

УДК 597.587.9.574.524

## КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ОЦЕНКА И СРАВНЕНИЕ ТРОФИЧЕСКИХ НИШ ЧЁРНОГО *REINHARDTIUS MATSUURAE*, БЕЛОКОРОГО *HIPPGLOSSUS STENOLEPIS* И АЗИАТСКОГО СТРЕЛОЗУБОГО *ATHERESTHES EVERMANNI* ПАЛТУСОВ ОХОТСКОГО МОРЯ ПО ИЗОТОПНОМУ СОСТАВУ УГЛЕРОДА И АЗОТА ПИЩЕВЫХ КОМПОНЕНТОВ

© 2020 г. В. В. Напазаков

Тихоокеанский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – ТИНРО, Владивосток, Россия

\*E-mail: [napazakov@tinro.ru](mailto:napazakov@tinro.ru)

Поступила в редакцию 01.03.2019 г.

После доработки 05.06.2019 г.

Принята к публикации 13.06.2019 г.

Представлены результаты количественной оценки ширины трофических ниш чёрного *Reinhardtius matsuurae*, белокорого *Hippoglossus stenolepis* и азиатского стрелозубого *Atheresthes evermanni* палтусов на западнокамчатском шельфе Охотского моря с использованием данных изотопных подписей углерода ( $\delta^{13}\text{C}$ ) и азота ( $\delta^{15}\text{N}$ ) их жертв. По скорректированной стандартной эллиптической области ширина трофической ниши у азиатского стрелозубого палтуса составляет 11.35, у белокорого – 9.41, у чёрного – 12.36. Диапазон значений изотопных подписей  $\delta^{15}\text{N}$  (8.80–17.61) соответствует трофическому уровню 2.63–5.22. Согласно пределам варьирования  $\delta^{13}\text{C}$  (–14.99...–22.9), базовыми источниками углерода у палтусов являются планктонные, нектонные и нектобентосные группы жертв. Максимальное значение параметра нишевого перекрытия принадлежит азиатскому стрелозубому палтусу (93.25%) в нише чёрного палтуса, а минимальное, напротив, чёрному палтусу (73.19%) в нише азиатского стрелозубого палтуса. Высокая степень сходства общесистемных нишевых показателей, рассчитанных по изотопным подписям жертв палтусов, в конкретных местообитаниях нивелируется расхождением по иным параметрам: глубине, температуре и по изменчивости рационов в онтогенезе.

**Ключевые слова:** чёрный *Reinhardtius matsuurae* палтус, белокорый *Hippoglossus stenolepis* палтус, стрелозубый *Atheresthes evermanni* палтус, изотопная подпись, углерод, азот, трофическая ниша, Охотское море.

DOI: 10.31857/S0042875220020149

Количественное определение ширины трофических ниш долгое время было затруднено из-за отсутствия индексов, адекватно оценивающих пищевые спектры в едином масштабе (Bearhop et al., 2004; Jackson et al., 2011). В связи с этим экосистемное обобщение трофологических данных статистическими методами, в том числе у рыб, было также ограничено. Беэрхоп с соавторами (Bearhop et al., 2004) первыми предложили использовать значения дисперсии стабильных изотопов тканей в качестве меры для определения ширины трофической ниши. Использование этого метода, впоследствии модернизированного (Layman et al., 2007; Newsome et al., 2007; Jackson et al., 2011; Swanson et al., 2015), в наших трофологических исследованиях стало возможным благодаря накопленным данным по соотношениям стабильных изотопов углерода ( $\delta^{13}\text{C}$ ) и азота

( $\delta^{15}\text{N}$ ) в тканях массовых видов гидробионтов дальневосточных морей (Горбатенко и др., 2008, 2012, 2013, 2014, 2015). Под влиянием климатических, биологических и антропогенных факторов состав и структура ихтиоценов подвержены изменениям. В морских сообществах примеры подобных структурных перестроек многочисленны и зачастую являются следствием конкурентных отношений (Чучукало, 2006). Для прогнозирования откликов, вызванных структурными перестройками, частота которых в меняющихся климатических условиях, вероятно, будет возрастать, необходимо обобщение обширных трофологических данных для определения и анализа пищевых отношений в морских сообществах.

