

На правах рукописи



Горбатенко Константин Михайлович

ТРОФОДИНАМИКА ГИДРОБИОНТОВ В ОХОТСКОМ МОРЕ

03.02.10 – гидробиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Владивосток – 2018

Работа выполнена в Лаборатории мониторинга кормовой базы и питания рыб Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр»

Официальные оппоненты: Крылов Александр Витальевич,

доктор биологических наук, профессор,
заведующий Лабораторией экологии водных беспозвоночных
Федерального государственного бюджетного учреждения науки
Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина
Российской академии наук

Долгов Андрей Викторович,

доктор биологических наук, доцент,
заведующий Лабораторией трофологии Федерального
государственного бюджетного научного учреждения
«Полярный научно-исследовательский институт морского
рыбного хозяйства и океанографии им. Н.М. Книповича»

Токранов Алексей Михайлович,

доктор биологических наук, старший научный сотрудник,
врио директора, заведующий Лабораторией гидробиологии
Камчатского филиала Федерального государственного
бюджетного учреждения науки Тихоокеанский институт
географии Дальневосточного отделения
Российской академии наук

Ведущая организация

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт океанологии им. П.П. Ширшова
Российской академии наук

Защита состоится 27 сентября 2018 г. в 10 часов на заседании диссертационного совета Д 005.008.02 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки «Национальный научный центр морской биологии» Дальневосточного отделения Российской академии наук по адресу: 690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17, факс (423)2310900.

Электронный адрес: inmarbio@mail.primorye.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Национальный научный центр морской биологии» Дальневосточного отделения Российской академии наук:

<http://www.wimb.dvo.ru/misc/dissertations/index.php/sovet-d-005-008-02/39-gorbatenko-konstantin-mikhajlovich>

Автореферат разослан «_____» _____ 2018 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Е.Е. Костина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследований. Биологическое сообщество - это сложная саморегулирующаяся система, состоящая из популяций различных видов, в результате взаимодействия которых сообщество находится в динамическом равновесии (Виноградов, Шушкина, 1987). Представления о биологических ресурсах пелагиали высоких и умеренных широт и перспективах их использования зависят от понимания структуры и функционирования основных звеньев этих экосистем (Моисеев, 1989; Флинт, Суханова, 2003; Флинт, 2005; Шунтов и др., 2010). Чтобы понять закономерности продуцирования в пелагических сообществах и динамику обилия в них массовых видов, необходимо исследовать их трофические связи и положение в пищевых цепях.

С 1980-х гг., с самого начала организации в ТИНРО-Центре экосистемных исследований биологических ресурсов дальневосточных морей и северо-западной части Тихого океана, одновременно с количественными учетами основных компонентов биоты стали разрабатываться синэкологические критерии оценки состояния сообществ с учетом их структуры и количественных взаимосвязей внутри них. Это позволило существенно уточнить масштабы био- и рыбопродуктивности дальневосточных российских вод, сырьевую базу рыболовства в них и сформулировать некоторые предложения по управлению биоресурсами. Результаты исследований этого направления освещены в большом количестве публикаций, в том числе обобщенных в монографиях (Шунтов и др., 1993; Шунтов, 2001, 2016; Дулепова, 2002; Чучукало, 2006; Шунтов, Темных, 2008, 2011, 2013; Иванов, 2013).

Основополагающей задачей при изучении сообществ и экосистем является описание и анализ их структуры (Одум, 1986а, б). Именно знание структуры сообществ и количественные оценки взаимосвязей их компонентов должны служить основанием для направленных действий с целью управления биологическими ресурсами (Шунтов, 2004).

Охотское море – главный рыбопромысловый район России, регулярный мониторинг состояния его биологических ресурсов осуществляется в течение многих десятилетий (Моисеев, 1969; Шунтов, 1985, 2016). Частью этих исследований почти всегда было изучение кормовой базы и трофических отношений гидробионтов. С внедрением в практику экологического мониторинга и экосистемных подходов появилась необходимость расширения и углубления трофологических работ, в том числе уточнение трофического статуса и энергетической ценности гидробионтов.

Одной из основных задач исследований трофодинамики гидробионтов является установление закономерностей биологической трансформации вещества и энергии в водоемах. В водных экосистемах выделение дискретных трофических уровней, между которыми происходит передача вещества и энергии, затруднено ввиду того, что существенная часть продукции растений и животных накапливается в виде детрита, потребляемого многими видами гидробионтов (особенно беспозвоночными), среди которых значительная часть является всеядными. Таким образом, для выявления и оценки потоков энергии в водоемах необходимо определение реального трофического статуса и энергетического потенциала всех массовых видов гидробионтов, составляющих трофическую сеть.

Актуальность исследований состава стабильных изотопов в гидробионтах. В настоящее время имеется достаточно данных для понимания зависимости доминирующих видов nekтона Охотского моря (минтай *Theragra chalcogramma*, сельдь *Clupea pallasii*, горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, кета *Oncorhynchus keta*, мойва *Mallotus villosus catervarius*, серебрянка *Leuroglossus schmidtii*) от различных составляющих их пищевого спектра в течение жизненного цикла и для определения степени конкуренции различных видов за ресурсы (Кузнецова, 2004; Чучукало,

2006; Заволокин, 2014). Однако анализ содержимого желудков отражает то, что животное съело совсем недавно, и не всегда отражает более длительное потребление пищи. Поэтому в мировой практике в качестве дополнительного метода трофологических исследований все чаще используют анализ в тканях гидробионтов природных соотношений стабильных изотопов углерода ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) и азота ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) (Pinnegar, Polunin, 2000; Takai et al., 2007; Pasquaud et al., 2010; и мн. др.). Стабильные изотопы углерода и азота несут интегрированную информацию о пище, усвоенной за длительный промежуток времени, что подразумевает более точное определение трофического статуса, а также нивелирует различную скорость переваривания гидробионтов, позволяет избежать трудности в интерпретации данных, вызванные различиями в скорости переваривания организмов.

Общая картина распределения стабильных изотопов углерода в природе дана, в частности, в работе Крейга (Craig, 1953). Особенностью этой картины оказался дефицит ^{13}C в углероде животных и растений. Основная дискриминация молекул $^{13}\text{CO}_2$ происходит на первой степени фиксирования углекислоты продуцентами-фотосинтетиками (Park, Epstein, 1960). Соотношение стабильных изотопов углерода обычно используют для определения роли различных источников органического вещества, поддерживающих популяции консументов (Fry, Sherr, 1984; Кияшко, 1987). Значения $\delta^{13}\text{C}$ животных отражают состав первичных источников органического вещества, так как изотопный состав углерода в органическом веществе претерпевает слабые изменения по мере его прохождения по пищевой цепи от растений к растительноядным животным и далее к хищникам (около 1 ‰ на каждом трофическом уровне). Это позволяет использовать значения $\delta^{13}\text{C}$ в качестве маркера основных источников органического вещества в экосистеме (DeNiro, Epstein, 1978; Hobson et al., 2002; McCuthan et al., 2003). При изучении питания животных анализ $\delta^{13}\text{C}$ позволяет на полевом материале обнаружить различия в источниках пищи как между отдельными популяциями, так и между особями различных возрастных классов (Кияшко, 1987).

Изотопы азота в организмах подвергаются более значительному фракционированию в ходе метаболических процессов, чем изотопы углерода, что приводит к существенному закономерному обогащению тканей животных тяжелым изотопом ^{15}N на каждом последующем трофическом уровне (Minagawa, Wada, 1984). Последовательное накопление тяжелого изотопа азота при движении органического вещества по пищевой цепи позволяет определить реальную трофическую позицию гидробионта в пищевой цепи по изотопному составу азота его тканей (Post, 2002), при этом вне зависимости от некоторых ограничений и неточностей (различия скорости переваривания пищевых компонентов, усвояемости), накладываемых обычным анализом содержимого желудка. Значение $\delta^{15}\text{N}$ для консументов в среднем увеличивается на 3,4 ‰ на каждом трофическом уровне в морских экосистемах независимо от условий обитания (Minagawa, Wada, 1984). Информация по фракционированию изотопов азота бактериями и простейшими ограничена. У бактерий согласно Альтабету (Altabet, 1996) обогащение ^{15}N составляет $1,0 \pm 0,4$ ‰. Сходные оценки (от 1,0 до 1,7 ‰) получены и другими исследователями (Oevelen, Duineveld, 2009).

В российских гидробиологических исследованиях изучение водных экосистем на основе анализа природных соотношений стабильных изотопов до настоящего времени не получило широкого применения. Понимая важность проблемы, в лаборатории гидробиологии ТИНРО-Центра в 2003 г. были начаты трофодинамические исследования методом анализа природных соотношений стабильных изотопов азота и углерода, которые подробно представлены в данной работе.

Актуальность исследования калорийности гидробионтов. Весовой учет кормового планктона не дает объективного представления о его реальной кормовой ценности, так как остаются неизвестными данные о содержании в планктоне липидов, белков и углеводов, которые

определяют общую калорийность кормового материала. Поэтому при изучении продукционных процессов, количественных закономерностей питания и трансформации вещества водными организмами большое значение имеют данные по энергетической ценности и химическому составу водных организмов. Известно, что изменение условий обитания гидробионтов сопровождается существенными изменениями в их организме баланса белков, липидов и углеводов (Arai et al., 1989), поэтому при исследовании биохимического состава необходимо рассматривать его сезонные изменения в течение года.

Актуальность определения содержания органического углерода в гидробионтах. Существует несколько подходов определения уровня первичного продуцирования и трансформации энергии в трофических сетях, но в современных исследованиях наиболее часто количественные показатели представляют в единицах массы углерода. Это связано с тем, что углерод является основным элементом трансформируемого в экосистемах органического вещества и содержится во всех компонентах организмов (жирах, белках, углеводах). Для исследований по определению формирования органического углерода и путей его трансформации необходимо определять его количество в гидробионтах, чтобы в дальнейшем потоки вещества (или энергии) в трофической сети выражать в единицах массы углерода. В настоящее время легко и наиболее точно химический состав организмов определяют «сжиганием» в элементном анализаторе (CN-анализатор).

Цель и задачи исследования. Основная цель настоящей работы – количественная оценка трофодинамики пелагических и донных гидробионтов Охотского моря и выявление особенностей трансформации вещества и энергии в различные периоды исследования.

Для достижения поставленной цели решались следующие задачи:

1. Обобщить информацию о составе, структуре, пространственной и межгодовой динамике планктонных сообществ Охотского моря;
2. Выявить состав пищи, сезонную и возрастную динамику питания основных представителей пелагического и донного нектона Охотского моря. Оценить годовое потребление корма зоопланктоном и nekтоном, а также кормовую обеспеченность и степень выедания зоопланктона хищным планктоном и nekтоном;
3. Определить трофические позиции гидробионтов и пути трансформации энергии (у планктона, бентоса, пелагического и донного нектона) в пищевых сетях по данным анализов содержимого желудков и изотопного состава мягких тканей;
4. По данным калорийности и количеству органического углерода определить количество энергии, содержащейся в отдельных гидробионтах, и оценить количество энергии, сосредоточенной на различных трофических уровнях в доминирующих популяциях планктона, бентоса, нектона и нектобентоса;
5. Выявить основные пути трансформации вещества и энергии в пелагических и донных сообществах Охотского моря, а также определить донно-пелагические связи на основе анализа стабильных изотопов в гидробионтах;
6. С учетом накопленной базы данных по изотопному составу и энергетическим показателям гидробионтов построить схемы потоков энергии в Охотском море в 2000-е гг. На примере двух контрастных лет (2000 и 2009 гг.) показать изменения потоков энергии в эпипелагиали Охотского моря.

Положения, выносимые на защиту:

1. Пелагическая экосистема Охотского моря при значительной межгодовой динамике имеет высокий запас устойчивости, что подтверждается многолетними данными изучения продукции зоопланктона, образующего основу кормовой базы нектона.

2. Современный уровень пищевой обеспеченности планктонных и nekтонных сообществ Охотского моря достаточен для их нормального функционирования, что подтверждается количественными оценками пищевых рационов доминирующих видов зоопланктона и nekтона.

3. Определение трофического статуса гидробионтов методом анализа стабильных изотопов углерода и азота правомерно и дает достоверные результаты. С помощью этого метода выявлены донно-пелагические связи в шельфовой и глубоководной зонах Охотского моря, определен трофический статус доминирующих видов планктона, бентоса, nekтона и nekтобентоса.

4. Результаты определения энергетических эквивалентов в доминирующих популяциях планктона, бентоса, nekтона и nekтобентоса по калорийности и содержанию органического углерода выявили значительные различия в количестве энергии на единицу массы у отдельных видов и таксономических групп гидробионтов.

5. Построена концептуальная модель количественных потоков энергии, выраженных в углеродном эквиваленте экосистемы Охотского моря в современный период. Существует значительная межгодовая изменчивость потоков энергии в пелагическом сообществе Охотского моря при минимальной и максимальной численности хищного планктона и nekтона (пример — контрастные 2000 и 2009 гг.).

Научная новизна:

1. Внедрение в российские исследования биологических ресурсов дальневосточных морей изотопного метода, позволяющего более точно определить позиционирование гидробионтов в трофических сетях.

2. Впервые синхронно полученные масштабные энергетические характеристики основных многочисленных видов планктона, бентоса и nekтона позволили более точно количественно описать потоки вещества и энергии по пищевым сетям и ранжировать трофические уровни.

Это важно в связи с тем, что традиционно используемые в данных целях при экологических исследованиях биомассы видов и данные содержимого желудков не дают представления об их энергетической ценности из-за различий в калорийности, усвояемости и величине потребления различных компонентов в трофических пирамидах.

3. Подтверждены более надежными количественными расчетами ранее опубликованные выводы о более значительной био- и рыбопродуктивности вод Охотского моря, в том числе о хорошей или удовлетворительной обеспеченности пищей массовых промысловых рыб в межгодовом плане, об ориентации на пелагическую кормовую базу основных промысловых объектов материкового склона и, наконец, о значительном запасе прочности (или упругости) макроэкосистем Охотского моря. Это важно в связи с тем, что до сих пор имеют широкое распространение взгляды о дефиците пищи, жесткой конкуренции за нее между видами, т.е. об ограниченной экологической емкости биотопов, ландшафтов и биоценозов (экосистем) дальневосточных морей, в том числе Охотского моря.

Теоретическая и практическая значимость. Полученные результаты вносят вклад в развитие представлений о закономерностях функционирования и динамики пелагических сообществ Охотского моря. Рассмотрены донно-пелагические связи в шельфовой зоне и на континентальном склоне. Определены вклады пастбищной и детритной пищевых цепей в трофических сетях шельфовой зоны и континентального склона. Смоделированные сценарии трофодинамических связей при максимальном обилии nekтона в Охотском море показали сбалансированность его экосистемы, а высокий уровень пищевой обеспеченности nekтона в эпипелагиали Охотского моря указывает на возможность увеличения численности и биомассы nekтона (в возрасте старше мальков) как в современный период, так и в ближайшей перспективе. Результаты диссертации имеют общэкологическое значение и могут быть положены в основу расчетов при трофологи-

ческих и продукционных исследованиях гидробиологами, ихтиологами и морскими экологами, занимающимися трофодинамикой.

Вклад автора в проведенные исследования. Автор принимал участие в экосистемном изучении природы и биологических ресурсов дальневосточных морей с начала формирования в ТИНРО-Центре этого направления исследований. В экспедициях руководил гидробиологическими группами, в задачу которых входил сбор материалов по количественным оценкам планктонных сообществ, кормовой базы промысловых гидробионтов, а также питанию рыб и беспозвоночных. В общей сложности автор был участником 40 экспедиций, значительная часть которых пришлась на Охотское море. С начала 2000-х гг. автор с группой сотрудников внедрил в экосистемные исследования биологических ресурсов дальневосточных морей, проводимых рыбохозяйственной наукой, изотопный метод, позволяющий значительно более точно определять трофический статус различных видов гидробионтов. Многие годы до этого для подобных оценок использовались только данные по содержанию желудков изучаемых особей и объектов.

Апробация работы. Основные положения диссертации были представлены на XVII симпозиуме по стабильным изотопам (Москва, 2004), научно-практической конференции «О приоритетных задачах рыбохозяйственной науки в развитии рыбной отрасли России до 2020 г.» (Москва, 2004), научной конференции, посвященной 70-летию С.М. Коновалова (Владивосток, 2008), на чтениях памяти академика Олега Григорьевича Кусакина (Владивосток, 2008), на 22-м международном симпозиуме по Охотскому морю (Момбецу, 2007), на X съезде Гидробиологического общества при РАН (Владивосток, 2009), на 27-м международном симпозиуме по Охотскому морю (Момбецу, 2012), международной конференции «Экология окраинных морей и их бассейнов» (Владивосток, 2013), на встречах Северо-Тихоокеанской Морской Научной Организации — PICES (Yeosu, 2014; Владивосток, 2017).

Публикации. Общее количество работ, опубликованных по теме диссертации, составляет 76. В рекомендованных ВАК журналах опубликовано 25, Web of Science и Scopus – 7.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 8 глав, заключения, основных выводов и списка использованной литературы. Общий объем рукописи 421 страница, включая 84 рисунка, 142 таблицы и 58 приложений. Список литературы включает 742 работы, из которых 230 на иностранных языках.

Благодарности. В первую очередь считаю приятным долгом поблагодарить профессора В.П. Шунтова, за его постоянную помощь, критический просмотр и ценные рекомендации, которые помогли мне подготовить данную работу. Искренне благодарю дирекцию ТИНРО-Центра за постоянную поддержку и финансирование трофодинамических исследований. Считаю приятной обязанностью выразить благодарность всем сотрудникам лаборатории гидробиологии и других биологических лабораторий ТИНРО-Центра, принимавшим участие в сборе и обработке материалов по питанию nektona и nektonbentosa, в первую очередь к.б.н. А.Е. Лаженцеву, к.б.н. А.В. Савину и др. Выражаю признательность сотрудникам института, консультировавшим меня по вопросам экологии промысловых объектов: д.б.н. В.И. Чучукало, к.б.н. И.В. Мельникову, к.б.н. В.А. Надточему, к.б.н. В.В. Кулику. Отдельную признательность выражаю член-корр. РАН, д.б.н. М.В. Флинту за постоянную моральную поддержку и ценные рекомендации, а также к.б.н. С.И. Кияшко за совместную работу при анализе стабильных изотопов.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Материалы и методы

Планктонные съемки. Планктон облавливали в слое 0–200 м (0–дно при глубине менее 200 м) сетями БСД (площадь входного отверстия 0,1 м², сито с ячейей 0,168 мм) и обрабатывали по единой методике, принятой в ТИНРО-Центре с введением поправок на недолов (Волков, 2008а). Пробы брали по всей акватории Охотского моря, за исключением прибрежной зоны. Всего было собрано и обработано автором более 10 тыс. проб планктона. Продолжительность сезонов принята следующей (Волков, 2008б): зима — декабрь–март, весна — апрель – 15 июня, лето — 16 июня – 15 сентября, осень — 16 сентября – ноябрь. В зимний период работы проводили на всей свободной ото льда акватории моря.

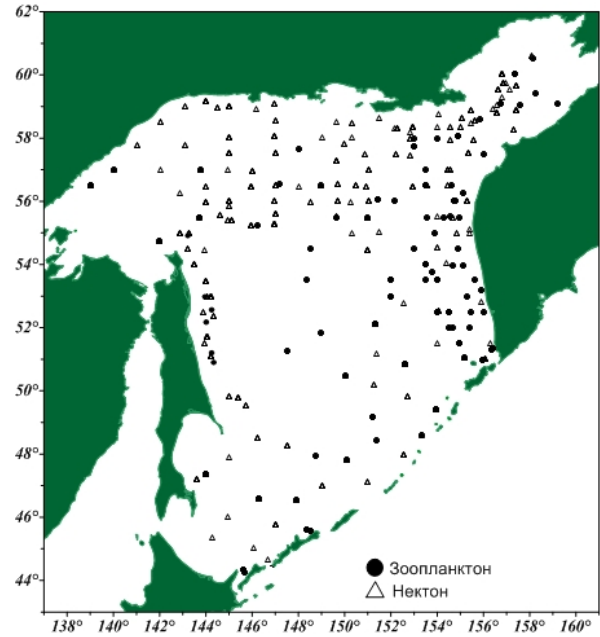
Питание nekтона. Работы по питанию основных видов рыб и кальмаров в эпипелагиали Охотского моря осуществляли параллельно с исследованиями планктона. Всего собрано и обработано более 300 тыс. желудков. Отбор проб по питанию проводили из траловых уловов круглосуточно через 2–4 ч. Каждая из них, по возможности, включала 20–25 экз. для каждой из размерных групп исследуемых видов nekтона. Обработку материалов по питанию рыб проводили в соответствии с Методическим пособием по изучению питания... (1974). Анализ состава пищи осуществляли непосредственно после вскрытия рыб.

Индекс наполнения желудков (ИНЖ, ‰) рассчитывали как отношение массы пищи, содержащейся в одном желудке, к массе тела рыбы (с вычетом массы пищи), умноженное на 10000. Суточную ритмику питания определяли по изменению ИНЖ, с учетом доли свежей и переваренной пищи. Суточные пищевые рационы были определены по модифицированной методике А.В. Коган (1969). Массовые рыбы эпипелагиали дальневосточных морей в основном характеризуются высокой пластичностью питания, поэтому, беря за основу определения суточных рационов методику А.В. Коган, ее модифицировали применительно к исследуемым объектам (Горбатенко, Чучукало, 1989).

Определение изотопных показателей $\delta^{13}C$ и $\delta^{15}N$. Сборы зоопланктона, бентоса и nekтона для изотопного анализа проводили в 2003–2014 гг. (рис. 1). Сетной планктон собирали планктонными сетями (Бонго, БСД, ИКС). Локализация планктонных и траловых станций совпадала. Определение видового состава и анализ собранных проб с дальнейшей статистической обработкой осуществляли в соответствии с современными методиками (Волков, 2008а). Сборы бентоса проводили с использованием дночерпателя «Океан-50» с площадью захвата 0,25 м². Для сбора материала по пелагическому и донному nekтону использовали пелагические и донные тралы различной модификации. В большинстве случаев при изучении пелагиали применяли разноглубинный трал 80/376 (с мелкоячейной вставкой), при донных тралениях – трал ДТ–27,1/33,4.

Для анализа стабильных изотопов углерода и азота брали пробы отдельных видов зоопланктона и бентоса, состоящие из 5–100 особей (в зависимости от размеров организмов), у nekтона брали пробы мышечной ткани массой 3–10 г с дорзальной стороны, промывали дистиллированной водой для удаления солей, затем высушивали в сушильном шкафу в течение 12–24 ч при температуре 60 °С до полного обезвоживания и хранили на борту судна при температуре минус 18 °С. Всего для исследования изотопного состава азота и углерода было отобрано, обработано и проанализировано 2250 проб, относящихся к 114 доминирующим видам планктона, бентоса, nekтона и нектобентоса.

Рисунок 1 – Станции отбора проб гидробионтов в Охотском море для определения соотношения стабильных изотопов, калорийности и количества органического С и N их тканей в период 2003–2014 гг.



