

УДК 574.587:57.087.45(265.53)

## ТРОФИЧЕСКИЙ СТАТУС МАКРОБЕНТОСА НА КОНТИНЕНТАЛЬНОМ СКЛОНЕ ОХОТСКОГО МОРЯ ПО ИЗОТОПНОМУ СОСТАВУ УГЛЕРОДА И АЗОТА

© 2022 г. К. М. Горбатенко<sup>1</sup> \*, С. И. Кияшко<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Тихоокеанский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ТИНРО»),  
Владивосток, Россия

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

\*e-mail: gorbatenko@tinro.ru

Поступила в редакцию 19.12.2020 г.

После доработки 05.07.2021 г.

Принята к публикации 30.09.2021 г.

Определены соотношения стабильных изотопов углерода ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ) и азота ( $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ) в мягких тканях у 41 массового вида макробентоса континентального склона Охотского моря. Значения  $\delta^{13}\text{C}$  у исследованных видов и групп бентосных беспозвоночных сильно варьируют, отражая разнообразие состава их рационов. Диапазон значений  $\delta^{15}\text{N}$  (от 6.8 до 18.3‰) соответствует четырем трофическим уровням: от второго (для двустворчатых моллюсков-детритофагов) до пятого (для некоторых хищных видов гастропод, полихет и морских звезд).

**Ключевые слова:** изотопный состав, трофические уровни, макробентос, Охотское море

**DOI:** 10.31857/S0030157422060041

### ВВЕДЕНИЕ

Изучение функционирования морских сообществ, эксплуатируемых рыболовством, требует определения потоков вещества и энергии, которые ими используются и проходят по их пищевым цепям. Поэтому в основу выделения элементов пелагического или донного населения наиболее удобно положить способы питания животных и определение их положения в трофической иерархии пищевых цепей. Традиционно такого рода информацию получают, исследуя содержимое желудков животных, например, такие исследования проводили ранее в Охотском море для установления типа питания доминирующих видов макробентоса [13]. Однако анализ содержимого желудков у глубоководных беспозвоночных сталкивается со сложностью в определении пищевых компонентов в рационе, так как зачастую пища очень сильно измельчена и не поддается определению.

Помимо анализа содержимого желудков, возможность существенно уточнить трофические связи животных дает изотопный анализ углерода ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ) [см. обзор 17] и азота ( $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ) [23, 30] в их тканях. Изотопный состав углерода органического вещества претерпевает слабые изменения по мере его прохождения по пищевой цепи от

растений к растительным животным и далее к хищникам, что позволяет использовать величины  $\delta^{13}\text{C}$  в качестве маркера источников пищи [17]. Изотопы азота подвергаются более значительному фракционированию в ходе метаболических процессов, что приводит к закономерному обогащению тканей консументов тяжелым изотопом  $^{15}\text{N}$  на каждом последующем трофическом уровне [27]. Это дает возможность определять по изотопному составу азота трофический статус исследуемых организмов в экосистеме [30].

Цель настоящей работы заключалась в определении трофических позиций доминирующих видов макробентоса континентального склона Охотского моря, на основе сравнительного анализа изотопного состава углерода и азота. Ранее подобные исследования были проведены на западнокамчатском шельфе [4].

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу работы положены сборы макробентоса из донных траловых съемок, выполненных в ходе экспедиций ТИНРО-центра в восточной части Охотского моря на материковом склоне в интервале глубин 340–965 м (рис. 1). Донные биотопы в районе исследования довольно однородны, в осадках в основном преобладают алев-

