

## Промысловые виды и их биология

УДК 597.5/594.5.574.523

**Сезонная динамика трофического статуса рыб и кальмаров в пелагиали Охотского моря (по данным анализа стабильных изотопов  $d^{13}C$  и  $d^{15}N$ )***К. М. Горбатенко<sup>1</sup>, И. В. Мельников<sup>1</sup>, С. И. Кияшко<sup>2</sup>*<sup>1</sup> Тихоокеанский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ТИНРО»), г. Владивосток<sup>2</sup> Национальный научный центр морской биологии им. А. В. Жирмунского ДВО РАН (ФГБНУ «ННЦМБ ДВО РАН»), Владивосток

E-mail: igor.melnikov@tinro-center.ru

На основе содержания стабильных изотопов азота ( $\delta^{15}N$ ) и углерода ( $d^{13}C$ ) проанализирована сезонная динамика трофического статуса 35 видов nekтона (рыб и кальмаров (Teuthida)) Охотского моря. Показано, что значительные межвидовые различия изотопных показателей связаны с типом питания. Диапазон варьирования средних значений  $\delta^{15}N$  у охотоморских видов весной, летом и осенью составляет, соответственно, 4,5, 7,5 и 5,4‰. Его расширение в летний период обусловлено появлением молоди новых генераций рыб и кальмаров, имеющих низкий трофический статус и минимальные значения  $\delta^{15}N$ , а сокращение осенью — повышением трофического статуса подрастающей молоди. Общий диапазон варьирования  $d^{15}N$  всех видов nekтона в летний период с учётом мигрантов из Тихого океана в Охотском море достигает 11,5‰. Относительно узкий диапазон вариаций  $d^{13}C$  видов nekтона (2,2–3,3‰) отражает сезонную однородность основания пищевой сети пелагиали Охотского моря. Структура пищевой сети пелагического nekтона, представленная по данным  $d^{15}N$  и  $d^{13}C$  даёт полезную информацию о путях переноса органического вещества в пелагиали на верхних трофических уровнях и может быть в дальнейшем использована при построении трофодинамических моделей Охотского моря.

**Ключевые слова:** рыбы, кальмары Teuthida, трофический уровень, стабильные изотопы, углерод, азот, Охотское море.

DOI: 10.36038/2307-3497-2020-181-52-68

**ВВЕДЕНИЕ**

Ранжирование nekтона по характеру и спектру питания обычно сводится к выделению группировок видов с определённым типом питания — планктонофагов, детритофагов, ихтиофагов, nekтонофагов, полифагов и т. д. Более углублённое изуче-

ние трофодинамики nekтона, отражающей трансформацию и направление потоков энергии в экосистемах, требует определения трофических позиций видов с учётом сезонной и возрастной динамики питания, а также их нагульных миграций на фоне изменчивости биотопов. Наиболее часто для

определения трофического статуса рыб используется метод анализа содержимого желудков с определением частоты встречаемости жертв и указанием доли каждого вида жертв в составе пищи. При этом оценивают разнообразие рациона [Чучукало, 2006; Gascuel, Pauly, 2009] и трофический уровень объекта [Pinnegar, Polunin, 1999; Chassot et al., 2008; Чучукало, Напазаков, 2011]. Данные анализа содержимого желудков дают представление только о недавно проглоченных пищевых объектах и не всегда отражают потребление пищи за более протяжённый период, так как внутривидовые отличия в составе пищи могут быть существенными при смене рыбами биотопов, изменении агрегированности и степени концентрации пищевых объектов, а также при изменении биологического состояния самих хищников. Кроме того, анализ содержимого желудков не учитывает различия в скорости переваривания и усвоении разнородных пищевых объектов.

Дополнительную информацию о происхождении усвоенной пищи и положении гидробионтов в трофической иерархии можно также получить изотопным методом, сравнивая соотношения стабильных изотопов азота ( $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ) и углерода ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ) в изучаемых объектах и соответствующих компонентах пищевых сетей. Этот метод получил широкое распространение [Voecklen et al., 2011]. Изотопный состав углерода и азота тканей гидробионтов наследует состав изотопов в усвоенной пище и является интегрирующей характеристикой питания рыб [Pinnegar, Polunin, 1999; Marsh et al., 2012]. Кроме того, накопление тяжёлого изотопа азота ( $^{15}\text{N}$ ) в каждом последующем звене пищевых цепей даёт возможность оценивать по изотопному составу азота трофический уровень, занимаемый исследуемыми организмами в данной экосистеме [Minagawa, Wada, 1984; Post, 2002].

Региональные различия в изотопном составе первичных продуцентов, составляющих основу пищевых сетей пелагиали в разных областях морей и океанов, позволяют использовать изотопный метод при изучении пространственных миграций nekтона [Rodgers, Wing, 2008; Quinn et al., 2012]. Исследования

в отдельных регионах северной Пацифики [Saino, Hattori, 1985; Kline, 2009; Горбатенко и др., 2011] выявили пространственные различия степени обогащения  $^{15}\text{N}$  кормового зоопланктона. Следовательно, изотопный состав nekтонных организмов, мигрирующих из областей с иным изотопным составом кормовой базы, может существенно отличаться от изотопных показателей у представителей той же трофической группы nekтона, нагуливающейся в данном районе [Горбатенко и др., 2009; Kurle et al., 2011].

Цель настоящей работы — определить трофический статус разных видов nekтона в пелагических сообществах Охотского моря в разные сезоны и на разных стадиях онтогенеза на основании анализа соотношений стабильных изотопов углерода и азота.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследован состав стабильных изотопов углерода и азота у 35 пелагических видов, собранных в весенний, летний и осенний сезоны 2003–2017 гг. на всей акватории Охотского моря (рис. 1). Всего собрано и обработано 840 экз., для каждого из них отмечали координаты места сбора, вид гидробионта, длину по Смитту (*FL*), массу, пол, стадию зрелости, содержимое желудка.

Для анализа стабильных изотопов отбирали фрагмент дорсальной мышечной ткани массой 3–10 г, промывали его дистиллированной водой для удаления солей и высушивали в сушильном шкафу в течение 12–24 ч при температуре 60 °С до полного обезвоживания. Пробы перетирали в корундовой ступке и снова высушивали. Из исследуемых образцов путём экстракции хлороформ-этаноловой смесью удаляли липидную фракцию, чтобы исключить влияние углерода липидов при интерпретации межвидовых вариаций  $\delta^{13}\text{C}$  [Sato et al., 2002].

Содержание изотопов  $^{13}\text{C}$  и  $^{15}\text{N}$  в образцах выражали в общепринятом виде как относительные величины отклонений (*d*, ‰) от стандарта изотопного состава:  $d^{13}\text{C} = [({}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}_{\text{образца}} - {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}_{\text{стандарта}}) / {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}_{\text{стандарта}}] \times 1000$ ;  $d^{15}\text{N} = [({}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}_{\text{образца}} - {}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}_{\text{стандарта}}) / {}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}_{\text{стандарта}}] \times 1000$ . В качестве стандартов приняты международные эталоны изо-

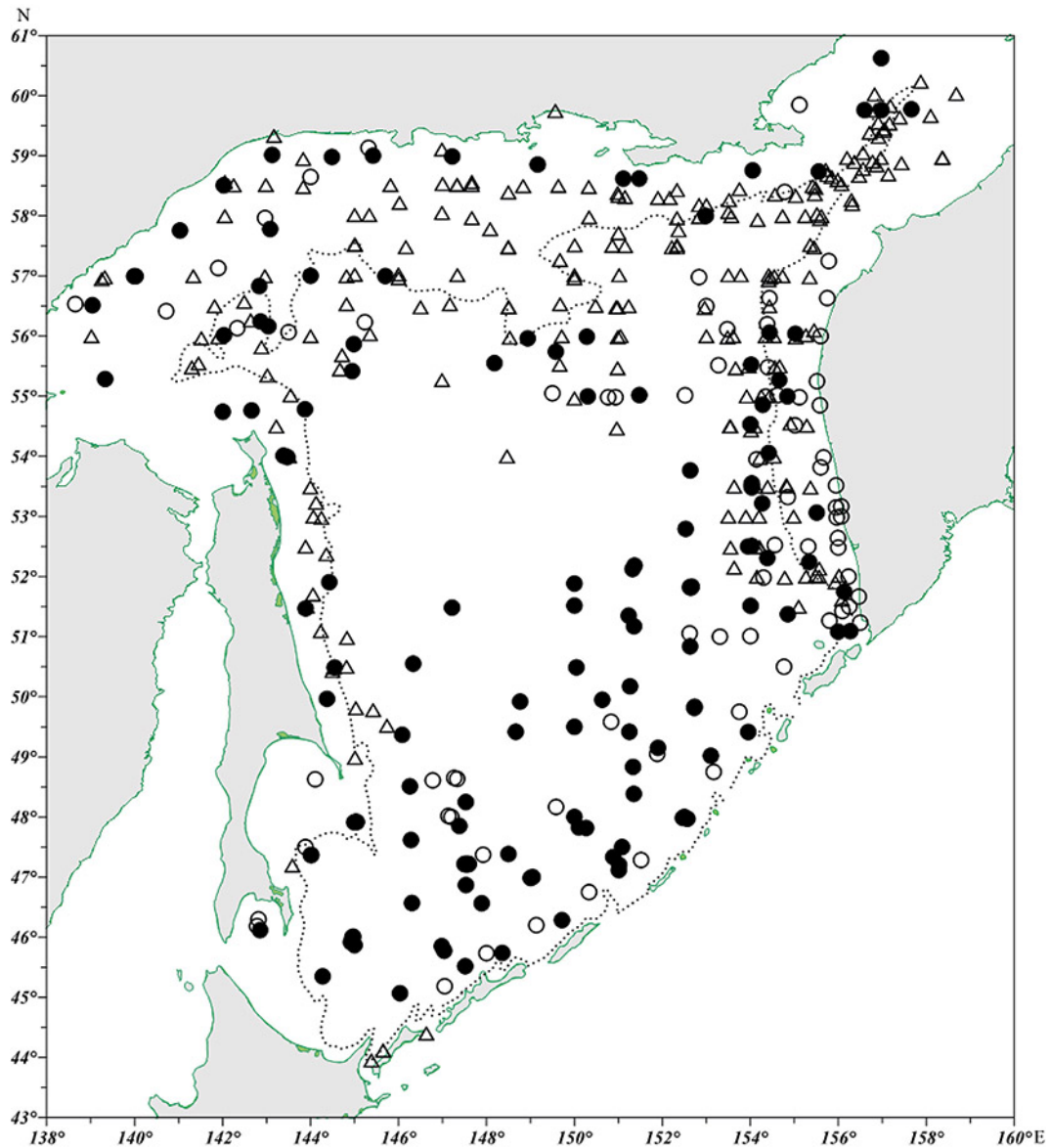


Рис. 1. Станции отбора проб нектона в Охотском море на определение соотношений стабильных изотопов в разные сезоны в 2003–2017 гг.:

(Δ) — весна, (○) — лето, (●) — осень

топного состава карбоната Vienna Pee Dee Belemnite (V-PDB) и атмосферного азота. Изотопный анализ выполнен в Дальневосточном геологическом институте ДВО РАН с использованием элементного анализатора FlashEA-1112, соединённого через интерфейс ConFlo IV с изотопным масс-спектрометром MAT-253 (Thermoquest). Точность определения величин  $d^{13}C$  и  $d^{15}N$  составляла  $\pm 0,10\%$ .