Соотношения стабильных изотопов углерода (^{13}C и ^{12}C) и азота (^{15}N и ^{14}N) в образцах определяли в общепринятой форме в виде относительной величины δ , которую измеряют в промилле как разницу между соотношением изотопов в исследуемом объекте и стандарте:

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

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

Для унификации данных значения стабильных изотопов углерода приведены относительно карбоната Vienna Pee Dee Belemnite [V-PDB], а азота – относительно атмосферного азота. Обработка проб по определению значений изотопов проведена в лаборатории стабильных изотопов Дальневосточного геологического института ДВО РАН. Изотопный анализ выполнен с использованием элементного анализатора FlashEA-1112, соединенного через интерфейс ConFlo IV с изотопным масс-спектрометром MAT-253 (Thermoquest, Германия). Для калибровки использовали стандарты IAEA CH-6, NBS-22, IAEA N-1 и IAEA N-2 (Международное агентство по атомной энергии, Вена). Точность определения величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ составила соответственно $\pm 0,06$ и $\pm 0,10$ ‰. Реальный трофический уровень, занимаемый тем или иным видом в пищевых сетях водных экосистем, определяли по изотопному составу азота (Post, 2002):

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

где ТУ_k – трофический уровень консумента; $\delta^{15}\text{N}_k$ – изотопный состав азота консумента; $\delta^{15}\text{N}_b$ – изотопный состав азота организмов, принимаемых за основание данной пищевой цепи (первичных продуцентов или первичных консументов); Δ – величина изменения изотопного состава на одном трофическом уровне (принимали как 3,4 ‰, Minagawa, Wada, 1984); λ – значение трофического уровня организмов, принимаемых за основание пищевой цепи (1 – для первичных продуцентов или 2 – для первичных консументов). Ввиду отсутствия прямых измерений изотопного состава фитопланктона, за основание пищевой цепи пелагиали консументов первого порядка принимали копепода *Eucalanus bungii*. Этот вид копепод, относящийся к тонким фильтраторам, в большинстве случаев показывал наименьшие значения $\delta^{15}\text{N}$ среди зоопланктеров Охотского моря во все сезоны, что позволило сделать вывод о том, что *E. bungii* занимает трофический уровень II (Горбатенко, Кияшко, 2007; Горбатенко и др., 2008а, 2009а). За основание донной пищевой цепи на шельфе принят двустворчатый моллюск *Yoldia bartschi* (6,66 ‰), а на свале глубин – двустворчатый моллюск *Megayoldia thraciaeformis* (6,79 ‰), поскольку среди исследованных видов консументов бентоса они имеют наименьшие значения $\delta^{15}\text{N}$ и с наибольшей вероятностью могут считаться консументами первого порядка.

Определение калорийности. Пробы брали в точках сбора гидробионтов на изотопы (рис. 1). Из образца пробы планктона и бентоса отбирали навеску массой 3–5 г, помещали в пенициллиновый флакон и замораживали. У нектона брали вырезки мышечных тканей (у половозрелых особей также гонады, у минтая – печень) массой от 20 до 30 г с дорзальной мускулатуры позади головы, помещали в герметичный пакет и хранили при температуре не менее -18°C . У сельди, кроме взятия проб с дорзальной стороны, каждую особь перемалывали в мясорубке (без содержимого желудка и кишечника), после перемешивания помещали в герметичный пакет и замораживали для дальнейшего определения общего содержания жира. Энергетическую ценность гидробионтов устанавливали путем определения общего содержания белков, липидов и углеводов, золы, воды. Массовую долю воды и золы устанавливали по стандартным методикам (Журавская и др., 1985). Содержание белков определяли методом Къельдаля по количеству азота белковых соединений с использованием анализатора азота "Kjeltec 2300" (Япония), углеводов – фотоколориметрически с использованием антронового реагента (Крылова, Лясковская, 1965), липидов – гравиметрически после их выделения из ткани методом Фольча (Folch et al., 1957). Для исследования биохимического состава собраны и обработаны 863 пробы. Для гидробионтов была рассчитана калорийность (кал/г) как сумма показателей калорийности входящих в их состав белков, углеводов и жиров в пересчете на сырое и сухое вещество, энергетический эквивалент, что необходимо при сопоставлении получаемых данных с данными других исследований, а также для количественных расчетов потоков энергии на разных трофических уровнях. Под энергетическим эквивалентом подразумевается произведение массы тела гидробионта (г) на его калорийность (кал/г).

Определение содержания органического C и N в гидробионтах. Для определения органического углерода и азота брали пробы конкретных видов гидробионтов, состоящие из 1–100 особей (в зависимости от размеров организмов), у нектона отбирали мышечную ткань массой 3–10 г с дорзальной стороны, которую промывали дистиллированной водой для удаления солей, затем высушивали в сушильном шкафу в течение 12–24 ч при температуре 60°C до полного обезвоживания. Пробы хранили на борту судна при температуре -18°C . Для каждого гидробионта отмечали: вид, место сбора, длину, массу, у нектона – также пол, стадию зрелости, содержимое желудка. В лаборатории ТИНРО-Центра высушенные пробы перетирали с помощью корундовой ступки и пестика, снова высушивали до постоянной массы и использовали для определения содержания органического углерода и азота «сжиганием» в элементном CNH-анализаторе EURO-3000. Всего для определения органического углерода и азота было отобрано и обработано 2785 проб от 114 доминирующих видов планктона, бентоса, нектона и нектобентоса.

Расчеты продукции. Обзор методов расчета продукции показал, что все они основаны на данных по соматическому и генеративному росту особей, составляющих популяцию (Заика, 1972; Сушеня, 1975; Винберг, 1979; Иванова, 1985; и др.). Для определения продукции популяции необходимо располагать сведениями о скорости продукции особей, т.е. скорости роста, образования половых продуктов и экзувиев и выделения жидких метаболитов (Иванова, 1985). Для расчета удельной суточной продукции гидробионтов использованы данные по их возрастному составу, биомассе и плотности. Вычисление продукции копепод осуществляли традиционным способом по уравнению Бойсен-Иенсена (Boysen-Jensen, 1919): $P_t = B_2 - B_1 + B_e$, где B_1 и B_2 – биомасса вида в начале и в конце периода наблюдения $t = t_2 - t_1$; B_e – убыль за счет выедания, естественной смертности и прижизненных потерь вещества. B_e вычисляли по формуле:

$$B_e = N_1 - N_2 \frac{1}{2} \left(\frac{B_1}{N_1} + \frac{B_2}{N_2} \right),$$

где N_1 и N_2 – соответственно начальная и конечная численность за определенный период.

Продукцию надпопуляционных систем, состоящих из нескольких трофических уровней, определяли по общепринятым методикам (Заика, 1983; Иванова, 1985; Виноградов, Шушкина, 1987). Продукция трофического уровня равна сумме продуктов входящих в него популяций. Продукция системы, состоящей из n трофических уровней, будет равна: $P = P_1 + P_2 + \dots P_n - A_2 - \dots A_n$, где P_n и A_n , – соответственно продукция и ассимилированная энергия трофического уровня n .

Общая продукция сообщества зоопланктона складывается из суммы продуктов нехищного (фито-, эврифагов) и хищного зоопланктона за вычетом пищи, ассимилированной хищниками (Заика, 1983; Иванова, 1985). Общая продукция зоопланктонного сообщества определяется по следующему выражению: P (зоопланктона) = P (нехищного зоопланктона) + P (хищного зоопланктона) – P (хищного зоопланктона) / K (коэффициент эффективности второго порядка для хищного планктона). Согласно Ю.И. Сорокину (1982), коэффициент эффективности (K) для хищного планктона в морских экосистемах составляет 0,3–0,4. Общая продукция дает представление об общем объеме органического вещества, создаваемого зоопланктоном. В гидробиологических исследованиях с целью оценки кормовых ресурсов водоема также используется реальная продукция зоопланктона, которая рассчитывается как разница между суммарной продукцией всех компонентов, входящих в сообщество, и частью продукции, потребляемой внутри сообщества (планктонными хищниками), т.е. реальная продукция – это часть общей продукции, которая доступна рыбам в качестве корма.

Продукционные характеристики зоопланктона ранее исследовались у доминирующих видов зоопланктона в субарктических водах (Андреева, 1977; Шушкина, 1977; Кожевников, 1979; Погодин, 1990; Чучукало и др., 1997; Ikeda, Shiga, 1999) и в Охотском море (Шебанова, 2007; Шебанова и др., 2010, 2011, 2012; Чучукало и др., 2013). Все приведенные в перечисленных работах данные позволили рассчитать продукцию массовых видов, составлявших основу биомассы у четырех доминирующих таксономических групп зоопланктона в Охотском море.

Глава 2. Краткая океанологическая характеристика района исследований

В главе на основе литературных данных кратко рассмотрены основные гидрологические и гидрохимические характеристики Охотского моря. Описаны особенности циркуляции поверхностных вод, их температурный режим и климато-океанологические тенденции.

Развитие планктона в Охотском море носит сезонный характер, что свидетельствует в пользу вывода о большом значении сезонной трансформации вод для формирования продуктивности. Пространственные и временные различия абиотических условий отражаются и на сроках процессов продуцирования как в широтном, так и в меридиональном направлениях. Для сезонной изменчивости в Охотском море важно, что весеннее развитие фитопланктона начинается в открытых водах, а заканчивается у берега, а осенью – наоборот. В северной части Охотского моря весеннее цветение начинается в восточной части и распространяется в западную часть по мере освобождения акватории ото льда. В летние месяцы к суммарной продукции добавляется продукция за счет рециклинга (Сапожников и др., 1997). Наиболее заметен вклад рециклинга в глубоководных районах, где он составляет около 30 % общей продукции в весенние и летние месяцы (Шунтов, 2001).

Глава 3. Планктон Охотского моря

Третья глава посвящена анализу качественных и количественных характеристик сетного фитопланктона, микрогетеротрофов (бактерий и простейших) и зоопланктона. Основное внимание уделено зоопланктонным исследованиям в 2000-х гг.

3.1. Фитопланктон. Анализировали данные только по сетному фитопланктону размером от 0,2 мм, которые не могут быть использованы для расчета первичной продукции, так как облавливали только его крупную фракцию. Однако сетной фитопланктон, входя в мелкую фракцию сетного зоопланктона, является важной частью биоты и обобщенная информация по его составу, распределению, сезонной и межгодовой динамике позволяет выделять наиболее продуктивные зоны, выявлять сезонную и межгодовую динамику цветения, причины их изменений и тем самым пополнить немногочисленные данные по батометрическому фитопланктону Охотского моря (Налетова и др., 1997; Сорокин и др., 1997). Работы по оценке величины первичной продукции в различных районах моря и в разные по океанологическим условиям годы приобрели особое значение при проведении комплексных экологических исследований. Наряду с использованием данных по сетному фитопланктону, стали применяться и методы прямого измерения первичной продукции – кислородный (Налетова и др., 1997) и радиоуглеродный (Сорокин, 1997).

Принимая среднегодовую продукцию в $300 \text{ гС/м}^2 \text{ год}$ (максимальная – $360\text{--}450 \text{ гС/м}^2$), рассчитанную по утилизации азота фитопланктоном, можно предположить, что суммарная продукция фитопланктона составляет не менее $5 \cdot 10^8 \text{ т}$ органического углерода (Матвеев, 2006; Матвеев, Жигалов, 2008). На наш взгляд, наиболее реальную среднегодовую первичную продукцию для Охотского моря получила И.А. Налетова с соавторами (1997) – $350 \text{ гС/м}^2 \cdot \text{год}$. Однако эти данные приведены без учета продукции макрофитов и фитобентоса, кроме того, не была исследована северо-западная часть Охотского моря, где по нашим данным в мае были отмечены максимальные биомассы сетного фитопланктона. В отдельные годы в Ионо-Шантарском районе его биомасса превышала 21 г/м^3 (Горбатенко, 1997).

Годовая продукция макрофитов в Охотском море составляет не менее 50–60 млн т, а фитобентоса – 75–85 млн т (Шунтов, 1985). При использовании переходного коэффициента от углерода к сырой массе 20 (Гершанович, Муромцев, 1982) получаем около 3 млн тС. На данном этапе исследования первичной продукции Охотского моря принимаем данные по величине первичного продуцирования (с учетом рециклинга) в $450 \text{ гС/м}^2 \cdot \text{год}$, а в пересчете на все море (площадь $1,544 \text{ млн км}^2$) – $695 \cdot 10^6 \text{ тС/год}$. При этом продукция фитопланктона оценена в $13,9 \cdot 10^9 \text{ т}$ сырого вещества.

3.2. Микрогетеротрофы. В Охотском море исследования бактериопланктона проводили только в летний период, уровень развития этой группы оказался довольно высоким (Сорокин и др., 1995б, 1997). Вследствие локальности исследования бактерий в Охотском море на данном этапе невозможно восстановить полную картину продуцирования ими органического вещества. В связи с различиями в оценках роли бактерий в экосистемах целесообразно использовать соотношение между бактериопланктоном и фитопланктоном, полученное в других районах. В целом для Мирового океана продукция бактериопланктона составляет 15 % первичной продукции в углеродном выражении (Шушкина и др., 1997; Шунтов, 2001). Исходя из указанных соотношений, годовая продукция бактерий в Охотском море достигает $67,5 \text{ гС/м}^2$, или $639,2 \text{ г/м}^2$, учитывая что переход энергии к сырому весу составляет 9,4 (Шушкина, Виноградов, 1988). При пересчете на всю акваторию моря продукцию бактериопланктона можно оценить в $0,95 \cdot 10^9 \text{ т}$ сырого вещества.

Микрозоопланктон включает как наногетеротрофных простейших (инфузории, гетеротрофные жгутиковые), так и многоклеточный зоопланктон (коловратки, ракообразные на ранних стадиях). По биомассе в микрозоопланктоне преобладают инфузории и зоофлагелляты (Сорокин, 1985). Простейшие являются важным источником питания для зоопланктона, особенно в летний период. На основании литературных данных (Виноградов, Шушкина, 1987;

Шушкина, Виноградов, 1988; Сорокин и др., 1995б, 1997; Шушкина и др., 1997), В.П. Шунтов (2001) предположил, что годовая продукция простейших в дальневосточных морях примерно в 2,5 раза меньше продукции бактерий, т.е. в Охотском море она составляет 27 гС/м^2 , или 270 г/м^2 . При пересчете на всю акваторию моря продукция простейших оценивается в $0,33 \cdot 10^9 \text{ т}$ сырого вещества.

Входящие в состав ВОВ (взвешенного органического вещества) микрогетеротрофы вместе с фитопланктоном формируют в морях основу, на которой базируются все трофические пирамиды (Сорокин, 1977).

3.3. Зоопланктон. Исследования зоопланктона в ТИНРО-Центре в течение 30-летнего периода показали, что повсеместно в Охотском море в течение года доминировали 5 видов. Это интерзональные копеподы *Metridia okhotensis* и *Neocalanus plumchrus* (*N. plumchrus*+*flemingeri* – Волков, 2016), эвфаузииды *Thysanoessa raschii*, *Thysanoessa longipes* и сагитты *Sagitta elegans* (табл. 1). Проведенные расчеты средних биомасс зоопланктона для 2000-х гг. показали близкие к среднемноголетним данным значения за весь период исследований (рис. 2).

Таблица 1 – Средние сезонные показатели биомассы (мг/м^3) и соотношение (%) доминирующих видов зоопланктона Охотского моря в 1986–2014 гг.

Весна			Лето		
Виды	мг/м^3	%	Виды	мг/м^3	%
<i>Sagitta elegans</i>	210,2	20,0	<i>Metridia okhotensis</i>	342,8	29,4
<i>Metridia okhotensis</i>	210,2	20,0	<i>Neocalanus plumchrus</i>	204,9	17,6
<i>Neocalanus plumchrus</i>	174,7	16,6	<i>Sagitta elegans</i>	135,9	11,6
<i>Thysanoessa raschii</i>	169,1	16,1	<i>Thysanoessa longipes</i>	119,2	10,2
<i>Thysanoessa longipes</i>	66,9	6,4	<i>Thysanoessa raschii</i>	64,2	5,5
<i>Eucalanus bungii</i>	44,5	4,2	<i>Aglantha digitale</i>	51,0	4,4
<i>Calanus glacialis</i>	42,4	4,0	<i>Eucalanus bungii</i>	46,6	4,0
<i>Metridia pacifica</i>	38,3	3,6	<i>Pseudocalanus newmani</i>	42,4	3,6
<i>Pseudocalanus newmani</i>	18,7	1,8	<i>Calanus glacialis</i>	26,2	2,2
<i>Neocalanus cristatus</i>	16,9	1,6	<i>Oithona similis</i>	25,6	2,2
10 видов	991,9	94,3	10 видов	1058,8	90,7
Весь зоопланктон	1051,3	100,0	Весь зоопланктон	1167,1	100,0
Осень			Зима		
Виды	мг/м^3	%	Виды	мг/м^3	%
<i>Sagitta elegans</i>	171,8	20,0	<i>Thysanoessa longipes</i>	197,1	19,9
<i>Thysanoessa raschii</i>	169,2	19,7	<i>Sagitta elegans</i>	189,1	19,1
<i>Metridia okhotensis</i>	154,5	18,0	<i>Neocalanus plumchrus</i>	151,9	15,3
<i>Thysanoessa longipes</i>	97,6	11,3	<i>Thysanoessa raschii</i>	120,8	12,2
<i>Neocalanus plumchrus</i>	61,4	7,1	<i>Metridia okhotensis</i>	120,4	12,1
<i>Pseudocalanus newmani</i>	51,8	6,0	<i>Metridia pacifica</i>	45,1	4,5
<i>Themisto pacifica</i>	27,1	3,2	<i>Eucalanus bungii</i>	30,8	3,1
<i>Metridia pacifica</i>	23,0	2,7	<i>Pseudocalanus newmani</i>	27,3	2,8
<i>Oithona similis</i>	23,0	2,7	<i>Themisto pacifica</i>	23,1	2,3
<i>Neocalanus cristatus</i>	11,6	1,4	<i>Calanus glacialis</i>	15,2	1,5
10 видов	791,0	92,1	10 видов	920,8	92,8
Весь зоопланктон	860,5	100,0	Весь зоопланктон	992,3	100,0

Примечание. $\pm \text{SE}$ – не превышала 5 % от представленных биомасс.

В табл. 2 представлены средние значения биомассы и продукции основных доминирующих групп зоопланктона в Охотском море по сезонам. Расчеты проведены для различных биотопов по сезонам, затем через средневзвешенные величины получили средние значения про-

дукции в отдельные сезоны по всему морю. Наиболее высокая продукция наблюдается у копе-под: суммарная продукция зимой оценена в 245,2 млн т (P/B-коэффициент = 2,8), весной – 435,7 млн т (P/B = 3,7), летом – 705,4 млн т (P/B = 5,2), осенью – 259,4 млн т (P/B = 3,5) (табл. 2). Годовая продукция копепод оценена в 1645,7 млн т сырой массы, а среднесезонный P/B-коэффициент составляет 3,8. Высокая продукция группы копепод в Охотском море (годовой P/B = 15,2) вызвана доминированием в нем двух видов – *N. plumchrus* и *M. okhotensis* (см. табл. 1), отличающихся максимальной продукцией с годовыми P/B-коэффициентами выше 15 (Шебанова, 2007; Шебанова и др., 2009, 2010, 2011, 2012; Чучукало и др., 2013). Например, в Беринговом море и в тихоокеанских субарктических водах (СЗТО), где в группу доминирующих видов копепод входят менее продуктивные виды – *N. cristatus*, *M. pacifica* и *N. bungii*, величина годового P/B-коэффициента копепод ниже 10. У эвфаузиид в Охотском море также абсолютно преобладают 2 наиболее продуктивных вида – *T. longipes* и *T. raschii* (см. табл. 2), у которых годовая P/B-коэффициент выше 10 (Чучукало и др., 2013). При сравнении с СЗТО, где доминирует *Euphausia pacifica* с годовым P/B-коэффициентом, равным 6, продукция эвфаузиид в Охотском море более чем в 1,5 раза выше, чем в прилегающих тихоокеанских водах. Среди гипериид в Охотском море также доминирует наиболее продуктивный вид *T. pacifica* (Чучукало и др., 2013). Таким образом, можно заключить, что Охотское море является наиболее продуктивным водоемом в связи с доминированием в нем видов зоопланктона, у которых наблюдается максимальная продукция.

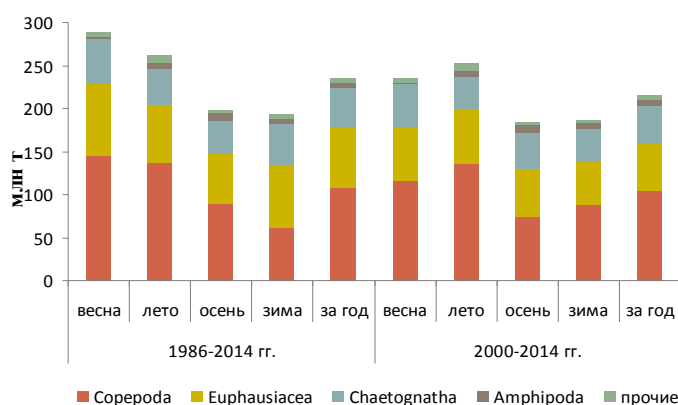


Рисунок 2 – Среднемноголетние биомассы зоопланктона в Охотском море в различные периоды исследований

Суммарная продукция зоопланктона в эпипелагиали в 2000-х гг. зимой оценена в 392,9 млн т (P/B = 2,1), весной – 666,8 млн т (P/B = 2,8), летом – 1060,9 млн т (P/B = 4,2), осенью – 495,2 млн т (P/B = 2,7) (табл. 2).

В зоопланктонных сообществах основную роль в создании органического вещества играют планктеры с низким трофическим статусом – фито- и эврифаги, однако весьма существенна и роль планктонных хищников, которые, с одной стороны, создают органическое вещество, а с другой стороны, потребляют фильтраторов, снижая их продукцию. Для всего моря общая среднегодовая продукция зоопланктона в 2000-х гг. оценена в 2616 млн т сырой массы, включая продукцию нехищного планктона – 2275 млн т и хищного – 341 млн т.

Таблица 2 – Среднемноголетняя (2000–2014 гг.) биомасса (B) и продукция (P) доминирующих групп планктона в эпипелагиали Охотского моря (млн т)

Группа	Зима			Весна			Лето			Осень		
	B	P	P/B	B	P	P/B	B	P	P/B	B	P	P/B
Euphausiacea	49,4	98,8	2,0	61,4	141,2	2,3	63,8	210,5	3,3	56,0	142,2	2,5
Copepoda	88,2	245,2	2,8	116,5	435,7	3,7	135,4	705,4	5,2	74,1	259,4	3,5
Amphipoda	6,4	15,3	2,4	1,6	5,3	3,3	6,9	19,3	2,8	8,7	28,3	3,3
Chaetognatha	39,3	27,5	0,7	51,2	71,7	1,4	37,8	94,5	2,5	42,5	59,5	1,4
Прочие	3,1	6,1	2,0	4,8	12,9	2,7	9,0	31,2	3,5	2,2	5,8	2,7
Σ	186,4	392,9	2,1	235,5	666,8	2,8	252,9	1060,9	4,2	183,5	495,2	2,7

Примечание. ±SE – не превышала 10 % от представленных биомасс.

Глава 4. Питание гидробионтов Охотского моря

Четвертая глава состоит из 4 подразделов и посвящена анализу питания и пищевых отношений гидробионтов Охотского моря (зоопланктона, зообентоса, пелагических и донных рыб).

4.1. Питание планктона. На основании данных по составу пищи, величине суточных рационов СПР (%) для копепод и эвфаузиид Охотского моря в различные сезоны (Горбатенко, 2016а, б) и их биомассам (табл. 2) проведены расчеты выедания кормовых объектов как в различные сезоны, так и в течение года. Среднегодовое суммарное потребление кормовых объектов копеподами составило 2945 млн т/год, среди которых в годовом рационе копепод преобладал фитопланктон – 76,8 % по массе, а доля микрогетеротрофов составляла 21,5 %. Эвфаузииды в течение года потребляли 1445,6 млн т корма. Среднегодовое суммарное потребление зоопланктоном фитопланктона составляло 1140 млн т/год, а микрогетеротрофов – 280,8 млн т/год, что составляло соответственно 78,9 и 19,4 % от общего годового потребления корма.

