

УДК 574.58:574.524

СОСТАВ ЗООПЛАНКТОНА И ТРОФИЧЕСКИЙ СТАТУС ГИДРОБИОНТОВ МОРЯ ЛАПТЕВЫХ И ВОСТОЧНО-СИБИРСКОГО МОРЯ

© 2019 г. К. М. Горбатенко^{1*}, С. И. Кияшко²

¹ Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр, Владивосток, Россия

² Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского
ДВО РАН, Владивосток, Россия

*e-mail: konstantin.gorbatenko@tinro-center.ru

Поступила в редакцию 09.08.2018 г.

После доработки 08.11.2018 г.

Принята к публикации 05.02.2019 г.

Исследованы видовой состав, численность, биомасса и распределение зоопланктона на шельфе и склоне северо-западной части моря Лаптевых и шельфе Восточно-Сибирского моря в летний период 2015 г. Трофический статус массовых видов зоопланктона и рыб и их положение в пищевых сетях этих морей были исследованы с использованием анализа стабильных изотопов углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$). Данные анализа содержимого желудков, как и изотопные данные, показали значительные изменения трофического статуса с возрастом у доминирующего вида рыб — сайки, *Boreogadus saida*.

Ключевые слова: Арктический бассейн, зоопланктон, рыбы, сайка, пищевая сеть, содержимое желудков, стабильные изотопы, азот, углерод

DOI: 10.31857/S0030-1574596987-997

ВВЕДЕНИЕ

В 2000-х гг. возрос интерес к изучению морей Арктического бассейна [12, 13]. Периодические исследования биоты пелагиали в западном секторе российской части Арктики проводились довольно регулярно, тогда как восточный сектор до настоящего времени остается изученным в гораздо меньшей степени [1, 7–9]. Информация о составе, структуре и динамике планктонных сообществ морей Арктического бассейна является необходимой основой для расчетов потоков вещества и энергии в пищевых сетях пелагических экосистем, а также для анализа состояния и функционирования нектонных сообществ в условиях глобальных изменений климата. Ключевым моментом в познании трофодинамики экосистем арктических морей являются сведения о трофической структуре пелагических сообществ, отражающей сложные связи между первичными продуцентами и промысловыми организмами.

Точность определения состава рационов и трофического статуса организмов зоопланктона лимитируется эврифагией, в той или иной мере отмечаемой у всех исследованных видов зоопланктона, и способностью многих зоопланк-

теров дополнять свой рацион детритом, значительное использование которого отмечено у видов в глубинных слоях пелагиали [10]. Эти ограничения во многом удается преодолеть путем определения соотношений стабильных изотопов углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$) в органическом веществе отдельных видов гидробионтов.

Данные об изотопном составе гидробионтов широко используются в экологии для выяснения трофических связей организмов. Применение изотопного метода основано на том, что животные наследуют в своих тканях изотопный состав элементов, получаемых из органического вещества ассимилированной пищи. Значения изотопных соотношений азота и углерода в тканях гидробионтов используют в практике рыбохозяйственных исследований как для получения сведений о питании отдельных видов в исследуемом районе, так и для исследования трофодинамики целых морских экосистем, определения бенто-пелагических связей и миграций рыб [4, 5, 6, 15, 26 и др.]. Исследования экосистем арктических морей с использованием изотопного подхода были выполнены главным образом в секторе Арктики, прилегающем к побережью Канады и Аляски [16, 20, 24], и Чукотском море, включая

и часть его российской акватории [21]. До настоящего времени на основной акватории российского сектора сибирской Арктики изотопные исследования морских экосистем не проводили.

В данной работе мы рассматриваем основные трофические характеристики зоопланктона и nekтона в летний период в двух морях восточного сектора Арктики. Цель работы — получение современных количественных данных по составу сетного планктона и nekтона в пелагиали восточного сектора Арктики, а также определение трофического статуса доминирующих видов гидробионтов этого района, с использованием данных как анализа содержимого желудков массовых рыб, так и соотношений стабильных изотопов углерода и азота отдельных видов зоопланктона и nekтона. Работа выполнена на материале, полученном на двух полигонах в море Лаптевых и Восточно-Сибирском море.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Летом 2015 г. в экспедиции ТИНРО-Центра на НИС «ТИНРО» впервые были выполнены комплексные исследования на двух полигонах в море Лаптевых и Восточно-Сибирском море (рис. 1).

Основные работы были проведены в северо-западной части моря Лаптевых с 26 августа по 05 сентября 2015 г., где было выполнено наибольшее количество станций, располагавшихся как на шельфе, так и на свале глубин. В Восточно-Сибирском море исследования проводили с 15 по 23 августа только в прибрежной зоне (ср. глубина 25 м).

Планктонные съемки. Планктон облавливали в слое 0–200 м (0 м — дно при глубине менее 200 м) сетями БСД (площадь входного отверстия 0,1 м², сито с ячейей 0,168 мм) и обрабатывали по единой методике, принятой в ТИНРО-Центре с введением поправок на недолов [3]. Работы проводили в летний период.

Питание nekтона. Исследовали только питание сайки (*Boreogadus saida*), которая является доминирующим видом рыб в Арктических морях. Всего было 1243 желудка сайки из моря Лаптевых и 251 желудок из Восточно-Сибирского моря. Отбор проб по питанию проводили из траловых уловов круглосуточно через 2–4 ч. Анализ состава пищи в желудках проводили в соответствии с общепринятой методикой [2] непосредственно после вскрытия рыб.

Анализ стабильных изотопов. Отбор проб зоопланктона и nekтона для изотопного анализа