Реальный трофический уровень консумента ( $TLc$ ), занимаемый тем или иным видом в пищевых сетях водных экосистем,

определяли по изотопному составу азота:  $TLc = \lambda + (d^{15}N_c - d^{15}N_b) / \Delta$ , где  $d^{15}N_c$  — изотопный состав азота консумента;  $d^{15}N_b$  — изотопный состав азота организма, принимаемого за основание данной пищевой цепи (первичных продуцентов или первичных консументов);  $\Delta$  — величина изменения изотопного состава на одном трофическом уровне, равная  $3,4\%$  [Minagawa, Wada, 1984];  $\lambda$  — значение трофического уровня организмов, принимаемых за основание пищевой цепи. Ввиду отсутствия прямых измерений

изотопного состава фитопланктона за основание трофической сети пелагиали мы приняли консументов первого порядка ( $\lambda = 2$ ), как рекомендовано для исследований водных экосистем [Vander Zanden, Rasmussen, 1999]. Растительные копеподы *Eucalanus bungii*, (Giesbrecht, 1893), относящиеся к тонким фильтраторам, показали в большинстве случаев наименьшие значения  $\delta^{15}\text{N}$  среди зоопланктона Охотского моря во все сезоны [Горбатенко и др., 2014]. Мы принимали в качестве  $\delta^{15}\text{N}_b$  средние значения  $\delta^{15}\text{N}$  *E. bungii*: весной 7,8, летом 6,9, осенью 7,8‰, в среднем за год 7,4‰.

В отдельную группу выделены мигранты из Тихого океана, проникающие в Охотское море через Курильские проливы, существенно отличающиеся по составу изотопов от местных охотоморских видов. Согласно нашим предыдущим исследованиям в Охотском море по сравнению с прилегающими водами северо-западной части Тихого океана у гидробионтов наблюдаются более низкие значения  $d^{15}\text{N}$  [Горбатенко и др., 2009; Горбатенко, 2018]. Объяснение низких значений азота в районах открытых вод — более высокое содержание нитратов, поступающих с глубинными водами ( $d^{15}\text{N} < 5\text{‰}$ ). При увеличении нитратов содержание  $^{15}\text{N}$  (тяжёлый азот) в доле органического азота уменьшается. Напротив, охотоморские воды насыщены  $^{15}\text{N}$  ( $d^{15}\text{N} > 10\text{‰}$ ), что является результатом стратификации вод из-за наличия галоклина. Стратификация приводит к уменьшению поступления нитратов в пищевую цепь и доминированию рециклингового азота.

Доминирующие виды nekтона — минтай (*Theragra chalcogramma* (Pallas, 1814)), сельдь (*Clupea pallasii* (Valenciennes, 1847)) и лососи рода *Oncorhynchus*, ранжировались по размерно-возрастным группам. Наряду с предельными размерами для отдельных размерных групп даётся средняя длина по сезонам, так как она, на наш взгляд, более наглядно показывает динамику роста у отдельных видов. Среди взрослых особей минтая также выделяется размерная группа  $FL > 60$  см, так как наиболее крупный минтай переходит к донному образу жизни [Горбатенко, Левицкая, 2016].

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В весенний период наименьшее значение  $\delta^{15}\text{N}$  было отмечено у единственной взрослой особи кеты (*Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792)), очевидно мигрировавшей из акватории Тихого океана (табл. 1; рис. 2а). Среди охотоморских видов самые низкие значения  $\delta^{15}\text{N}$  были характерны для молодежи командорского кальмара (*Berrytheuthis magister* (Berry, 1913)) (12,1‰) и мелкой мезопелагической рыбы — серебрянки (*Leuroglossus schmidtii* (Rass, 1955)) (12,8‰). Наиболее высокие значения  $\delta^{15}\text{N}$  ( $> 16\text{‰}$ ) наблюдались у крупных особей минтая  $FL > 60$  см. Сходный трофический статус ( $TLC > 4$ ) выявлен у двух видов кальмаров: *Gonatus onyx* (Young, 1972) и *G. madokai* Kubodera, Okutani, 1977, которые также занимали верхнюю часть пищевой цепи пелагиали в весенний период.

Диапазон межвидовых вариаций  $\delta^{15}\text{N}$  у охотоморских видов nekтона в весенний период составил 4,5‰: от 12,1‰ у молодежи кальмаров до 16,6‰ у крупного минтая. С учётом аномально низкого значения  $\delta^{15}\text{N}$  кеты, мигрировавшей из тихоокеанских вод, общий диапазон межвидовых вариаций  $\delta^{15}\text{N}$  образцов nekтона составил 5,6‰ (табл. 1). Средние значения  $d^{13}\text{C}$  охотоморских видов весной варьировали от  $-20,1\text{‰}$  (серебрянка) до  $-17,9\text{‰}$  (минтай  $FL > 60$  см) при общем диапазоне 2,2‰. С учётом тихоокеанских мигрантов этот диапазон увеличился до 3,7‰.

Летом диапазон средних значений  $d^{13}\text{C}$  охотоморских видов nekтона увеличился до 3,3‰ (табл. 2). Как и весной, наименьшие значения  $d^{13}\text{C}$  отмечены у серебрянки ( $-21,2\text{‰}$ ), а наибольшие — у крупного минтая ( $-17,9\text{‰}$ ). Тенденция обогащения гидробионтов изотопом  $^{13}\text{C}$  по мере повышения их трофической позиции стала более выраженной (рис. 2б). Одновременно диапазон значений  $\delta^{15}\text{N}$  у охотоморских видов увеличился до 7,5‰ (10,2–17,7‰). Наиболее низкие значения  $\delta^{15}\text{N}$  отмечались у молодежи кальмара *G. madokai* (10,2‰), личинок минтая (11,0‰) и молодежи кальмара *B. magister* (11,1‰).

Увеличение диапазона межвидовой изменчивости значений  $\delta^{15}\text{N}$  у nekтона в летний период было связано в первую очередь

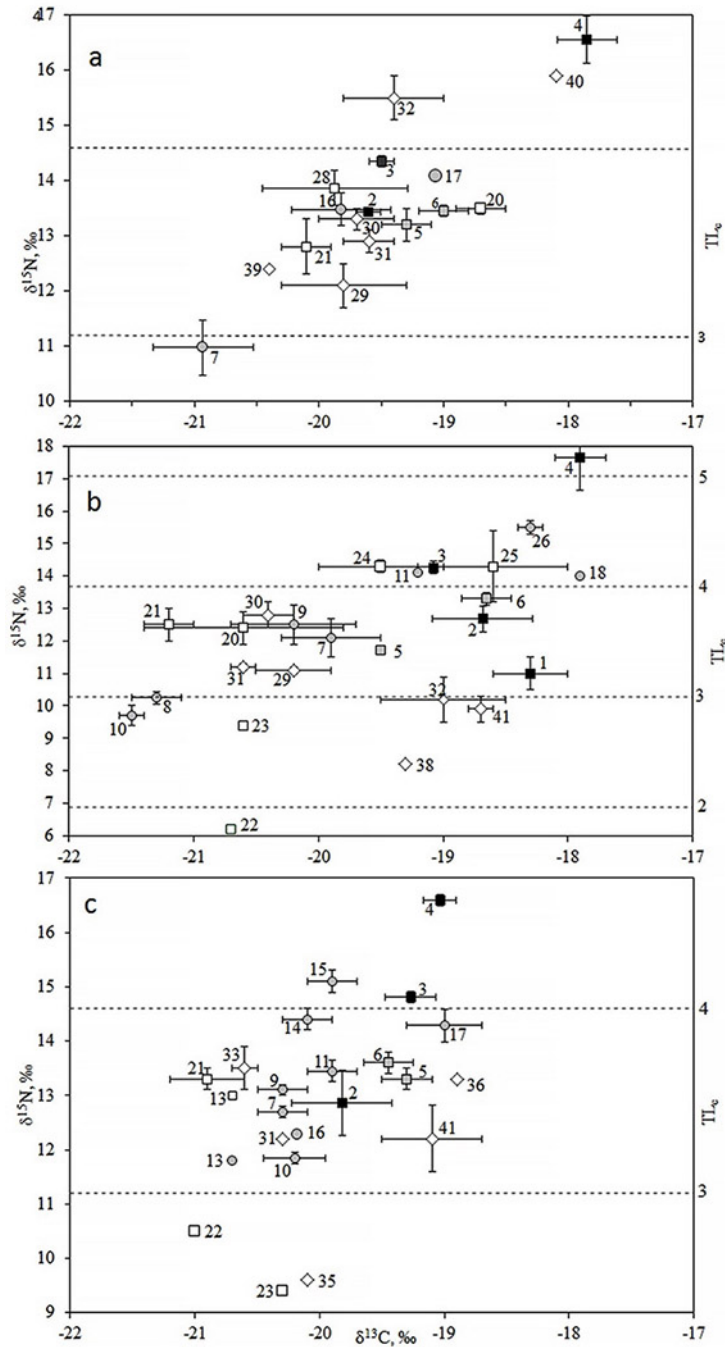
**Таблица 1.** Изотопный состав ( $M \pm s.e.$ ) нектона в Охотском море в весенний период, апрель-май 2003–2017 гг.