Данные по питанию хищного зоопланктона Охотского моря, основу которого составляют сагитты (Горбатенко, 2016б), показали, что за год они потребляют около 50,5 % валового запаса, или 16,2 % продукции зоопланктона (табл. 3). При этом выедание хищным планктоном годовой продукции копепод составляет 19,7 %, эвфаузиид – 1,3 %, амфипод – 0,2 % и сагитт – 1,8 %.

Таблица 3 – Доля выедания хищным планктоном годового* валового запаса и продукции зоопланктона и его доминирующих групп в эпипелагиали Охотского моря, %

Пищевой компонент	Доля выедания	
	от валового запаса	от продукции
Эвфаузииды	3,32	1,3
Копеподы	78,27	19,7
Амфиподы	0,52	0,2
Сагитты	2,61	1,8
Планктон	50,53	16,2

* Для получения годовых значений расчеты проводили для каждого сезона отдельно и суммировали.

4.2 Питание бентоса. Питание бентоса Охотского моря кратко рассмотрено на основе литературных данных и результатов собственных исследований. Изучение питания макробентоса проведено по доминирующим видам, при этом исходили из анализа их пищевых спектров (Чучукало, 2006). Помимо анализа содержимого желудков, для определения трофического статуса бентосных организмов использовали данные анализа изотопных соотношений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ у бентосных беспозвоночных.

Трофические и изотопные исследования показали, что по типу питания из бентосных беспозвоночных к консументам 1-го порядка можно отнести практически всех двусторчатых моллюсков, иглокожих и «мирных» полихет. Все эти животные могут быть отнесены к собирающим детритофагам и подвижным сестонофагам. Группа плотоядных животных была представлена пятью таксономическими группами: хищными полихетами, разноногими и десятиногими ракообразными, немертинами и брюхоногими моллюсками. Несмотря на то что большинство представителей группы плотоядных в действительности являются эврифагами с широким спектром питания – от детрита до крупных беспозвоночных и рыб, практически все виды этой группы находятся на III–IV трофическом уровне, т.е. являются консументами 2–3-го порядков.

4.3. Питание nekтона. Основу биомассы nekтона в пелагиали большинства районов Охотского моря составляют минтай, сельдь, тихоокеанские лососи (виды р. *Oncorhynchus*), мойва, поднимающаяся из мезопелагиали серебрянка, а также кальмары.

Данные по питанию нектона, приведенные в данной главе, позволили рассчитать среднее-многолетнее суммарное потребление кормовых объектов доминирующими видами нектона (табл. 4).

Таблица 4 – Среднемноголетние данные (2000–2014 гг.) по годовому потреблению доминирующими видами нектона* различных пищевых компонентов в эпипелагиали Охотского моря, млн т

Пищевой компонент	Минтай	Сельдь	Мойва	Серебрянка	Лососи	Кальмары	Сумма	%
Эвфаузииды	46,68	15,86	10,0	4,75	0,44	15,5	93,2	47,8
Копеподы	21,57	15,16	3,0	4,19	0,05	0,8	44,7	22,9
Амфиподы	9,97	2,27	0,8	0,12	0,80	3,8	17,7	9,1
Сагитты	1,94	0,17	0,4	0,09	0,05	0,3	2,9	1,5
Прочие	3,68	2,45	0,2	1,15	0,19	0,5	8,2	4,2
Планктон	83,84	35,91	14,4	10,30	1,53	20,9	166,7	85,5
Бентос	3,27	0,00	0,0	0,00	0,00	0,0	3,3	1,7
Нектон	11,77	0,99	0,3	0,00	0,17	11,6	24,9	12,8
<i>Сумма</i>	98,88	36,90	14,7	10,30	1,70	32,5	194,9	100,0
Доля, % от общего потребления	50,7	18,9	7,6	5,3	0,9	16,6	100,0	

* В сумме составляет 98 % общего количества нектона в эпипелагиали.

Суммарно нектон потреблял 194,9 млн т/год. По массе среди кормовых объектов в годовом рационе нектона планктон составлял 85,5 %, нектон – 12,8 %, бентос – 1,7 % (табл. 4). Доминировали в общем потреблении корма нектоном эвфаузииды – 47,8 % и копеподы – 22,9 %.

При сопоставлении усредненных данных по валовому запасу зоопланктона и его доминирующих групп (см. табл. 2) с потреблением нектоном пищевых компонентов установлено, что на обеспечение годового рациона нектона уходит 40,5 % валового запаса эвфаузиид, 10,8 % копепод, 75,7 % амфипод и 1,8 % сагитт (табл. 5).

Таким образом, максимальный пресс со стороны нектона приходился на амфипод и эвфаузиид, т.е. на те группы планктона, которые в меньшей степени выедались хищным планктоном (табл. 6). Максимальный суммарный пресс со стороны хищного планктона и нектона приходился на копепод, у которых выедалось 89,1 % их валового запаса. Однако если учесть, что у данной группы планктона наблюдается от 2 до 4 генераций в течение года, то такой пресс не оказывается чрезмерным. Ситуация также сглаживается благодаря тому, что в рационе хищного планктона преобладали мелкие формы копепод, а у нектона – крупные. Суммарная доля выедания зоопланктона пелагическими хищниками в эпипелагиали составила 70,0 % валового запаса.

Таблица 5 – Доля выедания доминирующими видами нектона валового запаса зоопланктона и его доминирующих групп в Охотском море (2000–2014 гг.), %

Пищевой компонент	Минтай	Сельдь	Мойва	Серебрянка	Лососи	Кальмары	Сумма
Весь зоопланктон, в том числе:	9,8	4,2	1,7	1,2	0,2	2,4	19,5
Эвфаузииды	20,2	6,9	4,4	2,1	0,2	6,7	40,5
Копеподы	5,2	3,7	0,7	1,0	0,0	0,2	10,8
Амфиподы	42,6	9,7	3,4	0,5	3,4	16,1	75,7
Сагитты	1,1	0,1	0,3	0,1	0,0	0,2	1,8

Таблица 6 – Доля выедания хищным планктоном и нектоном валового запаса зоопланктона и его доминирующих групп в эпипелагиали Охотского моря (2000–2014 гг.), %

Пищевой компонент	Хищный планктон	Нектон	Суммарно
Весь зоопланктон, в том числе:	50,5	19,5	70,0
Эвфаузииды	3,3	40,5	43,8
Копеподы	78,3	10,8	89,1
Амфиподы	0,5	75,8	76,3
Сагитты	2,6	1,7	4,3

Данные по продукции основных доминирующих групп зоопланктона в Охотском море в 2000-х гг. (см. табл. 2) позволили провести расчеты суммарного выедания хищным планктоном и нектоном продукции доминирующих таксономических групп зоопланктона в Охотском море в течение года (табл. 7).

Таблица 7 – Доля выедания хищным планктоном и нектоном продукции зоопланктона и его доминирующих групп в эпипелагиали Охотского моря (за год), %

Пищевой компонент	Хищный планктон	Нектон	Суммарно
Весь зоопланктон, в том числе:	16,2	6,2	22,4
Эвфаузииды	1,3	15,7	17,0
Копеподы	19,7	2,7	22,4
Амфиподы	0,2	26,0	26,2
Сагитты	1,8	1,1	2,9

Хищный зоопланктон выедал 16,2 % общей годовой продукции зоопланктона, основной пресс приходился на популяции копепод – 19,7 % от общей годовой продукции копепод (табл. 7). Нектон выедал 6,2 % годовой продукции зоопланктона, и максимальный пресс со стороны нектона приходился на амфипод и эвфаузиид, потребление которых на 1–2 порядка была выше, чем хищным зоопланктоном. Всего в течение года хищный зоопланктон и нектон в сумме потреблял 22,4 % общей годовой продукции зоопланктона.

4.4. *Питание нектобентоса.* Питание донных рыб Охотского моря исследовано на примере западнокамчатского шельфа (Горбатенко, Савин, 2012). Показано, что наиболее массовые виды демерсальных рыб здесь в течение трёх месяцев нагула с июля по сентябрь выедают 2412,4 тыс. т кормовых организмов различных таксономических групп. К наиболее значительным потребителям летом 2005–2010 гг. относились: желтопёрая *Limanda aspera* и сахалинская *Limanda sakhalinensis* камбалы, выедающие соответственно 508,9 и 503,7 тыс. т корма; навага *Eleginus gracilis* – 392,9 тыс. т, многоиглый керчак *Myoxocephalus polyacanthocephalus* – 260,4 тыс. т и треска *Gadus macrocephalus* – 179,0 тыс. т. За это время минтай выедаёт 7460,2 тыс. т, что втрое превышает суммарный показатель для всех рассмотренных видов из донно-придонной группировки.

Состав кормовых видов, потребляемых демерсальными рыбами, весьма разнообразен. Его основу (48,7 %) составляют различные бентосные беспозвоночные, среди которых наибольшую долю занимают двустворчатые моллюски, полихеты и гамариды (Горбатенко, Савин, 2012). В меньшей степени в пище рыб присутствуют десятиногие ракообразные: настоящие крабы и креветки, а также крабоиды. Доля планктона составляет 21,8 %. Значительная его часть представлена эвфаузидами. Немного меньше в питании доля пелагического нектона, равная 17,6 %. Его основу формируют мойва и молодь минтая. Придонный нектон в питании демерсальных рыб занимает сравнительно небольшую долю – 10,9 %. Состав кормовых видов в этой группе весьма разнообразен. Среди видов-жертв по биомассе преобладают песчанка *Ammodytes hexapterus*, сахалинская камбала и нитчатый шлемоносец *Gymnocanthus pistilliger*.

Глава 5. Изотопные исследования гидробионтов

В 5-й главе по данным анализа соотношений стабильных изотопов углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$) определен трофический статус доминирующих видов планктона, бентоса, пелагического и донного нектона.

5.1. Зоопланктон. Состав стабильных изотопов углерода и азота исследован у 9 доминирующих таксономических групп зоопланктона, обитающих на шельфе и в открытых водах. Минимальные значения $\delta^{15}\text{N}$ повсеместно наблюдались у копеподы-фильтратора *Eucalanus bungii* (около 6,9–8,0 ‰), а максимальные – у хищных сагитты *Sagitta elegans* и медуз (около 12–13 ‰). Таким образом, копепода-фильтратор *E. bungii*, как и в других регионах, занимает в Охотском море самое низкое положение в трофической сети (Горбатенко и др., 2008а, 2014), что позволяет считать, что этот вид является в наивысшей степени фитофагом и занимает трофический уровень II. У мирного зоопланктона средние значения $\delta^{15}\text{N}$ в Охотском море составляют $9,0 \pm 0,8$ ‰, у хищного зоопланктона – $12,8 \pm 0,9$ ‰, средние значения $\delta^{13}\text{C}$ – соответственно $20,9 \pm 1,7$ ‰ и $-19,8 \pm 1,8$ ‰.

5.2. Зообентос. Двустворки-детритофаги *Yoldia bartschi* на шельфе и *Megayoldia thraciaciformis* на континентальном склоне показали самые низкие значения $\delta^{15}\text{N}$ среди всех донных беспозвоночных и по трофическому статусу располагаются на II трофическом уровне, являясь консументами первого порядка. Их значения $\delta^{15}\text{N}$ были приняты за показатели изотопного состава азота органического вещества в основании донных пищевых цепей (на шельфе – 6,7 ‰, на склоне – 6,8 ‰) для определения трофических позиций гидробионтов в донных сообществах Охотского моря.

Диапазоны значений $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ для изученных донных беспозвоночных на шельфе составили соответственно от 6,7 до 16,0 ‰ и от $-18,5$ до $-14,7$ ‰, а на континентальном склоне – от 6,8 до 18,3 ‰ и от $-18,9$ до $-13,3$ ‰. В шельфовой зоне размах видовых вариаций значений $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ находится в более узких пределах (соответственно 9,4 и 3,8 ‰), чем на склоне (11,5 и 5,6 ‰). Более узкий диапазон значений $\delta^{13}\text{C}$ у донных беспозвоночных в шельфовой зоне, видимо, обусловлен более высоким вкладом в их рацион органического вещества бентосных первичных продуцентов, поддерживающих шельфовые пищевые сети. Изотопные исследования, проведенные в шельфовой зоне Охотского моря, показали, что питание более 90 % изученных видов зообентоса базировалось на органическом материале донного происхождения, а на свале глубин это было свойственно примерно 80 % видов.

5.3. Нектон. Диапазон средних значений $\delta^{13}\text{C}$ у исследованных видов пелагических рыб изменялся от $-20,2$ ‰ у серебрянки до $-17,9$ ‰ у сверхкрупного минтая (более 60 см). Относительно узкий диапазон (3,5–3,8 ‰) вариаций показателя $\delta^{13}\text{C}$ в тканях пелагического нектона как на шельфе (от $-21,0$ до $-17,4$ ‰), так и в открытых водах (от $-22,1$ до $-18,9$ ‰) Охотского моря свидетельствует об однородности питания, т.е. у исследованного нектона в основе питания лежит пелагическая пища. Диапазон значений $\delta^{15}\text{N}$ в Охотском море у нектона (без учета тихоокеанских мигрантов) варьирует от 11,0 (личинки минтая) до 16,9 ‰ (минтай более 60 см) и отражает элемент хищничества отдельных видов. Изотопный состав азота не только варьирует у различных видов гидробионтов, но и может меняться в процессе онтогенеза. Так, у охотоморского минтая трофический уровень с ростом изменяется от 3,3 до 5,1.

5.4. Нектобентос. Диапазон значений $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ для изученных донных видов нектона на шельфе находится в пределах соответственно от 12,8 до 18,5 ‰ и от $-18,2$ до $-15,1$ ‰, а на континентальном склоне – от 13,1 до 18,0 ‰ и от $-20,1$ до $-15,8$ ‰. В шельфовой зоне размах межвидовых вариаций значений $\delta^{13}\text{C}$ находится в более узких пределах (3,1 ‰), чем на склоне (4,3 ‰). Более широкий разброс средних величин $\delta^{13}\text{C}$ на склоне отражает различную степень

смещения в питании донного нектона органического вещества, продуцируемого в пелагическом и донном сообществах.

5.5. Донно-пелагические связи. Результаты исследований изотопного состава и питания гидробионтов (главы 4 и 5) позволяют проследить донно-пелагические связи в шельфовой и глубоководной зонах Охотского моря. Изотопные характеристики планктона, бентоса и нектона, представленные в п. 5.1–5.4, показали значительные пространственные вариации изотопного состава продуцентов и консументов в шельфовой и глубоководной зонах Охотского моря. В связи с этим анализ донно-пелагических связей рассматривается отдельно на шельфе и в открытых водах (на свале глубин). Для выявления основных трофических связей объединили данные анализа стабильных изотопов и СПР (суточные пищевые рационы) у доминирующих видов планктона, бентоса, нектона и нектобентоса, которые были представлены в главах 4 и 5.

Донно-пелагические связи в шельфовой зоне Охотского моря рассматриваются на примере вод западнокамчатского шельфа, который является важнейшим промысловым районом России. Для определения трофических связей гидробионтов здесь было исследовано содержимое желудков массовых видов рыб и определено содержание $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ у 114 массовых видов планктона, бентоса, пелагического и донного нектона, составляющих основу пелагических и донных сообществ (табл. 8).

Таблица 8 – Предельные значения изотопного состава $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ доминирующих групп гидробионтов шельфовых сообществ в районе западной Камчатки летом 2004–2010 гг. (Горбатенко и др., 2013а), ‰

Компонент биоценоза	Кол-во видов	$\delta^{13}\text{C}$		$\delta^{15}\text{N}$		Кол-во проб
		Min	Max	Min	Max	
Зоопланктон	29	–21,12	–17,66	6,90	13,25	119
Зообентос	39	–18,47	–14,66	6,66	16,04	83
Нектон	8	–21,01	–17,44	10,51	16,66	44
Нектобентос	38	–18,20	–15,10	12,81	18,51	158
Всего	114	–21,12	–14,66	6,66	18,51	404

Полученные значения изотопного состава углерода и азота у 114 видов донных и пелагических гидробионтов (планктон, бентос, нектон, нектобентос) на западнокамчатском шельфе Охотского моря варьируют в широких пределах. Зоопланктон резко отличается от бентосных беспозвоночных по изотопному составу углерода: значения $\delta^{13}\text{C}$ зоопланктона варьируют от –21,12 до –17,66 ‰, зообентоса – от –18,47 до –14,66 ‰. Такая картина разделения бентоса и зоопланктона по изотопам углерода характерна и для арктических морей (Hobson et al., 2002) и является следствием различных изотопных характеристик потребляемой ими первичной продукции.

Выявленные устойчивые различия в изотопном составе углерода между зоопланктоном и бентосными беспозвоночными исследуемого района дают возможность оценивать по величинам $\delta^{13}\text{C}$ принадлежность отдельных видов рыб к пелагической или донной пищевой цепи (рис. 3). Относительная граница, разделяющая пелагические и донные трофические цепи, здесь, так же как и в Беринговом море (Горбатенко и др., 2008а), проходит на уровне, равном среднему значению $\delta^{13}\text{C}$ –17,5 ‰. Изотопный состав $\delta^{13}\text{C}$ пелагического нектона изменяется от –21,0 до –17,1 ‰, а донного нектона – от –18,2 до –15,1 ‰. Содержание изотопа углерода ^{13}C у консументов верхнего трофического уровня в значительной степени определяется составом углерода источников органического вещества, лежащего в основании отдельных пищевых цепей, т.е.

величины $\delta^{13}\text{C}$ в тканях каждого из проанализированных видов в основном зависели от доли в их рационе пелагических или донных животных.

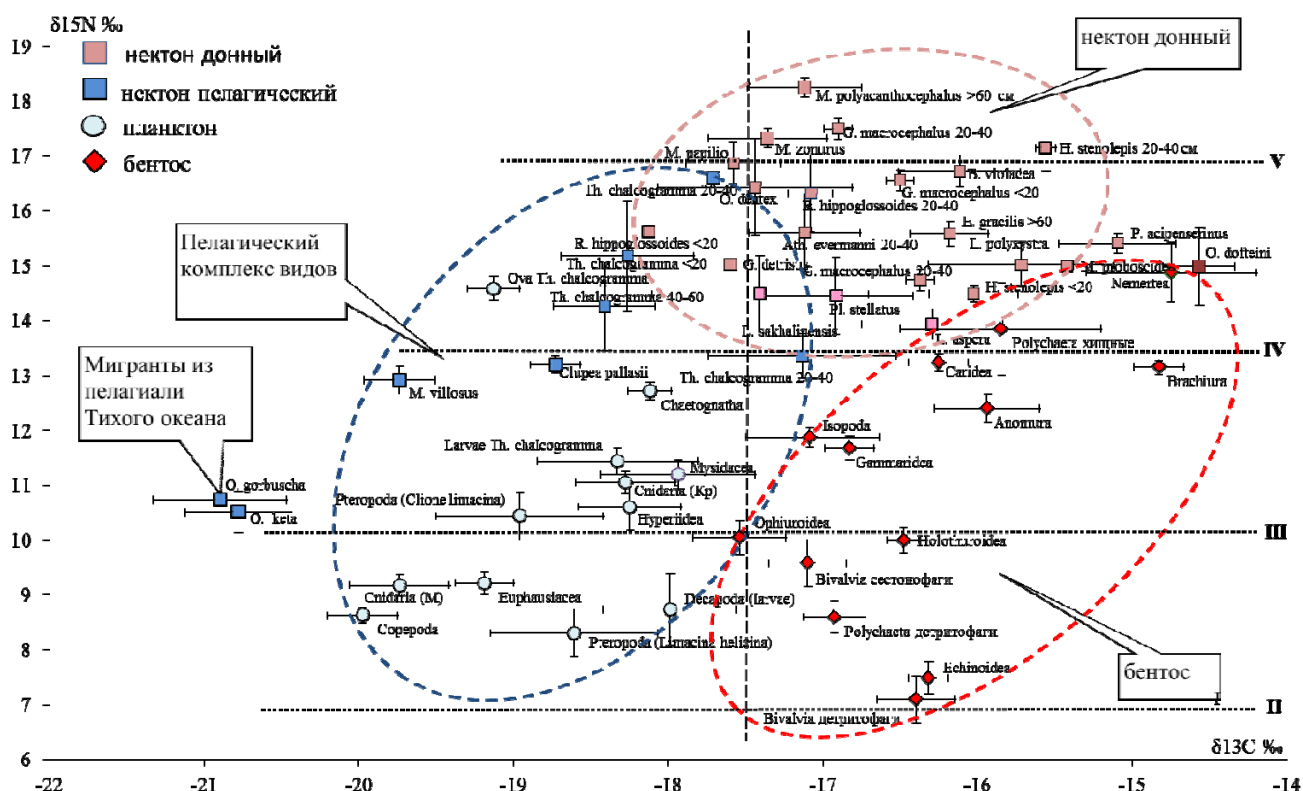


Рисунок 3 — Трофический статус гидробионтов в трофической сети на западнокамчатском шельфе, определенный по изотопному составу углерода и азота: II, III, IV, V – трофические уровни; ----- условная граница разделения гидробионтов, питающихся преимущественно донной или пелагической пищей; ошибка $\pm \text{SE}$ (Горбатенко и др., 2013а)

Данные изотопного состава сопоставлялись с пищевым рационом гидробионтов, и в большинстве случаев оба метода показывали идентичные результаты. Чем выше доля бентоса в рационе, тем выше значения $\delta^{13}\text{C}$ тела нектона. Чётко выделяются две группы рыб: в первую группу входят виды, питание которых основано на пелагических объектах, и вследствие этого значения $\delta^{13}\text{C}$ у них минимальны – от $-21,0$ до $-17,5$ ‰ (рис. 3); во вторую группу входят рыбы, потребляющие в основном бентосных животных, у них значения $\delta^{13}\text{C}$ значительно выше и изменяются от $-16,5$ до $-15,1$ ‰. Промежуточное положение занимают рыбы, у которых значимость в рационе донной и пелагической пищи приблизительно одинакова. В первую группу входят все пелагические виды (сельдь, тихоокеанские лососи, минтай, мойва, зубатая корюшка *Osmerus mordax dentex*), придонные виды (бычок-бабочка *Hemilepidotus papilio*, взрослые особи широколобого шлемоносца *Gymnocanthus detrisus*) и донные (молодь голубого окуня *Sebastes glaucus*, палтусовидной камбалы *Hippoglossoides* spp. и щитоносного ската *Bathyrhaja parmifera*, а также разноразмерная песчанка и черный палтус *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae* (до 60 см)). Во вторую группу входят навага, многоиглый керчак, керчак Стеллера *Myoxocephalus stelleri*, осетровая лисичка *Podothecus acipenserinus*, ликод Бражникова *Lycodes brashnikovii*, зубатка *Anarhichas orientalis*, белокорый палтус *Hippoglossus stenolepis*, двухлинейная *Lepidopsetta polyxstra*, четырехбугорчатая *Pleuronectes quadrituberculatus*, желтоперая и сахалинская камбалы, а также головоногие моллюски — осьминоги. В промежуточную группу вошли крупный минтай, а также молодь трески, желтоперой, сахалинской и палтусовидной камбал.

Диапазон значений $\delta^{15}\text{N}$ исследованных гидробионтов составил от 6,7–6,9 ‰ (*E. bungii* и *Y. bartschi*) до 18,5 ‰ (многоиглый керчак) и, таким образом, включил четыре с половиной трофических уровня. Очевидно, что значения $\delta^{15}\text{N}$ отражают степень хищничества и, соответственно, значимость в пищевом рационе хищников консументов 1-го, 2-го, 3-го и даже 4-го порядков. Изотопный состав азота варьирует не только между различными видами гидробионтов, но и у одного вида по мере роста с изменением спектра питания. Подобная зависимость продемонстрирована на примере минтая (рис. 4), у которого прослеживается четкая зависимость между изменениями трофического статуса разноразмерных особей по данным $\delta^{15}\text{N}$ и содержанием в их рационе планктона, бентоса и нектона. С увеличением размера рыб спектр их пищевого рациона расширяется, при этом в питании увеличивается доля нектона и бентоса.