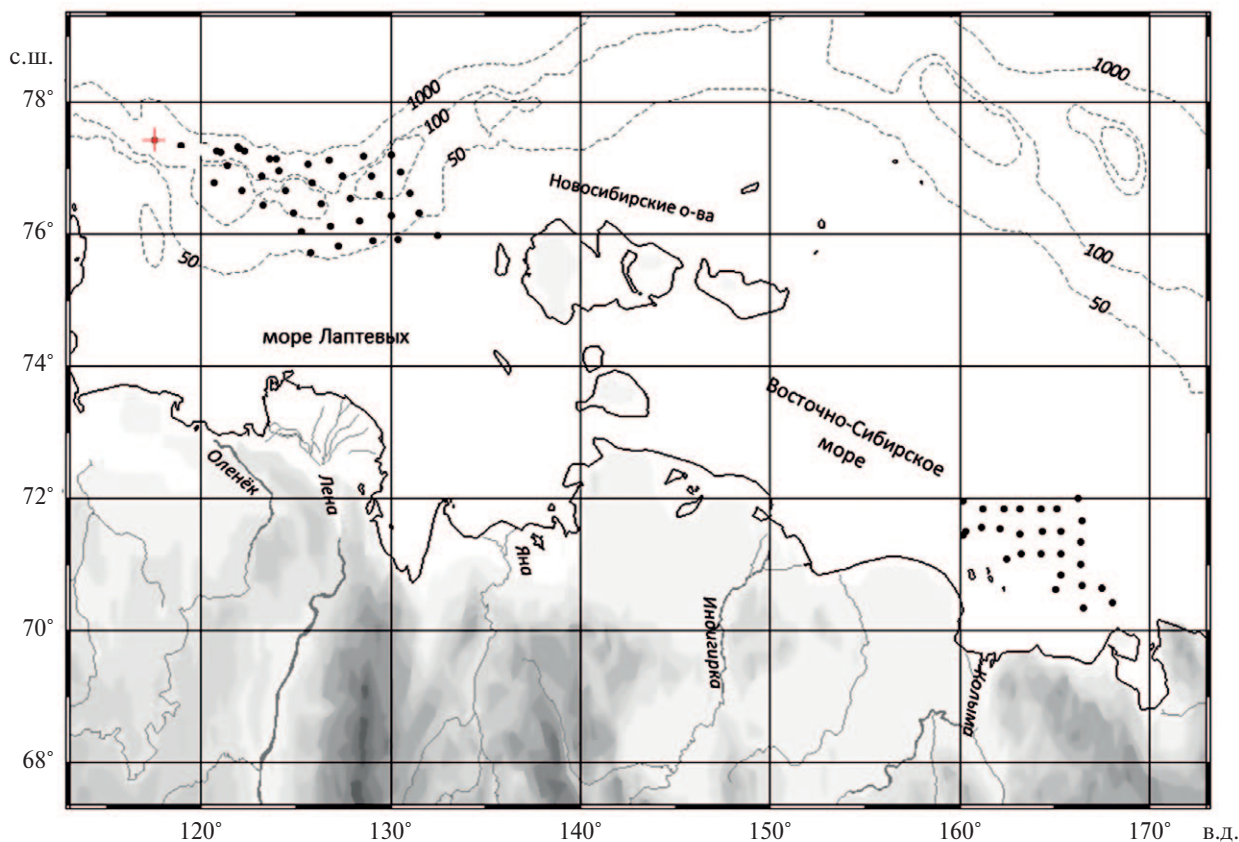


Рис. 1. Схема расположения станций НИС "ТИНРО".

проводили в период проведения съемки (рис. 1). Локализация планктонных и траловых станций совпадала. Пробы отдельных видов зоопланктона состояли из 5–100 особей (в зависимости от размеров организмов). Для отдельных особей рыб брали пробы мышечной ткани массой 3–10 г с дорзальной стороны, пробы ополаскивали в дистиллированной воде, высушивали в сушильном шкафу в течение 12–24 ч при температуре 60°C и хранили на борту судна при температуре -18°C. Всего для исследования изотопного состава азота и углерода было отобрано в Восточно-Сибирском море 7 проб (3 пробы планктона и 4 пробы рыб) и в море Лаптевых 19 проб (6 проб планктона и 13 проб рыб). Перед анализом сухие оразцы были перетерты с помощью агатовой ступки и обезжирены в лаборатории ТИНРО.

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

$$\delta X (\text{‰}) = [(R_{\text{образца}} - R_{\text{стандарта}}) / R_{\text{стандарта}}] \times 1000;$$

где δX — величины $\delta^{13}\text{C}$ или $\delta^{15}\text{N}$, а R — отношения $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ или $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ соответственно.

Все приведенные ниже значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ даны в отношении к общепринятым международным эталонам изотопного состава — карбоната PDB и азота воздуха AIR для углерода и азота соответственно. Для калибровки аналитической системы в ходе выполнения анализов использовали изотопные стандарты IAEA CH-6, NBS-22, IAEA N-1 и IAEA N-2, распространяемые Международным агентством по атомной энергии (Вена). Воспроизводимость результатов контролировали непосредственно для данной серии образцов посредством регулярных многократных измерений лабораторного стандарта, представляющего собой образец хорошо гомогенизированной сухой мантии тихоокеанского кальмара. За период измерений воспроизводимость результатов анализа составляла $\pm 0.1\text{‰}$ как для величин $\delta^{15}\text{N}$, так и для величин $\delta^{13}\text{C}$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Краткая океанологическая характеристика района исследований. Исследуемые моря являются самыми мелководными окраинными морями Арктики. Средняя глубина морей: Лаптевых — 533 м (с учетом резкого свала в северной части моря), однако на основной акватории глубины составляют менее 50 м (ср. глубина 20 м); Восточно-Сибирское — 54 м (с учетом свала глубин) [11].

Все работы в Восточно-Сибирском море были выполнены на глубинах менее 50 м (ср. глубина 23 м), в море Лаптевых — на шельфе в северной части моря и свале глубин котловины Нансена (ср. гл. 64 м) (рис. 1).

Очищение ото льда Восточно-Сибирского моря начинается несколько позже, чем моря Лаптевых, а интенсивное таяние льда начинается только в августе, что затрудняет проведение здесь научных исследований. В августе 2015 г. южная часть моря восточнее 160° в.д. была свободна ото льдов, а температура на поверхности изменялась от 1 до 2.78°C, постепенно возрастая от берега в сторону моря. В восточную его часть через пролив Лонга поступали более соленые воды до 33 [е.п.с.], а в западном секторе прослеживалось влияние распресненных до 31 [е.п.с.] и теплых (до 2.5°C) вод материкового стока — Новосибирское течение. Температура придонных водных масс по всей исследуемой акватории постепенно возрастала от 1 до 2.5°C от берега в сторону моря.

Формирование водной массы Восточно-Сибирского моря обусловлено влиянием нескольких источников: с севера — холодных вод Северного Ледовитого океана, с востока — теплых и соленых трансформированных тихоокеанских вод, поступающих из Чукотского моря через пролив Лонга. На бассейн оказывают влияние распресненные воды моря Лаптевых, поступающие с запада через проливы Санникова и Дм. Лаптева; обильные стоки рек (Колыма — 102 км³/год, Индигирка — 57 км³/год), а также тяжелые ледовые условия.