Виды	Длина ( $FL$ ), см	$\delta^{13}C$ , ‰	$\delta^{15}N$ , ‰	$TLc$	$n$ , экз. ind.
<i>Theragra chalcogramma</i>	11,6 (6,4–17,4)	$-19,7 \pm 0,1$	$13,4 \pm 0,1$	3,6	100
	28,1 (19,8–37,0)	$-19,4 \pm 0,2$	$13,7 \pm 0,1$	3,7	28
	46,3 (37,2–59,3)	$-19,5 \pm 0,1$	$14,4 \pm 0,1$	3,8	85
	68,8 (60,7–79,2)	$-17,9 \pm 0,3$	$16,6 \pm 0,3$	4,6	7
<i>Clupea pallasii</i>	9,8 (6,0–14,7)	$-19,3 \pm 0,2$	$13,2 \pm 0,3$	3,6	11
	19,3 (15,7–22,0)	$-18,9 \pm 0,2$	$13,4 \pm 0,1$	3,7	41
	27,7 (22,2–33,9)	$-19 \pm 0,1$	$13,5 \pm 0,1$	3,7	109
Salmonidae					
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	48,2 (47,9–48,7)	$-19,8 \pm 0,4$	$13,5 \pm 0,3$	3,7	2
	91,1	$-19,1$	14,1	3,9	1
<i>O. keta</i> *	56,7 (50,3–63,2)	$-20,9 \pm 0,4$	$11 \pm 0,5$	2,9	2
Прочие рыбы					
<i>Mallotus villosus</i>	12,7 (7,5–15,7)	$-18,7 \pm 0,2$	$13,5 \pm 0,1$	3,7	12
<i>Aptocyclus ventricosus</i>	24,7 (18,0–29,6)	$-19,9 \pm 0,6$	$13,9 \pm 0,3$	3,8	11
<i>Leuroglossus schmidti</i>	9,5 (5,0–12,5)	$-20,1 \pm 0,2$	$12,8 \pm 0,5$	3,5	7
Teuthida					
<i>Berrytheuthis magister</i>	6,1 (4,9–9,1)	$-19,8 \pm 0,5$	$12,1 \pm 0,4$	3,3	4
	16,7 (9,9–23,0)	$-19,7 \pm 0,3$	$13,3 \pm 0,2$	3,6	8
<i>Boreotheuthis borealis</i>	9,5 (6,0–12,0)	$-19,6 \pm 0,2$	$12,9 \pm 0,2$	3,5	8
<i>Gonatopsis</i> sp.	4,2	$-20,4$	12,4	3,4	1
<i>Gonatus madokai</i>	23,5 (18,4–33,7)	$-19,4 \pm 0,4$	$15,5 \pm 0,4$	4,3	7
<i>G. onyx</i>	21,1	$-18,1$	15,9	4,4	1

Примечание. Здесь и в табл. 2–3:  $M \pm s.e.$  — среднее значение и стандартная ошибка;  $TLc$  — трофический уровень;  $n$  — число исследованных особей; за скобками — среднее значение, в скобках — пределы варьирования длины; \* — мигранты из Тихого океана.

с появлением молодежи новых генераций рыб и кальмаров в Охотском море с низкими значениями изотопа азота. Кроме того, с проникновением в Охотское море через Курильские проливы тихоокеанских мигрантов, отличающихся от постоянных резидентов охотоморской пелагиали низкими значениями изотопных показателей (табл. 2), диапазоны значений  $\delta^{15}N$  и  $d^{13}C$  летом увеличились соответственно до 11,5‰ и 3,7‰. Наиболее низкие значения  $\delta^{15}N$  были отмечены у сайры (*Cololabis saira* (Brevoort, 1856)) (6,2‰), а  $d^{13}C$  — у кеты (–21,6‰). Большинство тихоокеанских мигрантов, для которых характерен изотопный состав, свойственный экосистеме океанической пелагиали [Горбатенко, 2018; Горбатенко и др., 2009], составляли идущие на нерест

лососи, у которых значения  $\delta^{15}N$  и  $d^{13}C$  были наиболее низкими. Оценки трофического уровня мигрирующих в Охотское море видов лососей ( $TLc$  2,8–3,0), рассчитанные по значениям  $\delta^{15}N$  с использованием изотопных показателей основы трофической сети охотоморской пелагической экосистемы, оказались сходными с таковым охотоморского кормового зоопланктона [Горбатенко и др., 2014] и не соответствуют реальному трофическому статусу этих рыб. На основании сравнения изотопного состава лососей, нагуливающих в Тихом океане и Охотском море, ранее было показано [Горбатенко и др., 2009], что лососи, мигрирующие в летний период из океана, по соотношениям изотопов  $d^{15}N$  и  $d^{13}C$  их мышечных тканей не со-



**Рис. 2.** Соотношения стабильных изотопов углерода ( $\delta^{13}\text{C}$ ) и азота ( $\delta^{15}\text{N}$ ) у разных видов нектона в эпипелагиали Охотского моря и их трофические уровни ( $TL_c$ ) в разные сезоны 2003–2017 гг.:

a — весна, b — лето, c — осень; (■) — минтай (1 — сеголетки, 2 —  $FL < 30$  см, 3 — 30–60 см, 4 —  $> 60$  см), (■) — сельдь (5 — неполовозрелые, 6 — половозрелые), (●) — Salmonidae (7–8 — горбуша (7 —  $FL < 30$  см, 8 —  $> 30$  см\*), 9–10 — кета (9 —  $FL < 40$  см, 10 —  $> 50$  см\*), 11 — сима, 12–13 — нерка (12 —  $FL < 30$  см, 13 —  $> 50$  см\*), 14–15 — кижуч (14 —  $FL < 30$  см, 15 —  $> 30$  см), 16–17 — чавыча (16 —  $FL < 50$  см, 17 —  $> 50$  см), 18 — *Salvelinus malma*, 19 — *S. leucomaenis*, (□) — прочие рыбы: 20 — *Mallotus villosus*, 21 — *Leuroglossus schmidtii*, 22 — *Cololabis saira*\*, 23 — *Engraulis japonicus*\*, 24 — *Lipolagus ochotensis*, 25 — *Pleurogrammus azonus*, 26 — *Stenobranchius leucopsarus*, 27 — *Stenobranchius nannochir*, 28 — *Aptocyclus ventricosus*, (◇) — Cephalopoda: 29–30 — *Berytheuthis magister* (29 — неполовозрелые, 30 — половозрелые), 31 — *Boreotheuthis borealis*, 32 — *Gonatus madokai*, 33 — *Gonatopsis japonicus*, 34 — личинки кальмаров, 35 — *Todarodes pacificus*, 36 — *Onychoteuthis borealijaponica*\*, 37 — *Gonatus kamtschaticus*, 38 — *Onychoteuthis banksi*\*, 39 — *Gonatopsis sp.*, 40 — *Gonatus onyx*, 41 — *Todarodes pacificus*; \* — мигранты из Тихого океана

**Таблица 2.** Изотопный состав ( $M \pm s.e.$ ) нектона в Охотском море в летний период, июль-август 2003–2017 гг.

Виды	Длина (FL), см	$\delta^{13}C$ , ‰	$\delta^{15}N$ , ‰	TLc	n, экз.
<i>Theragra chalcogramma</i>	1,8 (0,4–2,5)	$-18,3 \pm 0,3$	$11,0 \pm 0,5$	3,2	5
	8,4 (5,0–16,7)	$-18,8 \pm 0,7$	$12,4 \pm 0,5$	3,6	5
	29,4 (19,0–36,5)	$-19,1 \pm 0,4$	$13,5 \pm 0,4$	3,9	8
	48,3 (37,1–58,0)	$-19,0 \pm 0,2$	$14,3 \pm 0,2$	4,2	14
	71,9 (60,8–83,0)	$-17,9 \pm 0,2$	$17,7 \pm 1,0$	5,2	2
<i>Clupea pallasii</i>	7,7	-19,5	11,7	3,4	1
	18,0	-18,6	13,3	3,9	1
	30,1 (24,3–36,0)	$-18,7 \pm 0,2$	$13,3 \pm 0,5$	3,9	4
<b>Salmonidae</b>					
<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	18,9 (11,5–25,6)	$-19,9 \pm 0,4$	$12,1 \pm 0,6$	3,5	3
<i>O. gorbuscha</i> *	35,2	-21,6	10,2	3,0	1
	45,8 (39,8–53,0)	$-21,1 \pm 0,2$	$10,3 \pm 0,2$	3,0	21
<i>Oncorhynchus keta</i>	22,5 (18,1–26,4)	$-20,2 \pm 0,5$	$12,5 \pm 0,6$	3,6	3
<i>O. keta</i> *	54,9 (49,1–60,0)	$-21,6 \pm 0,1$	$9,5 \pm 0,2$	2,8	17
	63,5 (60,2–69,0)	$-21,1 \pm 0,3$	$10,2 \pm 0,5$	3,0	7
<i>O. masou</i>	20,3	-19,2	14,1	4,1	1
<i>O. tschawytscha</i>	31,5	-20,2	12,7	3,7	1
<i>Salvelinus malma</i>	46,0	-17,9	14	4,1	1
<i>S. leucomaenis</i>	42,2 (34,0–48,0)	$-18,3 \pm 0,1$	$15,5 \pm 0,2$	4,5	5
<b>Прочие рыбы</b>					
<i>Mallotus villosus</i>	11,4 (10,4–15,0)	$-20,6 \pm 0,8$	$12,4 \pm 0,5$	3,6	2
<i>Cololabis saira</i> *	30,6	-20,7	6,2	1,8	1
<i>Engraulis japonicus</i> *	1,3	-20,6	9,4	2,7	1
<i>Lipolagus ochotensis</i>	16,6 (15,3–18,5)	$-19,5 \pm 0,5$	$14,3 \pm 0,2$	4,2	3
<i>Leuroglossus schmidti</i>	11,6 (5,0–14,7)	$-21,2 \pm 0,2$	$12,5 \pm 0,5$	3,6	5
<i>Pleurogrammus azonus</i>	21,2 (17,5–41,0)	$-18,6 \pm 2$	$14,3 \pm 2,6$	4,2	2
<i>Stenobranchius leucopsarus</i>	9,3 (3,4–12,2)	$-20,1 \pm 0,1$	$12,7 \pm 0,6$	3,7	4
<b>Teuthida</b>					
Teuthidae	1,3 (1,1–1,6)	$-18,1 \pm 0,6$	$11,7 \pm 0,1$	3,4	2
<i>Berytheuthis magister</i>	5,6 (4,0–7,3)	$-20,2 \pm 0,3$	$11,1 \pm 0,1$	3,2	2
	22,6 (17,6–27,1)	$-20,4 \pm 0,2$	$12,8 \pm 0,4$	3,7	4
<i>Boreotheuthis borealis</i>	9,4 (6,4–12,5)	$-20,6 \pm 0,1$	$11,2 \pm 0,1$	3,3	2
<i>Gonatus madokai</i>	3,6 (2,9–5,5)	$-19,0 \pm 0,5$	$10,2 \pm 0,7$	3,0	3
<i>Onychoteuthis banksi</i> *	12,8	-19,3	8,2	2,4	1
<i>Todarodes pacificus</i> *	16,0 (13,2–18,8)	$-18,7 \pm 0,1$	$9,9 \pm 0,4$	2,9	2

