентоса и планктона, равное 6,8 ‰.

Результаты и их обсуждение

Основой кормовой базы пелагических и донных рыб в глубоководной части Охотского моря, как и в любой морской экосистеме, являются планктонные и бентосные беспозвоночные, а для более крупных, хищных, его представителей — нектон, в том числе собственная молодь.

Зоопланктон. Состав стабильных изотопов углерода и азота был исследован у 21 вида из 7 таксономических групп зоопланктона, обитающих в открытых водах (табл. 2). Как и в предыдущих исследованиях (Горбатенко и др., 2014), наблюдалось закономерное увеличение значений $\delta^{15}N$ от копепод к сагиттам. Минимальное значение

$\delta^{15}N$ имела копепода-фильтратор *E. bungii* (6,88 ‰), а максимальное — хищная сагитта *Sagitta elegans* (12,30 ‰). Таким образом, *E. bungii*, как и в других регионах, занимает в Охотском море самое низкое положение в трофической цепи (Горбатенко и др., 2008), что позволяет считать, что данный вид является в основном фитофагом и занимает трофический уровень 2,0. Более высокие значения $\delta^{15}N$ имеют гипериды и эвфаузииды, что указывает на потребление ими не только фитопланктона, бактерий и простейших, но и, возможно, яиц и науплий представителей основных групп зоопланктона.

Таблица 2

Эколого-трофологическая характеристика и изотопный состав доминирующих видов зоопланктона открытых вод глубоководной части Охотского моря в летне-осенний период

Table 2

Ecological and trophic status and isotopic composition for dominant species of zooplankton in the deep-water Okhotsk Sea in summer-autumn

Вид	Эк	Тп	$\delta^{13}C \pm SE$, ‰	$\delta^{15}N \pm SE$, ‰	ТУк	n
Euphasiacea (эвфаузииды)			**–21,5**	**9,3**	**2,8**	**41**
Thysanoessa longipes	П	СМ[1]	–21,50 ± 0,28	10,0 ± 0,15	2,9	26
Euphausia pacifica	П	Ф[1]	–21,50 ± 0,27	8,0 ± 0,45	2,4	11
Th. inermis	П	Ф[1]	–21,20 ± 0,66	10,0 ± 0,51	2,9	4
Hyperiidea (гипериды)			**–20,90**	**10,40**	**3,1**	**31**
Primno macropa	П	ХВ[2]	–21,50 ± 0,28	10,70 ± 0,25	3,1	6
Themisto pacifica	П	ХВ[2]	–20,30 ± 0,23	10,10 ± 0,19	3,0	25
Copepoda (копеподы), фильтраторы			**–21,98**	**8,90**	**2,6**	**54**
Eucalanus bungii	П	Ф[3]	–23,30 ± 1,52	6,88 ± 0,52	2,0	3
Metridia okhotensis	П	СМ[3]	–21,40 ± 0,72	9,40 ± 0,39	2,8	11
M. pacifica	П	СМ[3]	–21,60 ± 0,15	9,50 ± 0,59	2,8	7
Neocalanus cristatus	П	Ф[3]	–21,90 ± 0,49	9,10 ± 0,26	2,7	11
N. plumchrus	П	Ф[3]	–21,70 ± 0,33	9,40 ± 0,16	2,8	22
Copepoda (копеподы), хищные			**–21,90**	**11,50**	**3,4**	**23**
Pareuchaeta japonica	П	Х[3]	–21,90 ± 0,37	11,50 ± 0,45	3,4	23
Chaetognata (щетинкочелюстные)			**–20,40**	**12,30**	3,6	**25**
Sagitta elegans	П	Х[4]	–20,40 ± 0,22	12,30 ± 0,26	3,6	25
Cnidaria (стрекающие) < 10 мм			**–20,87**	**10,20**	**3,0**	**2**
Aglantha digitale	П	Х[5]	20,87 ± 0,52	10,20 ± 0,22	3,0	2
Cnidaria (стрекающие) > 10 мм			**–20,66**	**10,70**	**3,1**	**11**
Aurelia limbata	П	Х[5]	–20,70 ± 0,40	10,50 ± 0,20	3,1	7
Chrysaora quinquecirrha	П	Х[5]	–21,10 ± 0,48	10,60 ± 0,24	3,1	2
Ptychogena lactea	П	Х[5]	–20,20 ± 0,32	11,0 ± 0,12	3,2	2
Pteropoda (крылоногие)						**12**
Clione limacina	П	Х[6]	–21,0 ± 0,44	9,30 ± 0,62	2,7	10
Limacina helicina	П	Ф[6]	–22,40 ± 0,57	8,0 ± 0,30	2,4	2
Mysidacea (мизиды)			**–20,13**	**10,50**	3,1	**7**
Meteritrops microphthalma	ПД	СМ[2]	–20,89	9,94	2,9	1
Neomysis mirabilis	ПД	СМ[2]	–19,90 ± 0,45	11,30 ± 0,23	3,3	3
Neomysis sp.	ПД	СМ[2]	–19,96	10,19	3,0	1

Примечания. Эк — экологическая характеристика вида: П — пелагический, ПД — придонный; Тп — тип питания: СМ — смешанный, Ф — фитофаги, Х — хищники, ХВ — хвататели плотоядные; ТУк — реальный трофический уровень (рассчитан по Post (2002)); n — количество проб. [1] Тип питания определен Л.А. Пономаревой (1955); [2]В.Л. Гутельмахер с соавторами (1988); [3]Е.Г. Арашкевич (1969); [4]О.В. Косихиной (1982); [5]К.М. Горбатенко с соавторами (2005); [6]Дж. Раймонт (1983).

Анализ изотопного состава углерода выявил заметные вариации между исследованными группами зоопланктона и показал для всех видов (табл. 2) меньшее обогащение тяжелым углеродом (1–2 ‰ и более) в глубоководной части Охотского моря по сравнению с шельфовой зоной (Горбатенко и др., 2013). Минимальные значения $\delta^{13}C$ имела копепода *E. bungii* (–23,3 ‰), основные скопления которой формируются в глубоководных районах. Гипериды, сагитты и медузы практи-

чески не различались по средним значениям $\delta^{13}C$ (ниже –20 ‰), что указывает на сходство их кормовой базы.

Зообентос. На основании материалов донных траловых съемок, выполненных в летне-осенний период (2010, 2012, 2013 гг.), проведены исследования изотопного состава азота и углерода у бентосных беспозвоночных. Основной сбор макробентоса проводился в осенний период 2013 г. в интервале глубин 440–965 м. Были отобраны и проанализированы 43 вида донных беспозвоночных из 12 таксономических групп (табл. 3).