В море Лаптевых летом (в августе—начале сентября) поверхностный слой был очень хорошо прогрет ($3.2 \pm 1.2^\circ\text{C}$), соленость составляла 15–31 [е.п.с.]. Придонные воды по всей исследуемой акватории оставались очень холодными ($-1.56 \pm 0.2^\circ\text{C}$) с температурой близкой к точке замерзания морской воды при солености 33.4–34.8 [е.п.с.] Температура несколько повышалась, почти до 0°C, в северо-западной части обследованного полигона, где, вероятно, прослеживалось влияние более теплых и соленых Ат-

Таблица 1. Общие показатели состава зоопланктона в слое 200-0 м в арктических морях в период с 15 августа по 05 сентября 2015 г.

Районы	Восточно-Сибирское море	море Лаптевых
Площадь, тыс кв. км	30.15	32.71
Слой, м	25	69.7
Биомасса (мг/м ³)		
Сетной фитопланктон	24.8	9.9
Весь зоопланктон	940.6	276.1
копеподы	134.6	64.5
гиперииды	11.2	12.1
эвфаузииды	14.6	1.8
сагитты	764.8	95.7
медузы	4.7	14.1
гребневики	6.1	11.0
прочие	4.7	5.9
Состав (% от общей биомассы)		
Весь зоопланктон	100.0	100.0
копеподы	14.3	49.1
гиперииды	1.2	4.4
эвфаузииды	1.6	0.7
сагитты	81.3	34.6
медузы	0.5	5.1
гребневики	0.6	4.0
прочие	0.5	2.1

лантических вод. Интенсивный приток Атлантических вод, вероятно, привел к росту теплозапаса придонных вод шельфа и склона моря Лаптевых.

Формирование водной массы моря Лаптевых обуславливается влиянием следующих факторов: с севера — холодных вод Северного Ледовитого океана (преимущественно распространяющихся в поверхностном слое); с запада — Атлантических вод, которые в основном распространяются вдоль склона в восточном и северо-восточном направлениях; вод Карского моря, которые продвигаются на восток вдоль материка; а также обильным стоком рек, который составляет 30% от стока во все сибирские арктические моря и обуславливает сезонное повышение температуры поверхностных вод на 4~5°C [11].

Планктон. Общая биомасса зоопланктона в море Лаптевых составляла 276.1 мг/м³. Доминировали копеподы (49.1%) и сагитты (34.6%). Доля желетелых составляла 9.1% (медузы — 5.1%, гребневики — 4.0%). В шельфовой зоне отмечены повышенные концентрации сагитт *Sagitta elegans* и мелких копепод *Pseudocalanus minutus*, на свале преобладали крупные копеподы *Metridia longa* и *Calanus glacialis*.

В прибрежной зоне Восточно-Сибирского моря общая биомасса зоопланктона составляла 940.6 мг/м³. Доминировали сагитты (81.3%), второстепенными были копеподы (14.3%), эвфаузииды (1.6%) и гиперииды (1.2%) (табл. 1).

В табл. 2 приведены 10 доминирующих видов, ранжированных по биомассе, доля которых

Таблица 2. Доминирование основных видов зоопланктона в арктических морях

море Лаптевых, шельф			море Лаптевых, свал			Восточно-Сибирское море, шельф		
вид	мг/м ³	%	вид	мг/м ³	%	вид	мг/м ³	%
<i>Sagitta elegans</i>	100.9	37.7	<i>Metridia longa</i>	107.4	38.7	<i>Sagitta elegans</i>	765.2	81.3
<i>Pseudocalanus minutus</i>	42.5	15.9	<i>Calanus glacialis</i>	56.2	20.3	<i>Calanus glacialis</i>	57.2	6.1
<i>Calanus glacialis</i>	21.7	8.1	<i>Sagitta elegans</i>	46.4	16.7	<i>Pseudocalanus minutus</i>	24.4	2.6
<i>Oithona similis</i>	15.0	5.6	<i>Flaccisagitta maxima</i>	9.5	3.4	Сорепода (науплии)	14.9	1.6
<i>Acartia longiremis</i>	13.1	4.9	<i>Oithona similis</i>	8.9	3.2	<i>Thysanoessa raschii</i>	14.6	1.6
<i>Beroe cucumis</i>	11.4	4.3	<i>Pseudocalanus minutus</i>	8.5	3.1	<i>Themisto libellula</i>	11.2	1.2
<i>Themisto libellula</i>	10.9	4.1	<i>Themisto libellula</i>	8.0	2.9	<i>Pseudocalanus major</i>	10.5	1.1
<i>Halitholus</i> sp.	6.7	2.5	<i>Beroe cucumis</i>	7.0	2.5	Копеподиты 1–2 стадии	10.3	1.1
<i>Metridia longa</i>	6.1	2.3	<i>Calanus hyperboreus</i>	6.9	2.5	<i>Beroe cucumis</i>	6.1	0.7
<i>Aglantha digitale</i>	5.6	2.1	<i>Pareuchaeta glacialis</i>	4.7	1.7	<i>Acartia longiremis</i>	4.1	0.4
10 видов	234.0	87.4	10 видов	263.5	95.0	10 видов	918.5	97.7
Всего зоопланктона	267.7	100	Всего зоопланктона	277.5	100	Всего зоопланктона	940.6	100

варьировала в сумме от 87.4 до 97.7% всего зоопланктона. В районах, расположенных в шельфовой зоне, в период исследования доминировала *Sagitta elegans*, а в сваловой зоне моря Лаптевых — *Metridia longa*. Повсеместно в тройку доминирующих видов входили *Pseudocalanus minutus* и *Calanus glacialis*. Следует отметить, что в исследованных районах в значительном количестве встречались науплии (до 15 мг/м³) и ранние возрастные стадии копепод (до 10 мг/м³), а также личинки донных организмов (двустворчатых моллюсков, полихет, усонюгих раков и иглокожих), что характерно для летнего периода.

Нектон и его питание. Биомасса нектона в пределах акватории обследованного полигона в Восточно-Сибирском море составила 695.3 т, или 33.1 кг/км². Основу биомассы ихтиоценоза формировали два наиболее распространенных в восточном секторе Арктики вида — сайка *Boreogadus saida* (60.7%) и мойва *Mallotus villosus* (16.0%). Остальные виды нектона были немногочисленны, а их уловы исчислялись несколькими экземплярами. Следует отметить, что в траловых уловах вместе с нектоном, в большом количестве встречались крупные (>20 мм) медузы и гребневики, доля которых составляла 62% по массе.

