

УДК 597.556.33.574.524

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ЭКОЛОГИИ ПИТАНИЯ *BOTHROCARA BRUNNEUM* И *B. ZESTUM* (ZOARCIDAE) В ГЛУБОКОВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА

© 2024 г. В. В. Напазак^{1, *}

¹Тихоокеанский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства
и океанографии – ТИНРО, Владивосток, Россия

*E-mail: vladimir.napazakov@tinro.vniro.ru

Поступила в редакцию 19.06.2023 г.

После доработки 17.07.2023 г.

Принята к публикации 19.07.2023 г.

Приведены результаты анализа спектров питания и оценки трофических уровней и ниш двух видов слизеголов – *Bothrocara brunneum* и *B. zestum* – из глубоководных районов Охотского моря и тихоокеанских вод Малой Курильской гряды. Оба вида питаются разнообразными бентосными и мезобентосными организмами, включая ракообразных, мезопелагических рыб, головоногих и двусторчатых моллюсков, полихет и иглокожих. Несмотря на вариабельность доминирующих компонентов пищи в разных регионах, ракообразные являются основной пищевой группой, и оба вида имеют сходные источники пищи и соответственно трофические ниши. Это подтверждено расчётом с помощью метода площадей стандартных эллипсов с учётом байесовской вероятности, который показал почти одинаковую ширину трофических ниш: 17.7 для *B. zestum* и 16.6 для *B. brunneum*. Фактические значения соотношения стабильных изотопов азота ($\delta^{15}\text{N}$) у компонентов пищи указывают на широкий диапазон трофических уровней изученных видов: от 2.08 до 4.36 у *B. zestum* и от 1.97 до 4.42 у *B. brunneum*, что свидетельствует об их пластичности в выборе кормовых объектов. Диапазоны значений соотношения стабильных изотопов углерода ($\delta^{13}\text{C}$) у пищевых компонентов, указывающие на базовые источники пищи, составили от –15.04 до –23.43‰ для *B. zestum* и от –15.07 до –23.43‰ для *B. brunneum*. В результате исследования получена новая информация о питании двух видов слизеголов и определена их роль в трофической структуре экосистем исследованных районов.

Ключевые слова: *Bothrocara brunneum*, *Bothrocara zestum*, питание, трофические уровни, трофические ниши, изотопная подпись, Охотское море, Берингово море, северо-западная часть Тихого океана.

DOI: 10.31857/S0042875224020069, EDN: GWWPGI

Bothrocara brunneum и *B. zestum* – два вида слизеголов, относящиеся к семейству бельдюговых (Zoarcidae). *B. brunneum* по биомассе является одним из значимых видов семейства в Охотском море, ежегодный улов вида оценивают в ~ 1000–1500 т (Орлов, Токранов, 2012б; Бадаев, 2014). Среди бентосных и демерсальных рыб на глубинах 200–1000 м вдоль континентального склона в восточной части Охотского моря долю биомассы *B. brunneum* и *B. zestum* оценивают соответственно в 9.4 и 1.2% (Савин, 2012).

В результате технологических исследований установлено, что слизеголовы относятся к “столовым” видам рыб с белым плотным мясом, которое можно использовать в пищу, а их потенциальный вылов у побережья Камчатки оценивают в 8–10 тыс. т при многовидовом промысле (Ор-

лов, Токранов, 2012а; Токранов, 2014). Несмотря на их экологическое значение и потенциал для промысла, знания о питании *B. brunneum* ограничены, а о питании *B. zestum* в Охотском море известно мало. Цель настоящей работы – изучить спектры питания вышеуказанных двух видов слизеголов, оценить их трофические уровни и ниши в глубоководных районах Охотского моря и в районе тихоокеанских вод Малой Курильской гряды, используя собственные данные по содержанию желудков и имеющиеся в литературе сведения по изотопным подписям жертв.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для изучения питания *B. brunneum* и *B. zestum* собран из уловов донного трала ДТ/ТМ-27.1/24.4 м, рабочее вертикальное рас-

крытие которого составляло 2.5–4.1 м во время большинства тралений, горизонтальное раскрытие – в среднем 16.26 м. Основные характеристики районов проведения траловых станций и объём собранного материала приведены в табл. 1. У отловленных особей измеряли общую длину (*TL*) и массу тела, извлекали желудки. Всего было собрано и обработано 670 желудков из 71 пробы. Эффекта регургитации (обратного выброса содержимого) желудков у обоих видов слизеголовов не наблюдалось.

Содержимое желудков обрабатывали в соответствии со стандартными методиками (Методическое пособие ..., 1974; Руководство ..., 1986; Чучукало, Напазаков, 1999), объекты питания идентифицировали по возможности до вида и взвешивали с точностью 0.1 г.

Статистический анализ данных. Для исследования закономерностей питания и пищевых отношений применяли метод непрямой ординации (неметрическое многомерное шкалирование – *nMDS*), основанный на анализе матрицы данных с использованием платформы статистического программирования R (R Core Team, 2022) и пакета R *vegan* 2.6–4 (Oksanen et al., 2020). Цель использования этого метода заключалась в обнаружении обусловленных районом сбора проб сходства и различия спектров питания у разноразмерных групп слизеголовов. Для количественной оценки несходства выборок использовали метрику Брея – Кёртиса, это позволило *nMDS* (функция *metaMDS* пакета *vegan* (Oksanen et al., 2020)) ранжировать расстояния между объектами для нелинейного отображения на упрощённое двумерное пространство с показом ранговых различий на графике. Качество *nMDS* оценивали с использованием индикатора стресса, который варьируется от 0 до 1. Эмпирически считается, что при стрессе < 0.05

в сформированном пространстве выполнено отличное приближение расстояний к исходным расстояниям, от 0.05 до 0.1 – хорошее, от 0.1 до 0.2 – корректное, а при стрессе > 0.2 искажение расстояний велико (Herve, 2016). Применяя функцию *envfit* из пакета R *vegan* (Oksanen et al., 2020), оценивали направление векторов внешних факторов.