Таблица 3

Эколого-трофологическая характеристика и изотопный состав доминирующих видов макробентоса материкового склона глубоководной части Охотского моря в летне-осенний период

Table 3

Ecological and trophic status and isotopic composition for dominant benthic species on the continental slope of the Okhotsk Sea in summer-autumn

Вид	Эк	Тп	$\delta^{13}C \pm SE$, ‰	$\delta^{15}N \pm SE$, ‰	ТУк	n
Bivalvia (двустворчатые)						
Megayoldia thraciaeformis	Д	СД[1]	–16,04	6,79	2,0	1
Parvamuseum alaskensis	Д	П[2]	–17,28	13,78	4,1	1
Caridea (настоящие креветки)						
Argis ochotensis	ПД	П[3, 4]	–15,11 ± 1,26	14,01 ± 0,42	4,1	2
Pandalus borealis	ПД	П[5]	–17,33 ± 0,42	13,88 ± 0,38	4,1	5
P. goniurus	ПД	П[5, 6]	–17,81 ± 0,37	13,60 ± 0,11	4,0	2
P. hypsinotus	ПД	П[5, 7]	–14,83	15,56	4,6	1
Pandalopsis longirostris	ПД	П[8]	–17,41 ± 0,06	14,91 ± 0,14	4,4	4
P. ochotensis	ПД	П[8]	–18,01 ± 1,0	14,28 ± 0,41	4,2	2
Sclerocrangon derjugini	ПД	П[4]	–15,28	15,80	4,7	1
Brachiura (короткохвостые раки)						
Chionoecetes angulatus	Д	П[9*]	–16,04 ± 0,16	14,97 ± 0,25	4,4	3
Ch. opilio	Д	П[3, 10]	–14,31	14,02	4,1	1
Anomyra (среднехвостые раки)						
Lithodes aequispinus	Д	П[3]	–14,28	14,04	4,1	1
L. couesi	Д	П[3, 9*]	–16,42	15,41	4,5	1
Paralomis multispinus	Д	П[3, 9*]	–16,31	15,15	4,5	1
P. verilli	Д	П[3, 9*]	–16,95 ± 0,80	14,83 ± 0,99	4,4	2
Pasiphaedae (примитивные креветки)						
Pasiphaea pacifica	Д	П[8]	–18,24	14,07	4,1	1
Cirripedia (усоногие раки)						
Chirona evermani	Д	НС[11]	–18,36	14,07	4,1	1
Polychaeta (полихеты)						
Aphrodita australis	Д	П[12*]	–14,24 ± 0,08	17,51 ± 0,33	5,2	2
Eunoe nodosa	Д	П[12, 13]	–15,80	14,48	4,3	1
Nephthys sp.	Д	П[9, 14]	–18,90	11,84	3,5	1
Nereis sp.	Д	П[12]	–17,89	14,29	4,2	1
Polychaeta fam. gen. sp.	Д	П[12]	–17,39	12,69	3,7	1
Echinodermata (иглокожие)						
Asteroidea (морские звезды)						
Ceramaster patagonicus	Д	БД[15]	–15,96	14,97	4,4	1
Hippasteria spinosa armata	Д	П[16]	–14,86	14,73	4,3	1
Asteroidea fam. gen. sp.	Д	П[17]	–15,44	15,49	4,6	1
Myxoderma sacculatum	Д	П[16, 18*]	–14,91	16,62	4,9	1
Ctenodiscus crispatus	Д	БД[16, 19]	–15,04	11,37	3,3	1
Diplopteraster multipes	Д	П[16]	–13,33	17,22	5,1	1
Echinoidea (морские ежи)						
Brisaster townsendi	Д	СД[17*]	–16,37	11,44	3,4	1
Holothuroidea (голотурии)						
Molpadia roretzii	Д	БД[17*]	–15,44	18,26	5,4	1
Synallactes nozawai	Д	БД[17*]	–14,84	14,00	4,1	1

Окончание табл. 3
Table 3 finished

Вид	Эк	Тп	$\delta^{13}C \pm SE$, ‰	$\delta^{15}N \pm SE$, ‰	ТУк	n
Aplacophora (бороздчатобрюхие моллюски)						
Neomenia sp.	Д	П[17, 20]	–18,26	15,27	4,5	1
Gastropoda (брюхоногие)						
Buccinum pemphigus	Д	П[21]	–16,06 ± 0,25	15,99 ± 0,68	4,7	5
Clinopegma chikaoi	Д	П[21*]	–15,35	15,90	4,7	1
C. grammata	Д	П[21*]	–14,37 ± 1,52	14,94 ± 1,58	4,4	2
Cryptonatica sp.	Д	П[22]	–14,99	10,54	3,1	1
Neancistrolepis glabrus	Д	П[21*]	–18,75	16,16	4,8	1
Neptunea convexa	Д	П[22]	–16,60 ± 0,84	17,40 ± 0,35	5,1	2
N. laticostata	Д	П[22]	–14,69 ± 0,06	16,26 ± 0,57	4,8	3
N. pribillofensis	Д	П[22]	–15,18	16,81	4,9	1
Sipunculida (сипункулиды)						
Phascolosoma margaritacea	Д	БД[23, 24]	–15,29	12,97	3,8	1
Actiniaria (актинии)						
Actiniaria fam. gen. sp.	Д	П[25]	–18,13	10,96	3,2	1
Liponema brevicornis	Д	П[17, 25]	–17,99	15,36	4,5	1

Примечания. Эк — экологическая характеристика вида: ПД — придонный, Д — донный; Тп — тип питания: П — плотоядные, НС — неподвижные сестонофаги, ПС — подвижные сестонофаги, СД — собирающие детритофаги, БД — безвыборочные детритофаги; ТУк — реальный трофический уровень; n — количество проб. [1] Тип питания определен Е.А. Цихон-Луканиной (1987); [2]G.R.F. Hicks, B.A. Marshall (1985); [3]В.И. Чучукало (2006); [4]М.Н. Соколовой (1957); [5]В.И.Чучукало, М.А. Шебановой (2003); [6]В.И. Чучукало с соавторами (2003); [7]J.A. Boutillier и H. Nguyen (1999); [8]Р.Н. Буруковским (2009); [9]М.С. Кун, Л.В. Микулич (1954); [10]В.А. Надточим с соавторами (2001); [11]И.А. Жирковым (2010); [12]K. Fauchald, P.A. Jumars (1979); [13]М.Н. Соколовой (1986); [14]W.J. Wolff (1973); [15]R.C. Anderson и R.L. Shimek (1993); [16]A.G.Jr. Carey (1972); [17]В.А. Догелем (1981); [18]K.L. Howell с соавторами (2003); [19]по Атласу … (2010а); [20]R. Guralnick, K. Smith (1999); [21]А.Н. Голиковым (1980); [22]А.Н. Голиковым, О.Г. Кусакиным (1978); [23]Е.П. Турпаевой (1953); [24]М.Н. Соколовой (1958); [25]по Атласу … (2010б). * Питание вида не изучено, тип питания указан на основании трофической характеристики близкородственных видов или таксономической группы более высокого ранга.

Донные беспозвоночные имеют очень широкий диапазон значений межвидовых вариаций $\delta^{15}N$ — около 11,50 ‰ (от 6,79 до 18,26 ‰), формально соответствующий четырем трофическим уровням. Самое низкое значение $\delta^{15}N$ (6,79 ‰) среди всех донных беспозвоночных отмечено у двустворки *M. thraciaeformis*, что по трофическому статусу соответствует 2-му трофическому уровню (ТУк = 2,0). Остальные беспозвоночные находятся на 3, 4 и 5-м трофических уровнях, т.е. они являются консументами 2–4-го порядков (табл. 3).

Диапазон вариаций значений $\delta^{13}C$ составил 5,6 ‰ (от –13,3 до –18,9 ‰). Широкий разброс средних величин $\delta^{13}C$ для каждого вида отражает различную степень смешения в рационе донных беспозвоночных органического вещества, продуцируемого в пелагическом и донном сообществах.

Нектон. Изотопный состав углерода и азота был исследован у 22 видов донных рыб и 21 вида пелагических, составляющих основу биомассы нектона в глубоководной части Охотского моря. Как и в предыдущих исследованиях в Беринговом море (Горбатенко и др., 2008), в Охотском соотношение стабильных изотопов $\delta^{15}N$ и $\delta^{13}C$ у исследованных видов рыб изменялось в широких пределах.