Доминирующий вид нектона — сайка, в шельфовой зоне Восточно-Сибирского моря в уловах была представлена особями длиной от 6 до 20 см, преобладала неполовозрелая молодь длиной <15 см (АС ср. — 9.7 см). В содержимом желудков молоди сайки (длина <15 см) преобладал зоопланктон — 94.5%, среди которого доминировали копеподы — 57.4% и эвфаузииды — 28.2% (табл. 2); доля сагитт (*Sagitta elegans*) составляла 3.5%. Интенсивность питания молоди была очень высокой, суточный пищевой рацион (СПР) составил 6.7%. У взрослых особей доля зоопланктона в рационе была гораздо ниже — до 50,6%, с преобладанием эвфаузиид (*Thysanoessa raschii*) — 34.3% (табл. 3). Доля организмов зообентоса в рационе взрослой сайки увеличилась до 48.6%, среди них преобладали мелкие креветки *Eualus gaimardii*. Из нектонных организмов крупная сайка потребляла в основном личинок рыб. Интенсивность питания взрослых рыб была довольно высокой, СПР составил 5.0%.

В море Лаптевых большинство видов рыб в уловах были представлены как молодью, так и половозрелыми особями. Доминировала сайка, наиболее плотные концентрации которой наблюдали в пределах внешней части шель-

Таблица 3. Состав пищи (%) разноразмерной сайки в Восточно-Сибирском море в августе 2015 г.

Компонент/размер	<15 см	15–20 см
Σ зоопланктон	94.5	50.6
Copepoda	57.4	9.8
<i>Calanus glacialis</i>	57.4	9.8
Hyperiidae	5.3	6.6
<i>Themisto libellula</i>	4.7	6.2
<i>Hyperia medusarum</i>	0.2	0.4
<i>Themisto abyssorum</i>	0.4	0.0
Euphausiacea	28.2	34.3
<i>Thysanoessa raschii</i>	27.8	34.3
<i>Thysanoessa inermis</i>	0.4	0.0
Chaetognatha	3.5	0.0
<i>Sagitta elegans</i>	3.5	0.0
Σ зообентос	5.5	48.6
Gammaridea	1.6	7.5
<i>Acanthostepheia</i> sp.	1.3	0.5
<i>Anonyx nugax</i>	0.2	0.0
<i>Arctolembos arcticus</i>	0.0	6.9
Decapoda	1.3	30.7
<i>Eualus gaimardii</i>	1.3	30.7
Mysidacea	2.7	8.4
<i>Mysis oculata</i>	2.7	8.4
Polychaeta	0.0	2.0
<i>Nephtys</i> sp.	0.0	2.0
Σ рыбы	0.0	0.8
Pisces (larvae)	0.0	0.8
СПР, %	6.7	5.0
Ср. ИНЖ ‰	352.7	315.3
к-во проб	23.0	6
к-во желудков	232.0	19
Ср. длина см	10.0	16.9
Ср. масса г	7.4	36

Примечание. Жирным выделены интегральные величины для групп.

фа и на материковом склоне; средняя численность составила 101 тыс. экз/км² при биомассе 4.26 т/км². В пелагиали преобладали годовики сайки (АС — 9–17 см) и несколько меньшей степени двухгодовики (АС — 17–20 см). Придонные скопления формировались более крупной сайкой, большую часть которой представляли особи двух-, трех- и более лет. Доля крупных медуз в траловых уловах в море Лаптевых составляла всего 0.1% по массе.

С целью оценки воздействия сайки на биоту акватории моря Лаптевых был определен состав ее пищи и выполнены расчеты выедания разноразмерной сайкой кормовых объектов

в тыс. т/сут на основании данных о численности и биомассе сайки (табл. 4). Сайка, представленная в уловах, имела размеры от 6.5 до 28 см, формируя три размерные группы (табл. 4). Основу

Таблица 4. Состав пищи (% по массе) разноразмерной сайки в море Лаптевых в сентябре 2015 г.

Компонент/размер	<15 см	15–20 см	>20 см	Σ
Σ зоопланктон	96.1	72.7	51.1	61.3
Euphausiacea	6.2	4.8	3.8	4.3
<i>Thysanoessa longicaudata</i>	5.4	4.7	3.8	4.2
<i>Thysanoessa raschii</i>	0.8	0.1	0.0	0.1
Hyperiidae	20.6	45.1	44.6	43.6
<i>Themisto libellula</i>	18.8	44.9	44.5	43.4
<i>Themisto abyssorum</i>	1.6	0.1	0.1	0.2
<i>Hyperia galba</i>	0.2	0.1	0.0	0.0
Mysidacea	1.3	1.2	0.0	0.5
<i>Mysis oculata</i>	1.3	1.2	0.0	0.5
Copepoda	54.5	12.6	0.3	7.5
<i>Calanus glacialis</i>	43.0	10.8	0.3	6.3
<i>Pseudocalanus minutus</i>	6.3	0.0	0.0	0.3
<i>Pseudocalanus major</i>	0.3	0.0	0.0	0.0
<i>Metridia longa</i>	3.5	1.3	0.0	0.7
<i>Calanus hyperboreus</i>	0.8	0.4	0.0	0.2
<i>Pareuchaeta glacialis</i>	0.9	0.1	0.0	0.1
Appendicularia	12.0	8.7	2.4	5.2
<i>Oikopleura labradoriensis</i>	12.0	8.7	2.4	5.2
Chaetognatha	1.5	0.3	0.0	0.2
<i>Sagitta elegans</i>	1.5	0.3	0.0	0.2
Σ зообентос	3.4	15.8	10.9	12.4
Decapoda	0.2	2.5	10.1	6.8
<i>Eualus gaimardii</i>	0.2	1.5	7.5	4.9
<i>Sabinea septemcarinata</i>	0.0	1.0	2.6	1.9
Gammaridea	1.5	10.8	0.0	4.1
<i>Anonyx nugax</i>	0.3	0.8	0.0	0.3
<i>Gammaridea gen. sp.</i>	1.2	10.0	0.0	3.8
Cumacea	1.7	2.5	0.8	1.5
Σ рыбы	0.5	11.5	38.0	26.3
<i>Boreogadus saida</i> (juv.)	0.0	10.9	38.0	26.1
<i>Liparis fabricii</i> (juv.)	0.0	0.4	0.0	0.1
Pisces (larvae)	0.5	0.0	0.0	0.0
<i>Triglops pingeli</i> (juv.)	0.0	0.2	0.0	0.1
Σ суточное потребление, тыс. т	0.24	1.85	2.88	4.97
Биомасса сайки, тыс. т	6.85	57.69	98.72	163.26
СПР (суточный пищевой рацион), %	3.5	3.2	2.9	3.0

Примечание. См. табл. 3.