Рисунок 4 – Изменение трофического статуса (по изотопному составу азота) и состава пищи разноразмерного минтая в Охотском море

Аналогичная динамика смещения в течение жизни на более высокие трофические уровни характерна для многих гидробионтов. Однако степень выраженности этой тенденции бывает разной. Например, в отличие от минтая, основу рациона сельди Охотского моря составляют 2 группы планктона – эвфаузииды и копеподы – объекты, принадлежащие ко II и в меньшей степени к III трофическим уровням. Примечательно, что качественный состав пищевых объектов сельди практически не меняется с возрастом, обуславливая постоянство изотопного состава углерода и азота.

Трофические связи в шельфовой зоне демонстрируют высокую степень взаимозависимости донного и пелагического сообществ, поскольку большинство представителей пелагического и донного нектона в той или иной степени являются потребителями как донной, так и пелагической пищи. Трофологические исследования показали, что в рационе демерсального нектона доля донных гидробионтов составляла 59,7 %, а пелагических – 40,3 % по массе (Горбатенко, Савин, 2012). Для установления трофического статуса гидробионтов в глубоководной части Охотского моря было определено содержание $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ у 107 массовых видов планктона, бентоса, нектона и нектобентоса (табл. 9). Как и в шельфовой зоне, зоопланктон открытых вод значительно отличается от бентосных беспозвоночных материкового склона. Значение $\delta^{13}\text{C}$ зоопланктона варьируют от –23,3 до –19,9 ‰, зообентоса – от –18,9 до –13,3 ‰. Для более наглядного сравнения групп гидробионтов, базирующихся на донной или пелагической пище, исследованные виды объединены в более крупные категории (копеподы, эвфаузииды, полихеты, креветки, макроурусовые и т.д.) (рис. 6).

Зоопланктон открытых вод имеет более низкое обогащение тяжелым углеродом (на 1–2 ‰ и более) по сравнению с шельфовой зоной, что является закономерным следствием более низких значений $\delta^{13}\text{C}$ ВОВ в открытых водах (Miller et al., 2010). Донные беспозвоночные на континентальном склоне отличаются более широким разбросом средних величин $\delta^{13}\text{C}$ (от –18,9 до –13,3 ‰) по сравнению с шельфовой зоной (от –18,5 до –14,7 ‰), что является следствием различной степени смешивания в питании донных беспозвоночных органического вещества, формирующегося в пелагическом и донном сообществах.

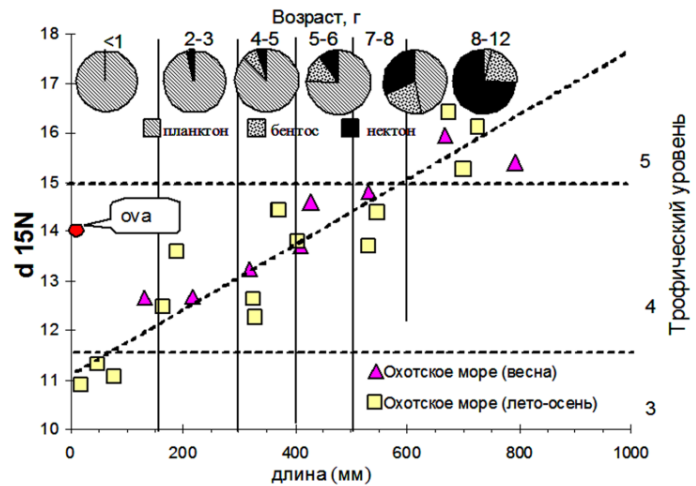


Таблица 9 – Предельные значения изотопного состава $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ доминирующих групп гидробионтов сообществ глубоководной части Охотского моря в 2004–2014 гг., ‰

Экологическая группа	Кол-во видов	$\delta^{13}\text{C}$		$\delta^{15}\text{N}$		Кол-во проб
		Min	Max	Min	Max	
Зоопланктон	21	–23,3	–19,9	6,88	12,30	204
Зообентос	43	–18,9	–13,33	6,79	18,26	65
Пелагический нектон	21	–22,1	–18,9	11,4	16,84	627
Донные рыбы и головоногие	22	–20,08	–15,75	13,05	18,40	86
Всего	107	–23,3	–13,33	6,79	18,4	622

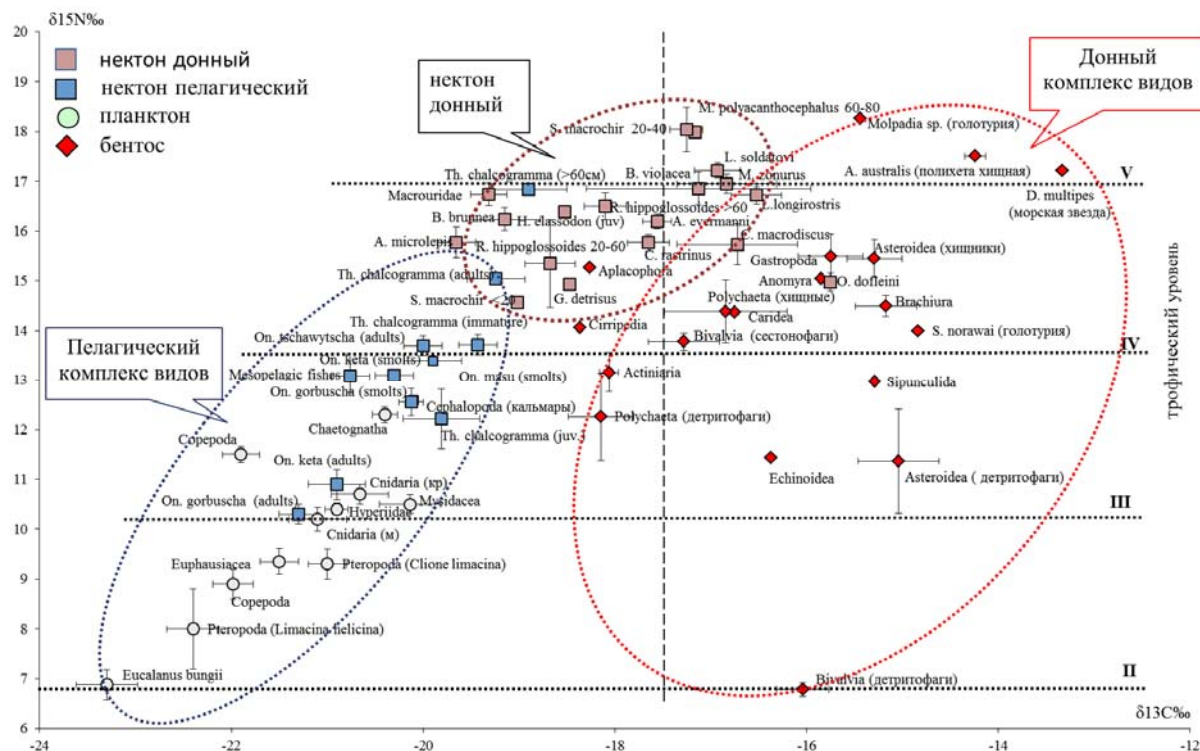


Рисунок 6 – Трофический статус гидробионтов в трофической сети глубоководной части Охотского моря: II, III, IV, V – трофические уровни; ----- условная граница разделения гидробионтов, питающихся преимущественно донной или пелагической пищей (Горбатенко и др., 2015)

Изотопный состав $\delta^{13}\text{C}$ пелагического нектона изменяется от –22,1 до –18,9 ‰, донного нектона – от –18,2 до –15,1 ‰. Чем выше доля донных животных в рационе, тем выше значения $\delta^{13}\text{C}$ тела рыб. Таким образом, согласно изотопным исследованиям в глубоководной части моря весь пелагический нектон и большинство донных рыб (около 70 %) базировались в своем питании на пелагических объектах (рис. 6), что не характерно для шельфовой зоны, где более 90 % исследованных видов зообентоса и донного нектона базировались на органическом материале донного происхождения (см. рис. 3).

Результаты анализа стабильных изотопов в глубоководной части позволяют предполагать, что наиболее важным источником пищи для донных рыб являются пелагические объекты (пастбищная пищевая цепь), а не донные объекты (глубоководная пищевая цепь, которая базируется на фито- и зоодетрите – детритная пищевая цепь) (рис. 7).

В результате популяции глубоководных рыб слабо связаны с динамикой донных сообществ и более сильно связаны с процессами, влияющими на пелагические сообщества. Взаимная важность двух путей (по пастбищной и детритной пищевым цепям) трансформации вещества и энергии в донных сообществах, выявленная в результате изотопных исследований, показывает

разную степень зависимости донного сообщества от пастбищной пищевой цепи на шельфе и в глубоководной зоне, хотя оба пути берут свое начало от первичной продукции поверхностных вод. На шельфе более 90 % исследованных видов донного нектона базируются на органическом материале донного происхождения, а на континентальном склоне всего около 30 %, т.е., двумерная картина распределения значений $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ доминирующих видов наглядно демонстрирует высокую степень взаимосвязи отдельных пищевых цепей в пелагическом и донном сообществах в различных биотопах Охотского моря, которая в определенной степени обеспечивает стабильность существования биоценозов.

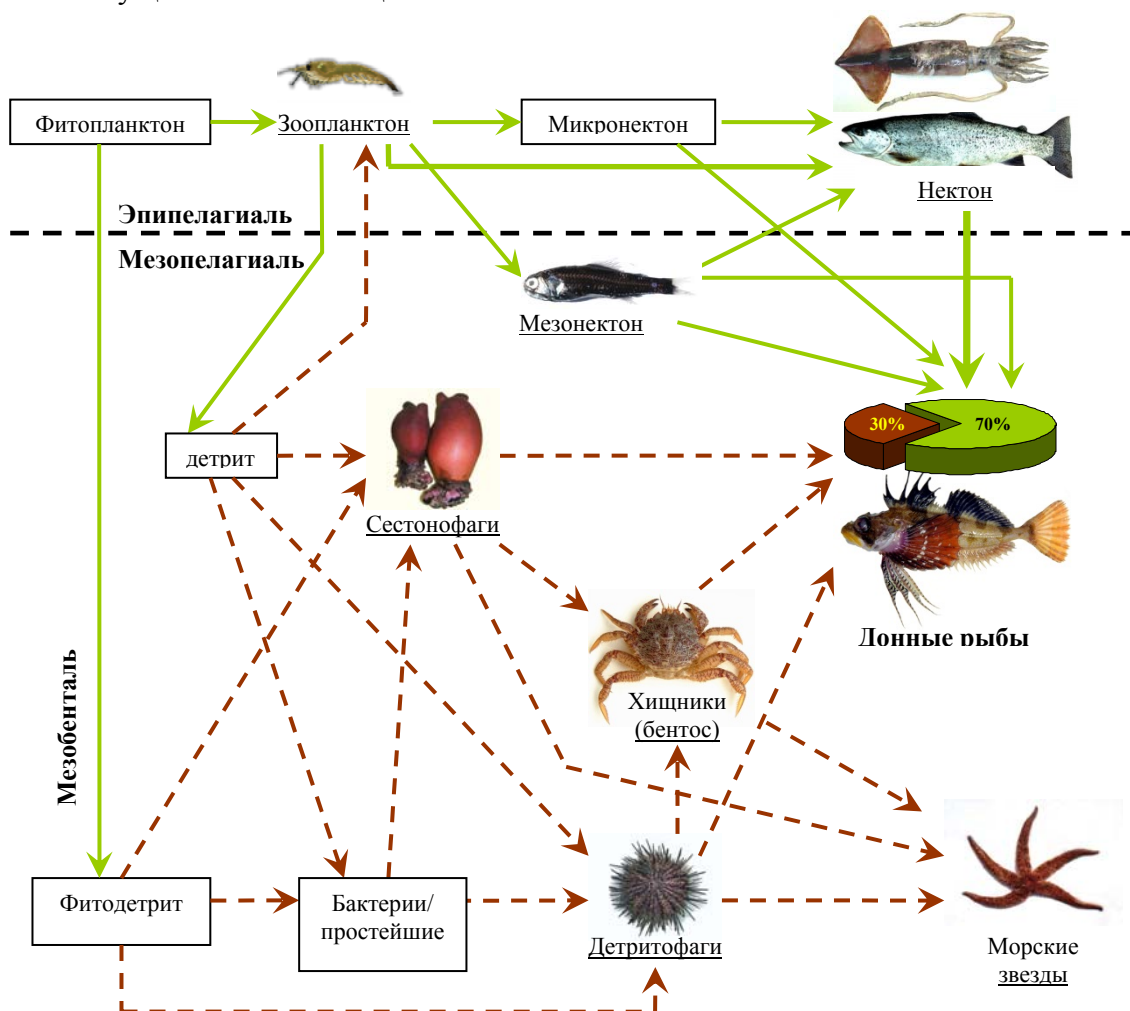


Рисунок 7 – Упрощенная схема трофических путей в глубоководной пищевой цепи Охотского моря: --> – фитодетритный путь, через детритную пищевую цепь, к донным сообществам, --> – путь через пастбищную пищевую цепь к донным сообществам

Глава 6. Биохимический состав (белки, жиры, углеводы, вода, зола) и калорийность гидробионтов

Исходя из относительной однородности среды обитания гидробионтов в период проведения комплексных съемок в Охотском море в зимне-весенний и летне-осенний периоды (см. гл. 2), данные по калорийности зоопланктона объединили по этим двум сезонным интервалам.

Планктон. Среди таксономических групп зоопланктона наиболее ценными в энергетическом отношении являются эвфаузииды и копеподы – 5,5–5,8 ккал/г в сухом веществе (рис. 8, А). Относительно низкая калорийность характерна для ракообразных с высоким содержанием минерального вещества (зола), к которым относятся гиперииды и мизиды – 4,6–5,2 ккал/г сух. в-ва. Минимальная калорийность в сухом веществе наблюдается у медуз – 0,8–1,0 ккал/г. Содержание сухого вещества в зоопланктоне изменяется от 3,6 до 21,0 % (рис. 8). Максимальное

содержание сухого вещества и наиболее высокая калорийность (более 1000 кал/г) в сыром веществе наблюдаются у эвфаузиид, а минимальные значения – у медуз (менее 50 кал/г в сыром веществе) (рис. 8, Б). В сезонном аспекте в зимне-весенний период планктеры имеют более низкую энергетическую ценность, что в основном связано с более низким содержанием жиров у большинства исследованных видов (рис. 8). В летне-осенний период происходит увеличение калорийности у всех видов планктеров, включая медуз. Это связано с тем, что зоопланктон высоких и умеренных широт, как правило, накапливает запасы липидов во время продуктивного летнего периода.

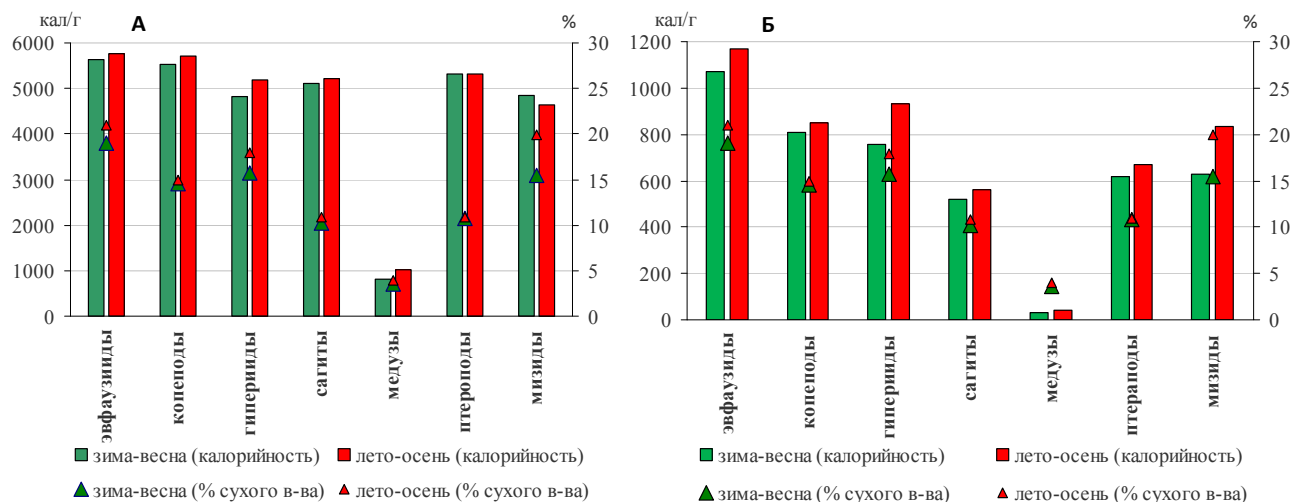


Рисунок 8 – Калорийность (кал/г) зоопланктона Охотского моря: А – в сухом веществе; Б – в сыром веществе

Бентос. В разделе обобщены данные по биохимическому составу и калорийности зообентоса в целых организмах (включая наружный минерализованный скелет) и отдельно в мягких тканях (органических соединениях), а также рассчитано количество энергии (в калориях), сосредоточенной на различных трофических уровнях у макрозообентоса западнокамчатского шельфа.

Заметные различия в биологии исследованных видов зообентоса способствуют тому, что биохимические показатели в организмах варьируют в широких пределах. Содержание сухого вещества у 62 видов макрозообентоса 17 таксономических групп находится в пределах 9,1–65,8 %. Содержание золы в сухом веществе у разных видов варьирует от 11,0 (полихета *Nephtys zonata*) до 95,6 % (двустворка *Cyclocardia crebricostata*). Количество золы, как и количество сухого вещества, напрямую зависит от наличия и мощности покровных структур (раковины или хитинового панциря). Осредненные данные по калорийности разных групп макрозообентоса показывают, что она варьирует от 155 до 1037 кал/г сырого вещества (табл. 10).

Сведения о реальных трофических позициях видов макробентоса в пищевой сети на шельфе западной Камчатки, полученные по данным анализа стабильных изотопов (Горбатенко и др., 2012б), позволили рассчитать количество энергии, содержащейся в бентосных животных различных трофических уровней (табл. 10).

На основании полученных данных по биомассе и калорийности представилась возможность рассчитать энергетический эквивалент бентоса (кал · 10¹²). При рассмотрении количества энергии, сосредоточенной в различных группах зообентоса, наблюдается значительное расхождение с показателями их биомассы (табл. 10). По биомассе низкокалорийные иглокожие доминируют в макробентосе (33,2 %), однако при пересчете на энергию иглокожие составляют всего около 12,3 % энергетического эквивалента бентоса. Основное количество энергии (более

70 %) сосредоточено в ценных в кормовом отношении организмах, что свидетельствует о достаточной кормовой обеспеченности бентофагов шельфа западного побережья Камчатки (табл. 10). Доля энергии, сосредоточенной в животных II трофического уровня, составила 77,8 %, на III–IV трофических уровнях – 22,2 %.

Таблица 10 – Энергетические показатели макрозообентоса западнокамчатского шельфа

Таксон	Ресурс, тыс. т	Доля, %	Калорий- ность, кал/г сырого в-ва	Энергетиче- ский эквива- лент, 10 ¹² ккал	Доля, %
Консументы 1-го порядка	15567	86,9	398,0±253,0	6,19	77,8
Bivalvia	3996	22,3	474,0±43,6	1,89	23,7
Polychaeta	2062	11,5	840,0±31,9	1,73	21,7
Echinoidea	5945	33,2	155,0±23,3	0,92	11,6
Holothuroidea	1478	8,2	386,0±11,2	0,57	7,2
Gammaridea	430	2,4	1037,0±38,3	0,45	5,7
Ophiuroidea	441	2,5	364,0±14,5	0,16	2,0
Прочие	1215	6,8	383,0±146,9	0,47	5,9
Консументы 2–3-го порядка	2354	13,1	752,0±216,4	1,77	22,2
Nemertea	118	0,7	778,0±42,0	0,09	1,1
Polychaeta	1000	5,6	840,0±31,9	0,84	10,6
Isopoda	1	0,0	803,0±12,0	0,001	0,0
Gammaridea	215	1,2	1037,0±38,3	0,22	2,8
Asteroidea	126	0,7	518,0±18,1	0,07	0,9
Anomura	185	1,0	969,0±48,4	0,18	2,3
Brachyura	80	0,4	576,0±12,1	0,05	0,6
Caridea	65	0,4	923,0±42,5	0,06	0,8
Gastropoda	340	1,9	511,0±47,0	0,17	2,1
Прочие	224	1,2	383,0±26,0	0,09	1,0
Весь бентос	17921	100,0	444,0±265,2	7,96	100,0

Примечание. Ресурс подсчитан с учетом траловых и дночерпательных уловов (Надточий и др., 2007; Горбатенко и др., 2012а).

Нектон. В подразделе оценены основные биоэнергетические параметры для 14 многочисленных видов пелагических рыб и кальмаров. Обобщенные данные по биохимическому составу нектона в Охотском море показали, что у исследованных видов калорийность мышечных тканей изменяется от 867 кал/г (кальмары) до 2062 кал/г (чавыча) сырого вещества и от 5151 до 6484 кал/г сухого вещества (Горбатенко и др., в печати). Для исследованных видов нектона характерна высокая калорийность мышечных тканей, за исключением минтая, молоди сельди (до 13 см) и лососей (до 20 см), а также кальмаров (у которых исследовали только мантию) (рис. 9).

Нектобентос. Калорийность мышечной ткани у 31 вида донных рыб в Охотском море варьирует от 523 до 1456 кал/г сырого вещества (рис. 10). Для большинства исследованных видов донных рыб, в отличие от пелагических, характерно низкое содержание липидов. Максимальные показатели содержания липидов наблюдаются у полярной акулы *Somniosus pacificus* и черного палтуса (4,6–8,7 % в сыром веществе), в меньшей степени (2–3 % в сыром веществе) у камбал и зубатки. Из 26 исследованных видов донных рыб, лишь у 6 видов калорийность оказалась ниже 1000 кал/г сырого вещества, у остальных 20 видов она варьировала от 1000 до 1500 кал/г сырого вещества.