Пелагический нектон. Для исследования донно-пелагических связей отбирались в первую очередь минтай, лососи, массовые мезопелагические виды и кальмары (табл. 4). Средние значения $\delta^{15}N$ и $\delta^{13}C$ у исследованных пелагических рыб изменяются соответственно от 10,3 до 16,9 и от –21,6 до –17,9 ‰.

Содержание изотопа углерода ^{13}C в тканях консументов верхних уровней трофической цепи экосистемы в значительной степени связано с составом углерода ис-

Таблица 4

Изотопный состав пелагического нектона в открытых водах глубоководной части Охотского моря в летне-осенний период

Table 4

Isotopic composition for pelagic nekton in the deep-water Okhotsk Sea in summer-autumn

Вид	$\delta^{13}C \pm SE$, ‰	$\delta^{15}N \pm SE$, ‰	ТУк	n
Минтай				**67**
Theragra chalcogramma (juv.)	–19,81 ± 0,40	12,22 ± 0,60	3,6	8
Th. chalcogramma (immature)	–19,43 ± 0,20	13,72 ± 0,20	4,1	18
Th. chalcogramma (adults)	–19,24 ± 0,30	15,04 ± 0,10	4,4	38
Th. chalcogramma (> 60 см)	–18,90 ± 0,40	16,84 ± 0,10	5,0	3
Лососи				**164**
Oncorhynchus gorbuscha (smolts)	–20,1 ± 0,2	12,6 ± 0,1	3,7	34
O. keta (smolts)	–20,3 ± 0,2	13,1 ± 0,1	3,9	26
O. masu (smolts)	–19,9 ± 0,3	13,4 ± 0,1	3,9	8
O. kisutch (smolts)	–20,1 ± 0,2	13,4 ± 0,2	3,9	3
O. nerka (smolts)	–19,9 ± 0,2	12,9 ± 0,1	3,8	6
O. keta (immature)*	–20,4 ± 0,1	11,8 ± 0,2	3,5	22
O. gorbuscha (adults)	–20,8 ± 0,2	11,4 ± 0,2	3,4	14
O. keta (adults)*	–20,4 ± 0,3	11,4 ± 0,3	3,4	15
O. nerka (adults)	–20,7	11,8	3,5	1
O. kisutch (adults)	–19,9 ± 0,2	13,4 ± 0,2	3,9	12
O. masu (immature)	–19,9 ± 0,2	13,5 ± 0,2	4,0	10
O. tshawytscha (immature)	–19,7 ± 0,3	13,2 ± 0,3	3,9	12
O. tshawytscha (adults)	–20,0	13,7	4,0	1
Мезопелагические рыбы	**–20,8**	**13,0**	**3,8**	**18**
Diaphus theta	–21,4 ± 0,2	11,5 ± 0,2	3,4	2
Lipolagus ochotensis	–21,0 ± 0,1	14,3 ± 0,5	4,2	4
Leuroglossus schmidtii	–21,2 ± 0,3	12,5 ± 0,2	3,7	5
Stenobrachius leucopsarus	–20,6 ± 0,2	12,9 ± 0,2	3,8	6
S. nannochir	–20,3	12,0	3,5	1
Терпуги	**–20,75**	**12,2**	**3,6**	**5**
Pleurogrammus azonus	–21,00	12,50	3,7	1
P. monopterygius	–20,5 ± 0,3	11,9 ± 0,6	3,5	4
Кальмары	**–20,4**	**12,7**	**3,7**	**13**
Gonatopsis borealis	–20,3 ± 0,5	12,2 ± 0,3	3,6	4
G. japonicus	–20,6 ± 0,1	13,5 ± 0,4	4,0	3
Gonatus kamtschaticus	–18,9	13,3	3,9	1
G. madokai	–20,7	13,0	3,8	1
Ommastrephes bartrami	–22,1	12,2	3,6	1
Todarodes pacificus	–20,1 ± 0,7	12,3± 0,4	3,6	2
Berryteuthis magister	–20,4	12,8	3,8	1

точников органического вещества, лежащего в основании отдельных пищевых цепей. Относительно узкий диапазон вариаций величины $\delta^{13}C$ в тканях пелагического нектона открытых вод Охотского моря указывает на однородность питания, т.е. у исследованного нектона основу питания составляют исключительно пелагические объекты. Это согласуется с данными содержимого желудков (Чучукало, 2006) и изотопным составом планктона (см. табл. 3).

Минимальные среди всех пелагических видов значения $\delta^{15}N$ и $\delta^{13}C$ наблюдаются у крупной кеты, горбуши и нерки (см. табл. 4). В исследуемый период взрослые особи этих видов возвращаются после нагула из тихоокеанских вод и поэтому несут изотопную информацию тихоокеанского биотопа (Горбатенко и др., 2009а). У хищных лососевых — кижуча, симы и чавычи — средние значения изотопов азота и углерода близки к аналогичным показателям других охотоморских видов, имеющих сходный рацион. Это показывает, что данные виды лососей длительное время находились в

Охотском море. У крупного минтая значения $\delta^{15}N$ и $\delta^{13}C$ (соответственно 16,84 и –18,9 ‰) были наиболее высокими и значительно отличались от таковых у остальных видов. Крупный минтай располагается на 5-м трофическом уровне (табл. 4) и является консументом 4-го порядка. Остальные пелагические виды располагаются на 3 и 4-м трофических уровнях, т.е. являются консументами 2 и 3-го порядков.

Донные рыбы и головоногие. На континентальном склоне для изотопного анализа было взято 86 проб и проанализировано 22 вида донных рыб и головоногих из 12 семейств (табл. 5). Диапазон межвидовых вариаций средних значений $\delta^{13}C$ у исследованных видов составил около 4 ‰ (см. табл. 1). У батипелагических видов из семейств моровых и макрурусовых значения $\delta^{13}C$ были наименьшими (на уровне от –19,0 до –20,0 ‰), а у сублиторального осьминога *Octopus dofleini* наиболее высоким (–15,75 ‰). Среди видов донных рыб наиболее высокие значения $\delta^{13}C$ (более –17,5 ‰), свидетельствующие о преобладании в их питании компонентов преимущественно донного происхождения, отмечены у липаровых — *Careproctus macrodiscus*, стихеевых — *Lumpenella longirostris*, психролютовых — *Malacocottus zonurus*, бельдюговых — *Lycodes soldatovi*, морских окуней — *Sebastolobus macrochir* (размерная группа 20–40 см) и ромбовых скатов — *Bathyraja violacea*. У остальных видов наблюдается относительно низкое насыщение тяжелым ^{13}C, менее –17,5 ‰, что показывает, что основу их рациона составляют объекты пелагического происхождения.

Диапазон межвидовых вариаций средних значений $\delta^{15}N$ у исследованных видов донных рыб и головоногих на материковом склоне составил около 5 ‰ (табл. 1). У молоди лемонемы *Laemonema longipes* значения $\delta^{15}N$ были наименьшими (13,05 ‰), и она располагалась на 3-м трофическом уровне (см. табл. 5). Остальные донные рыбы находились на 4 и 5-м трофических уровнях, т.е. являлись консументами 3–4-го порядков. Максимальные значения $\delta^{15}N$ (более 17 ‰, ТУк $\geq$ 5) наблюдались у черного макруруса, наиболее крупных особей малоглазого макруруса, взрослых особей мягкого бычка, длинноперого шипощёка, ликода Солдатова и многоиглого керчака.