рациона молоди (<15 см) составлял зоопланктон (96.1%), среди которого преобладали копеподы (54.5%). Интенсивность питания молоди была средней, СПР составлял 3.5%. У сайки длиной 15–20 см доля зоопланктона в пищевом рационе снизилась до 72.7%, и увеличилась доля бентоса (до 15.8%) и нектона (до 11.5%) (табл. 4). В питании преобладали гиперииды — 45.1%, второстепенными были копеподы (12.6%) и собственная молодь (10.9%) (табл. 4). СПР составил 3.2%. У крупных особей (>20 см) доля зоопланктона в рационе снизилась до 51.1%, преобладали гиперииды — 44.6%. Доля рыб в рационе увеличилась до 38%. Крупная сайка потребляла в основном собственную молодь. Доля бентоса в питании крупной сайки оставила 10.1%, среди которого преобладали креветки *Eualus gaimardii*. Суммарно в исследуемом регионе моря Лаптевых разноразмерная сайка выедала в сутки 4.97 тыс. т пищевых организмов, средний СПР = 3.0% (табл. 4). Доля зоопланктона в общем рационе сайки составила 61.3%, рыб — 26.3%, зообентоса — 12.4%.

Трофический статус гидробионтов. На ограниченном материале (26 проб), собранном в двух арктических морях, нами сделана попытка определить трофические позиции массовых видов зоопланктона и рыб по составу стабильных изотопов углерода и азота в их тканях (табл. 5, рис. 2). Ввиду отсутствия прямых измерений изотопно-

го состава фитопланктона, за основание пищевой цепи пелагиали были приняты консументы первого порядка [25]. Копеподы *Calanus glacialis* показали наименьшие значения $\delta^{15}\text{N}$ среди исследованных организмов двух морей. Этот вид относится к фильтраторам и может рассматриваться как консумент первого порядка, занимающий трофический уровень II.

При сопоставлении изотопного состава азота *Calanus glacialis* в двух исследованных морях наблюдается необычно большая разница в значениях $\delta^{15}\text{N}$: 7.7‰ в море Лаптевых и 13.7‰ в Восточно-Сибирском море (рис. 2); превышающая различия в изотопном составе азота между смежными трофическими уровнями [25]. Следует отметить, что по литературным данным значения $\delta^{15}\text{N}$ *Calanus glacialis* на шельфе Охотского моря составили 9.8‰ [17], а на всей акватории восточной части Чукотского моря $\delta^{15}\text{N}$ *Calanus* spp. варьировали в относительно узком диапазоне — от 8.0 до 10.8‰ [22]. По данным ряда авторов [23, 27 и др.], содержание ^{15}N во взвешенном органическом веществе, составляющем основу питания копепод, понижается с увеличением притока нитратов. Таким образом, относительно низкие значения $\delta^{15}\text{N}$ у *Calanus glacialis* (7.7‰), отмеченные в северо-западной части моря Лаптевых (рис. 1, 2б), вероятно, обусловлены повышенным содержанием нитратов (до 9 мкМ) в трансформированной водной мас-

Таблица 5. Изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C}$,‰) и азота ($\delta^{15}\text{N}$,‰) зоопланктона и рыб в арктических морях

ВИД	Восточно-Сибирское море					море Лаптевых				
	$\delta^{13}\text{C}$	SE	$\delta^{15}\text{N}$	SE	N	$\delta^{13}\text{C}$	SE	$\delta^{15}\text{N}$	SE	N
Copepoda										
<i>Calanus glacialis</i>	-23.8		13.7		1	-22.0		7.7		1
Euphausiidae										
<i>Thysanoessa raschii</i>	-22.4	0.3	13.8	0.2	2	-21.9		11.8		1
<i>Thysanoessa longicaudata</i>						-23.0		10.4		1
Hyperiididae										
<i>Themisto libellula</i>						-21.9	0.2	9.3	0.6	3
Pisces										
<i>Boreogadus saida</i> (<15 см)	-22.1		16.8		1	-22.5	0.1	12.0	0.2	3
<i>Boreogadus saida</i> (15–20 см)	-21.0		18.5		1	-22.3	0.1	14.6	0.6	4
<i>Boreogadus saida</i> (>20 см)						-22.2	0.2	15.5	0.5	3
<i>Mallotus villosus</i> (juv. <8 см)	-21.4		16.1		1					
<i>Mallotus villosus</i> (12–15 см)	-21.5		17.6		1	-22.2	0.2	13.4	0.6	2
<i>Benthoosema glaciale</i>						-22.2		12.7		1

Примечание. N — количество проб, SE — стандартная ошибка.