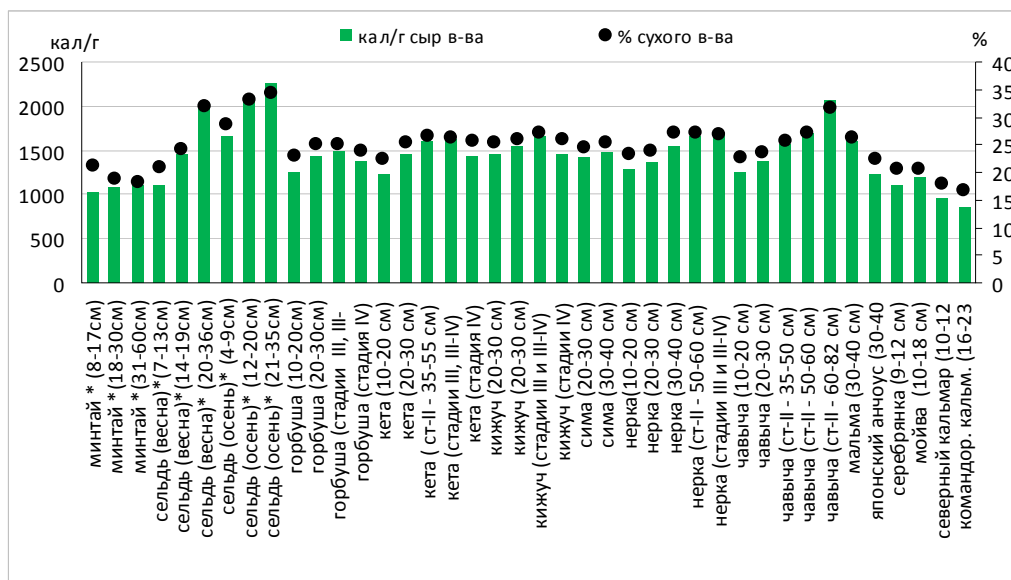


Рисунок 9 – Калорийность (кал/г сырого вещества) мышечных тканей нектона в Охотском море

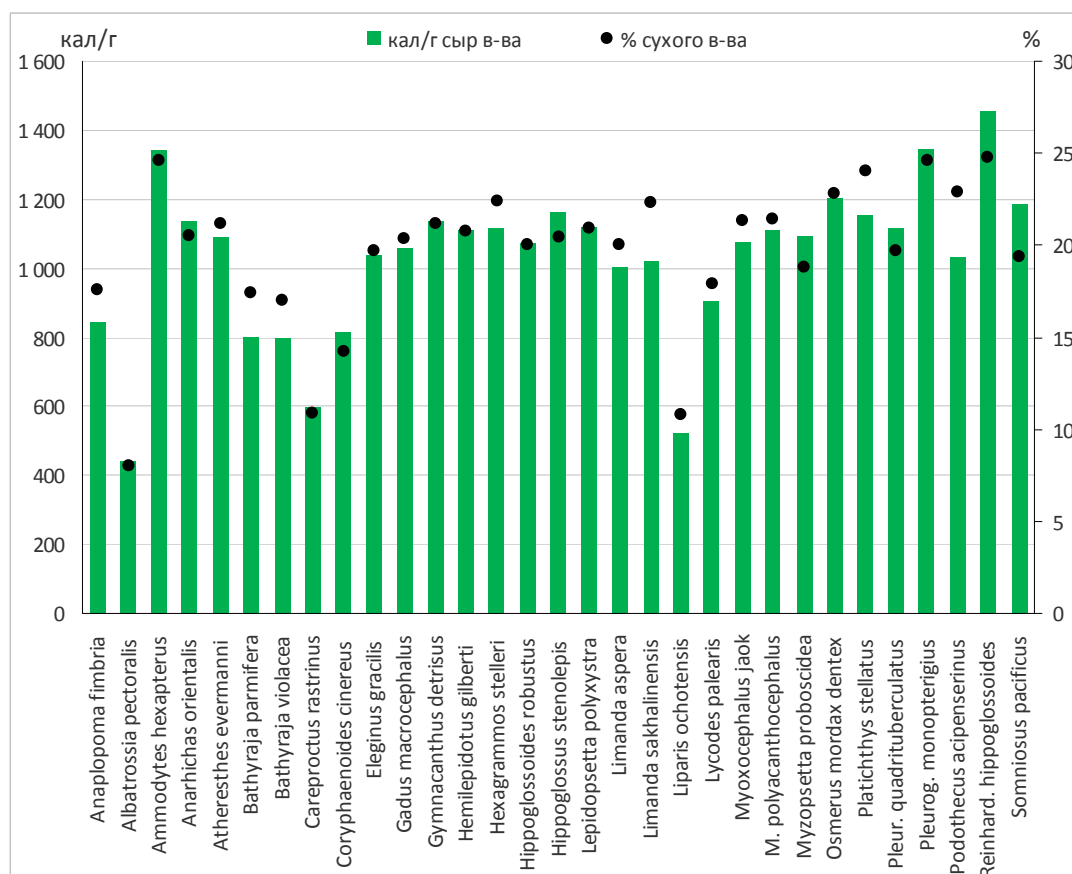


Рисунок 10 – Калорийность (кал/г сырого вещества) мышечных тканей донных рыб в Охотском море

В заключение следует отметить, что выявленные существенные различия в калорийности отдельных таксономических групп зоопланктона и зообентоса (в 7–14 раз), а также нектона (в 1,5–3,0 раза) ставят под сомнение корректность использования показателей биомассы гидробионтов (в сыром веществе) при построении трофодинамических моделей, так как эти показатели недостаточно адекватно отражают роль отдельных групп (видов) в трофической сети.

Глава 7. Элементный (химический) состав гидробионтов Охотского моря

Основной задачей трофодинамики является изучение закономерностей биологической трансформации вещества и энергии в экосистемах. Наиболее универсальным количественным показателем этих процессов является органический углерод – основной элемент трансформируемого в экосистемах органического вещества, содержащийся во всех компонентах организмов (Парсонс и др., 1982).

7.1. Зоопланктон. Данные по содержанию органического углерода и азота в гидробионтах, как и в случае с данными по калорийности, были объединены по двум временным интервалам, соответствующим зимне-весеннему и летне-осеннему периодам. В зимне-весенний период количество органического углерода в зоопланктоне изменялось от 3,51 до 49,34 %, в летне-осенний период – от 4,21 до 55,89 %. На рис. 11 показаны достоверные различия количества органического углерода в зоопланктоне в зимне-весенний (ср. $t -0,9 \dots -0,1$ °C) и летне-осенний ($+1,0 \dots +4,4$ °C) периоды. Более низкие значения углерода и высокие азота у большинства доминирующих видов планктона в зимне-весенний период в первую очередь связаны с относительно низким содержанием липидов и высоким содержанием белков, что характерно при потреблении гидробионтами растительной пищи.

Рисунок 11 –
Сезонные показатели элементного состава (C, N) массовых видов зоопланктона Охотского моря

Количество углерода в сырой массе у ракообразных (копеподы, эвфаузииды, мизиды, гиперииды) в 2 раза выше, чем у ойкоплевр и сагитт, а при

сопоставлении с медузами – более чем на порядок (рис. 12). Поэтому при расчетах продукции не следует использовать единый переводной коэффициент биомассы в углерод для всего зоопланктона, как это принято в некоторых исследованиях (Дворецкий, Дворецкий, 2010; и др.), так как содержание углерода в зоопланктоне напрямую зависит от доминирования той или иной группы (или видов) и от сезона наблюдений (табл. 11).

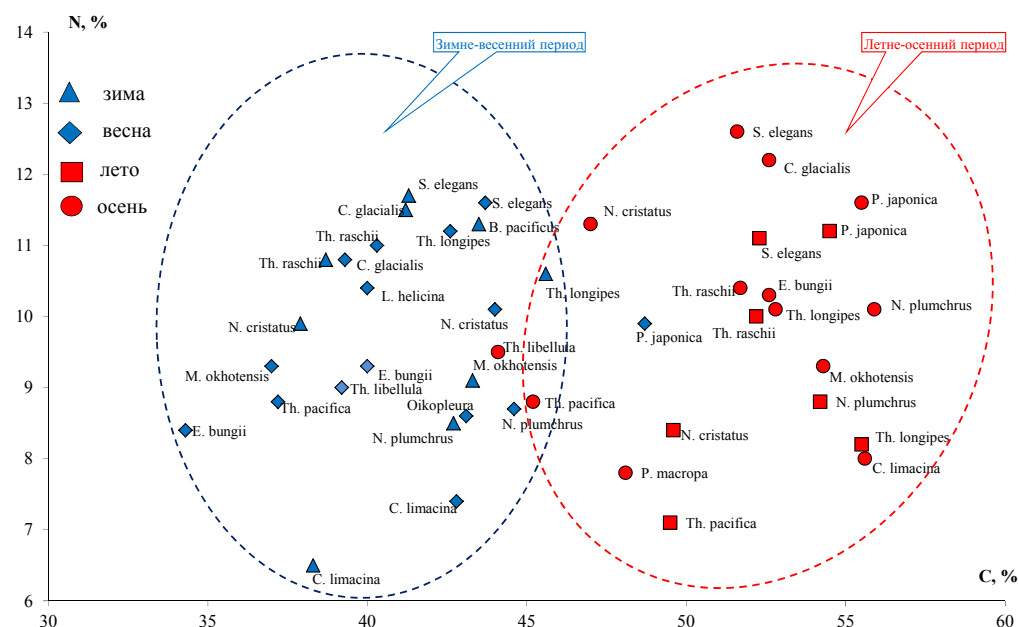
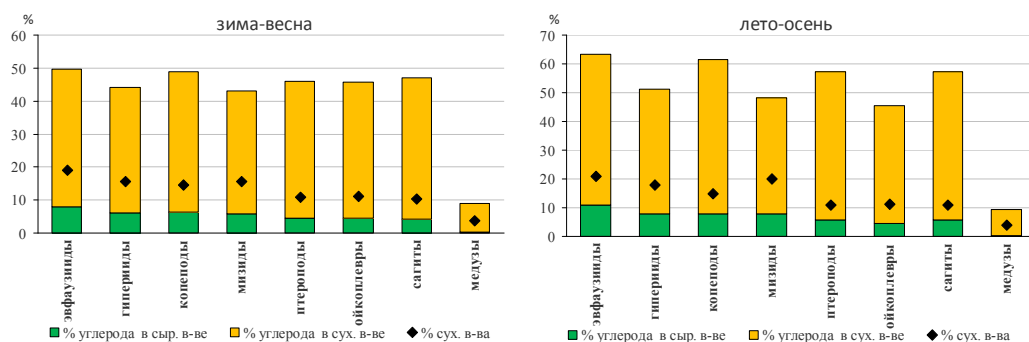


Рисунок 12 –
Содержание органического углерода в зоопланктоне Охотского моря



При сопоставлении наших данных по содержанию органического углерода в теле планктонных животных различных таксономических групп с данными предыдущих исследований (Виноградов, Шушкина, 1987) можно отметить некоторые отличия, в первую очередь связанные с сезонными изменениями содержания органического углерода, которые ранее не были учтены. Кроме того, нами получены данные по содержанию углерода не только для копепод и эвфаузиид, но и для сагитт, гипериид, птеропод, медуз, мизид и ойкоплевр, которые в планктонных сообществах отдельных районов могут занимать доминирующее положение. Таким образом, новые данные по содержанию органического углерода в зоопланктоне существенно дополняют и уточняют основополагающую сводку М.Е. Виноградова и Э.А. Шушкиной (1987), широко используемую в многочисленных работах, связанных с оценкой продукции гидробионтов.

Таблица 11 – Содержание углерода и переводные коэффициенты для доминирующих групп зоопланктона в Охотском море

Таксон	Содержание сухого вещества, %		Содержание углерода в сухом веществе, %		Углерод в 1 мг сухого вещества		Углерод в 1 мг сырого вещества		Переводные коэффициенты от углерода к сырой массе	
	з-в	л-о	з-в	л-о	з-в	л-о	з-в	л-о	з-в	л-о
Копеподы	14,6	14,9	42,75	53,67	0,15	0,15	0,062	0,08	16,02	12,51
Эвфаузииды	19,0	21,0	41,77	52,27	0,19	0,21	0,079	0,11	12,6	9,11
Мизиды	15,5	19,9	37,35	40,1	0,16	0,2	0,058	0,08	17,27	12,53
Гиперииды	15,7	17,9	38,22	43,39	0,16	0,18	0,06	0,078	16,66	12,88
Птероподы	10,8	10,9	41,57	51,57	0,11	0,11	0,045	0,056	22,27	17,79
Ойкоплевры	11,2	11,3	41,1	42,2	0,11	0,11	0,046	0,048	21,72	20,97
Сагитты	10,2	10,9	42,67	51,6	0,1	0,11	0,044	0,056	22,98	17,78
Медузы	3,6	4,0	8,67	8,95	0,04	0,04	0,003	0,004	320,27	279,33
Прочие	12,6	13,9	36,8	43,0	0,13	0,14	0,05	0,064	20,14	15,66

Примечание: з-в – зима-весна, л-о – лето-осень.

7.2. Зообентос. Для исследования элементного состава (С и N) зообентоса Охотского моря были проанализированы сухие мягкие ткани 47 видов, входящих в 17 таксономических групп. Данные по содержанию сухого вещества и неорганических соединений (зола) в макробентосе, полученные при биохимических исследованиях, позволили произвести дальнейшие расчеты содержания углерода и азота в сыром веществе и в целых организмах. Доля органического углерода в целом организме у бентосных видов (в сыром веществе) изменялась от 1,4 до 7,8 % (табл. 12). Минимальные значения содержания углерода (менее 2 %) наблюдались у асцидий и морских ежей, а максимальные (более 7 %) – у амфипод и креветок. Данные о трофическом статусе видов макробентоса шельфа западной Камчатки, полученные в результате исследования изотопного состава (см. гл. 5), позволили рассчитать общую биомассу и количество органического углерода в зообентосе различных трофических уровней (табл. 12). На II трофическом уровне (консументы 1-го порядка) располагаются практически все двустворчатые моллюски, все иглокожие и «мирные» полихеты, которые в сумме составляют 79,2 % биомассы зообентоса. Плотоядные животные (в основном III трофический уровень) суммарно по биомассе составляют 20,8 %.

Оценки долей различных групп зообентоса по данным о биомассе и содержании органического углерода существенно различаются (табл. 12). Так, по биомассе на II трофическом уровне доминируют низкокалорийные иглокожие, на долю которых приходится 33,2 % общей

биомассы макробентоса. В единицах органического углерода в иглокожих сосредоточено всего 16,9 % общей энергии макробентоса, т.е. их доля в углеродном эквиваленте была в 2 раза меньше, чем в общей биомассе.

Таблица 12 – Количественные (биомасса) и энергетические (органический углерод, С) показатели таксономических групп макрозообентоса на шельфе западной Камчатки, тыс. т

Таксон	Биомасса *	Доля по биомас- се, %	Доля С в це- лом организ- ме, в сыром в-ве, %	Количество С	Доля по С, %
Консументы 1-го порядка	15567	86,9	3,2	501,0	79,2
Bivalvia	3996	22,3	4,0	157,8	24,9
Polychaeta	2062	11,5	6,3	129,9	20,5
Echinoidea*	5945	33,2	1,8	107,0	16,9
Holothuroidea*	1478	8,2	2,1	31,0	4,9
Gammaridea	430	2,4	7,8	33,5	5,3
Ophiuroidea*	441	2,5	2,5	10,9	1,7
Varia	1215	6,8	2,6	29,9	5,0
Консументы 2–3-го порядка	2354	13,1	5,6	132,0	20,8
Nemertea	118	0,7	6,0	7,1	1,1
Polychaeta	1000	5,6	6,3	63,1	10,0
Isopoda	1	0,0	3,8	0,0	0,01
Gammaridea	215	1,2	7,8	16,8	2,7
Asteroidea*	126	0,7	3,0	3,8	0,6
Anomyra*	185	1,0	6,9	12,8	2,0
Brachiura*	80	0,4	4,0	3,2	0,5
Caridea*	65	0,4	7,3	4,8	0,8
Gastropoda*	340	1,9	3,8	12,9	2,0
Varia	224	1,2	3,1	6,5	1,1
Весь бентос	17921	100,0	3,5	633	100,0

* Ресурс подсчитан с учетом траловых ловов и дночерпательных сборов.

7.3. *Нектон и нектобентос.* Содержание сухого вещества в мышечных тканях 16 видов пелагических рыб и 5 видов кальмаров находится в пределах от 16,7 до 31,6 % (рис. 13). Содержание органического углерода изменяется от 43,1 до 61,1 % в сухом веществе и от 7,2 до 18,4 % в сыром веществе. Содержание сухого вещества в мышечных тканях у 34 видов донного нектона находится в пределах от 8,0 до 24,8 % (рис. 14). Диапазон средних значений содержания органического углерода в сухом веществе донных рыб изменяется от 44,1 до 57,5 %.

В отличие от пелагических, для донных рыб характерно относительно низкое содержание органического углерода в сухом веществе. Так, лишь у 6 видов нектона (черного палтуса, длинноперого шипошека *Sebastolobus macrochir*, палтусовидной камбалы, наваги, черного *Coryphaenoides acrolepis* и пепельного *C. cinereus* макрурусов) количество органического углерода в сухом веществе мышечных тканей превысило 50 %. Исследования элементного состава мышечной ткани донных рыб показали, что содержание органического углерода у них изменяется от 3,5 (малоглазый макрурус) до 14,2 % (черный палтус) в сыром веществе (рис. 14).

Таким образом, полученные данные по содержанию органического углерода (основного и наиболее точного показателя энергетического эквивалента) хорошо согласуются с данными по калорийности гидробионтов (см. гл. 6) и также указывают на существование очень больших различий энергетических показателей у разных групп гидробионтов. Количество органического углерода в сухой массе гидробионтов у разных групп различается в разы, а в сырой – на по-

рядок. Поэтому при расчетах продукции отдельных крупных компонентов морских экосистем (зоопланктона, бентоса и nekтона) необходимо учитывать таксономическую принадлежность входящих в их состав гидробионтов.

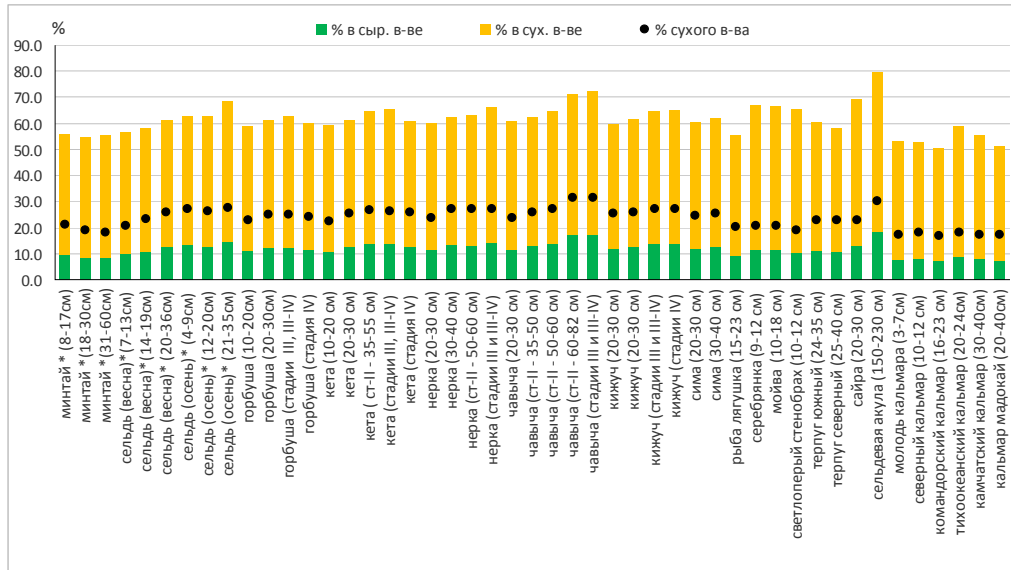


Рисунок 13 – Содержание органического углерода у доминирующих видов пелагических рыб и кальмаров Охотского моря

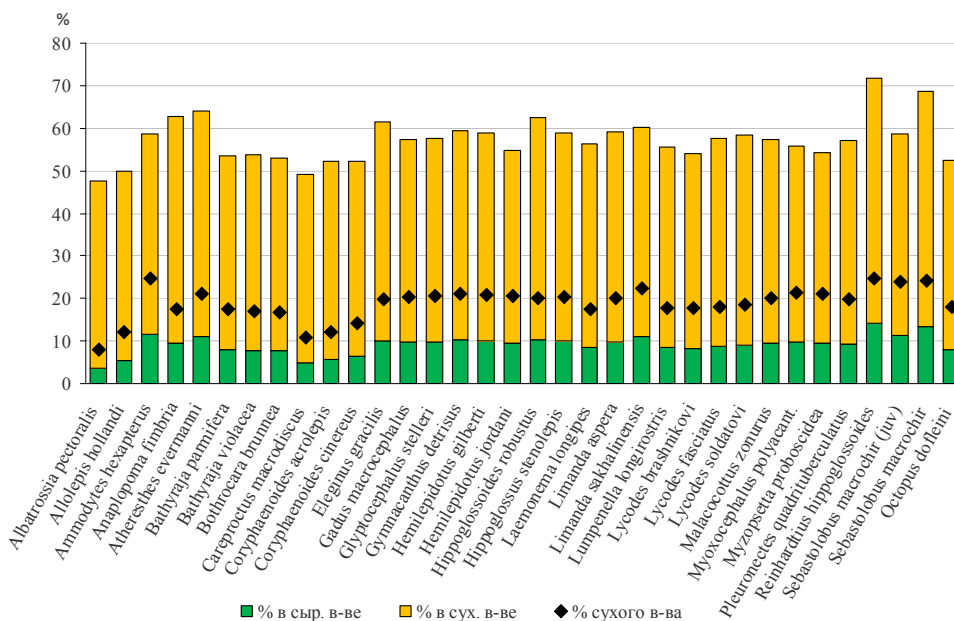


Рисунок 14 – Содержание органического углерода у доминирующих видов донного nekтона Охотского моря

Глава 8. Трофодинамика гидробионтов Охотского моря

Одним из направлений трофологических работ является экосистемное моделирование, которое получает все более широкое развитие в исследованиях многих районов Мирового океана, в том числе, дальневосточных морей. Построенные ранее трофодинамические модели для дальневосточных морей (Дулепова, 2002; Радченко, 2011, 2015; Заволокин, 2014) позволили на определенном этапе исследовать динамику процессов и их сбалансированность в экосистеме. Представленные модели имели существенные различия, связанные с отсутствием полной информации по обилию всех компонентов экосистемы (в особенности низших трофических уровней) и их роли в трофических потоках (Заволокин, 2014), а также достоверных энергетических показателей гидробионтов (выраженных в калориях или в органическом углероде). Ранее В.И. Радченко (2011, с. 78) при построении трофодинамических моделей отмечал, что «на данном этапе исследований трофических отношений планктона Охотского моря мы не го-

товы дать достоверную информацию по рационам и не можем определить соотношение у конкретных видов и даже групп планктона, какую долю в пищевом рационе составляют автотрофы и гетеротрофы».

В настоящей главе на основании расчетов потоков энергии, наряду со среднемноголетними показателями, также проведен сравнительный анализ трофической структуры пелагических сообществ и оценена роль отдельных компонентов в динамике трофических потоков при разном уровне численности nekтона и хищного планктона в Охотском море на примере 2000 и 2009 гг. В эти годы наблюдалась наибольшая разница в концентрациях nekтона и в первую очередь минтая, который является основным переносчиком энергии на высшие трофические уровни в Охотском море.

Пелагическая (пастбищная) пищевая цепь Охотского моря

Для определения продукционного потенциала основных элементов экосистемы Охотского моря, как и в работе В.Я. Бергера (2007) для экосистемы Белого моря, проанализированы отдельные составляющие продукционных процессов и сделана попытка соотнести их как между собой, так и с величиной потребления вещества и энергии на разных уровнях трофических цепей.

На основании накопленной в 2000-е гг. информации по биомассам и продукции групп и компонентов основных трофических уровней в пелагиали Охотского моря (см. гл. 3–7) рассчитаны осредненные данные основных параметров продуцирования пелагического сообщества (табл. 13). При анализе функционирования сообществ в качестве меры его интенсивности обычно используют показатели энергии, в данном случае использовался углеродный эквивалент. Как отмечено выше, продукция фитопланктона в Охотском море оценена в 694,8 млн тС/год, микрогетеротрофов – 136,2 млн тС/год, что суммарно составляло 831,0 млн тС/год «первопищи», или $151,8 \cdot 10^9$ млн т в сырой массе (табл. 13).

Функционирование пелагических сообществ в 2000-х гг. (2000–2014 гг.). Расчеты, произведенные на основе данных по биомассам, продукции и содержанию органического углерода зоопланктона Охотского моря, показали, что продукция копепод-фильтраторов в Охотском море составляет 117,2 млн тС/год, а их доля на II трофическом уровне равна 66 % в углеродном эквиваленте (табл. 13). По нашим оценкам (см. гл. 4), среднемноголетнее суммарное годовое потребление кормовых объектов копеподами составило 2945 млн т/год, среди которых в годовом рационе преобладает фитопланктон – 76,8 % по массе, а доля микрогетеротрофов составляет 21,5 % (см. п. 4.1).