Цель исследования – по данным изотопных подписей жертв оценить ширину трофических ниш чёрного *Reinhardtius matsuurae*, белокорого

**Таблица 1.** Объём материала, собранного в Охотском море в разные годы

Вид	Год	Число желудков, шт.
Чёрный палтус	2010	210
Белокорый палтус	2005	41
	2008	78
	2010	222
Азиатский стрелозубый палтус	2005	73
	2010	91
Итого		715

*Hippoglossus stenolepis* и азиатского стрелозубого *Atheresthes evermanni* палтусов и определить степень их перекрывания с использованием новых статистических методов.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал по питанию палтусов собран в Охотском море на западнокамчатском шельфе (июнь–июль 2005, 2008 и 2010 гг.) из уловов донного трала ДТ 27.1 с горизонтальным и вертикальным раскрытием соответственно 16 и 4 м. Содержимое желудков исследовано количественно-весовым методом (Методическое пособие ..., 1974; Руководство ..., 1986). Всего собрано и исследовано 715 желудков трёх видов палтусов (табл. 1). Значения  $\delta^{13}\text{C}$  и  $\delta^{15}\text{N}$  в тканях жертв палтусов взяты из публикаций Горбатенко с соавторами (2008, 2012, 2013, 2014, 2015) и интегрированы в базу данных по питанию донных рыб.

Для количественной оценки и сравнения трофических ниш трёх видов палтусов по изотопным подписям жертв использован пакет SIBER статистической программы R (Jackson et al., 2011; Jackson, 2017; R Core Team, 2016). В этом пакете общие площади (TA – total areas) вычисляли для выпуклых оболочек по самым внешним значениям на биplot-графике  $\delta^{13}\text{C}$  и  $\delta^{15}\text{N}$ . Стандартные площади эллипсов (SEA – standard ellipse areas) рассчитывали для 40% данных (Jackson et al., 2011; Jackson, 2017). Скорректированные стандартные площади эллипсов (SEAc – standard ellipse areas corrected) рассчитывали как стандартные площади эллипсов, скорректированные для малых выборок. Оценка перекрывания ниш выполнена в пакете nicheROVER статистической программы R, которая учитывает видоспецифичность распределения в нишевом пространстве (Lysy et al., 2014; Swanson et al., 2015; R Core Team, 2016).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Данные трофологических проб, собранные классическим методом (Методическое пособие..., 1974), относятся к номинальному типу и имеют самую простую измерительную шкалу, что объективно ограничивает применение методов математической статистики и, соответственно, дальнейшее обобщение. Альтернативным методом изучения трофической структуры водных экосистем стало определение соотношения стабильных изотопов, как правило  $\delta^{13}\text{C}$  и  $\delta^{15}\text{N}$ , в тканях гидробионтов, так как значения изотопных подписей обеспечивают единое представление о трофических уровнях организмов в сообществе. Впервые использование изотопных подписей для количественного определения общесистемных аспектов трофической структуры было предложено Лейманом с соавторами (Layman et al., 2007). Всего авторы этой публикации представили шесть общесистемных показателей. Однако полноценное использование этих метрик стало возможным лишь после их переформулирования в байесовской структуре (Jackson et al., 2011). Как указывают Лейман с соавторами (Layman et al., 2007), новый метод не может обеспечить полного описания структуры и функционирования пищевой сети, а является одним из дополнительных инструментов для выявления специфической информации о трофической структуре сообщества.

В последние годы в нашей лаборатории проводится работа по определению изотопных подписей массовых видов гидробионтов дальневосточных морей и к настоящему времени уже получены данные для многих планктонных, nektonных и nekto-bentosных видов (Горбатенко и др., 2008, 2012, 2013, 2014, 2015). В соответствии с концепцией о том, что изотопная подпись может быть мерой для количественного определения общесистемных параметров трофической структуры и для актуализации имеющихся материалов, значения изотопных подписей жертв были ретроспективно внесены в базу данных по питанию рыб. В результате обновлённые материалы стали доступны для количественной оценки общесистемных нишевых характеристик рыб в ихтиоценозах. Как мы полагаем, если изотопная подпись отражает интегрированную во времени диету консумента,

**Таблица 2.** Трофические нишевые параметры азиатского стрелозубого *Atheresthes evermanni*, белокорого *Hippoglossus stenolepis* и чёрного *Reinhardtius matsuurae* палтусов, рассчитанные по значениям изотопных подписей углерода ( $\delta^{13}\text{C}$ ) и азота ( $\delta^{15}\text{N}$ ) пищевых компонентов