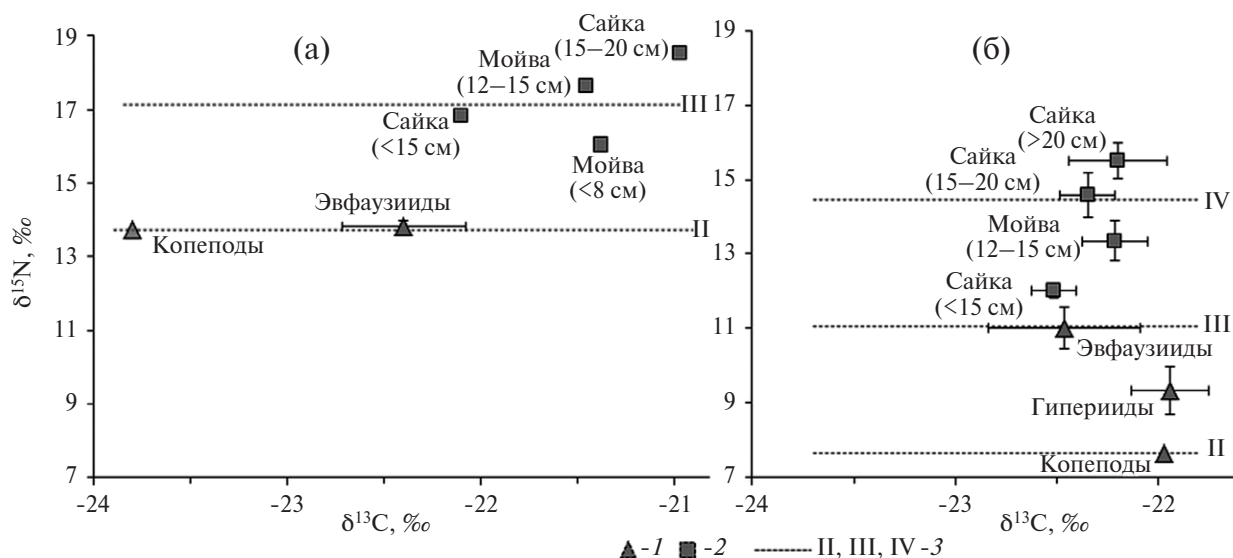


Рис. 2. Изотопный состав зоопланктона и нектона в пелагиали Восточно-Сибирского моря (а) и моря Лаптевых (б). 1 — зоопланктон, 2 — нектон, 3 — трофические уровни.

се этого района. Напротив, на шельфе Восточно-Сибирского моря *Calanus glacialis* имел очень высокие значения $\delta^{15}\text{N}$ (рис. 2а) на фоне низкого содержания нитратов в воде. Кроме того, современные исследования показали, что нитраты в мелководной зоне Восточно-Сибирского моря аномально обогащены тяжелым изотопом ^{15}N в результате интенсивных процессов регенерации и денитрификации [18] в придонных водах обширного шельфа этого моря. Это ведет к обогащению ^{15}N органического азота первичных продуцентов, составляющих основу пищевой сети в Восточно-Сибирском море по сравнению с продуцентами в море Лаптевых.

В Восточно-Сибирском море значения показателя изотопного состава углерода $\delta^{13}\text{C}$ всех гидробионтов находились в диапазоне от -23.8‰ (у копеподы *Calanus glacialis*) до -21.0‰ (у взрослой сайки — *Boreogadus saida*) (табл. 4). Исследованные виды зоопланктона — копеподы и эвфаузииды имели сходный изотопный состав азота ($\delta^{15}\text{N}$ от 13.7 до 13.8‰). Значения $\delta^{15}\text{N}$ рыб были значимо выше, чем у беспозвоночных, и варьировали от 16.1 до 18.5‰ . Наиболее высокие значения $\delta^{15}\text{N}$ были у взрослой сайки ($15\text{--}20$ см), а самое низкое — у молоди мойвы. Размах общего диапазона вариаций значений $\delta^{15}\text{N}$ исследованных образцов из Восточно-Сибирского моря составил 4.8‰ , что свидетельствует о принадлежности исследованных гидробионтов к более чем двум трофическим уровням (рис. 2а). Очевидно, ведущая роль обогащенного ^{15}N регенированного неорганического азота в форми-

ровании продукции проявляется в аномально высоких значениях $\delta^{15}\text{N}$ всех звеньев пищевой сети шельфа Восточно-Сибирского моря.

Диапазон значений $\delta^{13}\text{C}$ у гидробионтов из моря Лаптевых составил всего 1.1‰ (от -23.0 до -21.9‰), и зоопланктон не отличался по изотопному составу углерода от нектона (табл. 4). Минимальные значения $\delta^{13}\text{C}$ наблюдались у бореально-арктического атлантического вида *Thysanoessa longicaudata*, который тяготеет к глубоководным районам, а максимальные — у типично надшельфового вида *Thysanoessa raschii*.

Исследованные виды зоопланктона по значениям $\delta^{15}\text{N}$ в море Лаптевых занимали положение в трофической иерархии сообщества между II и III трофическом уровнем (рис. 2б). Наиболее низкие значения $\delta^{15}\text{N}$ имели копеподы *Calanus glacialis*. В целом основные группы зоопланктона показывают закономерное увеличение значений $\delta^{15}\text{N}$ в ряду от копепод к эвфаузиидам. Значения $\delta^{15}\text{N}$ у рыб существенно варьировали от 12.0 до 15.5‰ , отражая их положение на III и IV трофических уровнях. Наиболее высокие значения $\delta^{15}\text{N}$ были у крупной сайки (>20 см), а самое низкое — у ее молоди (<15 см). Взрослая мойва ($12\text{--}15$ см) по значениям $\delta^{15}\text{N}$ занимала промежуточное положение. Размах общего диапазона вариаций значений $\delta^{15}\text{N}$ исследованных образцов из моря Лаптевых составил 7.8‰ , что свидетельствует о принадлежности исследованных гидробионтов более чем к трем трофическим уровням (рис. 2б).

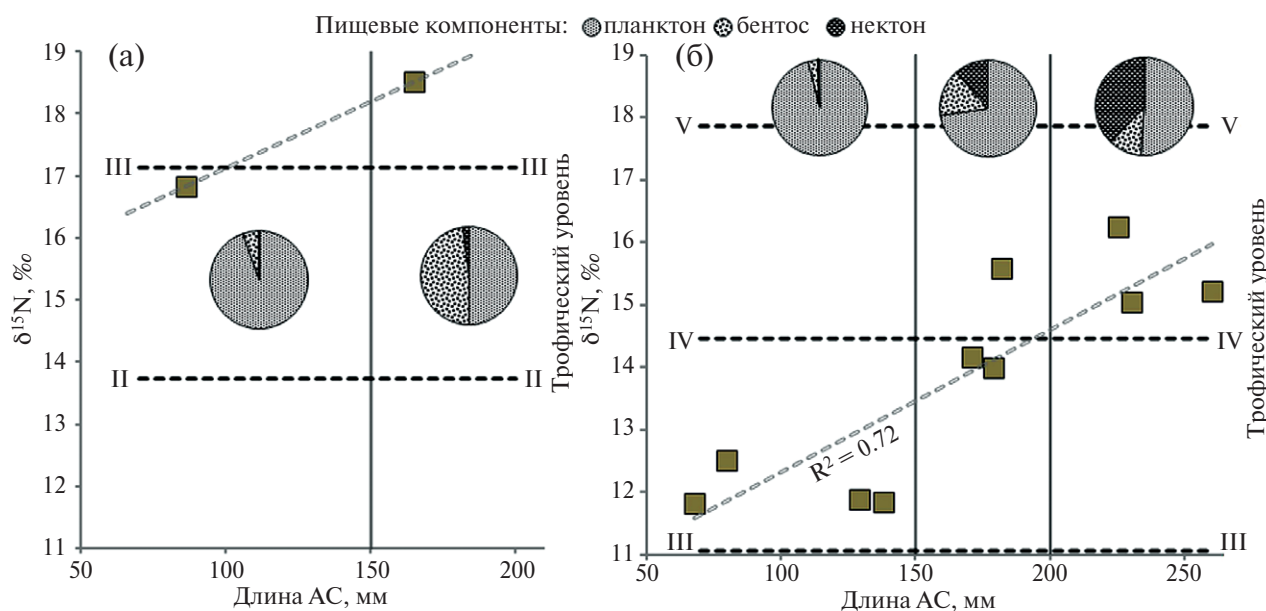


Рис. 3. Изменение состава пищи и трофического статуса (по изотопному составу азота) разноразмерной сайки: (а) — Восточно-Сибирское море, (б) — море Лаптевых.