Продукция эвфаузиид оценена в 56,1 млн тС/год, а их доля на II трофическом уровне равна 31,6 % в углеродном эквиваленте (табл. 13). Годовое потребление корма эвфаузидами составляет 1445,6 млн т/год, доля фитопланктона в рационе – 78,9 %, микрогетеротрофов – 19,4 % от общего годового потребления корма. Суммарно на обеспечение годового рациона первичных консументов – копепод и эвфаузиид – уходит 28,9 % общей продукции «первопищи».

Перенос энергии на **III трофическом уровне** происходит через хищный планктон и nekтон. Наиболее весомый вклад вносят доминирующие группы хищного планктона, доля которых на III трофическом уровне составляет 96,6 % в углеродном эквиваленте (табл. 13). Продукция сагитт составляет 12,78 млн тС/год, а их доля на III трофическом уровне – 69,8 % в углеродном эквиваленте. Доля гипериид и медуз составляет соответственно 26,0 и 0,8 %. В главе 4 показано, что среднемноголетнее суммарное годовое потребление кормовых объектов сагиттами достигает 320 млн т. В годовом рационе сагитт преобладают копеподы – 281,4 млн т, или 87,9 % по массе от общего потребления, что составляет 64,7 % валового запаса копепод, и только 2,2 % эвфаузиид и 2,0 % сагитт. Стандартные расчеты выедания показали, что гиперии-

ды выедают за год 152,5 млн т корма. В рационе гипериид доминируют копеподы, годовое потребление которых составило 56,7 млн т (13,0 % от валового запаса копепод в Охотском море). Суммарно хищный планктон выедает 50,5 % валового запаса зоопланктона, или 16,2 % его продукции, а основной пресс приходится на копепод – соответственно 78,3 и 19,7 % (см. табл. 6). Примерно на порядок меньше вклад функциональных групп нектона, на их долю приходится всего 3,4 % общего количества органического вещества, сосредоточенного на III трофическом уровне.

Таблица 13 – Основные параметры продуцирования в пелагическом сообществе Охотского моря в 2000–2014 гг.

Трофический уровень	Компонент экосистемы	Биомасса, млн т сырого в-ва	Коэффициенты сырого в-ва/С	Биомасса, млн тС/год	Р/В-коэффициенты С	Продукция, млн т сырого в-ва	Продукция, млн тС/год	Продукция г/С/м ²	Значимость компонентов на трофическом уровне в С, %
I	Фитопланктон	63,2	20,0	3,2	220,0	13896,0	694,8	450,0	83,6
	Микрогетеротрофы	64,0	9,4	6,8	20,0	1280,0	136,2	88,2	16,4
	Сумма	127,2	12,8	10,0	83,4	15176,0	831,0	538,2	100
II	Эвфаузииды	58,7	10,6	5,6	10,10	592,8	56,1	36,3	31,6
	Копеподы	108,3	14,0	7,7	15,2	1645,7	117,2	75,9	66,0
	Прочие	5,1	13,3	0,3	10,8	55,9	4,1	2,7	2,4
	Сумма	172,1	12,6	13,6	13,0	2294,4	177,4	114,9	100
III	Гиперииды	5,9	14,5	0,41	11,70	69,03	4,752	3,10	25,9
	Сагитты	42,7	20,0	2,13	6,00	256,20	12,780	8,30	69,8
	Медузы	4,1	285,2	0,01	10,0	41,00	0,144	0,10	0,8
	Сельдь	2,5	7,2	0,35	0,34	0,86	0,119	0,10	0,7
	Серебрянка	1,8	8,7	0,21	0,29	0,52	0,060	0,04	0,3
	Мойва	0,8	8,8	0,09	0,35	0,26	0,030	0,02	0,2
	Лососи	0,8	8,2	0,09	1,14	0,86	0,105	0,10	0,6
	Кальмары	0,5	11,9	0,04	2,5	1,25	0,105	0,10	0,6
	Минтай (< 30 см)	0,8	10,2	0,10	2,5	2,0	0,197	0,10	1,1
	Прочие*	0,11	10,02	0,01	0,40	0,14	0,010	0,01	0,04
	Сумма	59,92	17,55	3,44	5,36	372,12	18,302	11,97	100
IV	Минтай 30–60 см	8,520	11,11	0,767	0,70	5,960	0,537	0,348	82,2
	Кальмары	0,500	11,94	0,042	2,50	1,250	0,105	0,068	16,0
	Хищные лососи	0,020	8,20	0,002	0,84	0,017	0,002	0,001	0,3
	Усатые киты	0,721	5,43	0,133	0,01	0,007	0,001	0,001	0,2
	Прочие**	0,150	9,09	0,017	0,50	0,075	0,008	0,005	1,3
	Сумма	9,911	10,32	0,961	0,68	7,309	0,653	0,423	100
V	Минтай более 60 см	0,500	11,11	0,045	0,20	0,100	0,009	0,006	61,0
	Хищ. млекопит.***	0,244	5,43	0,045	0,03	0,007	0,001	0,001	9,1
	Прочие****	0,120	5,43	0,022	0,20	0,024	0,005	0,003	29,9
	Сумма	0,864	7,72	0,112	0,13	0,131	0,015	0,010	100

Примечание: прочие* – прочие мелкие рыбы; прочие** – хищные рыбы и морские птицы; хищные млекопитающие*** – зубатые киты и ластоногие; прочие**** – акулы, кинжалозуб, алепизавр и другие хищные рыбы, включая палтусов с пелагическим типом питания.

В составе nekтона наиболее весомый вклад в трансформацию энергии вносят молодёжь минтая, сельдь, лососи, кальмары и серебрянка. Остальные представители nekтона, включая сеголеток минтая, составляют менее 0,1 % и отнесены к прочим.

За вычетом выедания хищным зоопланктоном реальная продукция зоопланктона, которая доступна рыбам, составляет 163,5 млн тС/год, или 2230 млн т сырой массы/год.

Сельдь. Среди видов nekтона на III трофическом уровне преобладала сельдь, её запасы в Охотском море в период 2000–2014 гг. составляли в среднем около 2,5 млн т (см. гл. 4). По данным В.И. Радченко (1994) средний Р/В-коэффициент сельди равен 0,34. Продукция сельди оценена 0,86 млн т/год в сыром веществе. При использовании данных по органическому углероду nekтона продукция сельди составляет 0,144 млн тС/год, а её доля на III трофическом уровне равна 0,7 % в углеродном эквиваленте (см. табл. 13). Как показали наши исследования (см. гл. 4), среднемноголетнее суммарное годовое потребление кормовых объектов сельдью составило 36,9 млн т. Среди кормовых объектов в годовом рационе сельди преобладал зоопланктон – 35,9 млн т, или 97,3 % по массе (4,2 % валового запаса зоопланктона, см. табл. 5).

Лососи. Тихоокеанские лососи обитают в Охотском море только часть года. Летом среднемноголетняя биомасса взрослых лососей в 2000-е гг. составила 483,2 тыс. т, для осени биомасса молоди и взрослых лососей определена в 272,4 тыс. т. Наиболее массовым видом лососей в дальневосточных морях является горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*. У этого вида наблюдается самый высокий среди лососей продукционный потенциал. По данным В.И. Радченко (1994) среднегодовой Р/В-коэффициент горбуши равен 7,7, тогда как для разновозрастной кеты – 0,84. В среднем Р/В-коэффициент для разноразмерной горбуши, кеты *O. keta* и нерки *O. nerka* в Охотском море составил 1,34, а доля этих видов от общего количества лососей в Охотском море равна 98,6 %. Расчёты показали, что суммарная продукция лососей (горбуши, кеты и нерки) в Охотском море составляла 0,105 млн тС/год, а их доля от общей продукции на III трофическом уровне была равна 0,6 % в углеродном эквиваленте (см. табл. 13).

Кальмары. В питании мелких и среднеразмерных кальмаров преимущественное значение имел макропланктон, а у более крупных взрослых особей – nekтон. По нашим данным, суммарное потребление кормовых объектов кальмарами составляет 32,4 млн т/год, доля планктона в рационе кальмаров в среднем составляет 64 %, nekтона – 36 %. Согласно изотопным исследованиям, на III трофическом уровне находятся *Onychoteuthis borealijaponica*, *Berrytheuthis magister*, *Gonatopsis borealis*; на IV – *Gonatus madokai*, *Gonatus onyx* и др. Эпипелагические кальмары обладают высокой скоростью роста, и их годовой Р/В-коэффициент оценивается в 2,5–3,7, в среднем – 3,1 (Зуев и др., 1985; Несис, 1985). Согласно информации за период 1979–2009 гг., среднемноголетняя биомасса nekтона в Охотском море оценена в 17,254 млн т, на кальмаров от этой величины приходится всего около 2,0 млн т (1,2 %) (Шунтов, Темных, 2011). В целом биомасса головоногих в Охотском море достигает 3 млн т и в основном сконцентрирована в бати- и мезопелагиали (Лапко, 1996). Являясь активными мигрантами, они поднимаются на откорм в эпипелагиаль, особенно высока их численность в эпипелагиали ночью. Для расчёта продукции кальмаров в эпипелагиали Охотского моря мы приняли их биомассу равной 1 млн т в связи с тем, что кальмары в эпипелагиали создают концентрации только ночью. Средний Р/В-коэффициент для всех кальмаров 2,5. С учётом данных по содержанию органического углерода у кальмаров (минимальная величина для исследованных групп nekтона), суммарная продукция кальмаров в Охотском море составляет 0,111 млн тС/год, а их доля от общей продукции на III трофическом уровне равна 0,6 % в углеродном эквиваленте (табл. 13).

Серебрянка. В эпипелагиали Охотского моря отмечено 8 видов мезопелагических рыб, среди которых преобладает серебрянка (см. п. 4.3). Несмотря на высокую валовую биомассу,

которая в среднем за год составляет 1,8 млн т, продукция серебрянки на III трофическом уровне составляет всего 0,06 млн тС/год, а ее доля равна 0,3 % в углеродном эквиваленте. Средне-многолетнее суммарное потребление ею кормовых объектов составило 10,29 млн т/год, в годовом рационе серебрянки преобладают эвфаузииды – 46,1 % и копеподы – 40,7 %.

Мойва. Мойва имеет самые низкие продукционные показатели на III трофическом уровне, ее продукция составляет 0,03 млн тС/год, а доля равна 0,2 % в углеродном эквиваленте (табл. 13). Несмотря на низкие продукционные показатели, мойва по объему потребления кормовых объектов в Охотском море уступает только минтаю, сельди и кальмарам, а доля в суммарном потреблении корма нектоном составляет 7,6 %. Средне-многолетнее суммарное потребление кормовых объектов мойвой оценено в 14,74 млн т/год. Среди кормовых объектов в годовом рационе мойвы преобладает зоопланктон – 14,3 млн т/год, или 97,9 % по массе.

Молодь минтая (< 30 см). Минтай длиной до 30 см относится к типичным планктофагам, а его запас в Охотском море в период 2000–2014 гг. сопоставим с запасами лососей и мойвы, в среднем 0,8 млн т (см. гл. 4). По данным В.И. Радченко (2015) средний Р/В-коэффициент для молоди минтая сопоставим с таковым для кальмаров и составляет 2,5. Продукция молоди минтая оценена в 2,0 млн т/год в сыром веществе. С учетом данных по содержанию органического углерода продукция молоди минтая составляет 0,2 млн тС/год, а ее доля на III трофическом уровне равна 1,1 % в углеродном эквиваленте (табл. 13), т.е. благодаря высокой продукции молодь минтая вносит наиболее весомый вклад в суммарную продукцию нектона на III трофическом уровне. По нашим данным (см. гл. 4) средне-многолетнее суммарное годовое потребление кормовых объектов молодь минтая составляет 16,5 млн т. Среди кормовых объектов в годовом рационе молоди минтая преобладает зоопланктон – 98,9 % по массе.

На IV трофическом уровне в Охотском море находится разноразмерный минтай (длина 30–60 см), хищные лососи, кальмары, усатые киты и морские птицы. Из всех видов нектона минтаю принадлежит ведущая роль в пелагическом сообществе Охотского моря, его биомасса в 2000-х гг. в среднем составляла 8,52 млн т в сырой массе. Суммарное воздействие минтая (размером 30–60 см) на биоту, выраженное в объемах потребления кормовых объектов, равно 80,8 млн т/год, что составляет более 50 % общего потребления кормовых объектов нектоном. Основной пресс потребления приходится на эвфаузиид (около 47 млн т/год), что составляет более 20 % их валового запаса. Величина среднего годового Р/В-коэффициента минтая зависит от доли молодых особей и изменяется от 0,6 до 0,8 (Дулепова, Соколовский, 1988; Шунтов и др., 1993а; Дулепова, 2013). Средне-многолетняя продукция данного вида для 2000-х гг. оценена в 0,54 млн тС/год, что равно 82,2 % общей продукции гидробионтов на IV трофическом уровне (табл. 13).

На долю пелагических кальмаров, замыкающихся в основном на нектонную пищу, приходится 14,9 % энергии, сосредоточенной на IV трофическом уровне (табл. 13). Доля хищных лососей в Охотском море составляет 2,4 % общей биомассы лососей. Исходя из данных по содержанию органического углерода продукция хищных лососей составила 0,002 млн тС/год, а их доля на IV трофическом уровне равна 0,3 %.

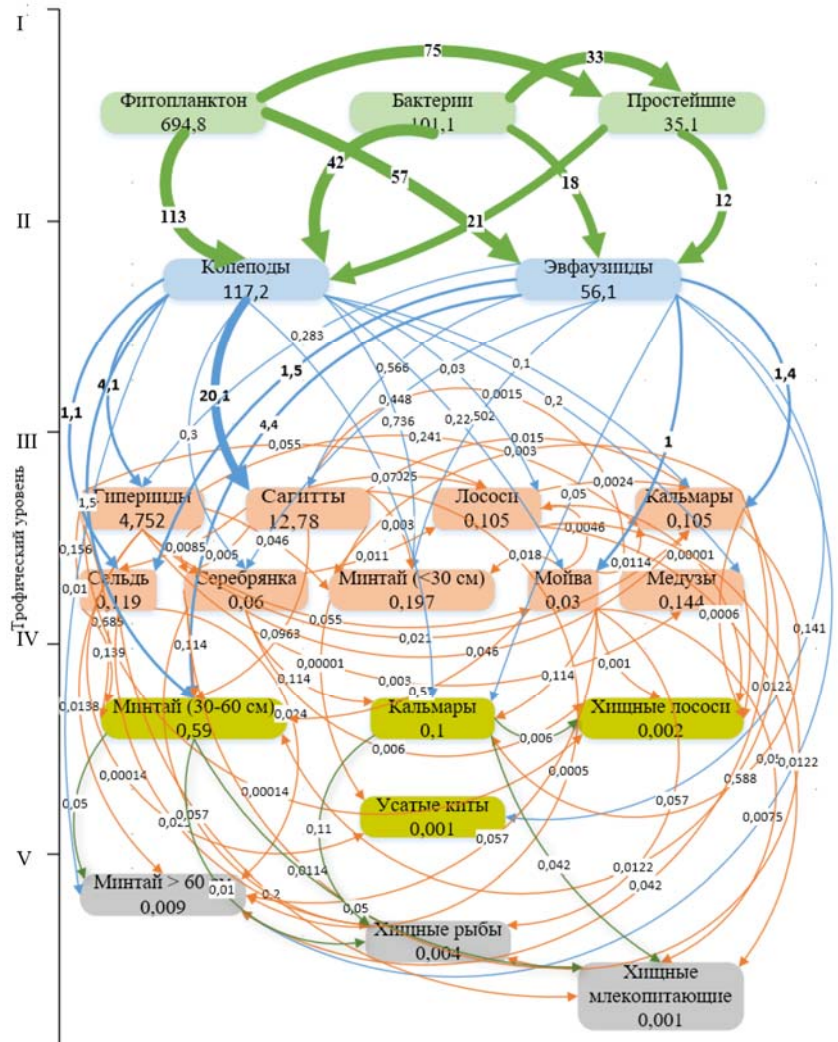
Биомасса усатых китов в Охотском море оценивается в 0,72 млн т сырой массы (Miyashita et al., 2005). Р/В-коэффициент в среднем для усатых китов принят равным таковому для китов прикурильских тихоокеанских вод – 0,01 (Заволокин, 2014), а их продукция составляет 0,001 млн тС/год (табл. 13). Основу прочих объектов на IV трофическом уровне составляют морские птицы, численность которых в Охотском море оценивается цифрой в 15 млн особей (Шунтов, 2016).

Через V трофический уровень в Охотском море проходит минимальное количество энергии – 0,015 млн тС/год (табл. 13). Основу данного уровня составляют консументы 4-го по-

рядка, которые находятся на вершине пищевой пирамиды. Это сверхкрупный минтай, акулы, хищные морские млекопитающие (зубатые киты, ластоногие). Среднегодовалая биомасса сверхкрупного минтая по данным съемок ТИНРО-Центра в 2000-х гг. составляла 0,5 млн т, акул – 0,1 млн т. Биомасса зубатых китов в Охотском море оценена в 0,135 млн т (Miyashita et al., 2005), ластоногих – 0,109 млн т (по неопубл. данным А.Е. Кузина, ТИНРО-Центр). В составе данной группы животных нет быстрорастущих форм, и их Р/В-коэффициент составляет только 0,11 (табл. 13). Для хищных млекопитающих Р/В-коэффициент в Охотском море, как и для прикурильских тихоокеанских вод, принят равным 0,03 (Заволокин, 2014), а их доля на V трофическом уровне составила 9,1 %. У морских млекопитающих количество органического углерода в сырой массе, как и у акул, составляет 18,4 % в сырой массе. На основании представленных выше материалов построена генерализованная схема трансформации энергии в пелагическом сообществе Охотского моря (рис. 15), которая подчеркивает известные представления о том, что основной перенос вещества и энергии в экосистемах происходит на низших и средних трофических уровнях. Наиболее мощный поток энергии направлен от фитопланктона к самой массовой группе – копеподам. На третьем трофическом уровне также значительно потребление энергии сагиттами, а на четвертом и пятом – минтаем.

Рисунок 15 – Схема потоков энергии в пелагическом сообществе Охотского моря в 2000-х гг. Цифра в квадрате – продукция, млн тС/год; цифра на линии – количество энергии, потребленное последующим трофическим звеном млн тС/год. Градация линий: менее 1 млн тС/т – —, 1–5 млн тС/т – —, 5–10 млн тС/т – —, 10–30 млн тС/т – —, более 30 млн тС/т – —

Суммарная годовая продукция гидробионтов в эпипелагиали Охотского моря составляет более 1 млрд тС (1027,4 млн тС/год), или 17,85 млрд т в сырой массе (рис. 16). За исключением первичной продукции, которая составляет 67,6 % валовой продукции в углеродном эквиваленте, наиболее весомый вклад в продуцирование органического вещества вносят микрогетеротрофы (13,3 %) и доминирующие группы зоопланктона: копепо́ды (11,4 %), эвфаузии́ды (5,5 %), сагитты (1,2 %) и гиперии́ды (0,5 %). Примерно на 1–2 порядка меньше вклад различных групп nekтона – минтая, кальмаров, лососей и серебрянки. Суммарно на долю гетеротрофной части сообщества в эпипелагиали Охотского моря приходится 32,4 % суммарной продукции (рис. 16).



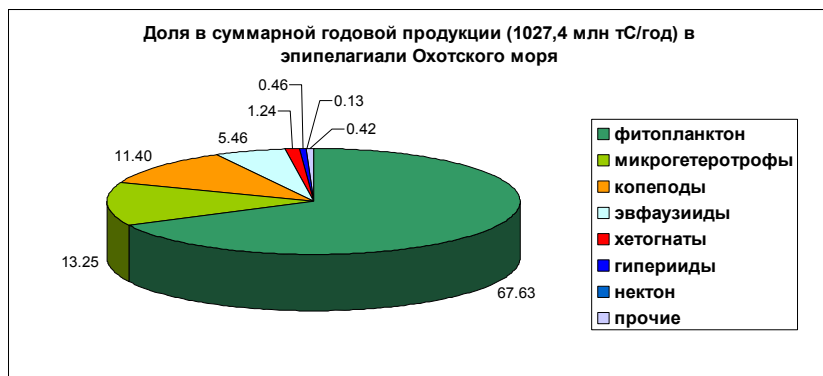


Рисунок 16 – Доля в суммарной годовой продукции органического вещества основных компонентов пелагического сообщества в эпипелагиали Охотского моря (2000–2014 гг.), %

Функционирование пелагических сообществ в 2000 и 2009 гг. В течение 15 лет (2000–2014 гг.) трофическая структура планктонных и нектонных сообществ эпипелагиали Охотского моря претерпевала значительные изменения. Многолетняя динамика обилия кормового планктона в 2000-х гг. (рис. 17) демонстрирует более высокие концентрации кормового планктона в период относительно низких биомасс нектона, которые наблюдались в начале 2000-х гг. За 15-летний период минимальные запасы крупного кормового планктона, так же как и 2 основных кормовых компонентов нектона – эвфаузиид и копепод, были отмечены в 2010 г.

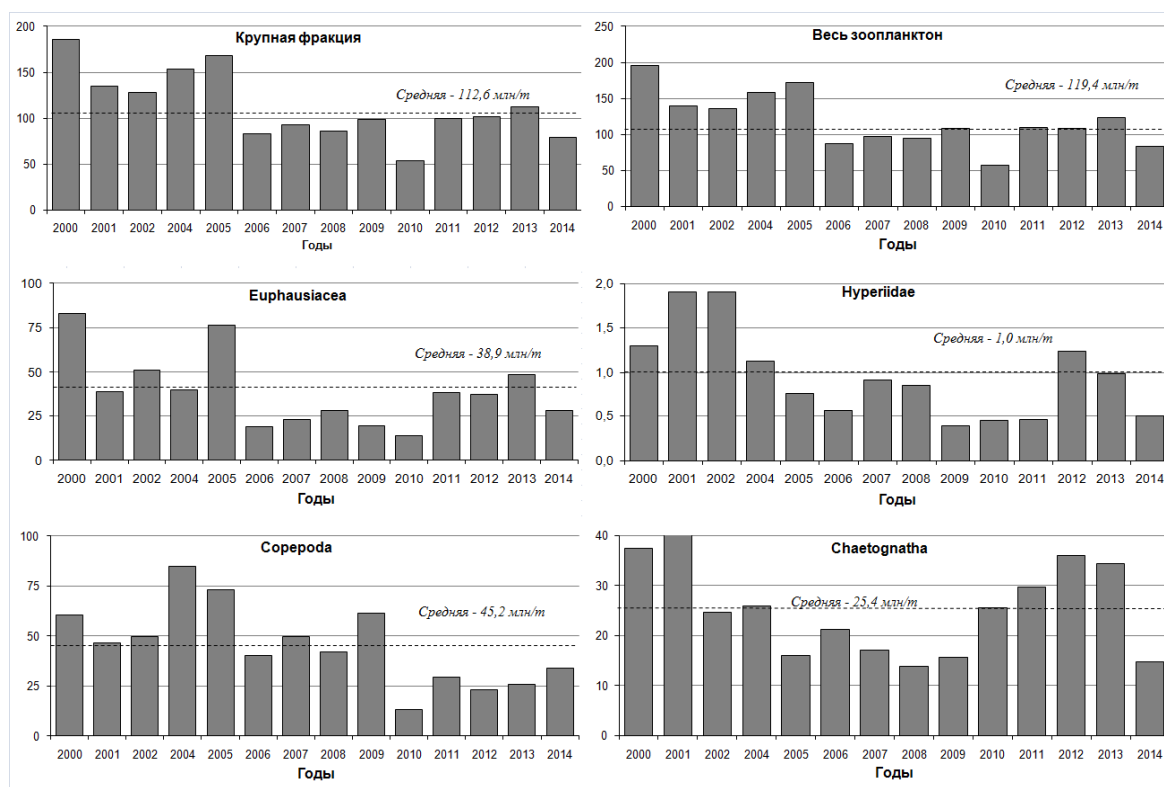


Рисунок 17 – Межгодовая динамика валового запаса (млн т) зоопланктона весной в северной части Охотского моря (севернее 54° с.ш.)