ответствуют кормовым объектам пищевой сети пелагиали Охотского моря.

Осенью значения изотопных показателей видов охотоморского нектона (рис. 2 с) оказались близкими к таковым в весенний период (рис. 2а). Диапазон вариаций средних значений  $\delta^{13}C$  у исследованных видов рыб ( $-21,4$ – $-18,9$ ‰) сузился до 2,5‰ (табл. 3).

Наиболее низкие значения  $\delta^{13}C$  ( $< -21$ ‰) были характерны для мезопелагических рыб: *Diaphus theta* (Eigenmann, Eigenmann, 1890) и *Lipolagus ochotensis* (Schmidt, 1938). Близкие к ним значения  $\delta^{13}C$  ( $\sim -21$ ‰) отмечены у серебрянки и терпуга (*Pleurogrammus azonus* (Jordan, Metz, 1913)). Как и в предыдущие сезоны, наиболее высокие значения

$\delta^{13}\text{C}$  были отмечены у крупного минтая ( $FL > 60$  см), близкие значения наблюдались у сельди всех размерно-возрастных групп. Это, вероятно, является результатом нагула этих рыб в предшествующий летний сезон в шельфовой зоне моря, где содержание изотопа  $^{13}\text{C}$  в кормовых объектах выше, чем в от-

крытых водах [Miller et al., 2008; Горбатенко и др., 2014]. У всех тихоокеанских мигрантов значения  $\delta^{13}\text{C}$  были ниже ( $-20\%$ ), а минимальные значения отмечены у сайры (21%).

Диапазон значений  $\delta^{15}\text{N}$  у охотоморских видов осенью (11,5–16,9‰) сузился до 5,4‰ (табл. 3). Наиболее низкое значение  $TLc$

**Таблица 3.** Изотопный состав ( $M \pm s.e.$ ) nekтона в Охотском море в осенний период, октябрь–ноябрь 2003–2017 гг.

Виды	Длина ( $FL$ ), см	$\delta^{13}\text{C}$ , ‰	$\delta^{15}\text{N}$ , ‰	$TLc$	$n$ , экз.
<i>Theragra chalcogramma</i>	10,2 (7,1–16,5)	$-19,9 \pm 0,2$	$13,1 \pm 0,3$	3,6	5
	27,2 (20,5–36,9)	$-19,5 \pm 0,2$	$13,9 \pm 0,2$	3,8	15
	48,2 (37,1–60,0)	$-19,2 \pm 0,2$	$15,0 \pm 0,1$	4,1	27
	69,8 (67,0–72,6)	$-18,9 \pm 0,4$	$16,9 \pm 0,2$	4,7	2
<i>Clupea pallasii</i>	11,9 (8,5–15,5)	$-19,3 \pm 0,2$	$13,3 \pm 0,2$	3,6	8
	18,4 (16,1–21,4)	$-19,3 \pm 0,2$	$13,9 \pm 0,2$	3,8	20
	28,2 (22,6–31,3)	$-19,6 \pm 0,1$	$13,6 \pm 0,1$	3,6	14
<b>Salmonidae</b>					
<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	24,2 (17,8–33,0)	$-20,3 \pm 0,2$	$12,7 \pm 0,1$	3,4	35
<i>O. keta</i>	22,8 (17,6–35,6)	$-20,2 \pm 0,2$	$13,1 \pm 0,1$	3,8	26
<i>O. keta</i> *	51,4 (40,2–59,8)	$-20,4 \pm 0,2$	$11,8 \pm 0,2$	3,4	19
	64,7 (60,4–80,8)	$-20,1 \pm 0,2$	$11,8 \pm 0,3$	3,4	19
<i>O. nerka</i>	26,5 (24,8–31,1)	$-19,9 \pm 0,2$	$12,9 \pm 0,1$	3,4	6
<i>O. nerka</i> *	51,6	$-20,7$	11,8	3,2	1
<i>O. kisutch</i>	33,0 (23,1–40,0)	$-19,9 \pm 0,2$	$13,4 \pm 0,2$	3,9	15
<i>O. masou</i>	27,2 (23,7–28,8)	$-19,9 \pm 0,3$	$13,4 \pm 0,1$	3,6	8
	35,5 (32,0–43,5)	$-19,9 \pm 0,2$	$13,5 \pm 0,2$	3,7	10
<i>O. tschawytscha</i>	48	$-20,2$	12,3	3,3	1
	77,5 (52,1–82,0)	$-19,0 \pm 0,3$	$14,3 \pm 0,3$	3,9	11
<b>Прочие рыбы</b>					
<i>Cololabis saira</i> *	26,7	$-21,0$	10,5	2,8	1
<i>Diaphus theta</i>	7,4	$-21,4 \pm 0,2$	$11,5 \pm 0,2$	3,1	2
<i>Engraulis japonicus</i> *	14,6 (14,5–14,8)	$-20,3 \pm 0,4$	$9,4 \pm 0,5$	2,5	2
<i>Lampetra</i> sp.	46,5	$-20,4$	14,7	4,0	1
<i>Lipolagus ochotensis</i>	12,7 (8,9–16,5)	$-21,1 \pm 0,1$	$14,3 \pm 0,5$	3,9	2
<i>Leuroglossus schmidti</i>	11,7 (10,0–13,7)	$-20,9 \pm 0,3$	$13,3 \pm 0,2$	3,6	5
<i>Pleurogrammus azonus</i>	21,8 (21,0–22,6)	$-21,0 \pm 0,3$	$12,1 \pm 0,1$	3,3	4
<i>P. monopterygius</i>	21,2 (19,0–22,4)	$-20,5 \pm 0,3$	$11,9 \pm 0,6$	3,2	4
<i>Stenobranchius leucopsarus</i>	6,1 (5,5–6,8)	$-20,6 \pm 0,2$	$13,3 \pm 0,2$	3,6	3
<i>S. nannochir</i>	8,4	$-20,3$	12	3,2	1
<b>Teuthida</b>					
<i>Boreotheuthis borealis</i>	12,2 (10,5–14,0)	$-20,3 \pm 0,5$	$12,2 \pm 0,3$	3,3	4
<i>Gonatopsis japonicus</i>	12,7 (10,7–14,0)	$-20,6 \pm 0,1$	$13,5 \pm 0,4$	3,7	3
<i>Gonatus madokai</i>	11,1	$-20,7$	13	3,5	1
<i>Onychoteuthis borealijaponica</i> *	11,1	$-20,1$	9,6	2,5	1
<i>Todarodes pacificus</i>	18,6 (14,0–24,0)	$-19,1 \pm 0,7$	$12,2 \pm 1,2$	3,2	3



(3,1) наблюдалось у мезопелагического вида *Diaphus theta*, а максимальное (4,7) — у минтая  $FL > 60$  см. Диапазон межвидовых вариаций  $\delta^{15}N$  nekтона Охотского моря в осенний период с учётом тихоокеанских мигрантов увеличился до 7,5‰ (9,4–16,9‰). Наиболее низкие значения  $\delta^{15}N$  (~10‰) наблюдались у японского анчоуса (*Engraulis japonicus* (Temminck, Schlegel, 1846), сайры и кальмара *Onychoteuthis borealijaponica* (Okada, 1927), которые существенно отличались по этому показателю от остального nekтона. Содержание изотопа  $^{15}N$  у этих видов соответствует только второму трофическому уровню пищевой сети Охотского моря (рис. 2с). Все исследованные особи этих видов были выловлены в южной части Охотского моря и, судя по изотопному составу, недавно мигрировали из тихоокеанских вод.