Трофические ниши. Ширину трофических ниш рассчитывали методом, предложенным Беэрхоп с соавт. (Bearhop et al., 2004), которые впервые ввели использование значений дисперсии стабильных изотопов в тканях для измерения ширины трофической ниши, и впоследствии усовершенствованным другими авторами (Layman et al., 2007; Newsome et al., 2007; Jackson et al., 2011; Swanson et al., 2015). В настоящем исследовании с использованием накопленных и опубликованных данных по соотношению 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) применён усовершенствованный метод, который впервые был использован для расчёта нишевых показателей палтусов (Напазаков, 2020). Сравнение трофических ниш двух видов слизеголовов осуществляли с применением пакета *SIBER* в статистической программе R (Jackson et al., 2011; R Core Team, 2022; Jackson, 2023) путём анализа изотопных подписей их жертв, с расчётом общих площадей и площадей стандартных эллипсов для выпуклых оболочек, учитывая малые выборки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Питание *Bothrocara zestum*

Охотское море. Состав пищи *B. zestum* проанализирован у 235 экз. средней (по размерным

Таблица 1. Характеристика районов сбора и объём материала для изучения питания *Bothrocara zestum* и *B. brunneum*

Показатель	Мезаль Малой Курильской гряды (Тихий океан)		Восточнооходская мезаль	
			северная часть	южная часть
Научно-исследовательское судно	“Профессор Леванидов”		“Профессор Кизеветтер”	
Даты	24.04–01.05.2009 г.		11–23.08.2010 г.	05–09.09.2010 г.
Глубина, м	549–751		385–863	450–747
Температура воды, °C:				
– у дна	2.42–3.06		0.7–1.8	2.0–2.5
– у поверхности	1.5–2.4		7.8–12.4	9.5–11.8
Вид	<i>B. zestum</i>	<i>B. brunneum</i>	<i>B. brunneum</i>	<i>B. zestum</i>
Число желудков/проб, шт.	8/2	58/6	369/36	235/27

группам) *TL* 15.0–64.5 см и массой 12–1096 г из 27 проб (табл. 2). Кальмары (Decapodiformes) были наиболее распространённым компонентом пищи у размерной группы 50.1–60.0 см, составляя 60% общей массы пищи. Общий вклад кальмаров в пищевой спектр вида составил 38.4%. Доля мизид (Mysidae) в среднем составляла 22.4%, варьируя от 10.6 до 85.7%. Мизиды *Holmesiella anomala* присутствовала в пище всех размерных групп.

Креветки (Caridea – *Argis ochotensis* и *Pandalus longirostris*) были важной пищей в размерной группе 60.1–70.0 см, составляя 50%, а в целом 7.6% общей массы пищи. Доля рыб в целом в пище *B. zestum* в среднем составляла 5.6–88.3%, с общим вкладом 29.7%. Особи *TL* 20.1–40.0 и 50.1–70.0 см из рыб потребляли только серебрянку *Leuroglossus schmidtii*, а у *B. zestum TL* 40.1–50.0, несмотря на высокую долю серебрянки, в рыбной компоненте пищевого комка преобладали бельдюговые. Индекс наполнения желудков варьировал в пределах 5–20‰, пища отсутствовала у шести размерных групп в среднем в 19.0–86.8% желудков из 235 проанализированных.

Район тихоокеанских вод Малой Курильской гряды. Информация о составе пищи *B. zestum* у Малой Курильской гряды – второго глубоководного района исследований – ограничена, получена из двух проб и восьми желудков и представлена в табл. 3. Доминирующими компонентами в пище являлись рыбы (79.2%), на втором месте были головоногие (Cephalopoda) моллюски (19%) для размерной группы 40.1–50.0 см. Другие компоненты, включая амфипод (Amphipoda) и мизид, составляли небольшую долю в общей пищевой массе, а в размерной группе 60.1–70.0 см неидентифицированная пища составила 100%. Пустые желудки отсутствовали, но кормовая активность *B. zestum* оказалась низкой, со средним индексом наполнения желудка в пределах 6.2–16.7‰.

Другие районы северо-западной части Тихого океана (СЗТО). Согласно литературным источникам, питание *B. zestum* изучали только в восточной части Берингова моря (Stevenson, Hibpshman, 2010). Сравнение результатов этих исследований с проведёнными в Охотском море (табл. 2) показывает, что питание в указанных регионах различается. В Охотском море основным источником пищи были кальмары, составлявшие 38.4% общей массы пищи, рыбы (29.7%) и мизиды (22.4%). Напротив, в восточной части Берингова моря *B. zestum* в основном потреблял рыбу, которая составляла 57.6% содержимого же-

лудков. Наиболее массовыми видами рыб являлись серебрянка и *Lycodapus poecilus*. Ракообразные (Crustacea) были на втором месте с долей 40.7%. Доля кальмаров составляла 1.6% массы пищи. Таким образом, состав пищи данного вида в Охотском море и в восточной части Берингова моря различается соотношением кальмаров и рыбы. Питание *B. zestum TL* 40.1–50.0 см из района южных Курильских островов показало большее сходство с охотоморскими данными для соответствующей размерной группы. Несмотря на выявленные различия, можно сделать вывод о том, что *B. zestum* является потребителем рыбы, кальмаров и ракообразных, причём пропорция потребления этих жертв меняется в течение онтогенеза и в зависимости от местообитания.