Полученные значения изотопного состава углерода и азота у 107 видов донных и пелагических гидробионтов варьировали в широких пределах. Значения $\delta^{13}C$ разных видов зоопланктона варьировали от –23,30 до –19,90 ‰, зообентоса — от –18,90 до –13,33 ‰. Подобные различия между зоопланктоном и бентосными беспозвоночными были отмечены ранее в шельфовой зоне (Горбатенко и др., 2013). Такая картина разделения бентоса и зоопланктона по изотопному составу углерода является следствием различных изотопных характеристик потребляемой ими первичной продукции (Hobson et al., 2002).

Выявленные различия в изотопном составе углерода между зоопланктоном и бентосными беспозвоночными в глубоководной части Охотского моря дают возможность оценивать по величинам $\delta^{13}C$ принадлежность отдельных видов рыб к пелагической или донной пищевой цепи.

Для более наглядного сравнения групп гидробионтов, потребляющих донную или пелагическую пищу, мы графически показали их изотопные характеристики (рис. 2). Отдельные виды планктона и бентоса (за исключением видов, у которых определены предельные значения) и некоторые виды нектона, сходные между собой по экологическим характеристикам и изотопному составу, были объединены в более широкие категории (копеподы, эвфаузииды, полихеты, креветки, макрурусовые и т.д.).

Зоопланктон открытых вод глубоководной части Охотского моря показал более низкое насыщение тяжелым углеродом (1–2 ‰ и более) по сравнению с шельфовой зоной, что является следствием более низких значений $\delta^{13}C$ ВОВ в открытых водах (Miller et al., 2010).

Зообентос на континентальном склоне имеет более широкий разброс средних величин $\delta^{13}C$ (от –13,30 до –18,90 ‰) по сравнению с шельфовой зоной (от –18,47 до –14,66 ‰, Горбатенко и др., 2013), что является следствием различной степени смешения в питании донных беспозвоночных органического вещества, продуцируемого в пелагическом и донном сообществах.

Таблица 5

Изотопный состав видов донных рыб и головоногих на континентальном склоне глубоководной части Охотского моря в летне-осенний период

Table 5

Isotopic composition for demersal fish and cephalopods on the continental slope of the Okhotsk Sea in summer-autumn

Вид	Эк	Размерная группа, см	$\delta^{13}C \pm SE$, ‰	$\delta^{15}N \pm SE$, ‰	ТУк	n
Pleuronectidae (камбаловые)						
Hippoglossoides elassodon	Эл	20–40	–18,52	16,39	4,8	1
Atheresthes evermanni	Мб	20–40	–17,61 ± 0,05	16,11 ± 0,22	4,8	2
		40–60	–17,49 ± 0,25	16,32 ± 0,22	4,8	4
		> 60	–17,58	16,17	4,8	1
Reinhardtius hippoglossoides	Мб	20–40	–18,87 ± 0,21	14,91 ± 0,71	4,4	3
		40–60	–18,48 ± 0,17	15,79 ± 0,10	4,6	5
		> 60	–18,10 ± 0,04	16,50 ± 0,02	4,9	4
Zoarcidae (бельдюговые)						
Lycodes soldatovi	Мб	40–60	–16,72 ± 0,31	16,98 ± 0,14	5,0	4
		> 60	–17,14 ± 0,05	17,46 ± 0,11	5,1	2
Allolepis hollandi	Мб	20–40	–17,95 ± 0,76	16,67 ± 0,42	4,9	2
Bothrocara brunnea	Мб	40–60	–19,15 ± 0,33	16,24 ± 0,20	4,8	4
Cottidae (рогатковые)						
Gymnocanthus detrisus	Эл	20–40	–18,47	14,93	4,4	1
Myoxocephalus polyacanthocephalus	Эл	60–80	–17,17 ± 0,05	17,98 ± 0,04	5,3	2
Sebastidae (морские окуни)						
Sebastolobus macrochir	Мб	< 20	–19,02	14,57	4,3	1
		20–40	–17,25 ± 0,24	18,04 ± 0,63	5,3	3
Anoplopomatidae (угольные рыбы)						
Anaplopoma fimbria	Мб	40–60	–18,32	16,33	4,8	1
Rajidae (ромбовые скаты)						
Bathyraja parmifera	Мб	20–40	–17,70 ± 0,79	15,68 ± 0,48	4,6	3
		> 80	–17,62 ± 0,18	16,53 ± 0,12	4,9	5
B. violacea	Мб	60–80	–17,13 ± 0,14	16,855 ± 0,24	5,0	2
Liparidae (липаровые)						
Careproctus macrodiscus	Мб	20–40	–17,22 ± 0,69	15,24 ± 0,06	4,5	2
		40–60	–16,23	16,24	4,8	1
C. rastrinus		20–40	–17,65 ± 0,18	15,77 ± 0,13	4,6	3
Psychrolutidae (психролютовые)						
Malacocottus zonurus	Мб	< 20	–16,92	16,68	4,9	1
		20–40	–16,75 ± 0,63	17,22 ± 0,13	5,1	3
Stichaeidae (стихеевые)						
Lumpenella longirostris	Мб	20–40	–16,52 ± 0,23	16,72 ± 0,15	4,9	4
Moridae (моровые)						
Laemonema longipes (juv.)	Бт	< 20	–19,90 ± 0,34	13,05 ± 0,22	3,8	3
Antimora microlepis	Бт	20–40	–19,64	15,40	4,5	1
		40–60	–19,67 ± 0,40	16,15 ± 0,07	4,8	2
Macrouridae (макрурусовые)						
Coryphaenoides acrolepis	Бт	40–60	–18,90 ± 0,12	17,50 ± 0,26	5,2	3
C. cinereus	Бт	20–40	–18,83 ± 0,41	16,31 ± 0,39	4,8	2
		40–60	–20,08	15,31	4,5	1
		60–80	–19,43	16,18	4,8	1
Albatrossia pectoralis	Бт	40–60	–19,51	16,33	4,8	1
		60–80	–19,91 ± 0,46	16,55 ± 0,40	4,9	4
		> 80	–19,38 ± 0,21	17,45 ± 0,51	5,1	3
Octopodidae (cephalopoda)						
Octopus dofleini	Сл	40–60	–15,75	14,98	4,4	1

Примечание. Эк — экологическая характеристика вида (по каталогу Б.А. Шейко, В.В. Федорова (2000)): Сл — сублиторальный, Эл — элиторальный, Мб — мезобентальный, Бт — батибентальный; ТУк — трофический уровень консумента; n — количество проб.