Показатель	<i>A. evermanni</i>	<i>H. stenolepis</i>	<i>R. matsuurae</i>
TA	16.21	29.79	30.02
SEA	10.22	9.15	11.97
SEAc	11.35	9.41	12.36
$\delta^{15}\text{N}$ range (NR)	8.80–15.04	10.10–17.61	8.80–16.67
$\delta^{13}\text{C}$ range (CR)	–16.08...–21.20	–14.99...–21.30	–16.08...–22.90

**Примечание.** TA – общая область выпуклой оболочки, SEA – стандартная эллиптическая область; SEAc – стандартная эллиптическая область, скорректированная для проб небольшого объёма;  $\delta^{15}\text{N}$  range (NR),  $\delta^{13}\text{C}$  range (CR) – расстояния между минимальными и максимальными значениями  $\delta^{15}\text{N}$  и  $\delta^{13}\text{C}$  жертв.

то ширина ниши, рассчитанная по индивидуальным изотопным подписям жертв, учитывает индивидуальный вклад каждого компонента пищевого рациона.

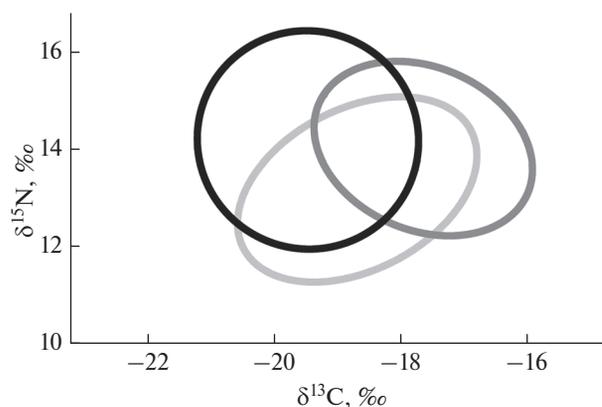
Для исследования выбраны чёрный, белокорый и азиатский стрелозубый палтусы, которые относятся к гильдии хищников с хорошо изученной биологией (Шунтов, 1965, 1966, 1971; Фадеев, 1987; Чучукало, 2006). Общесистемные параметры их трофических ниш, рассчитанные в статистическом пакете SIBER, представлены в табл. 2.

Границы областей выпуклых оболочек (TA) характеризуют ширину трофической ниши и вычисляются по самым внешним значениям на биплотеграфике  $\delta^{13}\text{C}$  и  $\delta^{15}\text{N}$ . Оказалось, что у белокорого и чёрного палтусов значения TA близки – соответственно 29.79 и 30.02, а у стрелозубого почти в два раза меньше (табл. 2).

Стандартная эллиптическая область (SEA) является альтернативой TA. В отличие от последней вычисляется с учётом байесовской вероятности, поэтому является более надёжным показателем (Jackson et al., 2011). Расчётные значения этого параметра у трёх видов оказались более сходными между собой: для белокорого палтуса – 9.15, для азиатского стрелозубого – 10.22 и для чёрного палтуса – 11.97 (табл. 2). На рис. 1, подготовленном в пакете SIBER, сплошными линиями показаны SEA, включающие 40% исходных данных изотопных подписей  $\delta^{13}\text{C}$  и  $\delta^{15}\text{N}$  жертв. Отметим, что между собой области выпуклых оболочек так же, как и области стандартных эллипсов, сильно перекрываются, что является следствием сходства пищевых рационов.

Значения третьего параметра – скорректированной стандартной эллиптической области (SEAc) – у стрелозубого, белокорого и чёрного палтусов составили соответственно 11.35, 9.41 и 12.36 (табл. 2). Метрика  $\delta^{15}\text{N}$  range (NR), определяющая расстояние между минимальными и максимальными значениями изотопной подписи  $\delta^{15}\text{N}$  у пищевых компонентов, характеризует вертикальную струк-

туру пищевой сети. Диапазон значений изотопных подписей по этому параметру изменяется в пределах 8.80–17.61, а в пересчёте на трофический уровень – 2.63–5.22. Следовательно, палтусам пища доступна со всех трофических уровней консументов, включая 5-й. Метрика  $\delta^{13}\text{C}$  range (CR) определяет расстояние между минимальными и максимальными значениями  $\delta^{13}\text{C}$  пищевых компонентов. По содержанию  $\delta^{13}\text{C}$  можно определить базовые источники пищи (Layman et al., 2007). Значения изотопных подписей  $\delta^{13}\text{C}$  у жертв палтусов изменяются от –14.99 до –22.9. Минимальные значения были отмечены у чёрного палтуса (–22.9), а максимальные у белокорого палтуса (–14.99). Таким образом, весьма широкий диапазон значений изотопных подписей жертв палтусов свидетельствует о том, что источниками углерода служат одновременно несколько экологиче-



**Рис. 1.** Стандартные эллиптические области (SEA) азиатского стрелозубого *Atheresthes evermanni* (—), белокорого *Hippoglossus stenolepis* (—) и чёрного *Reinhardtius matsuurae* палтуса (—); SEA составляют 40% исходных данных для каждого вида.