Питание *Bothrocara brunneum*

Охотское море. Состав пищи *B. brunneum* был проанализирован у 369 экз. средней *TL* 15.0–54.6 см и массой 22–1006 г. Выявлена высокая доля пустых желудков – 14–86% (табл. 4). Спектр питания особей *TL* < 20.1 см состоял в основном из мизид (52.7%), за которыми следовали глубоководные креветки семейства Oplophoridae (33.8%) и копеподы (Copepoda) (9.8%). У рыб *TL* ≥ 20.1 и особенно > 30 см основной пищей являлись серебрянка и другие рыбы. Накормленность *B. brunneum* оказалась низкой, о чём свидетельствуют значения индекса наполнения желудков – 12–45‰.

Район тихоокеанских вод Малой Курильской гряды. Данные о составе пищи различных размерных групп *B. brunneum* представлены в табл. 5. Доминирующими компонентами пищи по массе являлись головоногие моллюски (40.7%), рыба (47.3%) и мизиды (10.3%). Пищевой спектр самых крупных рыб (60.1–70.0 см) ограничивался исключительно нектонными организмами, включая головоногих моллюсков (52.2%) и рыбу (47.3%). Следует отметить, что *B. brunneum* слабо питался, единственный желудок в размерной группе 40.1–50.0 см был пустым. Доля пустых желудков в группах 50.1–60.0 и 60.1–70.0 см составила соответственно 94.1 и 90.0%, что выразилось в низкой накормленности – 2.55 и 3.12‰ соответственно.

Другие районы СЗТО. *B. brunneum* является широкобореальным видом, обитающим в различных районах северной части Тихого океана от Японского моря до Мексики (Froese, Pauly, 2023). В связи с этим целесообразно выполнить сравнительный обзор спектров питания данного вида из разных районов Северной Пацифики. Питание *B. brunneum* ранее изучали

Таблица 2. Состав пищи *Bothrocara zesi* различных размерных групп из южной части восточноохотской мезали (05–09.09.2010 г.), % массы пищи

Компонент пищи и другие показатели	Размерная группа, см						Всего	$\delta^{13}\text{C}$, ‰	$\delta^{15}\text{N}$, ‰	ТУ
	10.1–20.0	20.1–30.0	30.1–40.0	40.1–50.0	50.1–60.0	60.1–70.0				
Polychaeta					0.2		0.1	–15.12	14.54	4.25
Decapodiformes				1.1	60.0		38.4	–20.40	12.70	3.71
Echinodermata					2.7		1.7			
<i>Stenodiscus</i> sp.					2.7		1.7	–15.04	11.37	3.32
Copepoda	14.3	2.3					0.1	–21.98	8.90	2.59
<i>Gaetanus minutus</i>	14.3	2.3					0.1	–23.43	7.15	2.08
Mysidae	85.7	55.8	30.5	10.6	19.6	44.4	22.4			
Mysidae gen. sp.	14.3	37.2		0.6	3.9		3.2			
<i>Holmesiella anomala</i>	71.4	18.6	30.5	10.0	15.7	44.4	19.2			
Caridea					1.8	50.0	7.6			
<i>Argis ochotensis</i>					1.8		1.1	–15.30	14.57	4.26
<i>Pandalus longirostris</i>						50.0	6.5	–17.41	14.91	4.36
Pisces		41.9	69.5	88.3	15.7	5.6	29.7			
Pisces gen. sp.				1.1			0.2			
<i>Leuroglossus schmidii</i>		41.9	69.5	41.5	15.7	5.6	21.1	–20.23	12.76	3.73
Zoarcidae gen. sp.				45.7			8.4			
Средний индекс наполнения желудков, ‰	16	8	15	20	19	5				
Число желудков	38	48	22	33	58	36	235			
Число проб	3	3	5	6	6	4	27			
Доля пустых желудков, %	86.8	85.4	82.0	70.0	57.0	19.0				
Средняя общая длина, см	15.0	25.0	35.0	45.7	55.0	64.5				
Средняя масса, г	12	59	149	473	864	1096				

Примечание. Здесь и в табл. 4: $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ – значения изотопных подписей соответственно углерода и азота (по: Горбатенко и др., 2008, 2012–2015); ТУ – трофический уровень кормового объекта.

Таблица 3. Состав пищи *Bothrocara zestum* различных размерных групп из мезали тихоокеанских вод Малой Курильской гряды (24.04–01.05.2009 г.), % массы пищи

Компонент пищи и другие показатели	Размерная группа, см		Всего
	40.1–50.0	60.1–70.0	
Amphipoda	0.9		0.8
Cephalopoda	19.0		16.2
Mysidae	0.9		0.8
Pisces	79.2		66.8
Прочие компоненты		100	15.4
Средний индекс наполнения желудков, ‰	16.67	6.17	
Число желудков	6	2	8
Число проб	1	1	2
Доля пустых желудков, %	0	0	
Средняя общая длина, см	45.0	63.5	
Средняя масса, г	1100	1620	

Таблица 4. Состав пищи *Bothrocara brunneum* различных размерных групп из северной части восточноохотской мезали (11–23.08.2010 г.), % массы пищи