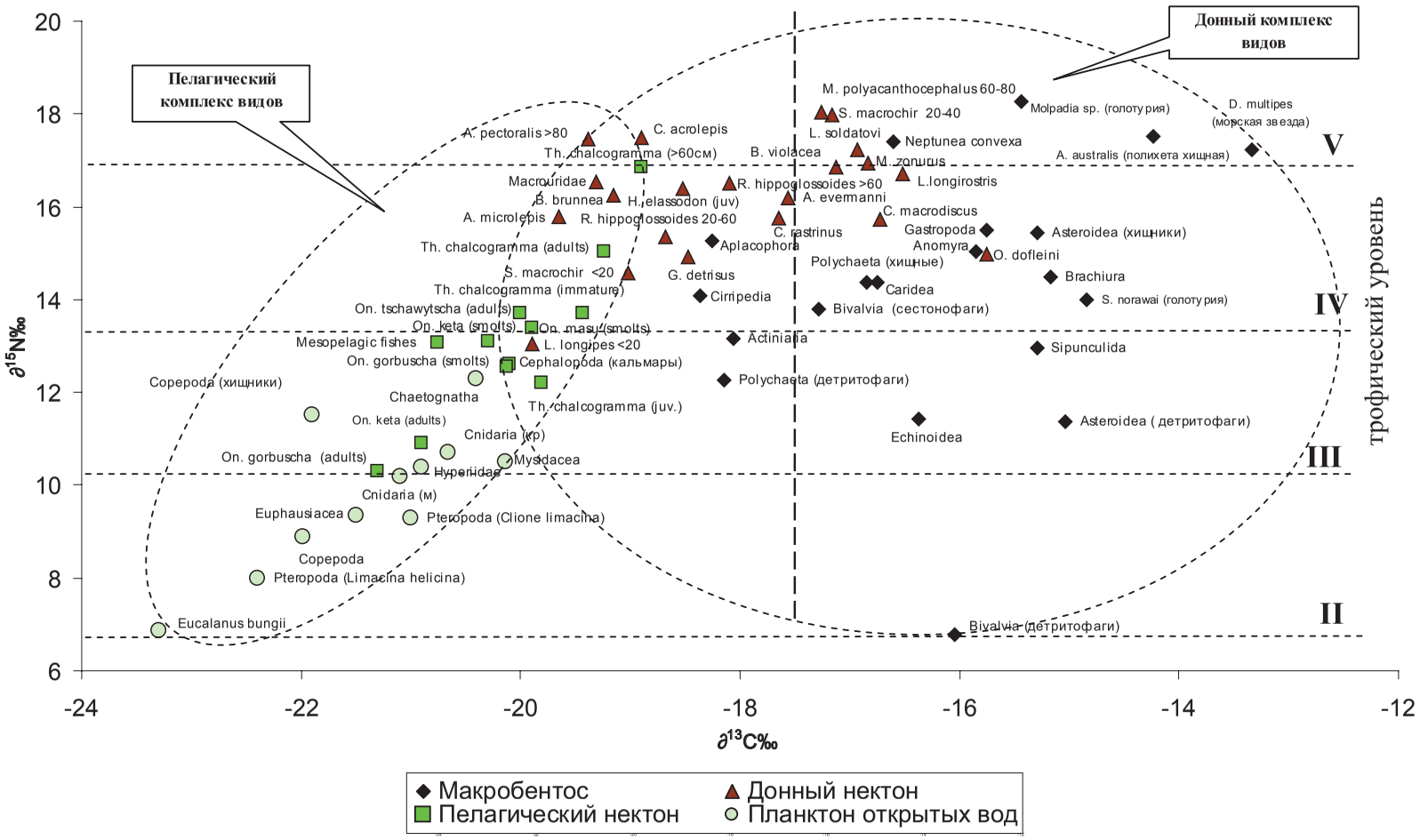

Рис. 2. Трофический статус гидробионтов и их положение в трофической цепи в глубоководной части Охотского моря: *II, III, IV, V* — трофические уровни; -------- — условная граница разделения видов по потреблению донной или пелагической пищи

Fig. 2. Trophic status of aquatic animals and their levels in trophic chain of the deep-water Okhotsk Sea: *II, III, IV, V* — trophic levels; -------- — empiric border between consumers of pelagic and benthic food

В глубоководной части Охотского моря изотопный состав $\delta^{13}C$ пелагического нектона изменялся от –22,10 до –18,90 ‰, донных рыб и головоногих — от –18,20 до –15,10 ‰. Содержание изотопа углерода ^{13}C в тканях консументов верхнего трофического уровня в значительной степени определяется составом углерода источников органического вещества, лежащих в основании отдельных пищевых цепей. Таким образом, величины $\delta^{13}C$ для каждого из проанализированных видов в основном зависят от доли в их рационе пелагических или донных животных. Чем выше доля донных животных в их рационе, тем выше значения $\delta^{13}C$ их тканей. Чётко выделяются две группы рыб: в первую группу входят виды, питание которых основано на пелагических объектах, вследствие чего значения $\delta^{13}C$ в их тканях были низкими — до –17,5 ‰ (рис. 2); во вторую группу входят виды, потребляющие в основном бентосных животных, и у них значение $\delta^{13}C$ выше –17,5 ‰.

Таким образом, согласно полученным изотопным данным пелагический нектон и большинство донных рыб и головоногих (около 70 %) в питании ориентируются на пелагические объекты, тогда как в шельфовой зоне более 90 % исследованных видов зообентоса, донных рыб и головоногих питаются объектами донного происхождения (Горбатенко и др., 2013).

Полученные материалы по изотопам азота позволяют провести сравнительные оценки трофического статуса исследованных организмов в глубоководной части Охотского моря начиная со 2-го трофического уровня. Диапазон значений $\delta^{15}N$ исследованных гидробионтов составил от 6,88–6,79 (*E. bungii* и *M. thraciaeformis*) до 18,26 ‰ (голотурия *Molpadia roretzii*) и, таким образом, включает четыре трофических уровня. Очевидно, что значения $\delta^{15}N$ отражают элемент хищничества в пищевом рационе консументов 1, 2, 3-го и даже 4-го порядков. На основании полученных средних значений $\delta^{15}N$ исследованные гидробионты были отнесены к четырем трофическим уровням.

Второй трофический уровень занимают нехищные формы планктона и бентоса, у которых обнаружены самые низкие значения $\delta^{15}N$, чья кормовая база основана главным образом на ресурсах первичной продукции (ТУк близок к 2,0). По мере увеличения всеядности трофический уровень (ТУк) растет и гидробионты занимают промежуточное положение между 2 и 3-м трофическими уровнями, являясь консументами 1-го и в меньшей степени 2-го порядков. Основу 2-го трофического уровня составляют представители планктона — копеподы (5 видов), эвфаузииды (3 вида), птероподы (2 вида), мизиды (1 вид); из зообентоса только двустворчатые моллюски (1 вид) (рис. 2).

К третьему трофическому уровню в основном относятся консументы 2-го порядка — хищный планктон и бентос, а также некоторые виды нектона (рис. 2). Основу питания этой группы животных составляют гидробионты, представляющие 2-й трофический уровень пищевых цепей. Планктон этого уровня представлен хищными сагиттой *S. elegans* и копеподой *Pareuchaeta japonica,* гипериидами, мизидами и медузами (см. табл. 2). Среди бентосных беспозвоночных консументами второго порядка являются морской еж *Brisaster townsendi*, сипункулида *Phascolosoma margaritacea*, гастропода *Cryptonatica* sp., актиния и 2 вида полихет (см. табл. 3). Пелагические и донные рыбы включают типичных планктофагов и бентофагов, основу пищи которых составляют планктон и бентос, имеющие наиболее низкие значения $\delta^{15}N$ на 2-м трофическом уровне. Изотопный состав азота показал, что среди рыб к консументам второго порядка можно отнести молодь минтая, почти всех тихоокеанских лососей (за исключением крупной симы и чавычи), большинство мезопелагических рыб, кальмаров, терпугов и молодь лемонемы (рис. 2, табл. 4, 5).

Четвертый трофический уровень образуют консументы 3-го порядка, к которым в глубоководной части Охотского моря относится большинство бентосных и донных беспозвоночных и донных рыб (см. табл. 3, 5). Из видов пелагического нектона на 4-м трофическом уровне находились минтай (длиной до 60 см), чавыча, сима, 2 вида мезопелагических рыб и кальмар *Gonatopsis japonicus* (рис. 2).