**Таблица 3.** Средние значения нишевых перекрытий между азиатским стрелозубым *Atheresthes evermanni*, белокорым *Hippoglossus stenolepis* и чёрным *Reinhardtius matsuurae* палтусами, рассчитанные в пакете nicheROVER (при заданной вероятности  $\alpha = 95\%$ )

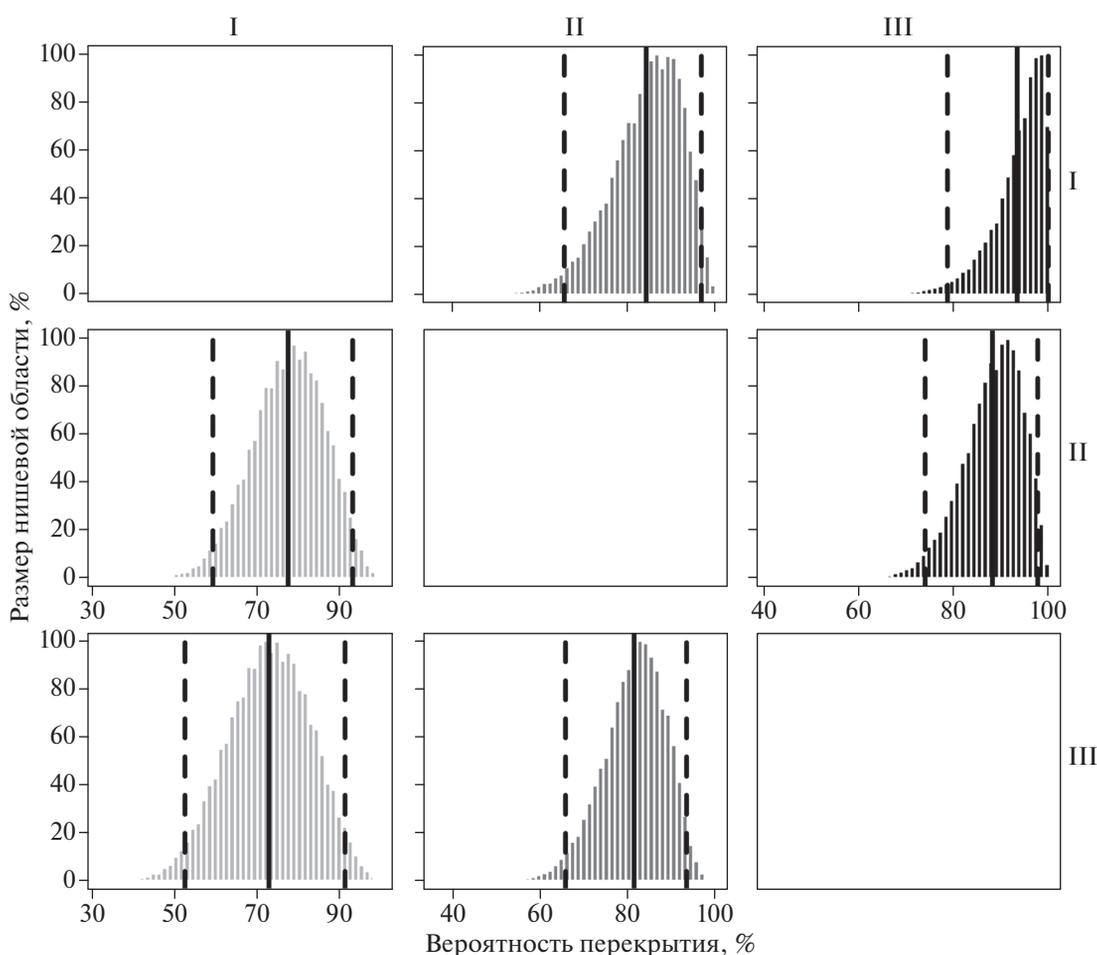
Вид	Вид		
	<i>A. evermanni</i>	<i>H. stenolepis</i>	<i>R. matsuurae</i>
<i>A. evermanni</i>		84.15	93.25
<i>H. stenolepis</i>	77.58		87.70
<i>R. matsuurae</i>	73.19	82.20	

ских групп гидробионтов – планктон, нектон и нектобентос.