Компонент пищи и другие показатели	Размерная группа, см					Всего	$\delta^{13}\text{C}$, ‰	$\delta^{15}\text{N}$, ‰	ТУ
	10.1–20.0	20.1–30.0	30.1–40.0	40.1–50.0	50.1–60.0				
Polychaeta					3.9	1.2	–17.39	12.69	3.71
<i>Nephtys</i> sp.					3.9	1.2	–18.90	11.84	3.46
Mollusca		5.6	13.9	18.2		11.0			
Cephalopoda			13.9	17.2		10.3	–20.40	12.70	3.71
<i>Octopus</i> sp.			13.9	3.1		4.3	–15.07	15.12	4.42
<i>Gonatopsis borealis</i>				14.1		6.0	–19.91	12.35	3.61
Bivalvia gen. sp.		4.2				0.2	–16.22	8.96	2.61
<i>Megayoldia lischkei</i>		1.4				0.1	–16.04	6.79	1.97
Mollusca gen. sp.				1.0		0.4	–16.22	8.96	2.61
Copepoda	9.8	3.5				0.3	–21.98	8.90	2.59
<i>Neocalanus cristatus</i>		2.1				0.1	–21.76	8.42	2.45
<i>Bradydium pacificus</i>	0.4					+	–20.41	9.77	2.85
<i>Gaetanus brevispinus</i>	7.5	1.4				0.2	–23.43	7.15	2.07
<i>G. minutus</i>	1.9					+			
Amphipoda	3.8		0.2	0.6		0.3	–20.90	10.40	3.03
Gammarida sp.	3.8		0.2			0.1	–16.89	10.10	2.95
<i>Anonyx nugax</i>				0.6		0.2			
Mysidae	52.7	36.4	6.5	10.7	25.7	16.0	–20.13	10.50	3.06
Mysidae gen. sp.	52.7	36.4	6.5	0.3		4.1	–20.13	10.50	3.06
<i>Holmesia anomala</i>				10.4	25.7	11.9			
Caridea	33.7	45.5	7.2	0.8		4.9			
<i>Eualus biunguis</i>				0.8		0.4			

Таблица 4. Окончание.

Компонент пищи и другие показатели	Размерная группа, см					Всего	$\delta^{13}\text{C}$, ‰	$\delta^{15}\text{N}$, ‰	ТУ
	10.1–20.0	20.1–30.0	30.1–40.0	40.1–50.0	50.1–60.0				
Oplophoridae gen. sp.	33.7	25.2	5.7			3.0	–18.24	14.07	4.11
<i>Hymenodora frontalis</i>		20.3	1.5			1.5			
Pisces		9.0	72.2	69.7	70.4	66.3			
Pisces gen. sp.		9.0	6.7	3.3	4.2	4.5			
<i>Leuroglossus schmidti</i>			41.6	66.4	22.2	43.8	–20.23	12.76	3.73
Zoarcidae gen. sp.					42.8	12.5			
Liparidae gen. sp.			12.4			2.7			
<i>Lycogrammoides schmidti</i>			11.5		1.2	2.8			
Средний индекс наполнения желудков, ‰	12	17	32	45	27				
Число желудков	107	116	74	43	29	369			
Число проб	8	7	8	6	7	36			
Доля пустых желудков, %	86.0	81.9	62.0	30.0	14.0				
Средняя общая длина, см	15.0	25.0	35.0	45.0	54.6				
Средняя масса, г	22	75	222	539	1006				

Примечание. Здесь и в табл. 5: “+” – доля компонента пищи < 0.05%.

Таблица 5. Состав пищи *Bothrocara brunneum* различных размерных групп из мезали тихоокеанских вод Малой Курильской гряды (24.04–01.05.2009 г.), % массы пищи

Компонент пищи и другие показатели	Размерная группа, см			Всего
	40.1–50.0	50.1–60.0	60.1–70.0	
Cephalopoda gen. sp.			52.2	40.7
Amphipoda		6.0	0.5	1.7
Melphidippidae gen. sp.		6.0	0.5	1.7
Mysidae		46.6		10.3
<i>Holmesiella anomala</i>		10.0		2.2
<i>Meterythrops microphthalmus</i>		32.6		7.2
<i>Pseudomma</i> sp.		4.0		0.9
Pisces		47.4	47.3	47.3
Pisces gen. sp.			37.3	29.1
<i>Leuroglossus schmidti</i>		21.1		4.6
Liparidae gen. sp.		26.3	10.0	13.6
Прочие компоненты		+		+
Число желудков	1	17	40	58
Число проб	1	2	3	6
Доля пустых желудков, %	100	94.1	90.0	
Средний индекс наполнения желудков, ‰		2.55	3.12	
Средняя общая длина, см	49.0	55.0	63.3	
Средняя масса, г	490	1308	1665	

в нескольких районах северной части Тихого океана, включая глубоководные районы Охотского моря (Чучукало и др., 1999; Чучукало, 2006), западную (Глубоков, Орлов, 2000) и восточную (Stevenson, Hibpshman, 2010) части Берингова моря, восточную часть северной части Тихого океана (Ferry, 1997).

Летом 1997 г. проведено исследование содержимого 262 желудков *B. brunneum* TL 30–60 см с северного склона Охотского моря (Чучукало и др., 1999; Чучукало, 2006). Основными жертвами мелких *B. brunneum* (до 40 см) являлись минтай *Gadus chalcogrammus*, слизеголов Шмидта *Lycogrammoides schmidtii*, серебрянка и молодь командорского кальмара *Berryteuthis magister*. У крупных особей TL 40–60 см доля рыб в пище, по сравнению с размерной группой до 40 см, снизилась, но возросла доля молоди командорского и северного *Gonatopsis borealis* кальмаров. Кроме того, в желудках обнаружены ракообразные, в том числе мизиды, эвфаузииды (Euphausiacea) и креветки.