К консументам 4-го порядка (ТУк $\geq$ 5,0) относятся 4 вида донных беспозвоночных и 8 видов рыб (рис. 2). Среди рыб максимальные значения $\delta^{15}N$ (более 17 ‰,

ТУк ≥ 5) наблюдались у черного макруруса, наиболее крупных особей малоглазого макруруса (> 80 см) и минтая (> 60 см), взрослых особей мягкого бычка, длинноперого шипощёка, ликода Солдатова и многоиглого керчака. Среди зообентоса на 5-м трофическом уровне находились хищная полихета *Aphrodita australis*, гастропода *Neptunea convexa*, голотурия *Molpadia roretzii* и морская звезда *Diplopteraster multipes*. На основании значений $\delta^{15}N$ можно считать данные виды донных рыб и зообентоса верхним звеном общей донно-пелагической пищевой цепи материкового склона. При этом по значениям $\delta^{13}C$ можно заключить, что в основе их питания лежит кормовая база различного происхождения. Наименьшие значения $\delta^{13}C$ были отмечены у макрурусов и минтая. Учитывая изотопный состав углерода пелагического комплекса видов, можно полагать, что ресурсы питания макрурусов и минтая имеют происхождение исключительно из пелагической пищевой цепи. Остальные виды рыб верхнего трофического звена по значениям $\delta^{13}C$ можно отнести к донной пищевой цепи (рис. 2).

Таким образом, стабильные изотопы азота ($\delta^{15}N$) отражают стратегию питания, наблюдаемую в рационе большинства видов нектона глубоководной части Охотского моря. Более 80 % пелагического нектона располагаются на 3-м трофическом уровне, являясь облигатными зоопланктофагами, и только около 20 % можно считать хищниками (ТУк ≥ 4). Высокая доля зоопланктона в рационе видов пелагического комплекса (консументов 2-го порядка) в Охотском море, вероятно, связана с высоким уровнем первичной продукции, благодаря которому поддерживается обилие зоопланктона, такого как эвфаузииды и копеподы, которые являются основным кормовым ресурсом для широкого ряда хищников. Среди донных рыб и головоногих только молодь лемонемы (*L. longipes*) относится к 3-му трофическому уровню (рис. 2), остальные виды находятся на 4 и 5-м трофических уровнях, т.е. являются консументами 3–4-го порядков.

В целом большинство бентосных беспозвоночных континентального склона оказались обогащены изотопом ^{15}N в той же степени, что и донные рыбы и головоногие (рис. 2), и показали наибольшие значения $\delta^{15}N$ — на уровне 18,00 ‰. По средним значениям $\delta^{13}C$ беспозвоночные бентоса (среднее –16,10 ± 1,60 ‰) достоверно отличаются от рыб (среднее –18,10 ± 1,20 ‰). Это различие, очевидно, показывает расщепление донно-пелагических связей в сообществах континентального склона: большинство донных рыб связано с пелагической пищевой цепью (вероятно, в основе этой связи лежит использование ими в качестве пищевого ресурса мелких мезопелагических рыб и кальмаров), в то время как донная пищевая цепь (включая ее верхние трофические уровни) состоит в основном из донных беспозвоночных. Изучение глубоководных сообществ бентосных беспозвоночных и установление их трофического статуса по значениям $\delta^{15}N$ (Iken et al., 2001; Papiol et al., 2013) связано с определенной сложностью, так как в основе многих глубоководных пищевых цепей в эвтрофных районах моря могут лежать как сезонные потоки оседающих после «цветения» диатомей, так и глубоко переработанное вещество донных осадков, существенно обогащенное изотопом ^{15}N по сравнению с фитопланктоном и фитодетритом. Таким образом, предельные значения $\delta^{15}N$, например, у голотурий — детритофагов — могут быть результатом использования ими в качестве источника пищи глубоко переработанного детрита, обогащенного изотопом ^{15}N (Харламенко и др., 2015).

Принимая во внимание изотопный состав углерода зоопланктона и зообентоса в глубоководной части Охотского моря (рис. 2), можно полагать, что основным источником питания большинства донных рыб и беспозвоночных (70 %) являются ресурсы исключительно пелагической пищевой цепи. Таким образом, результаты анализа стабильных изотопов на материковом склоне позволяют предполагать, что пелагические объекты (принадлежащие к пастбищной пищевой цепи) являются наиболее важным источником пищи для донных рыб и головоногих, которые обходят глубоководную пищевую цепь, основанную на фитодетрите (детритная пищевая цепь) (рис. 3). В результате популяции этих видов слабо связаны с динамикой показателей обилия донных сообществ и в большей степени определяются процессами, влияющими на пелагические сообщества.

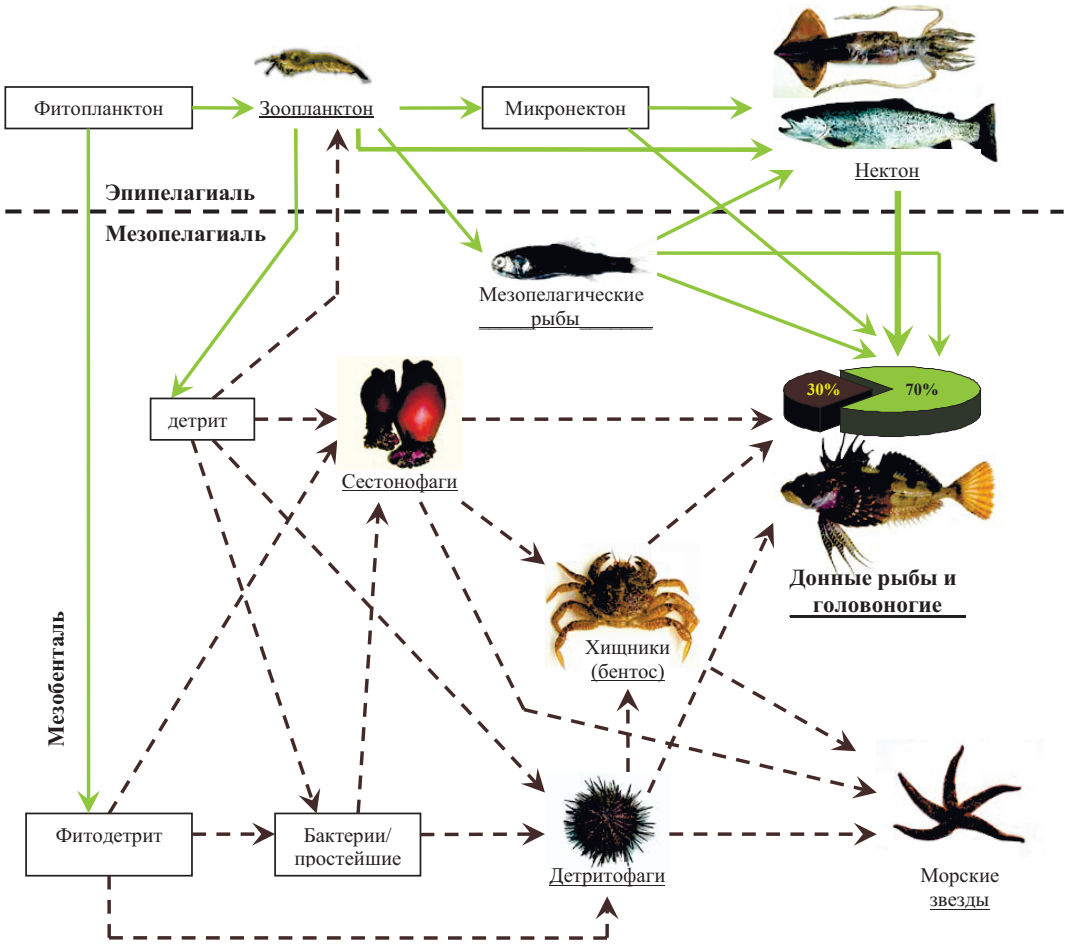

Рис. 3. Упрощенная схема трофических связей гидробионтов в пищевых цепях глубоководной части Охотского моря: - -➤ — фитодетритный путь, через детритную пищевую цепь к сообществам донных организмов; ➤ — альтернативный аллохтонный путь, через пастбищную пищевую цепь