По данным расчёта перекрытий вероятностных нишевых областей, выполненного в пакете nicheROVER (табл. 3, рис. 2), белокорый палтус находится в нише стрелозубого с вероятностью 77.58%; максимальное значение (93.25%)

метрики перекрытия принадлежит азиатскому стрелозубому палтусу в нише чёрного палтуса, а минимальное (73.19%), наоборот, – чёрного палтуса в нише азиатского стрелозубого палтуса. В целом между всеми палтусами наблюдается высокая степень перекрытия по трофической оси экологической ниши.

Высокая степень сходства пищевых рационов палтусов по всем общесистемным метрикам предполагает острую межвидовую конкуренцию за пищевые ресурсы и расхождение экологических ниш. Факты нишевой дифференциации палтусов по двум параметрам среды (глубине и температуре местообитаний) приведены в работе Дьякова (2006). Показано, что палтусы северных районов дальневосточных морей на протяжении всего года обитают в очень широком батиметрическом диапазоне, а их сезонные миграции выражаются в основном в перераспределении плотности популяций относительно глубины. Между собой палтусы различаются шириной батиметрического и термического диапазонов встречаемости, вертикальной локализацией местообитаний и распре-



**Рис. 2.** Апостериорное распределение вероятностной метрики нишевого перекрытия для 95% нишевой области азиатского стрелозубого *Atheresthes evermanni* (I), белокорого *Hippoglossus stenolepis* (II) и чёрного *Reinhardtius matsuurae* (III) палтусов. Вероятность нахождения в нише другого вида отображена в направлении строка–столбец; (—) – средние значения, (--) – 95%-ные доверительные интервалы; ост. обозначения см. на рис. 1.

делением плотности популяций в границах факторов среды обитания. По данным Мухаметова (2014), трофические ниши палтусов в районе северных Курильских о-вов перекрываются слабо: они обитают на разных глубинах, их пищевые рационы различаются. Осенью в Беринговом море белокорый палтус обитает в элиторали, а чёрный и стрелозубые азиатский и американский *A. stomaticus* — в мезобатиали; кроме пространственного разделения у палтусов выявлена возрастная изменчивость питания (Напазаков, Чучукало, 2001; Напазаков, 2004). Таким образом, общесистемные параметры, рассчитанные по изотопным подписям жертв, имеют высокую степень сходства, однако в конкретных местообитаниях экологические ниши палтусов расходятся по другим нишевым измерениям: глубине, температуре, онтогенетической изменчивости рационов.