B. brunneum в западной части Берингова моря питается различными бентосными организмами, при этом ракообразные, преимущественно креветки и мизиды, являются доминирующими источниками пищи (Глубоков, Орлов, 2000). В восточной части Берингова моря этот вид в основном питается ракообразными, причём наиболее частыми жертвами являются креветки семейства Hippolytidae и рода *Eualus* (Stevenson, Hibpshman, 2010).

На двух глубоководных участках, в районе северной Калифорнии и в районе устья реки Колумбия, пищевой спектр *B. brunneum* невелик по разнообразию и состоит в основном из креветок и из мелких рыб семейства Zoarcidae и мизид. Наблюдаются различия в питании между этими двумя районами (Ferry, 1997).

В целом пища *B. brunneum* Северной Пацифики состоит из донных и придонных организмов мезобентали. В их числе ракообразные (копеподы, эвфаузииды, мизиды, амфиподы, креветки), мезопелагические рыбы, головоногие и двустворчатые моллюски (Bivalvia), редко полихеты (Polychaeta) и иглокожие (Echinodermata). Доминирующие компоненты пищи различаются в зависимости от региона, но в большинстве случаев ракообразные являются обычной и основной пищей.

Статистический анализ данных

На рис. 1 представлена ординационная диаграмма, отображающая спектры питания *B. zestum* и *B. brunneum* в Охотском море по раз-

мерным группам. Диаграмма иллюстрирует как внутривидовую, так и межвидовую изменчивость состава пищи. Наибольшее сходство наблюдается у особей TL 30.1–50.0 см. Из этого можно сделать вывод, что в глубоководной части Охотского моря пищевой спектр *B. zestum* изменяется в процессе развития: от состава, включающего в основном мелких ракообразных (копепод и мизид), к составу, где преобладают крупные декаподы (Decapoda), головоногие моллюски и рыбы. У *B. brunneum* состав пищи также меняется от мелких ракообразных (мизид и декапод) к рыбе и головоногим моллюскам. Спектры питания двух видов слизеголовов частично перекрываются.

На двумерном ординационном графике рис. 2 сравниваются пищевые спектры *B. zestum* и *B. brunneum* из разных районов СЗТО. Количественные данные для сравнения были взяты из литературных источников (Ferry, 1997; Глубоков, Орлов, 2000; Stevenson, Hibpshman, 2010).

Как следует из диаграммы, компоненты питания обоих видов зависят от районов обитания. В верхней правой координатной четверти находятся крупные размерные группы *B. brunneum* из Охотского моря и *B. zestum* из восточной части Берингова моря с доминированием в пище рыб и головоногих моллюсков. В левой сверху координатной четверти расположены мелкие размерные группировки *B. brunneum* и *B. zestum* из Охотского моря и Тихого океана, в пище которых доминируют копеподы и мизиды. В нижней координатной четверти справа находятся группы *B. brunneum* из западной и восточной частей Берингова моря, а также из района Северной Калифорнии и устья реки Колумбия, а также *B. zestum* из Охотского моря, а основная их пища – креветки. В координатной четверти снизу слева находятся мелкие размерные группы *B. brunneum* и крупные *B. zestum* с преобладанием в пище двустворчатых моллюсков и амфипод. Следовательно, питание *B. brunneum* и *B. zestum* в разных регионах СЗТО по основным таксонам жертв различается, причём региональные различия более существенны, чем межвидовые.

Ниши и трофические уровни

Значения изотопных подписей компонентов пищи *B. zestum* и *B. brunneum* приведены в табл. 2, 4. Для выполнения ординации пищевых спектров слизеголовов Охотского моря по изотопному составу их пищи и описания ширины изотопной ниши каждого вида использовали байесовскую оценку площадей стандартного эллипса. Итоги расчётов общесистемных пара-