Многолетняя динамика обилия кормового планктона и минтая в северной части Охотского моря наглядно показывает тенденцию более высоких концентраций кормового планктона в начале 2000-х гг. в период относительно низких биомасс минтая (рис. 18).

В 2000 и 2009 гг. различалось не только обилие зоопланктона в эпипелагиали Охотского моря, но и соотношение его доминирующих групп – копепод, эвфаузиид, хищных гипериид и сагитт. Расчеты показали, что основные различия продукционных показателей в эти годы на II трофическом уровне наблюдались у эвфаузиид, продукция которых в 2000 г. оценена в 97,5 млн тС, а в 2009 г. – всего в 34,6 млн тС, что составляло соответственно 38 и 17 % от общей

продукции зоопланктона (включая хищный планктон) (рис. 19). Суммарно продукция зоопланктона на II трофическом уровне в 2000 и 2009 гг. составляла соответственно 225,1 и 189,8 млн тС.

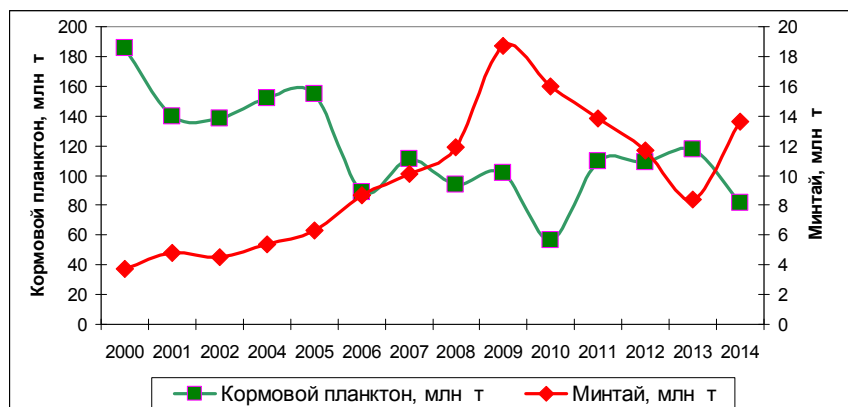


Рисунок 18 – Изменения биомасс кормового планктона и минтая в эпипелагиали северной части Охотского моря в весенний период 2000–2014 гг.

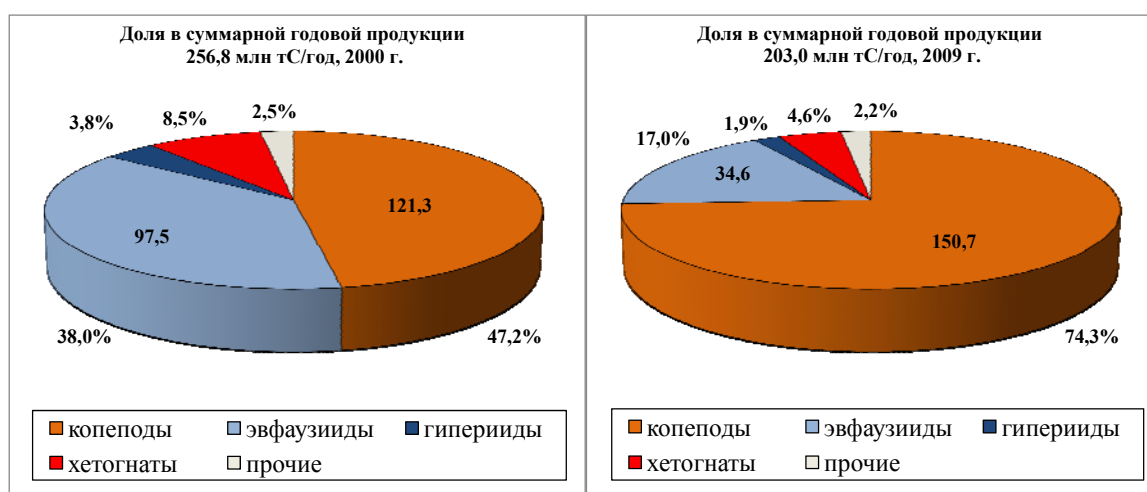


Рисунок 19 – Годовая продукция зоопланктона (млн тС) и доля (%) в ней отдельных таксономических групп в Охотском море в 2000 и 2009 гг.

Основной перенос энергии через **III трофический уровень** происходит через хищный планктон (в основном через сагитт и гипериид), доля которого в 2000 г. составляла 98,1 %, а суммарная продукция оценена в 31,8 млн тС (рис. 19). В 2009 г. суммарная продукция хищного планктона снизилась более чем в 2 раза и составляла 13,4 млн тС. Как было показано в гл. 4, в 2000 г. потребление зоопланктона хищным планктоном составило 716,4 млн т, а в 2009 г. потребление снизилось более чем в 2 раза – до 323,1 млн т (табл. 14).

Таблица 14 – Годовое потребление хищным планктоном продукции зоопланктона в 2000 и 2009 гг.

Пищевой компонент	Продукция, млн т в сырой массе		Годовое потребление, млн т		Доля выедания, %	
	2000 г.	2009 г.	2000 г.	2009 г.	2000 г.	2009 г.
Эвфаузииды	1031,2	366,3	13,0	5,9	1,3	1,6
Копеподы	1703,9	2117,4	548,1	247,2	32,2	11,7
Амфиподы	143,0	56,8	0,2	0,1	0,2	0,2
Сагитты	437,0	187,4	7,7	3,5	1,8	1,9
Планктон	3315,1	2727,9	716,4	323,1	21,6	11,8

В годовом рационе хищного планктона преобладали копеподы, доля выедания их продукции в 2000 и 2009 гг. составила соответственно 32,2 и 11,7 % (табл. 14). Снижение пресса со

стороны хищного планктона, возможно, было одной из причин увеличения биомассы копепод в 2009 г. (см. рис. 17). Суммарно хищный планктон выедал от 11,8 (2009 г.) до 21,6 % (2000 г.) продукции зоопланктона.

Вклад нектона в общее количество органического вещества, сосредоточенного на III трофическом уровне, в 2000 г. составлял всего 1,9 %, а в 2009 г. увеличился до 4,5 %. Среди видов нектона преобладали молодь минтая (до 30 см), сельдь, лососи, кальмары.

Суммарно на **IV трофическом** уровне продуцировалось в 2000 г. 0,38 млн тС органического вещества, а в 2009 г. – 1,04 млн тС. На долю минтая приходилось в 2000 г. 69,3 %, а в 2009 г. – 88,8 % общей продукции на IV трофическом уровне. Как указывалось выше, средняя скорость продуцирования минтая определяется количеством молоди. В 2000 г. в возрастной структуре минтая доминировали младшие возрастные группы, их доля составляла около 25 % по массе (Овсянников и др., 2013). Молодь отличается высокими темпами роста (Соколовский, Глебова, 1985а, б), ее Р/В-коэффициент равен 0,8. В 2009 г. доля мелкого минтая снизилась в 5 раз (всего около 5 % по массе), что повлекло снижение среднего Р/В-коэффициента минтая до 0,6.

Таким образом, в среднем для всего моря общий продукционный потенциал зоопланктона снизился в 2009 г. в 1,3 раза, а нектона – увеличился в 2,3 раза. Все это косвенно свидетельствует о некотором ухудшении кормовой обеспеченности нектона в 2009 г. Однако, чтобы сделать соответствующее заключение о кормовой обеспеченности и о потенциальной емкости пелагической подсистемы, надо не только знать общий объем продуцирования органического вещества зоопланктоном и nekтоном в исследуемые периоды, но и оценить количество потребителей продукции (нектона), а также их пищевые потребности.

В 2009 г., по сравнению с 2000 г., потребление всеми рыбами и кальмарами кормовых ресурсов увеличилось в 2 раза – со 142,2 до 286,6 млн т. Главную роль в этом увеличении сыграл минтай. Объем выедания им корма в Охотском море вырос с 53,5 до 190,6 млн т/год. Суммарное воздействие минтая на биоту составляло в 2000 г. 37,6 %, а в 2009 г. – 66,5 % от общего потребления nekтоном кормовых объектов.

При расчетах потребления пищи минтаем учитывалось, что в 2000 г. в связи высокой долей неполовозрелых особей и благоприятными кормовыми условиями средний суточный пищевой рацион (СПР) у разноразмерного минтая был высоким – 4,1 % от массы тела. В 2009 г., из-за явного преобладания в популяции старших возрастных групп и ухудшения кормовой базы (снижение в 3 раза количества эвфаузиид), СПР минтая снизился до 2,8 % от массы тела. В 2009 г., по сравнению с 2000 г., увеличилось потребление (в основном минтаем) нектона, бентоса и второстепенных планктонных объектов (сагитт, ойкоплевр и мизид).

Данные по продукции основных доминирующих групп зоопланктона в Охотском море в 2000 и 2009 гг. (см. рис. 19) позволили провести расчеты суммарного выедания хищным планктоном и nekтоном продукции доминирующих таксономических групп зоопланктона (рис. 20). В 2000 г., когда отмечались максимальные биомассы хищного планктона и минимальные биомассы нектона, основной пресс приходился на копепод, суммарное выедание продукции которых составило 34,9 % (рис. 20). В 2009 г. в период минимальных биомасс хищного планктона и максимальных биомасс нектона основной пресс приходился на эвфаузиид – 32 %. Всего в течение года хищным планктоном и nekтоном потреблялось в 2000 г. 25,4 %, а в 2009 г. 21,3 % общей годовой продукции зоопланктона.

На рис. 21 сопоставлены схемы трофической структуры пелагического сообщества эпипелагиали Охотского моря в 2000 и 2009 гг. На фоне межгодовых различий в обилии сагитт и минтая, а также энергии, сосредоточенной в их популяциях, величины потребления ими корма выглядят значимо. В 2000 г. в Охотском море при максимальных биомассах на III трофическом

уровне хищного планктона (в основном сагитт) и минимальных биомассах нектона (за счет минтая) происходила переориентация главных трофических потоков на хищный планктон (сагитт) (рис. 21). При высоких биомассах минтая в 2009 г. наблюдались низкие биомассы сагитт, и происходило перераспределение потоков энергии через эвфаузиид и нектон. Можно заключить, что меняющийся в различные периоды пресс со стороны хищников (хищный планктон, нектон) на доминирующие группы зоопланктона (копепод и эвфаузиид) способствует некоторой стабилизации в динамике трофических связей в экосистеме Охотского моря. Таким образом, трофодинамические исследования в пелагиали Охотского моря открывают дополнительные возможности в прогнозировании изменений количества отдельных представителей планктона и нектона в межгодовой динамике.

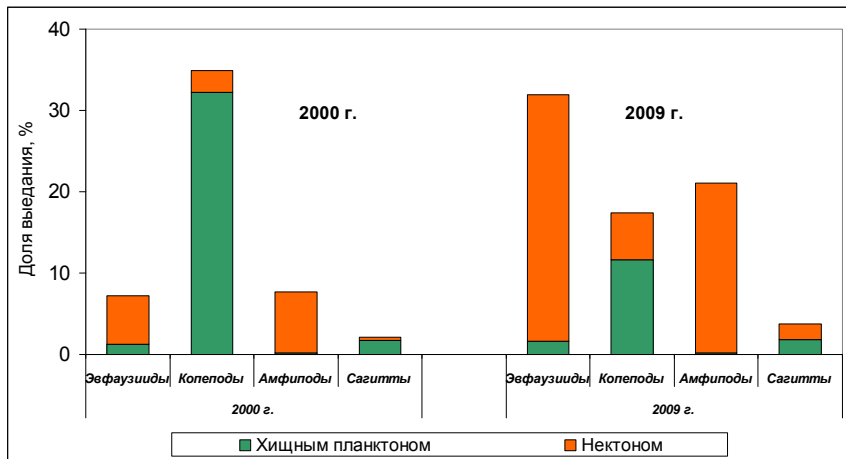


Рисунок 20 – Доля (%) выедания хищным планктоном и nekтоном продукции зоопланктона и его доминирующих групп в эпипелагиали Охотского моря (за год)

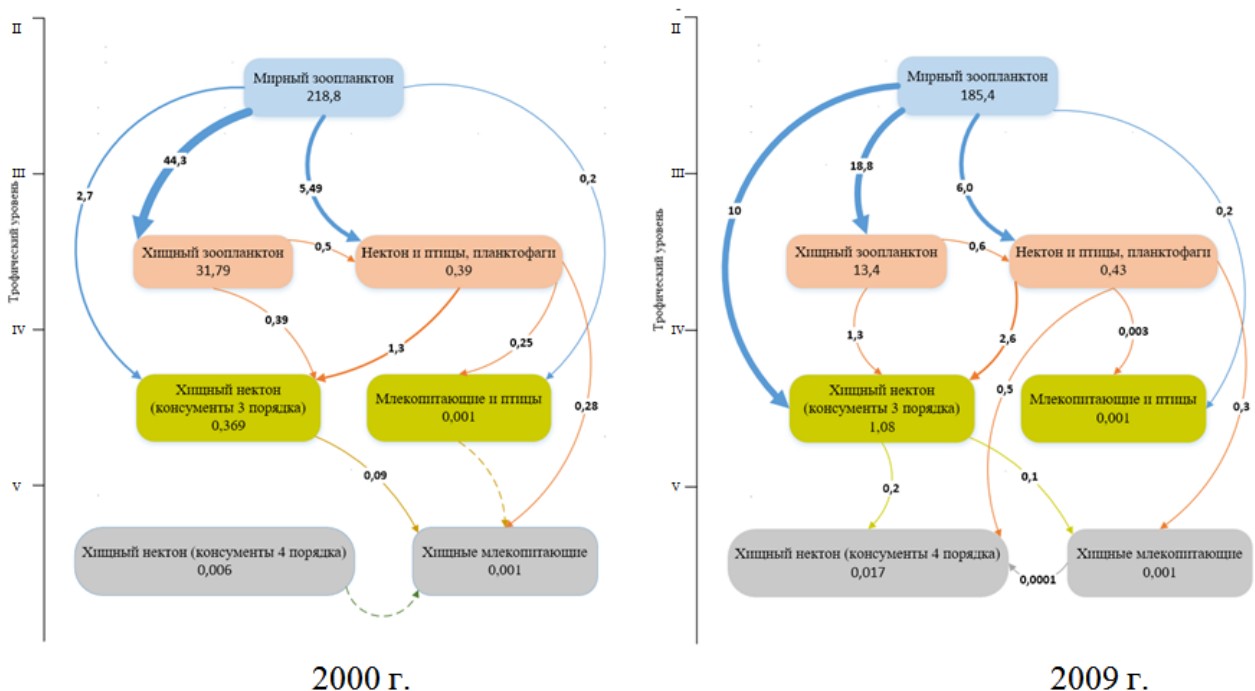


Рисунок 21 – Схема потоков энергии в пелагическом сообществе Охотского моря в 2000 и 2009 гг. Цифра в квадрате – продукция, млн тС/год; цифра на линии – количество энергии, потребленное последующим трофическим звеном, млн тС/год. Толщина линий как на рис. 15

Межгодовое сопоставление уровней продуцирования и потребления позволяет заключить, что существенное снижение биомассы и, соответственно, продукции зоопланктона в 2010 г. практически не отразилось на кормовой обеспеченности нектона и не повлияло на формиро-

вание его продукции. Теоретически кормовая база nekтона Охотского моря может обеспечивать пищей количество рыб и кальмаров, в несколько раз превосходящее современный уровень, т.е. можно заключить, что мощное развитие в Охотском море представителей второго трофического уровня (зоопланктон – в основном копеподы и эвфаузииды) предполагает, что уровень пресса со стороны планктонных и нектонных хищников может быть выше.

Донная пищевая цепь Охотского моря (на примере западнокамчатского шельфа)

Детритная цепь идет от мертвого органического вещества (в виде РОВ и мертвых гидробионтов) к микроорганизмам, а затем к детритофагам (включая планктонных фильтраторов) и к их хищникам. Согласно Ю. Одуму (1975), через детритную пищевую цепь проходит около 25 % первичной продукции, переходящей в мертвое органическое вещество – детрит. В этом потоке (детритном) основные потери происходят при захоронении органического вещества продуцентов в донных осадках морей, хотя частично растительный детрит используется донными организмами.

В настоящей работе по функционированию донных сообществ представлены результаты исследований для западнокамчатского шельфа – наиболее обеспеченного наблюдениями района Охотского моря. По детритной пищевой цепи органическое вещество перемещается через ряд функциональных групп, представленных на втором трофическом уровне нехищным зообентосом, а на III, IV и V трофических уровнях – хищным зообентосом и донным nekтоном. Ранее Е.П. Дулепова (2002) для 1980-х гг. оценила биомассу и продукцию донных сообществ, а также Р/В-коэффициенты доминирующих видов и групп макробентоса на западнокамчатском шельфе. Эти оценки использованы в наших расчетах.

На основе накопленной информации (см. гл. 3–7) по биомассе и продукции групп и компонентов основных трофических уровней бентоса и донного nekтона в Охотском море в 2000-х гг. получены осредненные данные основных параметров продуцирования донного сообщества на западнокамчатском шельфе Охотского моря (табл. 15).

Суммарно на **II трофическом уровне** продуцируется 796,2 тыс. тС/год бентосных консументов 1-го порядка, что составляет 78,3 % общей продукции в донном сообществе западнокамчатского шельфа. Основной перенос энергии на II трофическом уровне происходит через нехищных полихет и двустворчатых моллюсков, доля которых составляет 77,1 % (табл. 15).

На **III трофическом уровне** хищным макрозообентосом и донным nekтоном продуцируется 176,9 тыс. тС/год органического вещества, что составляет 17,4 % общей продукции. Основной перенос энергии через III трофический уровень происходит через хищный зообентос – 99,3 %. В составе хищного зообентоса наиболее весомый вклад на III трофическом уровне вносят хищные полихеты – 65,1 %, декаподы (суммарно) – 14,9 % и гаммариды – 12,6 %. Доля nekтона на III трофическом уровне составляет всего 0,3 %. По изотопным данным (см. гл. 5) на III трофическом уровне в составе донного nekтона позиционируется только песчанка *Ammodytes hexapterus*.

На **IV трофическом уровне** продуцируется 40,3 тыс. тС/год, что составляет 4 % общей энергии, сосредоточенной в донном сообществе западнокамчатского шельфа. Среди донных рыб, которые относятся к консументам 3-го порядка, основу продукции составляют камбаловые (сем. Pleuronectidae) – 42,6 %, тресковые (сем. Gadidae) – 32,4 % и рогатковые (сем. Cottidae) – 18,3 %.

На **V трофическом уровне** продуцируется всего 4 тыс. тС/год, что составляет 0,4 % от общей продукции. На вершине пищевой пирамиды находятся сверхкрупные особи (более 60 см) минтая, трески и керчаков, для которых характерен минимальный Р/В-коэффициент, равный 0,2. Суммарно в донном сообществе западнокамчатского шельфа на долю макрозообентоса приходится 98 %, на донный nekтон – всего 2 % общей продукции донного сообщества.

Таблица 15 – Основные параметры продуцирования макрозообентоса на западнокамчатском шельфе Охотского моря в 2000-х гг.

Трофический уровень	Компонент экосистемы	Био-масса, тыс. т сыр. в-ва	Со-отно-шение сы-рого в-ва/ С	Био-масса, тыс. тС	Р/В-коэф-фици-енты С	Продук-ция, тыс. т/год сы-рого в-ва	Про-дук-ция, г/м ² сы-рого в-ва	Про-дук-ция, тыс. тС/год	Про-дукция, г/С/м ²	Значи-мость компо-нентов на трофиче-ском уровне в С, %
II	Bivalvia	3996	25,3	157,8	0,90	3596	66,6	142,1	2,63	17,8
	Polychaeta	2062	15,9	129,9	3,63	7485	138,6	471,6	8,73	59,2
	Echinoidea*	5945	55,6	107,0	0,44	2616	48,4	47,1	0,87	5,9
	Holothuroidea*	1478	47,6	31,0	0,27	399	7,4	8,4	0,16	1,1
	Gammaridea	430	12,8	33,5	1,41	606	11,2	47,3	0,88	5,9
	Ophiuroidea*	441	40,4	10,9	0,75	331	6,1	8,2	0,15	1,0
	Varia	1215	39,2	31,1	2,31	2807	52,1	71,5	1,33	9,0
	Сумма	15567	31,1	501,2	1,59	17840	330,4	796,2	14,75	100
III–IV	Nemertea	118	16,61	7,1	0,82	97	1,8	5,8	0,11	3,3
	Polychaeta	1000	15,84	63,1	1,81	1810	33,5	114,3	2,12	65,1
	Gammaridea	215	12,76	16,8	1,32	284	5,3	22,2	0,41	12,7
	Asteroidea *	126	33,33	3,8	0,81	102	1,9	3,1	0,06	1,7
	Anomyra*	185	14,49	12,8	0,42	78	1,4	5,4	0,10	3,1
	Brachiura*	80	24,87	3,2	1,10	88	1,6	3,5	0,07	2,0
	Caridea*	65	13,64	4,8	1,25	81	1,5	6,0	0,11	3,4
	Gastropoda*	340	26,34	12,9	0,77	262	4,8	9,9	0,18	5,7
	Varia	224	32,83	6,9	0,80	179	3,4	5,5	0,09	3,0
	Сумма	2353	17,91	131,4	1,34	2981	55,2	175,7	3,25	100
Весь макрозообен-тос		17920	28,33	632,6	1,54	20821	385,6	971,9	18,00	

* Ресурс подсчитан с учетом траловых уловов и дночерпательных сборов.

Таким образом, на западнокамчатском шельфе по детритной пищевой цепи основная масса органического вещества перемещается через ряд функциональных групп: на втором трофическом уровне – это полихеты и двустворчатые моллюски; на третьем – в основном хищные полихеты и гаммарида; на IV – камбаловые, тресковые и бычки; на V – крупные особи (более 60 см) минтая, трески и бычков.

Наши данные по биомассе зообентоса, полученные для западнокамчатского шельфа в 2000-х гг. (Горбатенко и др., 2012а), сопоставимы с данными, представленными в работе Е.П. Дулеповой (2002) для 1980-х гг. (соответственно 17,9 и 19,0 млн т). Однако по продукции разница была более существенной (26,6 млн т в 1980-х гг. и 20,8 млн т в 2000-х гг.), что связано с изменениями в составе макрозообентоса. Основные различия заключались в изменении биомасс высокопродуктивных губок, доля которых по массе в 1980-е гг. составляла 10,1 % (Дулепова, Борец, 1990), а в 2000-х гг. снизилась до 1,8 % (Надточий и др., 2007). Отмечено также увеличение биомассы низкопродуктивных голотурий (табл. 15).

Общая биомасса демерсальных рыб на западнокамчатском шельфе в летние периоды 2005–2010 гг. в среднем составила 857,5±93,7 тыс. т, а с учетом придонного сверхкрупного

минтай – 1057,5 тыс. т (Горбатенко, Савин, 2012). По биомассе и продукции доминировали сахалинская, желтоперая и палтусовидная камбалы, навага, многоиглый керчак и сверхкрупный минтай (>60 см) (рис. 22).