При сопоставлении изотопного состава взрослых лососей, выловленных в Охотском море в летний период, когда они только начали миграцию из тихоокеанских вод, и осенью было выявлено повышенное содержание изотопа  $^{15}N$  у рыб, выловленных осенью. Так, у мигрирующей кеты летом значения  $\delta^{15}N$  составляли 9,7‰ и  $TLC < 3$ , а осенью эти показатели увеличились до 11,8–11,9‰ и  $TLC > 3$  (табл. 2, 3). Это, очевидно, является результатом изменения изотопного состава рыб в течение летнего нагула в Охотском море за счёт питания местными кормовыми объектами с повышенным содержанием изотопа  $^{15}N$ . Однако более низкие значения  $\delta^{15}N$  (на 1–2‰) у взрослых особей кеты и нерки (*Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792)) по сравнению с их молодью осенью указывают, что мышечные ткани взрослых особей ещё не полностью обновились в процессе относительно короткого летнего нагула в Охотском море и продолжали частично отражать информацию о содержании  $^{15}N$  в кормовой базе Тихого океана, которое в среднем на 3‰ ниже, чем в охотоморской [Горбатенко и др., 2009]. Это означает, что у преднерестовых лососей, мигрирующих в Охотское море, сохраняется изотопный состав, характерный для сообщества тихоокеанских вод, так как мышечная ткань медленно растущих взрослых рыб сохраняет изотопный состав

углерода и азота на протяжении длительного временного интервала [Hesslein et al., 1993]. Таким образом, крупные лососи могут обитать значительное время в другой экосистеме, сохраняя изотопный состав ранее ассимилированной пищи, что и наблюдалось в Охотском море в период миграций лососей. Следует отметить, что молодь всех видов лососей, откармливаемая в Охотском море, в течение всех сезонов по изотопным показателям соответствовала своему положению в пищевой сети пелагиали моря (рис. 2).

В сезонной динамике изотопного состава азота nekтона прослеживается снижение значений  $\delta^{15}N$  у отдельных видов в летний период (рис. 3), что может быть связано как с обнаруженным ранее снижением содержания изотопа  $^{15}N$  у кормового планктона в летний период [Горбатенко и др., 2014], так и с изменением состава пищи отдельных видов nekтона в процессе онтогенеза. Летнее снижение значений  $\delta^{15}N$  у серебрянки, мойвы (*Mallotus villosus* (Müller, 1776)) и молоди сельди, у которых с возрастом состав пищи существенно не изменяется [Чучукало, 2006; Горбатенко и др., 2013; Горбатенко, Мельников, 2016], можно объяснить низким содержанием изотопа  $^{15}N$  у кормового планктона [Горбатенко и др., 2014]. Тогда как у молоди минтая сезонные изменения значений  $\delta^{15}N$  обусловлены в основном изменением состава пищи в процессе роста: с увеличением размеров пищевой спектр расширяется [Горбатенко, Левицкая, 2016]. Значения  $\delta^{15}N$  летом были минимальными у личинок минтая (11,0‰) и существенно выше у подростшей молоди (12,4‰). Осенью значения  $\delta^{15}N$  выросли до 13,1‰, а весной — до 13,4‰. Таким образом, для молоди минтая (без учёта личинок) диапазон значений  $\delta^{15}N$  в течение года составил 1‰ (рис. 3), а трофический уровень оставался постоянным — 3,6 (табл. 1–3; рис. 4). У кальмара *B. borealis*, как и у молоди минтая, сезонные изменения значений  $\delta^{15}N$  связаны с изменением состава пищи по мере роста [Горбатенко, 2018]. Летом особи этого вида были представлены молодью, осенью — неполовозрелыми особями, а весной — уже половозрелыми экземплярами (рис. 3).

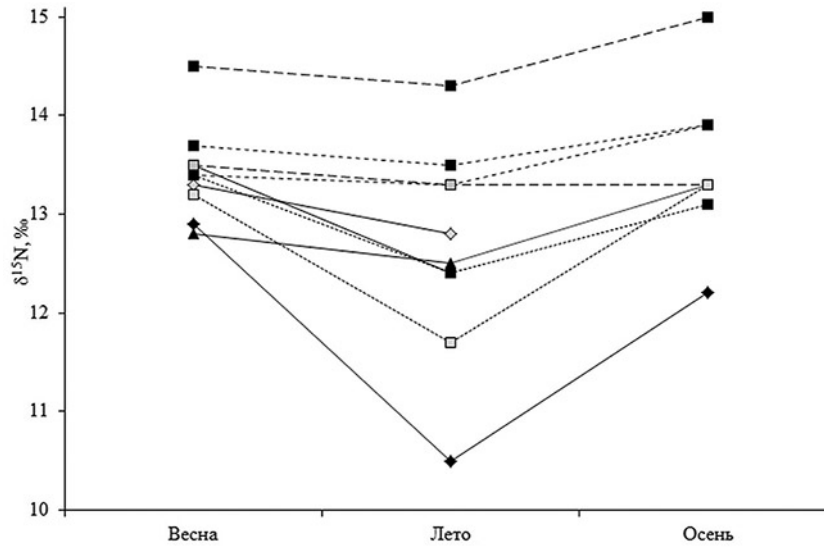


Рис. 3. Сезонная динамика содержания изотопов азота ( $\delta^{15}\text{N}$ ) у доминирующих охотоморских видов nekтона:

(■) — минтай, (■) — сельдь, (▲) — *Leuroglossus schmidti*, (Δ) — *Mallotus villosus*, (◆) — *Boreotheuthis borealis*, (◆) — *Berrytheuthis magister*, (...) — молодь, (--) — неполовозрелые особи, (--) — половозрелые особи

Следует отметить, что в отличие от молодёжи у взрослых особей сельди и минтая наблюдаются несущественные межсезонные вариации значений  $\delta^{15}\text{N}$  (рис. 3). Примечательно, что значения  $TLC$  у взрослых особей минтая и сельди существенно выше в летний период (рис. 4). Это обусловлено тем, что как при расчётах  $TLC$  для основания пищевой

сети в разные сезоны нами были взяты разные значения  $\delta^{15}\text{N}$  первичных консументов (копепод-фитофагов): летом они были минимальны (6,9‰), а осенью и весной их значения были выше (7,8‰). Однако у крупных медленно растущих рыб изменения общего изотопного состава тела в процессе ассимиляции новой пищи происходят медленнее,

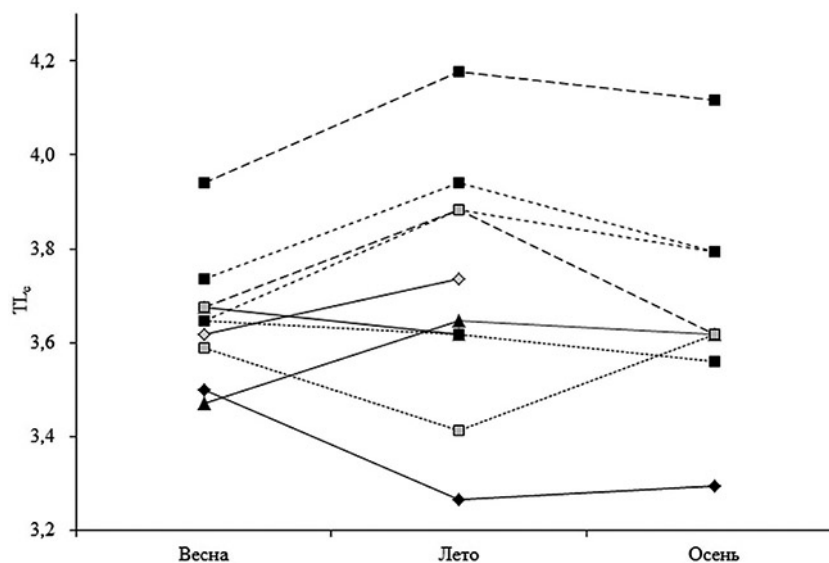


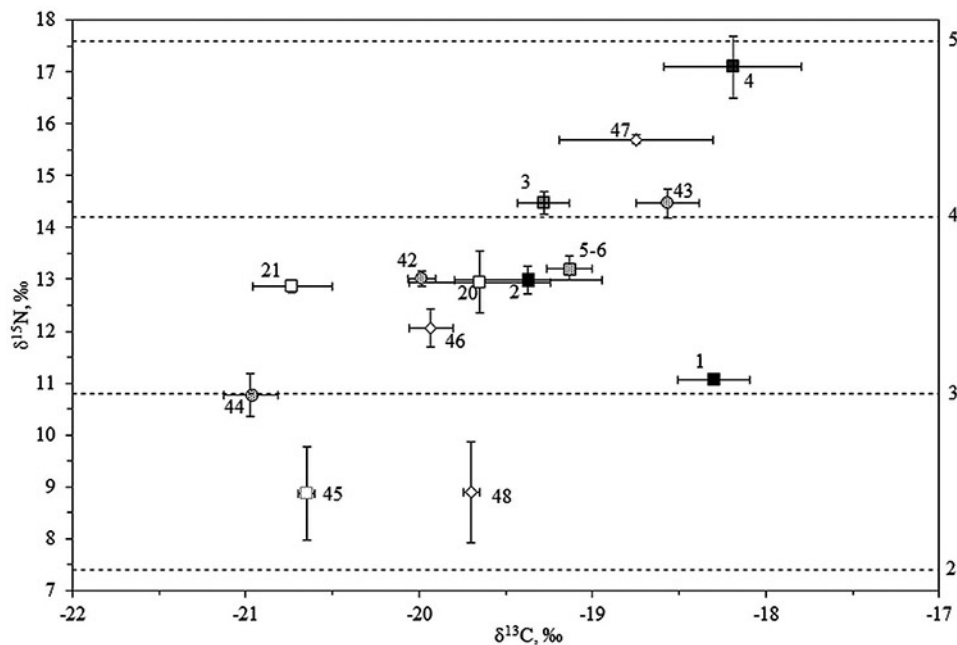
Рис. 4. Сезонные изменения трофического уровня ( $TLC$ ) у доминирующих охотоморских видов nekтона; обозначения см. на рис. 3. Пояснения см. в тексте

чем у быстро растущих организмов — зоопланктона или молоди рыб [Hesslein et al., 1993; Горбатенко, 2018], и летнее повышение  $TLc$  крупных консументов при сезонной схеме расчёта может оказаться артефактом. Тем не менее, более высокий  $TLc$  у сельди летом также может быть обусловлен тем, что в предшествующий весенний период она откармливалась в шельфовой зоне, где наряду с планктоном интенсивно потребляла икру минтая [Горбатенко и др., 2012], у которой отмечались гораздо более высокие значения  $d^{15}N$  (14,8‰) по сравнению с кормовым зоопланктоном [Горбатенко и др., 2013].