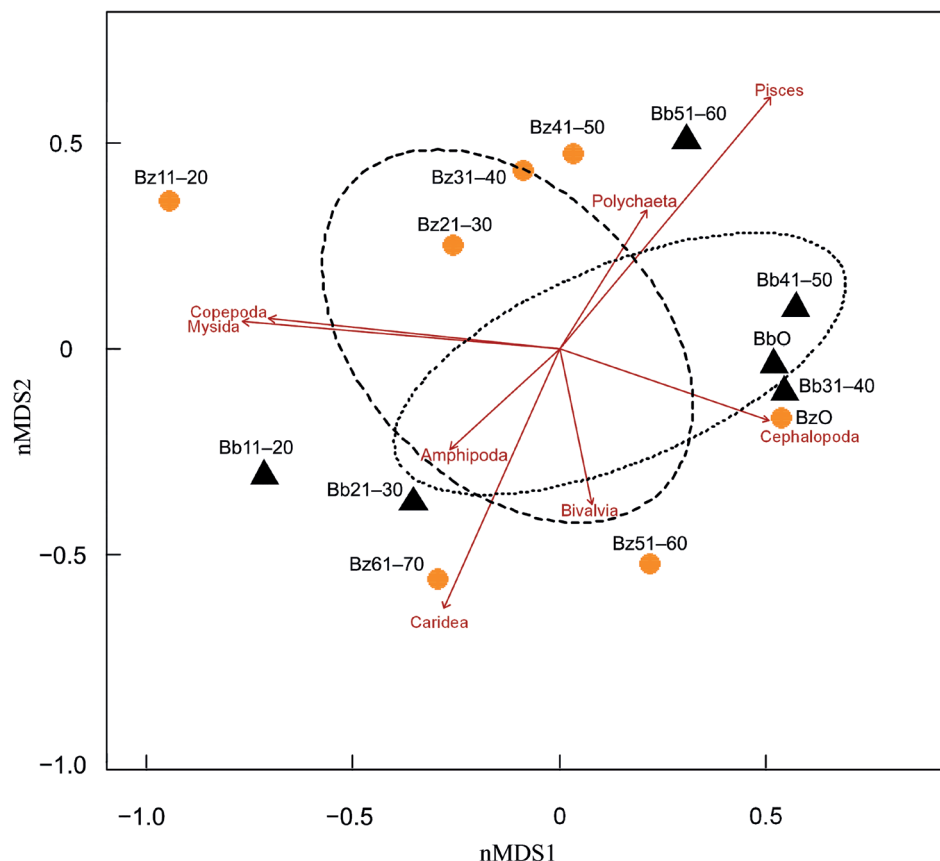


Рис. 1. Ординационная диаграмма спектров питания *Bothrocara zestum* (Bz, ---, ●) и *B. brunneum* (Bb, ---, ▲) в Охотском море по размерным группам, полученная методом nMDS-анализа. После аббревиатур названия вида указаны диапазоны размеров рыб (общая длина, см). BzO, BbO – обобщённые средние значения по соответствующим видам.

метров трофических ниш представлены в табл. 6 и на рис. 3.

Границы областей выпуклых оболочек (ТА) характеризуют ширину трофической ниши, их определяют по самым внешним значениям $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ на биplot-графике. Оказалось, что у *B. zestum* и *B. brunneum* значения площадей ТА различаются примерно в 1.5 раза – 28.41 и 43.11 соответственно (табл. 6). Стандартная эллиптическая область (SEA) является альтернативой ТА. В отличие от последней, вычисляется с учётом байесовской вероятности, поэтому является более надёжным показателем (Jackson et al., 2011). Расчётные значения этого параметра у *B. zestum* (17.7) и *B. brunneum* (16.7) оказались почти сходными между собой. На рис. 3 сплошными линиями показаны области SEA, включающие 40% исходных данных изотопных подписей $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ жертв.

Необходимо отметить, что области выпуклых оболочек так же, как и области стандартных эллипсов, перекрываются, что говорит о сходстве состава пищи. Значения скорректированной

стандартной эллиптической области (SEAc) у *B. zestum* и *B. brunneum* составляют соответственно 20.0 и 17.5 (табл. 6).

Метрику $\delta^{15}\text{N}$ range (NR) используют для характеристики вертикальной структуры пищевой сети и определяют как расстояние между минимальными и максимальными значениями изотопной подписи $\delta^{15}\text{N}$ у пищевых компонентов (Layman et al., 2007). Для *B. zestum* диапазон значений изотопных подписей по этому параметру составляет 7.15–14.91‰, а в пересчёте на трофический уровень 2.08–4.36; для *B. brunneum* – соответственно 7.15–15.12‰ и 1.97–4.42.

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). Выяснено, что значения изотопных подписей $\delta^{13}\text{C}$ жертв у *B. zestum* варьируют от –15.04 до –23.43‰. Минимальные значения были отмечены для *Gaetanus minutus*, а максимальные для *Ctenodiscus* sp.; у *B. brunneum* – от –15.07 для *Octopus* sp. до –23.43 для *Gaetanus minutus*.