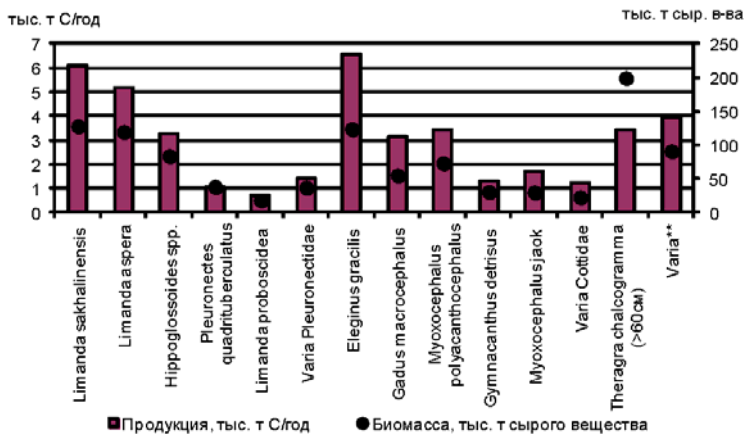


Рисунок 22 – Среднегодовые данные по биомассе и продукции донных рыб на западнокамчатском шельфе в 2000-х гг.

Расчеты по всему морю не проводились в связи с недостатком достоверных данных по донным сообществам в глубоководной части Охотского моря в 2000-х гг. Данные основных параметров годового продуцирования в донном сообществе западнокамчатского шельфа могут быть использованы в экосистемных исследованиях при построении схем трофодинамических связей в пелагических и донных сообществах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Настоящая работа продолжила экосистемные исследования биологических ресурсов дальневосточных российских вод, начатые в 1980 г. На основе трофодинамического моделирования получены новые данные о переносе вещества и энергии между основными компонентами биоты экосистемы Охотского моря с учетом темпа их продуцирования и потребления пищи. Данные исследований по зоопланктону, зообентосу, пелагическому и донному нектону, питанию гидробионтов, изотопному составу, калорийности и органическому углероду позволили обосновать основные трофодинамические связи в пелагических и донных сообществах Охотского моря для периода 2000–2014 гг. Установлено, что общая продукция зоопланктона зимой была равна 392,9 млн т ($P/B = 2,1$), весной – 666,8 млн т ($P/B = 2,8$), летом – 1060,9 млн т ($P/B = 4,2$), осенью – 495,2 млн т ($P/B = 2,7$). Для всего моря общая продукция зоопланктона составила 2616 млн т сырого вещества (нехищный планктон – 2275 млн т, хищный – 341 млн т). Высокая суммарная продукция зоопланктона в Охотском море, помимо благоприятных климато-океанологических условий, связана с доминированием в нем высокопродуктивных видов. Среди копепод здесь преобладают *N. plumchrus* и *M. okhotensis* (годовой P/B -коэффициент соответственно 15,4 и 15,8), среди эвфаузиид – *T. raschii* и *T. longipes* (P/B равен 10,1 и 10,8), и гипериид – *T. pacifica* ($P/B = 12,2$). Продукция доминантов, как правило, в 1,5–2,0 раза выше продукции сопутствующих видов. Расчеты по потреблению хищниками зоопланктона в Охотском море показали, что в течение года потребляется только 22,4 % общей годовой продукции зоопланктона (хищный планктон – 16,2 %, нектон – 6,2 %). Равномерное пространственное распределение значений $\delta^{15}N$ у доминирующих видов зоопланктона в Охотском море дает возможность для построения трофодинамических моделей для всего моря. Сезонные изменения изотопного состава азота у зоопланктона существенно не изменяют его трофический статус: мирный планктон (в основном эвфаузииды и копеподы) остается на II, а хищный планктон (в основном сагитты, гиперииды и медузы) – на III трофическом уровнях.

Результаты определения энергетических эквивалентов в доминирующих популяциях планктона, бентоса, нектона и нектобентоса по калорийности и содержанию органического углерода выявили значительные различия в количестве энергии на единицу массы у отдельных видов и таксономических групп гидробионтов. У энергетических продукционных показателей

выявлены заметные отличия – в 1,5–14,0 раза – от показателей продуцирования биомассы сырого вещества.

Использование органического углерода в качестве оценки энергии дало возможность установить, что в пелагиали Охотского моря на первом трофическом уровне продуцируется 831,0 млн тС/год органического вещества, на втором – 177,4 млн тС/год, на третьем – 18,1 млн тС/год, на четвертом – 0,74 млн тС/год, на пятом – 0,016 млн тС/год. Сопоставление уровней продуцирования и потребления позволяет заключить, что изменения биомассы и, соответственно, продукции зоопланктона в различные периоды заметно не отразились на кормовой обеспеченности нектона и формировании его продукции. Пелагическим нектоном в 2000-е гг. (2000–2014 гг.) в среднем потреблялось пищи 194,9 млн т/год. Среди кормовых объектов в годовом рационе нектона зоопланктон составил 85,5 %, нектон – 12,8 %, зообентос – 1,7 % по массе. Доля минтая по объему потребления корма в эпипелагиали Охотского моря составила 50,7 % общего потребления нектоном, сельди – 18,9 %, кальмаров – 16,6 %, мойвы – 7,6 %, серебрянки – 5,3 % и лососей – 0,9 %. Суммарно нектоном выедается всего 6,2 % годовой продукции зоопланктона.

При сопоставлении данных двух контрастных лет (2000 и 2009 гг.) выявлены существенные различия в путях трансформации энергии. При росте биомассы нектона (в основном минтая) происходила переориентация его главных трофических связей на эвфаузиид; при высоких биомассах хищного планктона основная доля энергии в экосистеме проходила через копепод.

При всей значимости представленной информации приходится признать, что недостаточная изученность низших трофических уровней (батометрического фитопланктона и микрогетеротрофов) пока не позволяет определить с необходимой степенью достоверности величину энергии на I трофическом уровне и проследить ее межгодовую и сезонную динамику. Эти ограничения касаются и бентосных исследований (за исключением западнокамчатского шельфа и прилегающих вод сваловой зоны), которые не велись в Охотском море с начала 1990-х гг.

Суммарная годовая продукция гидробионтов в эпипелагиали Охотского моря составляет более 1 млрд тС (1027,4 млн тС/год, или 17,85 млрд т сырого в-ва). Без первичной продукции, которая составляет 67,60 % валовой продукции в углеродном эквиваленте, наиболее весомый вклад в продукцию вносят микрогетеротрофы – 13,30 % и доминирующие группы зоопланктона (копеподы – 11,40 %, эвфаузииды – 5,50 %, сагитты – 1,20 %, гиперииды – 0,50 %), а на долю нектона приходится всего 0,13 %.

В целом представленные в работе результаты трофодинамических исследований в Охотском море являются определенным этапом в познании структуры и функционирования биоценозов дальневосточных морей. Установлен порядок величин биомассы и продукции на различных трофических уровнях в пелагических и донных сообществах, выявлены основные пути трансформации вещества и энергии в биоценозах Охотского моря.

Мощное развитие в Охотском море представителей второго трофического уровня (в основном копепод и эвфаузиид) предполагает, что уровень пресса со стороны планктонных и нектонных хищников может быть выше, т.е. кормовая база Охотского моря может обеспечивать пищей количество нектона, превосходящее современный уровень. Этот вывод важен с позиции развития пастбищной аквакультуры ценных пелагических рыб, в том числе лососей. Таким образом, трофодинамические исследования в рамках экосистемного подхода к изучению биоресурсов позволяют приблизиться к определению экологической емкости Охотского моря и внести определенный вклад в разработку мероприятий по рациональному использованию биоресурсов, а продукционные характеристики сообществ подтверждают высокий уровень его рыбопромысловой продуктивности (Шунтов, 2001, 2016). Охотское море, несмотря на многие десятилетия интенсивного рыбного промысла, сохраняет высокий биопродуктивный потенциал:

макробиоценозы функционируют нормально, а максимальные различия, отмеченные в отдельные годы, не выходят за рамки естественных межгодовых флуктуаций.

ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

1. Охотское море характеризуется обильным развитием зоопланктона. Среднегодовое количество биомассы его в 2000-е гг. в эпипелагиали оценивается в 214,6 млн т сырого вещества, или 140,9 г/м². Основу биомасс составляют копеподы – 48,3 %, эвфаузииды – 26,9 %, сагитты – 19,9 % и амфиподы – 2,7 %. По доминированию животной и растительной пищи в рационах виды зоопланктона представляют систему, состоящую из двух функциональных элементов «нехищного» зоопланктона – консументы 1-го порядка – и «хищного» зоопланктона – консументы 2–3-го порядков. Выделенные трофические группировки формируются в основном следующими таксонами: нехищный зоопланктон – копеподами и эвфаузиидами, хищный – в основном щетинкощупными, гипериидами и медузами.

2. Для всего моря суммарная продукция зоопланктона в 2000-е гг., включая продукцию нехищного планктона – 2275 млн т, хищного – 341 млн т, оценена в объеме 2616 млн т сырой массы. Высокая продукция зоопланктона в Охотском море наряду с благоприятными гидрологическими показателями связана с доминированием в нем высокопродуктивных видов. Среди копепод здесь доминируют *N. plumchrus* и *M. okhotensis*, эвфаузиид *T. longipes* и *T. raschii*, гипериид – *T. pacifica*. На обеспечение годового рациона первичных консументов (копепод и эвфаузиид) уходит 35,4 % общей продукции «первопищи», в том числе 30,3 % годовой продукции фитопланктона и 83,7 % годовой продукции микрогетеротрофов.

3. Хищный зоопланктон выедал 16,2 % общей годовой продукции зоопланктона, основной пресс приходился на популяции копепод — 19,7 % общей годовой продукции копепод. Нектон выедал 6,2 % годовой продукции зоопланктона, и максимальный пресс со стороны нектона приходился на амфипод и эвфаузиид, потребление которых на 1–2 порядка была выше, чем хищным зоопланктоном. Всего в течение года хищный зоопланктон и нектон в сумме потребляли 22,4 % общей годовой продукции зоопланктона.

4. Равномерное распределение значений $\delta^{15}\text{N}$ у доминирующих видов зоопланктона в Охотском море дает возможность для построения трофодинамических моделей для всего моря. Сезонные изменения изотопного состава азота у зоопланктона существенно не изменяют его трофический статус – мирный планктон (фильтраторы) остается на II, а хищный планктон – на III трофическом уровнях.

5. Изотопный состав азота определяет трофический статус отдельных видов, а также у одного вида в процессе онтогенеза. Диапазон значений $\delta^{15}\text{N}$ исследованных гидробионтов в Охотском море включает четыре с половиной трофических уровня. Очевидно, что значения $\delta^{15}\text{N}$ отражают степень хищничества и, соответственно, значимость в пищевом рационе хищников консументов 1-го, 2-го, 3-го и даже 4-го порядков.

6. Зоопланктон резко отличается от бентосных беспозвоночных по изотопному составу углерода ($\delta^{13}\text{C}$), что является следствием различных изотопных характеристик потребляемой ими первичной продукции. Выявленные устойчивые различия в изотопном составе углерода между зоопланктоном и бентосными беспозвоночными исследуемого района дают возможность оценивать по величинам $\delta^{13}\text{C}$ принадлежность отдельных видов гидробионтов к пелагической или донной пищевой цепи. Содержание изотопа углерода ^{13}C в тканях гидробионтов в основном зависит от доли в рационе пелагических или донных объектов. На шельфе более 90 % видов донного нектона базируются на органическом материале донного происхождения, а на континентальном склоне – всего около 30 %.

7. При построении трофодинамических моделей следует учитывать, что минимальное значение $\delta^{15}\text{N}$ у зоопланктона Охотского моря повсеместно наблюдается у копеподы-фильтратора *Eucalanus bungii*, а у зообентоса – у двустворок-детритофагов *Yoldia bartschi* на шельфе и *Megayoldia thraciaeformis* на свале глубин. По трофическому статусу они находятся на II трофическом уровне, и их следует принимать за основания пищевой цепи в пелагических и донных сообществах.

8. Полученные результаты по энергетическим параметрам планктона, бентоса и нектона выявили значительные различия в количестве энергии на единицу массы у отдельных видов и таксономических групп гидробионтов. У гидробионтов наблюдается высокая корреляция зависимости между калорийностью и количеством органического углерода ($0,96 \leq r \leq 0,99$).

9. В 2000–2014 гг. в пелагиали Охотского моря на первом трофическом уровне продуцировалось 831 млн тС/год органического вещества, на втором – 177,4 млн тС/год, на третьем – 18,1 млн тС/год, на четвертом – 0,74 млн тС /год, на пятом – 0,016 млн тС /год. По пастбищной пищевой цепи органическое вещество с первого трофического уровня переносится далее через две основные таксономические группы консументов 1-го порядка – копепод и эвфаузиид, которые находятся на II трофическом уровне. Более мощный поток энергии идет через копепод – 66 %. На третьем трофическом уровне основной поток энергии идет через хищный планктон – в среднем 96,6 %. В составе нектона на III трофическом уровне преобладает минтай (до 30 см), на его долю приходится 1,1 % общего количества энергии, проходящий через III трофический уровень. На четвертом и пятом трофических уровнях основной поток энергии проходит через разноразмерного минтая (более 30 см) – соответственно 82,2 и 61,0 %.

10. Годовая продукция гидробионтов в пелагиали Охотского моря составляет более 1 млрд. тС (1027,2 млн тС/год), или 17,8 млрд т сырого в-ва. Без учета первичной продукции, которая составляет 67,6 % валовой продукции в углеродном эквиваленте, наиболее весомый вклад вносят микрогетеротрофы – 13,3 % и доминирующие группы зоопланктона – копеподы – 11,4 %, эвфаузииды – 5,5 %, сагитты – 1,2 %, гиперииды – 0,5 %. Примерно на 1–2 порядка меньше вклад функциональных групп нектона – минтая, сельди, кальмаров, лососей и серебрянки. Суммарно на долю гетеротрофной части планктонных сообществ Охотского моря приходится около 32 % суммарной продукции в планктонных сообществах.

11. На западнокамчатском шельфе по донной пищевой цепи основная масса органического вещества перемещается через ряд функциональных групп: на втором трофическом уровне – это полихеты и двустворчатые моллюски; на третьем – в основном хищные полихеты и гаммариды; на IV – камбаловые, тресковые и бычки; на V – крупные особи (более 60 см) минтая, трески и бычков.

12. Мощное развитие в Охотском море представителей второго трофического уровня (зоопланктон – в основном копеподы и эвфаузииды) предполагает, что уровень пресса со стороны планктонных и нектонных хищников может быть выше, т.е. кормовая база Охотского моря может обеспечивать пищей количество нектона, превосходящее современный уровень, и показывает возможность расширения пастбищной аквакультуры ценных пелагических рыб, в том числе лососей.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи, опубликованные в рецензируемых ведущих научных журналах, рекомендованных ВАК:

1. Горбатенко К.М., Долганова Н.Т. Питание половозрелого минтая и использование кормовой базы в Охотском море осенью // Вопр. ихтиол. – 1989. – Т. 29, вып. 2. – С. 249–256.

2. Горбатенко К.М., Чучукало В.И. Питание и суточные рационы тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в Охотском море в летне-осенний период // Вопр. ихтиол. – 1989. – Т. 29, вып. 3. – С. 456–464.
3. Горбатенко К.М., Чеблукова Л.В. Условия обитания и состояние сообществ рыб эпипелагиали Охотского моря в летний период // Вопр. ихтиол. – 1990. – Т. 30, вып. 1. – С. 21–30.
4. Шунтов В.П., Горбатенко К.М., Надточий В.В. и др. Современное состояние эпипелагических сообществ северо-восточной части Охотского моря // Биол. моря. – 1998а. – Т. 24, № 2. – С. 96–102.
5. Шунтов В.П., Горбатенко К.М., Надточий В.В. и др. Современное состояние планктонных и нектонных сообществ эпипелагиали Сахалино-Курильского региона // Биол. моря. – 1998б. – Т. 24, № 3. – С. 161–168.
6. Горбатенко К.М., Лаженцев А.Е. Питание минтая и пищевая обеспеченность нектона в северной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. – 2002. – Т. 130. – С. 408–421.
7. Волков А.Ф., Горбатенко К.М., Мерзляков А.Ю. Планктон, состояние кормовой базы и питание массовых рыб эпи- и мезопелагиали Охотского моря в зимне-весенний период // Изв. ТИНРО. – 2003. – Т. 133. – С. 169–235.
8. Горбатенко К.М., Шевцов Г.А., Чучукало В.И. Особенности питания командорского кальмара (*Berryteuthis magister*) и его пищевые отношения с минтаем над свалом глубин о-вов Симушир и Парамушир в весенний период // Изв. ТИНРО. – 2003. – Т. 135. – С. 221–230.
9. Горбатенко К.М., Лаженцев А.Е., Лобода С.В. Распределение, питание и некоторые физиологические показатели гижигинского и охотского стада сельди северной части Охотского моря в весенний период 2003 г. // Биол. моря. – 2004а. – Т. 30, № 5. – С. 352–358.
10. Горбатенко К.М., Мерзляков А.Ю., Шершенков С.Ю. Особенности питания разнообразных личинок минтая *Theragra chalcogramma* (Pallas, 1814) на западнокамчатском шельфе // Биол. моря. – 2004б. – Т. 30, № 2. – С. 131–137.
11. Горбатенко К.М., Заволокин А.В., Мерзляков А.Ю., Кияшко С.И. Трофический статус медуз (Cnidaria) Охотского моря и специфика их питания весной по данным анализов содержимого желудков и соотношений стабильных изотопов // Изв. ТИНРО. – 2005. – Т. 143. – С. 240–248.
12. Горбатенко К.М., Долганова Н.Т. Сравнительная уловистость различных типов планктонных сетей в дальневосточных морях // Изв. ТИНРО. – 2006. – Т. 146. – С. 213–225.
13. Горбатенко К.М., Долганова Н.Т. Сравнительная уловистость различных типов планктонных сетей в высокопродуктивных зонах Тихого океана // Океанология. – 2007. – Т. 47, № 2. – С. 225–232.
14. Горбатенко К.М., Кияшко С.И. Состав сообщества зоопланктона эпипелагиали северо-восточной части Охотского моря и трофический статус доминирующих видов по данным анализа соотношений стабильных изотопов $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ // Изв. ТИНРО. – 2007. – Т. 148. – С. 3–22.
15. Горбатенко К.М. Сезонные изменения размерного состава массовых видов зоопланктона (эвфаузиид, гипериид, сагитт и крылоногих) Охотского моря и прилегающих вод // Изв. ТИНРО. – 2009. – Т. 156. – С. 174–191.
16. 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.
18. Горбатенко К.М., Мельников И.В., Лаженцев А.Е., Павловский А.М. Распределение, питание и некоторые биохимические показатели тихоокеанской сельди северной части Охотского моря на разных этапах онтогенеза // Изв. ТИНРО. – 2010. – Т. 162. – С. 77–91.
19. Горбатенко К.М., Радченко К.В. Новые данные по экологии медуз (Cnidaria) прикурильских вод Тихого океана // Изв. ТИНРО. – 2011. – Т. 164. – С. 196–215.
20. Горбатенко К.М., Савин А.Б. Состав, биомасса и трофические характеристики рыб на западнокамчатском шельфе // Изв. ТИНРО. – 2012. – Т. 171. – С. 40–61.

21. **Горбатенко К.М.**, Надточий В.А., Кияшко С.И. Трофический статус макробентоса шельфа западной Камчатки по данным анализа стабильных изотопов азота ($\delta^{15}\text{N}$) и углерода ($\delta^{13}\text{C}$) // Изв. ТИНРО. – 2012. – Т. 171. – С. 168–174.
22. **Горбатенко К.М.**, Кияшко С.И., Лаженцев А.Е. и др. Трофические отношения и бенто-пелагические связи на западнокамчатском шельфе Охотского моря по данным анализа содержимого желудков и стабильных изотопов $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ // Изв. ТИНРО. – 2013. – Т. 175. – С. 3–25.
23. Чучукало В.И., Шебанова М.А., Дулепова Е.П., **Горбатенко К.М.** Жизненные циклы, соматическая продукция эвфаузиид в Охотском море // Изв. ТИНРО. – 2013. – Т. 173. – С. 164–183.
24. Шебанова М.А., Чучукало В.И., **Горбатенко К.М.** Жизненные циклы, соматическая продукция гипериид в Охотском и Беринговом морях // Изв. ТИНРО. – 2014. – Т. 176. – С. 155–176.
25. **Горбатенко К.М.**, Кияшко С.И., Лаженцев А.Е. и др. Донно-пелагические связи в глубоководной части Охотского моря по данным стабильных изотопов ^{13}C и ^{15}N // Изв. ТИНРО. – 2015. – Т. 183. – С. 200–216.
26. **Горбатенко К.М.** Распределение, биомасса, межгодовая динамика, питание эвфаузиид Охотского моря // Изв. ТИНРО. – 2016а. – Т. 185. – С. 204–214.
27. **Горбатенко К.М.** Распределение, биомасса, межгодовая динамика сагитт Охотского моря // Изв. ТИНРО. – 2016б. – Т. 184. – С. 168–177.
28. **Горбатенко К.М.**, Левицкая А.В. Трофические исследования охотоморского минтая в 2000-х годы (состав пищи, суточные рационы, оценка выедания кормовых объектов в годовом цикле) // Изв. ТИНРО. – 2016. – Т. 185. – С. 194–203.
29. **Горбатенко К.М.**, Мельников И.В. Трофические исследования охотоморской сельди в 2000-е гг. (состав пищи, суточные рационы, оценка выедания кормовых объектов в годовом цикле) // Изв. ТИНРО. – 2016. – Т. 185. – С. 185–193.
30. **Горбатенко К.М.**, Гришан Р.П., Дудков С.П. Биология и распределение гипериид Охотского моря // Океанология. – 2017. – Т. 57, № 2. – С. 311–321.
31. **Gorbatenko K.M.**, Kiyashko S.I., Lazhentsev A.Ye. et al. Benthic-pelagic trophic interactions within the fish assemblage in the Western Bering Sea shelf area according to stomach content analysis and ratios of C and N stable isotopes // Russ. J. Mar. Biol. – 2008. – Vol. 34, № 7. – P. 497–506.
32. **Gorbatenko K.M.**, Nikolayev A.V., Figurkin A.L., Il'inskii E.N. Quantitative composition, distribution, and feeding of large jellyfish (Scyphozoa et Hydrozoa) on the West Kamchatka Shelf in Summer // Russ. J. Mar. Biol. – 2009. – Vol. 35, № 7. – P. 579–592.
33. Radchenko V.I., Loboda S.V., Figurkin A.L., **Gorbatenko K.M.**, Ovsyannikov E.E. Environmental conditions and compositions of plankton and nekton in the epipelagic zone of the north-western Pacific ocean in summer 2009, the year of the large spawning migration of pink and chum salmon // Russ. J. Mar. Biol. – 2010. – Т. 36, № 7. – С. 473–488.
34. **Gorbatenko K.M.**, Ovsyannikov E.E., Lazhentsev A.E., Sheibak A.Yu. Assessment of the consumption of walleye pollock eggs by nekton and jellyfish in the northern Sea of Okhotsk in the spring // Russ. J. Mar. Biol. – 2012. – Vol. 38, № 7. – P. 459–464.
35. **Gorbatenko K.M.**, Melnikov I.V., Kiyashko S.I. et al. The population characteristics and trophic Status of herring in the pelagic layer of the Northern Okhotsk Sea // Russ. J. Mar. Biol. – 2013. – Vol. 39, № 7. – P. 474–485.
36. **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. – Vol. 40, № 7. – P. 519–531.
37. **Gorbatenko K.M.**, Lazhentsev A.Ye. The biochemical composition and calorie density of the walleye pollock *Theragra chalcogramma* in the Sea of Okhotsk // Russ. J. Mar. Biol. – 2016. – Vol. 42, № 7. – P. 591–601.

ГОРБАТЕНКО Константин Михайлович

ТРОФОДИНАМИКА ГИДРОБИОНТОВ В ОХОТСКОМ МОРЕ

Автореферат диссертации

Подписано в печать 7.05.2018 г. Формат 60х84/16. 2 уч.-изд. л.
Тираж 100 экз. Заказ № 4.
Отпечатано в типографии издательского центра ФГБНУ «ТИНРО-Центр»
г. Владивосток, ул. Западная, 10.