Сезонные изменения изотопного состава углерода и азота у разных видов nekтона (без учёта тихоокеанских мигрантов) менее выражены, чем у зоопланктона Охотского моря [Горбатенко и др., 2014], а у доминирующих видов (взрослые особи минтая и сельди) практически отсутствуют. Поэтому при построении трофодинамических моделей с некоторыми допущениями можно использовать среднегодовые значения  $d^{15}N$ , без ранжирования по сезонам

(рис. 5). В этом случае за основания пищевой цепи брали средние значения (за год)  $d^{15}N$  *E.bungii* — 7,4‰. Средние значения  $d^{13}C$  у исследованных охотоморских видов рыб варьировали от -20,7‰ у серебрянки до -18,2‰ у минтая  $FL > 60$  см. Значения  $d^{15}N$  у видов nekтона (без учёта тихоокеанских мигрантов) изменялись в широком диапазоне — от 11,0‰ (личинки минтая) до 17,1‰ (минтай  $FL > 60$  см) и отражали степень хищничества отдельных видов.

Среди всех видов nekтона Охотского моря наибольшие внутривидовые различия изотопных показателей были отмечены у минтая (рис. 5). Диапазон средних значений  $d^{15}N$  у разных размерно-возрастных групп минтая составлял от 11,0‰ (сеголетки) до 17,1‰ (особи  $FL > 60$  см), а диапазон значений  $d^{13}C$  — от -19,4 до -18,2‰, при этом трофический уровень ( $TLc$ ) изменялся от 3,1 до 4,8. Содержание изотопа  $^{15}N$  в тканях минтая напрямую зависит от состава пищи, который менялся с увеличением размеров. Самый низкий трофический статус имели сеголетки минтая, что обусловлено большой



**Рис. 5.** Соотношения стабильных изотопов углерода ( $d^{13}C$ ) и азота ( $d^{15}N$ ) у разных видов nekтона в эпипелагиали Охотского моря и их трофические уровни ( $TLc$ ), среднегодовые значения: (●) — Salmonidae (42 —неполовозрелые, 43 —половозрелые, 44 —половозрелые\*), (□) — 45 —прочие рыбы\*, (◇) — Cephalopoda (46 —неполовозрелые, 47 —половозрелые, 48 —половозрелые\*); ост. обозначения см. на рис. 2.

долей растительного зоопланктона в их рационе [Горбатенко и др., 2004]. По мере роста в составе пищи доля планктонных организмов уменьшается с 70% у молоди ( $FL$  20–40 см) до 960% у старшевозрастного минтая, ведущего придонный образ жизни [Горбатенко, Савин, 2012]. Изотопные данные показывают, что трофическая ниша минтая в Охотском море может перекрывать более чем два трофических уровня.

Сельдь Охотского моря в течение всех сезонов имела относительно высокое содержание тяжёлого углерода ( $\delta^{13}C \sim -19\text{‰}$ ), что указывает на то, что прирост массы этих рыб в течение жизненного цикла происходил в основном за счёт кормовой базы шельфовых районов, где содержание  $^{13}C$  в организмах планктона выше [Горбатенко и др., 2014]. Во все сезоны сельдь разного размера показала сходные значения  $\delta^{15}N$  (13,2–13,9‰). Исключение составляла молодь сельди, у которой в летний период значения  $\delta^{15}N$  были наименьшими (11,7‰, при средней длине тела 7,7 см). Это связано с тем, что основу рациона сеголеток составляли мелкие copepodы и молодь эвфаузиид [Горбатенко и др., 2013], у которых содержание тяжёлого изотопа азота было наименьшим в сообществе зоопланктона Охотского моря [Горбатенко и др., 2014].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, нектон в пелагиали Охотского моря без учёта видов, мигрирующих из тихоокеанских вод, по изотопному составу азота (без ранжирования по сезонам) занимает три трофических уровня (рис. 5): на II уровне находятся рыбы и кальмары, мигрирующие из Тихого океана; на III — молодь минтая ( $FL \leq 30$  см), сельдь, серебрянка, мойва, молодь лососей и виды кальмаров, в рационе которых преобладает планктон, а также рыба-лягушка (*Aptocyclus ventricosus* (Pallas, 1769)), молодь терпуга и мезопелагические стенобрахи: *Stenobranchius nannochir* (Gilbert, 1890), *Stenobranchius leucopsarus* (Eigenmann, 1890); на IV — минтай  $FL$  30–60 см, хищные лососи: *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum, 1792), *O. masou* (Brevoort, 1856), *O. tschawytscha* (Walbaum, 1792), *Salvelinus*

*malma* (Walbaum, 1792), *S. leucotaenis* (Pallas, 1814) и хищные кальмары (*G. madokai*, *G. onux*), в питании которых преобладает нектон [Горбатенко, 2018].

На вершине пищевой пирамиды находится минтай  $FL > 60$  см, у которого без ранжирования по сезонам  $TLc$  составляет 4,8 (4,6–5,2). По данным анализа содержимого желудка крупного минтая также относят к консументам 4-го порядка (V трофический уровень) [Горбатенко, Савин, 2012]. Следует также отметить, что в Охотском море наряду с крупным минтаем на V трофическом уровне по составу пищи [Чучукало, 2006] также находятся акулы (сельдевая (*Lamna ditropis* (Hubbs, Follett, 1947)) и полярная (*Somniosus pacificus* (Bigelow, Schroeder, 1944))), большеголовый кинжалозуб (*Anotopterus nikparini* (Kukuev, 1998)) и большеголовый алеписавр (*Alepisaurus ferox* (Lowe, 1833)).

Расчёт трофического статуса тихоокеанских мигрантов (сайры, японского анчоуса, взрослых лососей и некоторых кальмаров) по значениям  $d^{15}N$ , исходя из данных об изотопном составе кормовой базы пелагиали Охотского моря, даёт заниженные результаты (рис. 5), которые противоречат известным сведениям о питании этих видов [Чучукало, 2006].

Диапазон вариаций средних значений  $d^{13}C$  у охотоморских видов рыб и кальмаров (без учёта тихоокеанских мигрантов) весной составил 2,2 (–20,1–17,9), летом —3,3 (–21,2–17,9), осенью —2,5 (–21,4–18,9)‰. Относительно узкий диапазон вариаций  $d^{13}C$  видов пелагического нектона (даже в летний период) отражает низкую сезонную изменчивость основания пищевой сети пелагиали Охотского моря. С учётом тихоокеанских мигрантов диапазон вариаций средних значений  $d^{13}C$  в пелагиали Охотского моря увеличился и составил весной —3,7‰, летом —3,7‰, осенью —2,9‰.

Диапазон межвидовых вариаций  $\delta^{15}N$  у охотоморского нектона в весенний период составил 4,5 (12,1–16,6), летом —7,5 (10,2–17,7), осенью —5,4 (11,5–16,9)‰. Увеличение диапазона средних значений  $\delta^{15}N$  охотоморских видов пелагического нектона в летний период связано в первую очередь с появле-

нием в Охотском море молоди новых генераций рыб и кальмаров с низким трофическим статусом. Осенью картина распределения стабильных изотопов азота у nekтона становится близкой к весенней: средние значения  $\delta^{15}\text{N}$  возрастают, а диапазон межвидовых различий сужается. Это является результатом того, что с увеличением размеров подрастающая молодь новой генерации ряда видов nekтона переходит от питания мелким планктоном к потреблению более крупного зоопланктона и мелкого nekтона. С учётом тихоокеанских мигрантов диапазоны средних значений  $d^{15}\text{N}$  видов nekтона во все сезоны были шире: весной 5,6‰, летом 11,5‰, осенью 7,5‰. Значительное увеличение общего диапазона  $d^{15}\text{N}$  всех видов nekтона в летний период в Охотском море связано с появлением в пелагиали моря взрослых лососей, сайры и других многочисленных тихоокеанских мигрантов.