Fig. 3. Simplified scheme of the trophic pathways in food chains of the deep-water Okhotsk Sea: - -➤ — phytodetrital pathway through detritus food chain to benthic communities; ➤ — alternative allochtonous pathway through pasturable food chain

Относительная роль двух путей (пастбищного и детритного) трансформации вещества и энергии в донных сообществах остается недостаточно изученной, хотя оба пути берут свое начало от первичной продукции эвфотического слоя. Знание, к какому — донному или пелагическому — ресурсу питания более привязаны донные рыбы и головоногие, является важным для понимания того, как антропогенные факторы (промысел) и изменение климата влияют на функционирование глубоководных биоценозов. Трофические связи, установленные в данной работе, показывают необходимость учитывать изменения в пелагических сообществах для объяснения динамики обилия донных рыб и головоногих. Уменьшение биомассы планктона или пелагического нектона может привести к негативному влиянию на популяции этих видов и вызвать усиление их пресса на донных беспозвоночных, которые на данном этапе в основном относятся к резервной пище.

Выводы

Зоопланктон в глубоководной части Охотского моря резко отличается от бентосных беспозвоночных по изотопному составу углерода: значения $\delta^{13}C$ зоопланктона варьировали от –23,30 до –19,90 ‰; зообентоса — от –18,90 до –13,33 ‰. Средние

значения $\delta^{13}C$ у исследованных пелагических и донных рыб и головоногих изменяются соответственно от –22,10 до –18,90 ‰ и от –20,08 до –15,75 ‰.

Выявленные различия в изотопном составе углерода между зоопланктоном и бентосными беспозвоночными исследуемого района дают возможность оценивать по величине $\delta^{13}C$ принадлежность отдельных видов рыб к пелагической или донной пищевой цепи. Содержание изотопа углерода ^{13}C в тканях гидробионтов в основном зависит от доли в их рационе пелагических или донных объектов. Изотопные исследования показали, что только 30 % исследованных видов донных рыб и головоногих на континентальном склоне используют ресурсы детритной пищевой цепи в основе своей кормовой базы.

Диапазон значений $\delta^{15}N$ исследованных гидробионтов составил от 6,88–6,79 ‰ (*E. bungii* и *M. thraciaeformis*) до 18,26 ‰ (голотурия *Molpadia roretzii*). На вершине общей донно-пелагической пищевой цепи (ТУк ≥ 5) материкового склона находились 4 вида донных беспозвоночных и 8 видов рыб, кормовая база которых, судя по значениям $\delta^{13}C$, имеет различное происхождение (не только из детритной пищевой цепи, но и из пастбищной).

Трофические связи в глубоководной части Охотского моря демонстрируют высокую степень взаимозависимости донного и пелагического сообществ, поскольку большинство массовых видов нектона пелагиали и донных рыб и головоногих в той или иной степени являются потребителями как донной, так и пелагической пищи. Около 70 % массовых видов донных рыб и головоногих питаются объектами из пастбищной пищевой цепи и не связаны с детритной пищевой цепью.

Список литературы

Арашкевич Е.Г. Характеристика питания копепод северо-западной части Тихого океана // Океанол. — 1969. — Т. 9, вып. 5. — С. 857–873.

Атлас морских звезд дальневосточных морей России / С.В. Явнов. — Владивосток : Русский Остров, 2010а. — 240 с.

Атлас кишечнополостных дальневосточных морей России / С.В. Явнов. — Владивосток : Русский Остров, 2010б. — 168 с.

Буруковский Р.Н. Питание и пищевые взаимоотношения креветок : моногр. — Калининград : КГТУ, 2009. — 409 с.

Голиков А.Н. Моллюски *Buccininae* Мирового океана : моногр. — Л. : Наука, 1980. — 508 с. (Фауна СССР. Моллюски; т. 5, вып. 2.)

Голиков А.Н., Кусакин О.Г. Раковинные брюхоногие моллюски литорали морей СССР : Определители по фауне СССР, изд. ЗИН АН СССР. — Л. : Наука, 1978. — 256 с.

Горбатенко К.М., Заволокин А.В., Мерзляков А.Ю., Кияшко С.И. Трофический статус медуз (Cnidaria) Охотского моря и специфика их питания весной // Изв. ТИНРО. — 2005. — Т. 143. — С. 240–248.

Горбатенко К.М., Кияшко С.И. Состав сообщества зоопланктона эпипелагиали северо-восточной части Охотского моря и трофический статус доминирующих видов по данным анализа соотношений стабильных изотопов $\delta^{13}C$ и $\delta^{15}N$ // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 148. — С. 3–22.

Горбатенко К.М., Кияшко С.И., Лаженцев А.Е. и др. Бенто-пелагические трофические связи в ихтиоцене шельфовой зоны западной части Берингова моря по данным анализа содержимого желудков и стабильных изотопов углерода и азота // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 153. — С. 283–294.

Горбатенко К.М., Кияшко С.И., Лаженцев А.Е. и др. Трофические отношения и бентопелагические связи на западнокамчатском шельфе по данным анализа содержимого желудков и стабильных изотопов ^{13}C и ^{15}N // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 175. — С. 3–25.

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. — 2009а. — Т. 156. — С. 159–173.

Горбатенко К.М., Николаев А.В., Фигуркин А.Л., Ильинский Е.Н. Количественный состав, распределение и питание крупных медуз (*Scyphozoa et Hydrozoa*) летом на западнокамчатском шельфе // Изв. ТИНРО. — 2009б. — Т. 156. — С. 46–64.

Горбатенко К.М., Лаженцев А.Е., Кияшко С.И. Сезонная динамика трофического статуса зоопланктона Охотского моря (по данным анализа стабильных изотопов C и N) // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 177. — С. 25–39.

Горбатенко К.М., Надточий В.А., Кияшко С.И. Трофический статус макробентоса шельфа западной Камчатки по данным анализов стабильных изотопов азота ($\delta^{15}N$) и углерода ($\delta^{13}C$) // Изв. ТИНРО. —2012. — Т. 171. — С. 168–174.

Гутельмахер В.Л., Садчиков А.П., Филиппова Т.Г. Питание зоопланктона : Итоги науки и техн. Сер. Общ. экол. Биоценол. Гидробиол. — М. : ВИНИТИ, 1988. — Т. 6. — 156 с.

Догель В.А. Зоология беспозвоночных : моногр. 7-е изд. — М. : Высш. шк., 1981. — 606 с.

Жирков И.А. Жизнь на дне. Био-география и био-экология бентоса : моногр. — М. : КМК, 2010. — 453 с.

Косихина О.В. Исследование питания Chaetognatha // Экология моря (Киев). — 1982. — Вып. 11. — С. 79–83.

Кун М.С., Микулич Л.В. Состав пищи дальневосточных промысловых крабов в летний период // Изв. ТИНРО. — 1954. — Т. 41. — С. 319–332.