Отдельные экземпляры сайки и мойвы существенно различались по изотопному составу азота, показывая широкий размах внутривидовых вариаций $\delta^{15}\text{N}$ (табл. 5). Эти вариации связаны с размером рыб и отражают различия в трофическом статусе отдельных размерных (возрастных) когорт сайки и мойвы [14, 22]. Закономерные изменения изотопного состава азота и спектра питания по мере роста показаны на примере сайки (рис. 3), у которой прослеживается четкая зависимость между изменениями трофического статуса разноразмерных особей по данным $\delta^{15}\text{N}$ и содержанием в их рационе планктона, бентоса и нектона.

Для разноразмерной сайки (6–20 см) в Восточно-Сибирском море диапазон внутривидовых вариаций величин $\delta^{15}\text{N}$ был относительно узким и составлял 1.7‰ (от 16.8 до 18.5‰) (табл. 5). С увеличением размера рыб спектр их пищевого рациона расширяется, при этом в питании увеличивается доля бентоса (рис. 3а). Доля рыб в рационе крупной сайки составляла всего 0.8% (табл. 2), что объясняет узкий диапазон вариаций $\delta^{15}\text{N}$.

Для разноразмерной сайки (длиной от 6.8 до 26 см) в море Лаптевых выявлен необычно широкий диапазон внутривидовых вариаций изотопного состава азота — 4.5‰ (от 11.8 до 16,3‰) (рис. 3б). Для сайки в данной экосистеме характерен каннибализм, так как наличие каннибализма обычно выражается

у рыб вариациями $\delta^{15}\text{N}$ разноразмерных особей, превышающими таковые различия между двумя трофическими уровнями [19], что подтвердили данные по анализу содержимого желудков этого вида. У разноразмерной сайки в море Лаптевых с увеличением размера рыб спектр их пищевого рациона расширяется, при этом в питании увеличивается доля нектона и, в меньшей степени, бентоса (рис. 3б). Среди нектона в рационе крупной сайки преобладала собственная молодь (табл. 4).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Низкие концентрации фитопланктона и присутствие в планктоне значительного количества науплий и ранних стадий копепоид и личинок донных организмов указывают, что полученные количественные данные по составу зоопланктона и нектона отражают условия типичного для арктических вод летнего периода. Это также подтверждают низкие концентрации биогенных элементов, обусловленные истощением биогенных веществ в предшествующий период интенсивного продуцирования органического вещества во время цветения фитопланктона.

В районах, расположенных в шельфовой зоне исследованных морей, в сетном зоопланктоне доминировала *Sagitta elegans*, а в сваловой зоне моря Лаптевых — *Metridia longa*. Повсеместно в тройку доминирующих видов входили *Pseudo-*

calanus minutus и *Calanus glacialis*. Основу биомассы ихтиоценоза формировали два наиболее распространенных в восточном секторе Арктики вида — сайка *Boreogadus saida*, в меньшей степени мойва *Mallotus villosus*.

В обоих исследованных морях интенсивность питания разноразмерной сайки была средней или высокой, что характерно для летнего периода. Основу питания составлял зоопланктон. С увеличением размеров рыб наблюдается уменьшение доли в рационе зоопланктона и увеличение роли нектона и зообентоса. Значения $\delta^{15}\text{N}$ у рыб, которые занимали положение на III и IV трофических уровнях, существенно варьировали. Отдельные экземпляры сайки и мойвы существенно различались по изотопному составу азота, показывая размах внутривидовых вариаций $\delta^{15}\text{N}$, превышающий 4‰. Эти внутривидовые вариации связаны с размером рыб и отражают различия в трофическом статусе отдельных размерных (возрастных) когорт сайки и мойвы в данной экосистеме.

На основе сравнения результатов изотопного анализа можно отметить закономерные различия в изотопном составе азота организмов одних и тех же видов (*Calanus glacialis*, *Boreogadus saida*, *Mallotus villosus*) между экосистемами двух арктических морей. Все три указанных вида, представляющие разные трофические уровни пищевой сети, существенно обогащены изотопом ^{15}N (значения $\delta^{15}\text{N}$ выше в среднем на 4‰) в экосистеме Восточно-Сибирского моря по сравнению с морем Лаптевых и Чукотским морем (Iken et al., 2010), а также другими boreальными дальневосточными морями (Gorbatenko et al., 2014). Хотя объем исследованного материала очень мал, однако можно предположить наличие существенных особенностей экосистемы шельфа Восточно-Сибирского моря, связанных с условиями формирования первичной продукции и выражающихся в высокой степени обогащения органического вещества в основании трофической сети этого моря тяжелым изотопом азота ^{15}N .