Таким образом, структура пищевой сети пелагического nekтона, представленная по данным  $d^{15}\text{N}$  и  $d^{13}\text{C}$ , даёт полезную информацию о путях переноса органического вещества в пелагиали на верхних трофических уровнях и может быть в дальнейшем использована при построении трофодинамических моделей Охотского моря.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Горбатенко К.М. 2018. Трофодинамика гидробионтов Охотского моря. Автореф. дисс. ... док. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-Центр. 48 с.
- Горбатенко К.М., Левицкая А.В. 2016. Трофические исследования охотоморского минтая в 2000-х годах (состав пищи, суточные рационы, оценка выедания кормовых объектов в годовом цикле) // Известия ТИНРО. Т. 185. С. 194–203.
- Горбатенко К.М., Мельников И.В. 2016. Трофические исследования охотоморской сельди в 2000-е гг. (состав пищи, суточные рационы, оценка выедания кормовых объектов в годовом цикле) // Известия ТИНРО. Т. 185. С. 185–193. DOI: 10.26428/1606-9919-2016-185-185-193.
- Горбатенко К.М., Савин А.Б. 2012. Состав, биомасса и трофические характеристики рыб на западнокамчатском шельфе // Известия ТИНРО. Т. 171. С. 40–61.
- Горбатенко К.М., Мерзляков А.Ю., Шершенков С.Ю. 2004. Особенности питания разноразмерных личинок минтая *Theragra chalcogramma* (Pallas, 1814) на западнокамчатском шельфе // Биология моря. Т. 30. № 2. С. 131–137.
- Горбатенко К.М., Кияшко С.И., Лаженцев А.Е. 2009. Питание и состав стабильных изотопов углерода и азота тихоокеанских лососей *Oncorhynchus* spp. в Охотском море и сопредельных водах Тихого океана // Известия ТИНРО. Т. 156. С. 159–173.
- Горбатенко К.М., Кияшко С.И., Лаженцев А.Е., Фигуркин А.Л. 2011. Изотопный состав и пищевые сети в пелагических сообществах северо-западной части Тихого океана в феврале-апреле 2010 г. // Бюл. изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. № 6. С. 259–270.
- Горбатенко К.М., Овсянников Е.Е., Лаженцев А.Е., Шейбак Ф.Ю. 2012. Оценка выедания икры минтая nekтоном и медузами в северной части Охотского моря в весенний период // Известия ТИНРО. Т. 169. С. 12–20.
- Горбатенко К.М., Мельников И.В., Кияшко С.И., Лаженцев А.Е., Асеева Н.Л. 2013. Стадоспецифичность и трофический статус сельди в пелагиали северной части Охотского моря // Известия ТИНРО. Т. 172. С. 237–252.
- Горбатенко К.М., Лаженцев А.Е., Кияшко С.И. 2014. Сезонная динамика трофического статуса зоопланктона Охотского моря (по данным анализа стабильных изотопов С и N) // Известия ТИНРО. Т. 177. С. 25–39.
- Чучукало В.И. 2006. Питание и пищевые отношения nekтона и nekтобентоса в дальневосточных морях // Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 484 с.
- Чучукало В.И., Напазаков В.В. 2011. Оценка трофического статуса тихоокеанских лососей в морской период жизни // Известия ТИНРО. Т. 167. С. 77–90.
- Boecklen W.J., Yarnes C.T., Cook B.A., James A.C. 2011. On the use of stable isotopes in trophic ecology // Ann. Rev. Ecol. Evol. Systemat. V. 42. P. 411–440. DOI: 10.1146/annurev-ecolsys-102209-144726.
- Chassot E., Rouyer T., Trenkel V.M., Gascuel D. 2008. Investigating trophic level variability in Celtic Sea fish predators // J. Fish Biol. V. 73. P. 763–781.
- Gascuel D., Pauly D. 2009. EcoTroph: Modelling marine ecosystem functioning and impact of fishing // Ecol. Model. V. 220. № 21. P. 2885–2898.
- Hesslein R.H., Hallard K.A., Ramlal P. 1993. Replacement of sulfur, carbon, and nitrogen, in tissue of growing broad whitefish (*Coregonus nasus*) in response to a change in diet traced by  $d^{34}\text{S}$ ,  $d^{13}\text{C}$  and  $d^{15}\text{N}$  // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 50. P. 2071–2076.
- Kline Jr. T.C. 2009. Characterization of carbon and nitrogen stable isotope gradients in the northern Gulf of Alaska using terminal feed stage copepodite-V *Neocalanus cristatus* // Deep-Sea Res. II. V. 56. P. 2537–2552.
- Kurle C.M., Sinclair E.H., Edwards A.E., Gudmundson C.J. 2011. Temporal and spatial

- variation in the  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values of fish and squid from Alaskan waters // *Mar. Biol.* V. 158. P. 2389–2404.
- Marsh J.M., Hillgruber N., Foy R.J.* 2012. Temporal and ontogenetic variability in trophic role of four groundfish species —walleye Pollock, Pacific cod, arrowtooth flounder, and Pacific halibut —around Kodiak Island in the Gulf of Alaska // *Trans. Amer. Fish. V.* 141. P. 468–486.
- Miller T.W., Brodeur R.D., Rau H.G.* 2008. Carbon stable isotopes reveal relative contribution of shelf-slope production to the Northern California Current pelagic community // *Limnol. Oceanogr.* V. 53. P. 1493–1503.
- Minagawa M., Wada E.* 1984. Stepwise enrichment of  $^{15}\text{N}$  along food chains: further evidence and the relation between  $\delta^{15}\text{N}$  and animal age // *Geochimica Cosmochimica Acta.* V. 48. P. 1135–1140.
- Pinnegar J.K., Polunin N.V.C.* 1999. Differential fractionation of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  among fish tissues: implications for the study of trophic interactions // *Functional Ecology.* V. 13. P. 225–231.
- Post D.M.* 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions // *Ecology.* V. 83. P. 703–718.
- Quinn T.P., Seamons T.R., Johnson S.P.* 2012. Stable isotopes of carbon and nitrogen indicate differences in marine ecology between wild and hatchery-produced steelhead // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 141. P. 526–532.
- Rodgers K.L., Wing S.R.* 2008. Spatial structure and movement of blue cod *Paraperca colias* in Doubtful Sound, New Zealand, inferred from  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* V. 359. P. 239–248.
- Saino T., Hattori A.* 1985. Variation of  $^{15}\text{N}$  natural abundance of suspended organic matter in shallow oceanic water // *Marine and estuarine geochemistry / Eds. Sigleo A.C., Hattori A.* Chelsea, M.I., U.S.A.: Lewis Publ. P. 1–13.
- Sato M., Sasaki H., Fukuchi M.* 2002. Stable isotopic compositions of overwintering copepods in the arctic and subarctic waters and implications to the feeding history // *J. Mar. Systems.* V. 38. P. 165–174.
- Vander Zanden M.J., Rasmussen J.B.* 1999. Primary consumer  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  and the trophic position of aquatic consumers // *Ecology.* V. 80. P. 1395–1404.

Поступила в редакцию 30.06.2020 г.  
Принята после рецензии 22.07.2020 г.

## Commercial species and their biology

Seasonal dynamics in fish and squid trophic status in the pelagic Sea of Okhotsk, based on  $d^{13}C$  and  $d^{15}N$  stable isotope data analysisK.M. Gorbatenko<sup>1</sup>, I.V. Melnikov<sup>1</sup>, S.I. Kiyashko<sup>2</sup><sup>1</sup> Pacific branch of FSBSI «VNIRO» («TINRO»), Vladivostok, Russia<sup>2</sup> A.V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology FEB RAS (FSBIS «NSCMB» FEB RAS) Vladivostok, Russia

Seasonal trophic dynamics was analyzed based on  $d^{13}C$  and  $d^{15}N$  stable isotope mass content in the Sea of Okhotsk 35 nekton species (fish and squid (Teuthida)). It was shown that considerable differences between species in stable isotope mass contents were associated with diet type. The  $d^{15}N$  average values of the Sea of Okhotsk species were 4.5‰ in spring, 7.5‰ in summer, and 5.4‰ in autumn. The summer increase was caused by the appearance of juvenile fish and squid with low trophic status and minimal  $d^{15}N$  values, and the autumn decline was due increased trophic status of growing up young individuals. Variability range in  $d^{15}N$  values was 11.5‰ for all nekton species in summer including migrants into the Sea of Okhotsk from the Pacific Ocean. Relatively narrow variability range in  $d^{13}C$  for nekton species, of 2.2–3.3‰, reflects seasonal homogeneity in the trophic web basement in the pelagic Sea of Okhotsk. The structure of the food web of the pelagic nekton, presented according to the  $d^{15}N$  and  $d^{13}C$  data, provides useful information on the pathways of organic matter transfer to the pelagic zone at the upper trophic levels and can be further used to construct trophodynamic models of the Sea of Okhotsk.

**Keywords:** fish, squid Teuthida, trophic level, stable isotope, carbon, nitrogen, the Sea of Okhotsk.

DOI: 10.36038/2307-3497-2020-181-52-68

## REFERENCES

- Gorbatenko K.M. 2018. Trofodinamika gidrobiontov Ohotskogo morya [Trophodynamics of inhabitants in the Sea of Okhotsk]. Avtoref. disc. ... dok. biol. nauk. Vladivostok: TINRO-Center. 48 s.
- Gorbatenko K.M., Levickaya A.V. 2016. Troficheskie issledovaniya ohotomorskogo mintaya v 2000-h godah (sostav pishchi, sutochnye raciony, ocenka vyedaniya kormovyh ob'ektov v godovom cikle) [Trophic studies on the Okhotsk Sea pollock in the 2000s (food composition, daily rations, assessment of consumption in the annual cycle)] // *Izvestiya TINRO*. T. 185. S. 194–203.
- Gorbatenko K.M., Mel'nikov I.V. 2016. Troficheskie issledovaniya ohotomorskoj sel'di v 2000-e gg. (sostav pishchi, sutochnye raciony, ocenka vyedaniya kormovyh ob'ektov v godovom cikle) [Trophic studies on the Okhotsk Sea herring in the 2000s (food composition, daily rations, assessment of consumption in the annual cycle)] // *Izvestiya TINRO*. T. 185. S. 185–193. DOI: 10.26428/1606-9919-2016-185-185-193.
- Gorbatenko K.M., Savin A.B. 2012. Sostav, biomassa i troficheskie harakteristiki ryb na zapadnokamchatskom shel'fe [Composition, biomass and trophic characteristics of fish on the western Kamchatka shelf] // *Izvestiya TINRO*. T. 171. C. 40–61.
- Gorbatenko K.M., Merzlyakov A. Yu., Shershenkov S. Yu. 2004. Osobennosti pitaniya raznorazmnyh lichenok mintaya *Theragra chalcogramma* (Pallas, 1814) na zapadnokamchatskom shel'fe [Feeding of Pollack *Theragra chalcogramma* larvae of different size on the western Kamchatka shelf] // *Biologiya morya*. T. 30. № 2. S. 131–137.