Подводя итоги исследования, можно заключить, что для трёх видов палтусов пища доступна со всех трофических уровней, включая 5-й. Широкий диапазон значений изотопных подписей жертв палтусов свидетельствует о том, что базовыми источниками поступления углерода служат такие экологические группы, как планктон, нектон и нектобентос. Общесистемные нишевые параметры трёх видов палтусов, рассчитанные по изотопным подписям жертв, имеют высокую степень сходства, однако в конкретных местообитаниях их экологические ниши расходятся по другим параметрам экологической ниши: глубине, температуре и по изменению рационов в онтогенезе. Изучение трофических ниш с использованием дисперсии изотопных подписей жертв совместно с традиционным трофологическим методом прямых наблюдений даёт возможность получать общесистемные количественные метрики без потери экологической информации, необходимой для корректной интерпретации полученных результатов. Практическая ценность данного метода заключается в возможности привлечения архивных данных для проведения экосистемных исследований обобщающего плана.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Горбатенко К.М., Кияшко С.И., Лажнецев А.Е. и др. 2008. Бенто-пелагические трофические связи в ихтиоценозе шельфовой зоны западной части Берингова моря по данным анализа содержимого желудков и стабильных изотопов углерода и азота // Изв. ТИНРО. Т. 153. С. 284–295.
- Горбатенко К.М., Надточий В.А., Кияшко С.И. 2012. Трофический статус макробентоса шельфа западной Камчатки по данным анализа стабильных изотопов азота ( $\delta^{15}\text{N}$ ) и углерода ( $\delta^{13}\text{C}$ ) // Там же. Т. 171. С. 168–174.
- Горбатенко К.М., Кияшко С.И., Лажнецев А.Е. и др. 2013. Трофические отношения и бентопелагические связи на западнокамчатском шельфе Охотского моря по данным анализа содержимого желудков и стабильных изотопов  $\delta^{13}\text{C}$  и  $\delta^{15}\text{N}$  // Там же. Т. 175. С. 3–25.
- Горбатенко К.М., Лажнецев А.Е., Кияшко С.И. 2014. Сезонная динамика трофического статуса зоопланктона Охотского моря (по данным анализа стабильных изотопов  $\delta^{13}\text{C}$  и  $\delta^{15}\text{N}$ ) // Там же. Т. 177. С. 25–39.
- Горбатенко К.М., Кияшко С.И., Лажнецев А.Е. и др. 2015. Донно-пелагические связи в глубоководной части Охотского моря по данным стабильных изотопов  $\delta^{13}\text{C}$  и  $\delta^{15}\text{N}$  // Там же. Т. 183. С. 200–216.
- Дьяков Ю.П. 2006. Батитермическое распределение и миграции камбалообразных рыб (Pleuronectiformes) в дальневосточных морях России // Вестн. КамчатГТУ. № 8. С. 54–84.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 254 с.
- Мухаметов И.Н. 2014. Палтусы прикурильских вод: биология, состояние запасов, перспективы промысла: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 24 с.
- Напазаков В.В. 2004. Трофические связи рыб в донных ихтиоценозах западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. Т. 139. С. 19–42.
- Напазаков В.В., Чучукало В.И. 2001. Питание и некоторые черты экологии палтусов западной части Берингова моря в летне-осенний период // Вопр. рыболовства. Т. 2. № 2 (6). С. 319–337.
- Руководство по изучению питания рыб. 1986. Владивосток: Изд-во ТИНРО, 32 с.
- Фадеев Н.С. 1987. Северотихоокеанские камбалы (распространение и биология). М.: Агропромиздат, 175 с.
- Чучукало В.И. 2006. Питание и пищевые отношения нектона и нектобентоса в дальневосточных морях. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 484 с.
- Шунтов В.П. 1965. Распределение черного и стрелозубых палтусов в северной части Тихого океана // Тр. ВНИРО. Т. 58. Изв. ТИНРО. Т. 53. С. 155–163.
- Шунтов В.П. 1966. Некоторые закономерности вертикального распределения черного и стрелозубых палтусов в северной части Тихого океана // Вопр. ихтиологии. Т. 6. Вып. 1. С. 32–41.
- Шунтов В.П. 1971. Некоторые закономерности распределения черного и стрелозубых палтусов в северной части Тихого океана // Изв. ТИНРО. Т. 75. С. 3–36.
- Bearhop S., Adams C.E., Waldron S. et al. 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis // J. Anim. Ecol. V. 73. P. 1007–1012. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8790.2004.00861.x>
- Jackson A.L. 2017. Introduction to SIBER. (<https://cran.r-project.org/web/packages/SIBER/vignettes/Introduction-to-SIBER.html>)
- Jackson A.L., Inger R., Parnell A.C., Bearhop S. 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER stable isotope Bayesian ellipses in R // J. Anim. Ecol. V. 80. P. 595–602. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x>
- Layman C.A., Arrington D.A., Montana C.G., Post D.M. 2007. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? // Ecology. V. 88. № 1. P. 42–48. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2007\)88\[42:CSIRPF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2007)88[42:CSIRPF]2.0.CO;2)
- Lysy M., Stasko A.D., Swanson H.K. 2014. nicheROVER: (N)iche (R)egion and Niche (O)ver lap metrics for multidimensional ecological niches. Version 1.0. (<https://cran.r-project.org/web/packages/nicheROVER/index.html>)
- Newsome S.D., Martinez del Rio C., Bearhop S., Phillips D.L. 2007. A niche for isotopic ecology // Front. Ecol. Environ. V. 5. № 8. P. 429–436. <https://doi.org/10.1890/060150.01>
- R Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing. (<https://www.R-project.org>)
- Swanson H.K., Lysy M., Power M. et al. 2015. A new probabilistic method for quantifying n-dimensional ecological niches and niche overlap // Ecology. V. 96. № 2. P. 318–324. <https://doi.org/10.1890/14-0235.1>