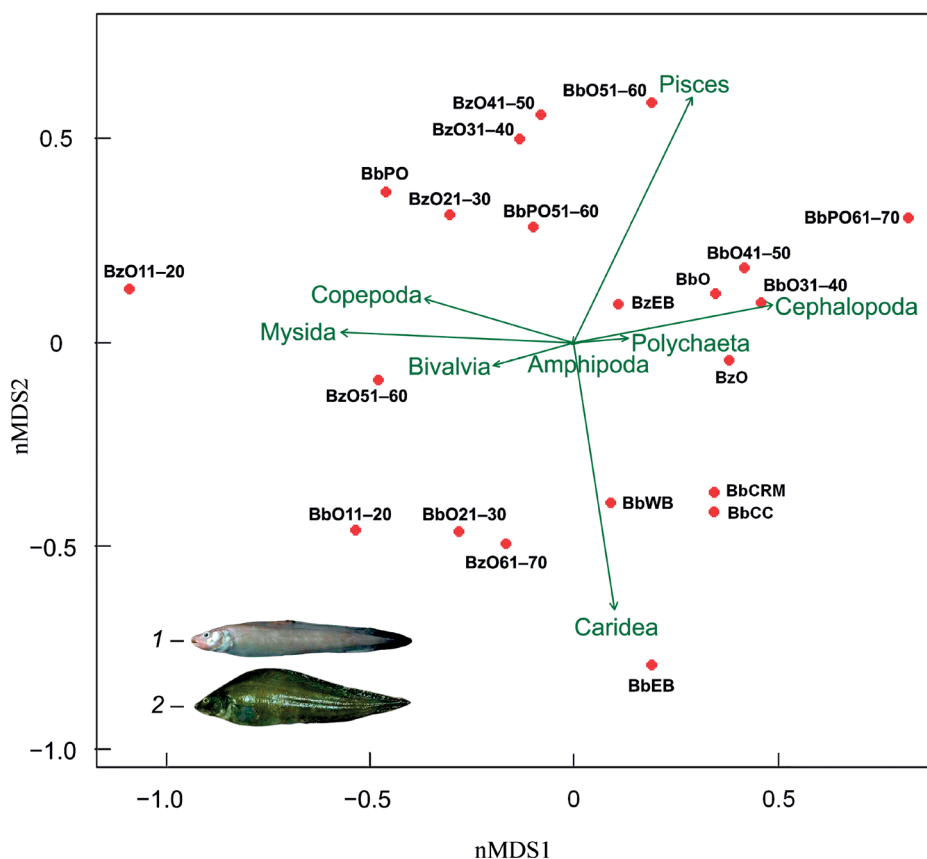


Рис. 2. Ординационная диаграмма спектров питания *Bothrocara zestum* (Bz, 1) и *B. brunneum* (Bb, 2) в разных районах северо-западной части Тихого океана, полученная методом nMDS-анализа. Стрелками с подписями обозначены векторы долей пищевых компонентов по основным таксонам жертв. После аббревиатур названия вида указаны регион и диапазоны размеров рыб (общая длина, см). Регион: О – Охотское море, РО – Тихий океан; WB, EB – западная и восточная части Берингова моря; CC – воды у Северной Калифорнии, CRM – устье р. Колумбия.

Таким образом, слизеголовы в Охотском море питаются организмами второго–четвёртого трофических уровней. По данным Горбатенко с соавт. (2015), значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ *B. brunneum* размерной группы 40–60 см составляют, соответственно, -19.15 ± 0.33 и 16.24 ± 0.20 , а трофический уровень – 4.75. Значения $\delta^{15}\text{N}$ и трофического уровня этого вида несколько превышают верхние границы диапазонов значений этих параметров для его жертв, установленных в настоящей работе, но вполне с ними сопоставимы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ содержимого желудков двух видов рыб, *B. brunneum* и *B. zestum*, из глубоководных частей Охотского моря и района Малой Курильской гряды выявил разнообразие спектров их питания. Пища этих рыб включает бентосные и мезобентические организмы, такие как ракообразные, мезопелагические рыбы, головоногие и двусторчатые моллюски, полихеты и иглокожие. Доминирующие пищевые компоненты

варьируются в СЗТО от региона к региону, но ракообразные являются обычным и преимущественным объектом потребления. Оба вида имеют общие источники пищи и занимают сходные трофические ниши в экосистеме. Ширина трофических ниш, измеренная методом площадей стандартных эллипсов, учитывающим байесовскую вероятность, была сопоставима между двумя видами и составляла 17.7 для *B. zestum* и 16.6 для *B. brunneum*. Значения диапазона $\delta^{15}\text{N}$ (NR) у пищевых компонентов, дающие представление о вертикальной структуре пищевой сети и о роли организма в экосистеме, для обоих видов продемонстрировали широкий диапазон трофических уровней: для *B. zestum* – 2.08–4.36, для *B. brunneum* – 1.97–4.42, что указывает на их пластичность в выборе источников пищи. Оба вида – потенциальные потребители разнообразной пищи, в зависимости от доступности ресурсов. Ширина трофической ниши *B. brunneum* немного превышает таковую у *B. zestum*. Значения диапазона $\delta^{13}\text{C}$ (CR) у компонентов питания,

Таблица 6. Трофические нишевые параметры *Bothrocara zestum* и *B. brunneum*, рассчитанные в пакете R (SIBER) по значениям изотопных подписей углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$) в компонентах пищи

Показатель	<i>B. zestum</i>	<i>B. brunneum</i>
TA	28.41600	43.11585
SEA	17.70718	16.66558
SEAc	20.04382	17.53835
$\delta^{15}\text{N}$ range (NR), ‰	7.15–14.91	7.15–15.12
$\delta^{13}\text{C}$ range (CR), ‰	–15.04...–23.43	–15.07...–23.43

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.

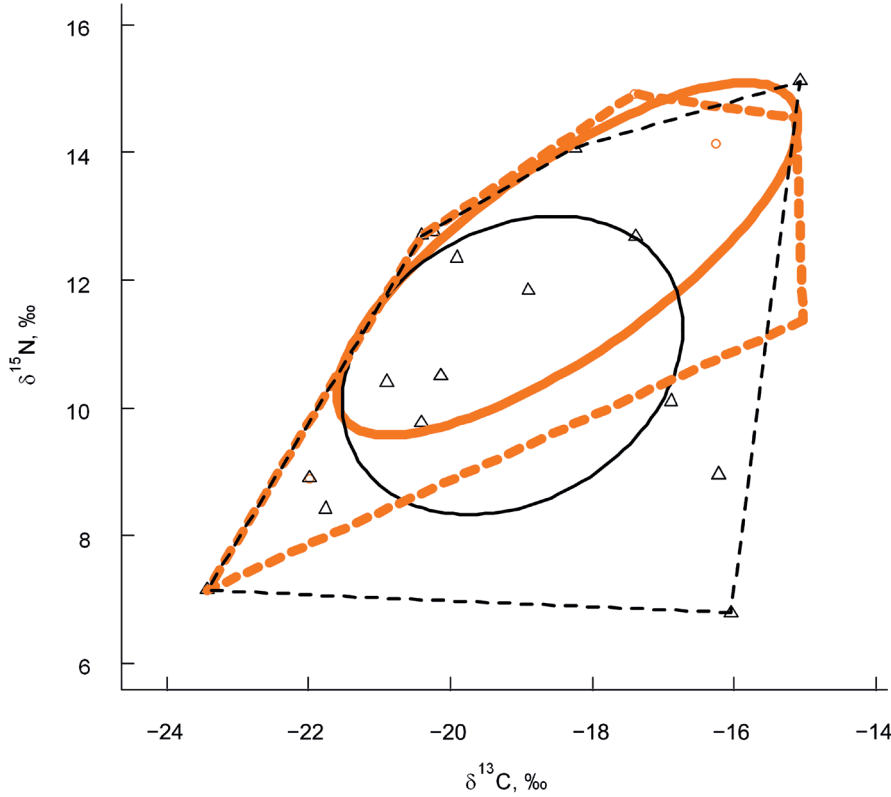


Рис. 3. График стандартных нишевых эллипсов и выпуклых оболочек с центроидами, рассчитанных в пакете R (SIBER) для *Bothrocara zestum* (○, —, —) и *B. brunneum* (△, —, —); $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ – значения изотопных подписей соответственно углерода и азота.