- Gorbatenko K.M., Kiyashko S.I., Lazhencev A.E. 2009. Pitaniye i sostav stabil'nykh izotopov ugleroda i azota tihookeanskih lososej *Oncorhynchus* spp. v Ohotskom more i sopredel'nykh vodakh Tihogo okeana [Feeding and stable<sup>15</sup>N and<sup>13</sup>C isotopes composition for Pacific salmon *Oncorhynchus* spp. In the Okhotsk Sea and adjacent waters of the Pacific] // Izvestiya TINRO. T. 156. S. 159–173.
- Gorbatenko K.M., Kiyashko S.I., Lazhencev A.E., Figurkin A.L. 2011. Izotopnyy sostav i pishchevye seti v pelagicheskikh soobshchestvakh severo-zapadnoj chasti Tihogo okeana v fevrale-aprele 2010 g. [Isotope content and trophic webs in the northwestern Pacific Ocean pelagic communities in February-April 2010] // Byul. izucheniya tihookeanskih lososej na Dal'nem Vostoke. № 6. S. 259–270.
- Gorbatenko K.M., Ovsyannikov E.E., Lazhencev A.E., Shejbak F. Yu. 2012. Ocenka vvedaniya ikry mintaya nektonom i meduzami v severnoj chasti Ohotskogo morya v vesennij period [Assessment of Pollock eggs grazing by nekton and jellyfish in the northern Okhotsk Sea in spring] // Izvestiya TINRO. T. 169. C. 12–20.
- Gorbatenko K.M., Mel'nikov I.V., Kiyashko S.I., Lazhencev A.E., Aseeva N.L. 2013. Stadospecificnost' i troficheskij status sel'di v pelagiali severnoj chasti Ohotskogo morya [Population specificity and trophic status of herring in the pelagic layer of the northern Okhotsk Sea] // Izvestiya TINRO. T. 172. S. 237–252.
- Gorbatenko K.M., Lazhentsev A.E., Kiyashko S.I. 2014. Sezonnaya dinamika troficheskogo statusa zooplanktona Okhotskogo morya (po dannym analiza stabil'nykh izotopov S i N) [Seasonal dynamics of the trophic status of zooplankton in the Sea of Okhotsk (based on data from stable carbon and nitrogen isotope analysis)] // Izvestiya TINRO. T. 177. S. 25–39.
- Chuchukalo V.I. 2006. Pitaniye i pishchevye otnosheniya nektona i nektobentosa v dal'nevostochnykh moryakh [Nutrition and nutritional relationships of nekton and nektobenthos in the Far Eastern seas] // Vladivostok: Izd-vo TINRO-centr, 484 s.
- Chuchukalo V.I., Napazakov V.V. 2011. Ocenka troficheskogo statusa tihookeanskih lososej v morskoy period zhizni [Assessment of trophic status for Pacific salmon in marine period of their life] // Izvestiya TINRO. T. 167. S. 77–90.
- Boecklen W.J., Yarnes C.T., Cook B.A., James A.C. 2011. On the use of stable isotopes in trophic ecology // Ann. Rev. Ecol. Evol. Systemat. V. 42. P. 411–440. DOI: 10.1146/annurev-ecolsys-102209-144726.
- Chassot E., Rouyer T., Trenkel V.M., Gascuel D. 2008. Investigating trophic level variability in Celtic Sea fish predators // J. Fish Biol. V. 73. P. 763–781.
- Gascuel D., Pauly D. 2009. EcoTroph: Modelling marine ecosystem functioning and impact of fishing // Ecol. Model. V. 220. № 21. P. 2885–2898.
- Hesslein R.H., Hallard K.A., Ramlal P. 1993. Replacement of sulfur, carbon, and nitrogen, in tissue of growing broad whitefish (*Coregonus nasus*) in response to a change in diet traced by d<sup>34</sup>S, d<sup>13</sup>C and d<sup>15</sup>N // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 50. P. 2071–2076.
- Kline Jr. T.C. 2009. Characterization of carbon and nitrogen stable isotope gradients in the northern Gulf of Alaska using terminal feed stage copepodite-V *Neocalanus cristatus* // Deep-Sea Res. II. V. 56. P. 2537–2552.
- Kurle C.M., Sinclair E.H., Edwards A.E., Gudmundson C.J. 2011. Temporal and spatial variation in the d<sup>15</sup>N and d<sup>13</sup>C values of fish and squid from Alaskan waters // Mar. Biol. V. 158. P. 2389–2404.
- Marsh J.M., Hillgruber N., Foy R.J. 2012. Temporal and ontogenetic variability in trophic role of four groundfish species — walleye Pollock, Pacific cod, arrowtooth flounder, and Pacific halibut — around Kodiak Island in the Gulf of Alaska // Trans. Amer. Fish. V. 141. P. 468–486.
- Miller T.W., Brodeur R.D., Rau H.G. 2008. Carbon stable isotopes reveal relative contribution of shelf-slope production to the Northern California Current pelagic community // Limnol. Oceanogr. V. 53. P. 1493–1503.
- Minagawa M., Wada E. 1984. Stepwise enrichment of<sup>15</sup>N along food chains: further evidence and the relation between d<sup>15</sup>N and animal age // Geochimica Cosmochimica Acta. V. 48. P. 1135–1140.
- Pinnegar J.K., Polunin N.V.C. 1999. Differential fractionation of d<sup>13</sup>C and d<sup>15</sup>N among fish tissues: implications for the study of trophic interactions // Functional Ecology. V. 13. P. 225–231.
- Post D.M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions // Ecology. V. 83. P. 703–718.
- Quinn T.P., Seamons T.R., Johnson S.P. 2012. Stable isotopes of carbon and nitrogen indicate differences in marine ecology between wild and hatchery-produced steelhead // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 141. P. 526–532.
- Rodgers K.L., Wing S.R. 2008. Spatial structure and movement of blue cod *Paraperca colias* in Doubtful Sound, New Zealand, inferred from d<sup>13</sup>C and d<sup>15</sup>N // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 359. P. 239–248.
- Saino T., Hattori A. 1985. Variation of<sup>15</sup>N natural abundance of suspended organic matter in shallow oceanic water // Marine and estuarine geochemistry / Eds. Sigleo A.C., Hattori A. Chelsea, M.I., U.S.A.: Lewis Publ. P. 1–13.
- Sato M., Sasaki H., Fukuchi M. 2002. Stable isotopic compositions of overwintering copepods in the arctic and subarctic waters and implications to the feeding history // J. Mar. Systems. V. 38. P. 165–174.
- Vander Zanden M.J., Rasmussen J.B. 1999. Primary consumer d<sup>13</sup>C and d<sup>15</sup>N and the trophic position of aquatic consumers // Ecology. V. 80. P. 1395–1404.



## TABLE CAPTIONS

**Table 1.** Isotope composition ( $M \pm s.e.$ ) of nekton in the Sea of Okhotsk in spring, April-May, 2003–2017

**Table 2.** Isotope composition ( $M \pm s.e.$ ) of nekton in the Sea of Okhotsk in summer, July-August, 2003–2017 гг.

**Table 3.** Isotope composition ( $M \pm s.e.$ ) of nekton in the Sea of Okhotsk in autumn, October-November, 2003–2017

## FIGURE CAPTIONS

**Fig. 1.** Nekton samples stations in the Sea of Okhotsk during different seasons of 2003–2017: ( $\Delta$ ) —spring, ( $\circ$ ) —summer, ( $\bullet$ ) —autumn.

**Fig. 2.** Carbon ( $d^{13}C$ ) and nitrogen ( $d^{15}N$ ) stable isotope ratios in different nekton species in the epipelagic of the Sea of Okhotsk and their trophic levels ( $Tlc$ ) in different seasons of 2003–2017: a —spring, b —summer, c —autumn; ( $\blacksquare$ ) —pollock *Theragra chalcogramma* (1 —yearlings, 2 — $FL < 30$  cm, 3–30–60 cm, 4 —> 60 cm), ( $\blacksquare$ ) —herring *Clupea pallasii* (5 —immature, 6 —mature), ( $\bullet$ ) —Salmonidae (7–8 —salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (7 — $FL < 30$  cm, 8 —> 30 cm\*), *O. keta* (9 — $FL < 40$  cm, 10 —> 50 cm\*), 11 —*O. masu*, 12–13 —*O. nerka* (12 — $FL < 30$  cm, 13 —> 50 cm\*), 14–15 —*O. kisutch* (14 — $FL < 30$  cm, 15 —> 30 cm), 16–17 —*O. tschawytscha* (16 — $FL < 50$  cm, 17 —> 50 cm), 18 —*Salvelinus malma*, 19 —*S. leucomaenis*, ( $\square$ ) —other fish: 20 —*Mallotus villosus*, 21 —*Leuroglossus schmidtii*, 22 —*Cololabis saira*\*, 23 —*Engraulis japonicus*\*, 24 —*Lipolagus ochotensis*, 25 —*Pleurogrammus azonus*, 26 —*Stenobranchius leucopsarus*, 27 —*S. nannochir*, 28 —*Aptocyclus ventricosus*, ( $\diamond$ ) —Cephalopoda: 29–30 —*Berrytheuthis magister* (29 —immature, 30 —mature), 31 —*Boreotheuthis borealis*, 32 —*Gonatus madokai*, 33 —*G. japonicus*, 34 —larvae of squids, 35 —*Todarodes pacificus*, 36 —*Onychoteuthis borealijaponica*\*, 37 —*Gonatus kamtschaticus*, 38 —*Onychoteuthis banksi*\*, 39 —*Gonatopsis sp.*, 40 —*Gonatus onyx*, 41 —*Todarodes pacificus*; \* —migrants from the Pacific Ocean.

**Fig 3.** Nitrogen ( $\delta^{15}N$ ) isotope level seasonal dynamics in the dominant Sea of Okhotsk nekton species: ( $\blacksquare$ ) —pollock *Theragra chalcogramma*, ( $\blacksquare$ ) —herring *Clupea pallasii*, ( $\blacktriangle$ ) —*Leuroglossus schmidti*, ( $\Delta$ ) —*Mallotus villosus*, ( $\blacklozenge$ ) —*Boreotheuthis borealis*, ( $\blacklozenge$ ) —*Berrytheuthis magister*, (...) —yearlings, (--) —immature, (--) —mature.

**Fig. 4.** Seasonal trophic level ( $Tlc$ ) shifts in the dominant Sea of Okhotsk nekton species; indications as in fig. 3. Explanation is in the text.

**Fig. 5.** Carbon ( $d^{13}C$ ) and nitrogen ( $d^{15}N$ ) stable isotope ratios in different nekton species in the epipelagic Sea of Okhotsk and their trophic levels ( $Tlc$ ), annual average values: ...; indications as in fig. 2.