Надточий В.А., Чучукало В.И., Кобликов В.Н. Питание краба-стригуна *Chionoecetes opilio* в Анадырском заливе Берингова моря в осенний период // Изв. ТИНРО. — 2001. — Т. 128. — С. 432–435.

Пономарева Л.А. Питание и распределение эвфаузиид Японского моря // Зоол. журн. — 1955. — Т. 34, № 1. — С. 85–97.

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

Соколова М.Н. Питание глубоководных донных беспозвоночных детритофагов // Тр. ИОАН СССР. — 1958. — Т. 27. — С. 123–153.

Соколова М.Н. Питание и трофическая структура глубоководного макробентоса : моногр. — М. : Наука, 1986. — 207 с.

Соколова М.Н. Питание некоторых видов дальневосточных Crangonidae // Тр. ИОАН СССР. — 1957. — Т. 23. — С. 269–285.

Турпаева Е.П. Питание и пищевые группировки морских донных беспозвоночных // Тр. ИОАН СССР. — 1953. — Т. 7. — С. 259–299.

Харламенко В.И., Кияшко С.И., Родькина С.А., Имбс А.Б. Идентификация источников пищи морских беспозвоночных из сообщества сублиторальных песков по составу жирных кислот и стабильных изотопов // Биол. моря. — 2008. — Т. 34, № 2. — С. 115–123.

Харламенко В.И., Степанов В.Г., Борисовец Е.Э. и др. Состав жирных кислот и питание глубоководных голотурий Охотского моря // Биол. моря. — 2015. — Т. 41, № 6. — С. 418–424.

Цихон-Луканина Е.А. Трофология водных моллюсков : моногр. — М. : Наука, 1987. — 175 с.

Чучукало В.И. Питание и пищевые отношения нектона и нектобентоса в дальневосточных морях : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 484 с.

Чучукало В.И., Надточий В.А., Шебанова М.А. Распределение и питание углохвостого чилима в Олюторском заливе в сентябре 2001 г. // Вопр. рыб-ва. — 2003. — Т. 4, № 1(13). — С. 64–73.

Чучукало В.И., Шебанова М.А. Характеристика питания некоторых видов креветок в Охотском море весной 2002 г. // Изв. ТИНРО. — 2003. — Т. 135. — С. 190–196.

Шейко Б.А., Федоров В.В. Рыбообразные и рыбы // Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. — Петропавловск-Камчатский : Камчатский печатный двор, 2000. — С. 7–69.

Шунтов В.П., Бочаров Л.Н., Волвенко И.В. и др. Экосистемное изучение биологических ресурсов дальневосточных морских вод России: некоторые результаты исследований в конце 20 — начале 21-го столетия // ТИНРО—85. Итоги десятилетней деятельности. 2000–2010 гг. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2010. — С. 25–78.

Anderson R.C. and Shimek R.L. A note on the feeding habits of some uncommon sea stars // Zoo Biology. — 1993. — P. 499–503.

Boutillier J.A. and Nguyen H. Pandalus hypsinotus Humpback shrimp. A review of the biology and a recommended assessment framework for a directed fishery : Canadian Stock Assessment Secretariat Research Document 99/067. — 1999. — 22 p.

Carey A.G.Jr. Food sources of sublittoral, bathyal and abyssal asteroids in the northeast Pacific Ocean // Ophelia. — 1972. — Vol. 10, № 1. — P. 35–47.

Drazen J.C., Popp B.N., Choy C.A. et al. Bypassing the abyssal benthic food-web: macrourid diet in the eastern North Pacific inferred from stomach content and stable isotopes analyses // Limnol. Oceanogr. — 2008. — Vol. 53(6). — P. 2644–2654.

Fauchald K., Jumars P.A. The diet of worms: a study of polychaete fiding guilds // Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. — 1979. — Vol. 17. — P. 193–284.

France R.L. Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: Foodweb implications // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 1995. — Vol. 124. — P. 307–312.

Guralnick R., Smith K. Historical and biomechanical analysis of integration and dissociation in molluscan feeding, with special emphasis on the true limpets (Patellogastropoda: Gastropoda) // Journ. of Morphology. — 1999. — Vol. 241(2). — P. 175–195.

Herman D.P., Burrows D.G., Wade P.R. et al. Feeding ecology of eastern North Pacific killer whales *Orcinus orca* from fatty acid, stable isotope, and organochlorine analysis of blubber biopsies // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 2005. — Vol. 302. — P. 275–291.

Hicks G.R.F., Marshall B.A. Sex selective predation of deep-sea meiobenthic copepods by pectinacean bivalves and its influence on copepod sex ratios // New Zeal. J. Mar. Freshw. Res. — 1985. — Vol. 19. — P. 227–231.

Hobson K.A. Using stable isotopes to trace long-distance dispersal in birds and other taxa // Divers. Distrib. — 2005. — № 11. — P. 157–164.

Hobson K.A., Fisk A., Karnovsky N. et al. Stable isotope ($\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$) 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.

Howell K.L., Pond D.W., Billett D.S.M. and Tyler P.A. Feeding ecology of deep-sea seastars (Echinodermata: Asteroidea): a fatty-acid biomarker approach // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 2003. — Vol. 255. — P. 193–206.

Iken K., Brey T., Wand U. et al. Food web structure of the benthic community at the Porcupine Abyssal Plain (NE Atlantic): a stable isotope analysis // Progress in Oceanography. — 2001. — Vol. 50. — P. 383–405.

Kurle C.M., Gudmundson C.J. Regional differences in foraging of young-of-the-year Steller sealions *Eumetopias jubatus* in Alaska: stable carbon and nitrogen isotope ratios in blood // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 2007. — Vol. 342. — P. 303–310.

Kurle C.M., Worthy G.A.J. Stable nitrogen and carbon isotope ratios in multiple tissues of the northern fur seal *Callorhinus ursinus*: Implications for dietary and migratory reconstructions // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 2002. — Vol. 236. — P. 289–300.

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}N along food chains: further evidence and the relation between $\delta^{15}N$ and animal age // Geochim. Cosmochim. Acta. — 1984. — Vol. 48. — P. 1135–1140.

Newsome S.D., Clementz M.T., Koch P.L. Using stable isotope biogeochemistry to study marine mammal ecology // Marine Mammal Science. — 2010. — Vol. 26(3). — P. 509–572.

Papiol V., Cartes J.E., Fanelli E., Rumolo P. Food web structure and seasonality of slope megafauna in the NW Mediterranean elucidated by stable isotopes: Relationship with available food sources // Journ. of Sea Research. — 2013. — Vol. 77. — P. 53–69.

Petersen G.H., Curtis M.A. Difference in energy flow through major components of subarctic, temperature and tropical marine shelf ecosystems // Dana. — 1980. — № 1. — P. 53–64.

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

Rubenstein D.R., Hobson K.A. From birds to butterflies: animal movement patterns and stable isotopes // Trends Ecol. Evol. — 2004. — Vol. 19(5). — P. 256–263.

Vanderklift M.A., Ponsard S. Sources of variation in consumer-diet $\delta^{15}N$ enrichment: A meta-analysis // Oecologia. — 2003. — Vol. 136. — P. 169–182.

Wolff W.J. The estuary as a habitat. An analysis of data on the soft-bottom macrofauna of estuarine area of the rivers Rhine, Meuse, and Scheldt : Zool. Verh. (Leiden). — 1973. — Vol. 126. — 242 p.

Поступила в редакцию 19.08.15 г.