указывающие на базовые источники пищи для консумента, составили от –15.04 до –23.43‰ для *B. zestum* и от –15.07 до –23.43‰ для *B. brunneum*. В результате исследования получена новая информация о питании двух видов слизеголовов и определена их роль в трофической структуре глубоководных экосистем Охотского моря и тихоокеанских вод у Курильских о-вов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бадаев О. З. 2014. Пространственное распределение и некоторые черты биологии бурого слизе-

лова *Bothrocara brunneum* (Zoarcidae) в Охотском море // Вопр. ихтиологии. Т. 54. № 5. С. 554–565. <https://doi.org/10.7868/S0042875214050014>
Глубоков А. И., Орлов А. М. 2000. Некоторые морфофизиологические показатели и особенности питания двух видов семейства бельдюговых Zoarcidae (Perciformes) из западной части Берингова моря // Там же. Т. 40. № 5. С. 683–693.
Горбатенко К. М., Кияшко С. И., Лаженцев А. Е. и др. 2008. Бенто-пелагические трофические связи в иктиоценое 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., Лаженцев 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., Лаженцев 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. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2014-177-25-39>
- Горбатенко К. М., Кияшко С. И., Лаженцев 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. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2015-183-200-216>
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 253 с.
- Напазаков В. В. 2020. Количественная оценка и сравнение трофических ниш чёрного *Reinhardtius matsuurae*, белокорого *Hippoglossus stenolepis* и азиатского стрелозубого *Atheresthes evermanni* палтусов Охотского моря по изотопному составу углерода и азота пищевых компонентов // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 3. С. 336–340. <https://doi.org/10.31857/S0042875220020149>
- Орлов А. М., Токранов А. М. 2012а. Особенности распределения и динамика уловов бурого слизегилова *Bothrocara brunneum* (Zoarcidae) в прикурильских и прикамчатских водах Тихого океана // Там же. Т. 52. № 5. С. 538–552.
- Орлов А. М., Токранов А. М. 2012б. Распределение, некоторые черты биологии и динамика уловов трех малоизученных видов бельдюговых рыб (Zoarcidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Биол. науки Казахстана. № 2. С. 47–72.
- Руководство по изучению питания рыб. 1986. Владивосток: Изд-во ТИНРО, 32 с.
- Савин А. Б. 2012. Донные и придонные рыбы верхней части материкового склона востока Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 4. С. 432–445.
- Токранов А. М. 2014. Потенциальные объекты рыболовства прикамчатских вод и проблемы использования их ресурсов // Матер. III Междунар. науч.-тех. конф. “Актуальные проблемы освоения биологических ресурсов Мирового океана”. Ч. 1. Владивосток: Изд-во Дальрыбвтуз. С. 261–265.
- Чуцукало В. И. 2006. Питание и пищевые отношения nekтона и нектобентоса в дальневосточных морях. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 484 с.
- Чуцукало В. И., Напазаков В. В. 1999. К методике определения суточных рационов питания и скорости переваривания пищи у хищных и бентосоядных рыб // Изв. ТИНРО. Т. 126. С. 160–171.
- Чуцукало В. И., Лапко В. В., Кузнецова Н. А. и др. 1999. Питание донных рыб на шельфе и материковом склоне северной части Охотского моря летом 1997 г. // Там же. Т. 126. С. 24–57.
- 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. № 5. P. 1007–1012. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8790.2004.00861.x>
- Ferry L. A. 1997. Food habits of the two-line eelpout (*Bothrocara brunneum*: Zoarcidae) at two deep-sea sites in the eastern North Pacific // Deep Sea Res. Pt. I. Oceanogr. Res. Pap. V. 44. № 3. P. 521–531. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(96\)00120-3](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(96)00120-3)
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2023. FishBase. World Wide Web electronic publication (www.fishbase.org. Version 06/2023).
- Herve M. 2016. Aide-mémoire de statistique appliquée à la biologie. Construire son étude et analyser les résultats à l’aide du logiciel R. Version finale, 203 p. (cran.r-project.org/doc/contrib/Herve-Aide-memoire-statistique.pdf. Version 06/2023).
- Jackson A. L. 2023. Introduction to SIBER (<https://cran.r-project.org/web/packages/SIBER/vignettes/Introduction-to-SIBER.html>. Version 06/2023).
- 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. № 3. P. 595–602. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x>
- Layman C. A., Arrington D. A., Montaña 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)
- 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/10.1890/060150.1>
- Oksanen J., Simpson G. L., Blanchet F. G. et al. 2020. Vegan: Community Ecology Package. R package. Version 2.6–4 (<https://github.com/vegandevs/vegan>. Version 06/2023).
- R Core Team. 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. R version 4.1.3 (<https://www.npackd.org/p/r/4.1.3>. Version 03/2022).
- Stevenson D. E., Hibpshman R. E. 2010. Distribution and food habits of two similar species of *Bothrocara* (Perciformes: Zoarcidae) in the eastern Bering Sea // Environ. Biol. Fish. V. 87. № 3. P. 251–262. <https://doi.org/10.1007/s10641-010-9594-0>
- 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>