Благодарности. Авторы благодарят сотрудников ТИНРО-центра А. М. Слабинского, А. Е. Лаженцева и других научных сотрудников, участвовавших в рейсе НИС «ТИНРО», за сбор и первичную обработку материалов в ходе экспедиции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Анциферов М. Ю., Боркин И. В., Гузенко В. В. и др. Сайка Баренцева моря. Мурманск: Изд. ПИНРО, 2013. С. 249 с.
2. Боруцкий Е. В., Желтенкова М. В., Веригина И. А. и др. Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.
3. Волков А. Ф. Методика сбора и обработки планктона и проб по питанию нектона (пошаговые инструкции) // Изв. ТИНРО. 2008. Т. 154. С. 405-416.
4. Горбатенко К. М., Кияшко С. И., Лаженцев А. Е. Питание и состав стабильных изотопов углерода и азота тихоокеанских лососей *Oncorhynchus* spp. в Охотском море и сопредельных водах Тихого океана // Изв. ТИНРО. 2009. Т. 156. С. 159-173.
5. Горбатенко К. М., Мельников И. В., Кияшко С. И. и др. Стадоспецифичность и трофический статус сельди в пелагиали северной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. 2013. Т. 172. С. 237-252.
6. Горбатенко К. М., Кияшко С. И., Лаженцев А. Е. и др. Трофические отношения и бенто-пелагические 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.
7. Есинов В. К. Промысловые рыбы Баренцева моря // М.-Л.: Пищепромиздат, 1937. 110 с.
8. Клунов С. К. Сайка // Промысловые рыбы СССР. М.: Пищепромиздат, 1949. С. 519-522.
9. Маслов Н. А. Воздействие природных факторов и промысла на возрастной состав, численность и ареалы донных рыб Баренцева моря // Тр. ПИНРО. 1968. Вып. 23. С. 86-103.
10. Раймонт Дж. Планктон и продуктивность океана. Т. 1. Фитопланктон: Пер. с англ. М.: Легкая и пищевая промышл., 1983. 568 с.
11. Трешников А. Ф. (ред). Атлас Арктики. М.: Гл. управление геодезии и картографии при Совете Министров СССР, 1985. 204 с.
12. Флинт М. В., Поярко С. Г., Римский-Корсаков Н. А. Экосистемы Российской Арктики — 2015 (63-й рейс научно-исследовательского судна «Академик Мстислав Келдыш») // Океанология. 2016. Т. 56. № 3. С. 499-501.
13. Флинт М. В., Поярко С. Г., Римский-Корсаков Н. А. Экосистемы морей Сибирской Арктики — 2017 (69-й рейс научно-исследовательского судна «Академик Мстислав Келдыш») // Океанология. 2018. Т. 58. № 2. С. 331-333.
14. Barton M. B., Moran J. R., Vollenweider J. J. et al. Latitudinal dependence of body condition, growth rate, and stable isotopes of juvenile capelin (*Mallotus villosus*) in the Bering and Chukchi Seas // Polar Biol. 2017. V. 40. P. 1451-1463.
15. Chauvelon T., Spitz J., Caurant F. et al. Revisiting the use of $\delta^{15}\text{N}$ in meso-scale studies of marine food webs by considering spatio-temporal variations in stable isotopic signatures — The case of an open ecosystem: The Bay of Biscay (North-East Atlantic) // Progress in Oceanography. 2012. V. 101. P. 92-105.
16. Dunton K. H., Saupe S. M., Golikov A. N. et al. Trophic relationships and isotopic gradients among arctic and subarctic marine fauna // Marine Ecology Progress Series. 1989. V. 56. P. 89-97.
17. Gorbatenko K. M., Lazhentsev A. Ye., Kiyashko S. I. Seasonal dynamics of the trophic status of zooplankton in the Sea of Okhotsk (based on data from stable carbon and

- nitrogen isotope analysis // Russ. J. Mar. Biol. 2014. V. 40. P. 519-531.
18. Fripiat F., Declercq M., Sapart C.J. et al. Influence of the bordering shelves on nutrient distribution in the Arctic halocline inferred from water column nitrate isotopes // Limnol. Oceanogr. 2018. V. 63. P. 2154-2170.
 19. Hobson K.A., Welch H.E. Cannibalism and trophic structure in a high arctic lake — insights from stable isotope analysis // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science. 1995. V. 52. P. 1195-1201.
 20. Iken K., Bluhm B.A., Gradinger R. Food web structure in the high Arctic Canada Basin: evidence from $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis // Polar Biol. 2005. V. 28. P. 238-249.
 21. Iken K., Bluhm B., Dunton K. Benthic food-web structure under differing water mass properties in the southern Chukchi Sea // Deep-Sea Res. Part II. 2010. V. 57. P. 71-85.
 22. Marsh J.M., Mueter F.J., Iken K., Danielson S. Ontogenetic, spatial and temporal variation in trophic level and diet of Chukchi Sea fishes // Deep-Sea Res. Part II. 2017. V. 135. P. 78-94.
 23. Ostrom N.E., Macko S.A., Deibel D., Thompson R.J. Seasonal variation in the stable carbon and nitrogen isotope biogeochemistry of a coastal cold ocean environment // Geochim. Cosmochim. Acta. 1997. V. 61. P. 2929-2942.
 24. Pomerleau C., Nelson R.J., Hunt B.P.V. et al. Spatial patterns in zooplankton communities and stable isotope ratios ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) in relation to oceanographic conditions in the sub-Arctic Pacific and western Arctic regions during the summer of 2008 // Journal of Plankton Research. 2014. V. 36. P. 757-775.
 25. Post D.M. Using stable isotopes to estimate trophic level: models, methods, and assumptions // Ecology. 2002. V. 83. P. 703-718.
 26. Radabaughn K.R., Hollander D.J., Peebles E.B. Seasonal $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ isoscapes of fish populations along a continental shelf trophic gradient // Continental Shelf Research. 2013. V. 68. P. 112-122.
 27. Saino T., Hattori A. Geographical variation of the water column distribution of suspended particulate organic nitrogen and its ^{15}N natural abundance in the Pacific and its marginal seas // Deep-Sea Res. 1987. V. 34. P. 807-827.

ZOOPLANKTON COMPOSITION AND TROPHIC STATUS OF HYDROBIONTS OF THE LAPTEV AND EAST SIBERIAN SEAS

© 2019 K. M. Gorbatenko^{1*}, S. I. Kiyashko²

¹ Pacific Research Fisheries Center, Vladivostok, Russia

² National Scientific Center of Marine Biology FEB RAS, Vladivostok, Russia

*e-mail: konstantin.gorbatenko@tinro-center.ru

Received August 09, 2018

Revised version received November 08, 2018

After revision February 05, 2019

Species composition, density, biomass and distribution of zooplankton on shelf and slope of northwestern part of the Laptev Sea and shallow-water shelf of the East Siberian Sea were studied in 2015 summer period. Using analysis of stable isotopes of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$), trophic status of abundant zooplankton and fish species, and their positions in food webs of these two seas, were compared. Gut content analysis, as well stable isotope data, showed mutual changes in the trophic status of dominant fish species — arctic cod, *Boreogadus saida*, with age.

Keywords: Arctic seas, zooplankton, fish, arctic cod, food web, gut content, stable isotopes, nitrogen, carbon