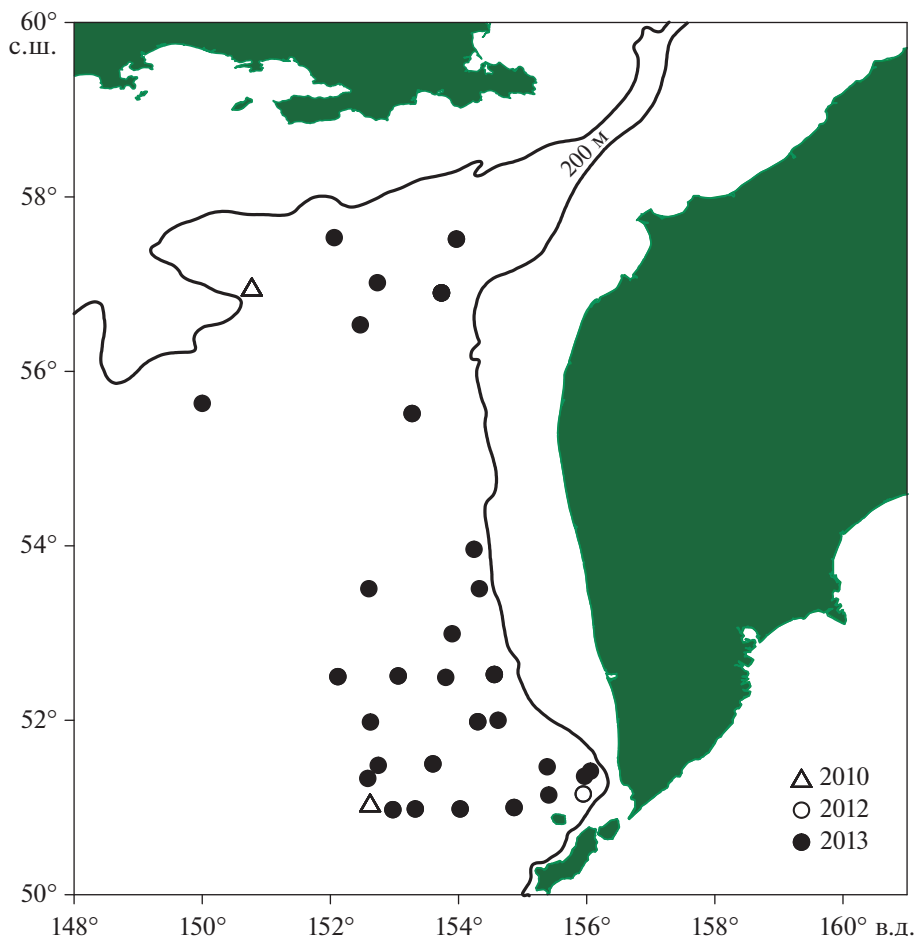


Рис. 1. Расположение точек отбора проб донных беспозвоночных на континентальном склоне Охотского моря в 2010–2013 гг., выполненного для изучения изотопного состава углерода и азота.

ритовые и пелитовые илы с отдельными вкраплениями крупнообломочных осадков, формирующиеся в результате оползней и ледового разноса, а в донной фауне преобладают различные детритоеды [7].

Для изотопного анализа из траловых уловов были взяты пробы 41 вида крупных бентосных и придонных беспозвоночных, большинство из которых было представлено, учитывая однородность биотопов, только одним экземпляром. Пробы всех исследованных видов были собраны в осенний период 2013 г. Кроме того, для четырех массовых промысловых видов (гастропода *Buccinum pempfigus*; креветки *Argis ochotensis* и *Pandalopsis longirostris*; краб *Chionoecetes angulatus*) ранее были взяты пробы в летне-осенний сезон 2010 и 2012 гг. (табл. 1). Всего было исследовано 62 пробы, каждая из которых представляла отдельный экземпляр животного. Для анализа у большинства беспозвоночных брали мышечные ткани: у моллюсков – ногу и мантию; у голотурий, полихет и актиний – кожно-мышечный мешок; у крабов и крабоидов – мышцы бедра; у кре-

веток – мышцы живота. Исключение составили морские звезды и морские ежи, у которых для анализа брали гонады. Все образцы тканей, за исключением стенок тела голотурий, не содержали остатков карбонатного скелета.

Образцы ополаскивали дистиллированной водой для удаления солей, сушили в сушильном шкафу в течение 24 ч при температуре 60°C и хранили на борту судна при температуре –18°C. После доставки в лабораторию пробы перетирали с помощью корундовой ступки и обезжировали смесью хлороформа и этанола, чтобы исключить влияние липидов, по-разному накапливающихся в различных тканях (в частности, гонадах иглокожих) и существенно обедненных изотопом  $^{13}\text{C}$  [32]. Для образцов голотурий и морских звезд, содержащих известковые спикулы, проводили повторный анализ изотопного состава углерода после полного удаления минерального карбоната путем обработки проб 1 N раствором HCl.

Изотопный анализ проб выполнен в Лаборатории стабильных изотопов Дальневосточного

**Таблица 1.** Изотопный состав углерода и азота доминирующих видов макробентоса на континентальном склоне Охотского моря

Группа	Компонент	Индекс	Тип питания	Год	<i>n</i>	$\delta^{13}\text{C} \pm \text{SD} (\text{‰})$	$\delta^{15}\text{N} \pm \text{SD} (\text{‰})$	ТУ
Actiniaria	<i>Liponema brevicorne</i>	1	П		1	-18.0	15.4	4.5
	Actiniaria fam. gen. sp.	2	П		1	-18.1	11.0	3.2
Polychaeta	<i>Ampharete acutifrons</i>	3	Д		1	-20.9	11.8	3.5
	<i>Aphrodita australis</i>	4	П		1	-14.2	17.5	5.1
	<i>Eunoe nodosa</i>	5	П		1	-15.8	14.5	4.3
	<i>Nereis</i> sp.	6	П		1	-17.9	14.3	4.2
	Polychaeta fam. gen. sp.	7	Д		1	-17.4	12.7	3.7
Sipuncula	<i>Golfingia margaritacea</i>	8	Д		1	-15.3	13.0	3.8
Aplacophora	<i>Neomenia</i> sp.	9	П		1	-18.3	15.3	4.5
Bivalvia	<i>Megayoldia thraciaeformis</i>	10	Д		1	-16.0	6.8	2.0
	<i>Parvamussium alaskense</i>	11	С		1	-17.3	13.8	4.1
Gastropoda	<i>Cryptonatica</i> sp.	12	П		1	-15.0	10.5	3.1
	<i>Buccinum pemphigus</i>	13	П/П	2010	3	-15.9 ± 0.5	16.0 ± 0.2	4.7
				2013	2	-16.1 ± 0.4	16.0 ± 1.0	4.7
	<i>Clinopegma chikaoi</i>	14	П/П		1	-15.4	15.9	4.7
	<i>Ancistrolepis grammatus</i>	15	П/П		2	-15.4 ± 0.7	16.6 ± 0.1	4.9
	<i>Neancistrolepis glabra</i>	16	П/П		1	-18.8	16.2	4.8
	<i>Neptunea convexa</i>	17	П/П		2	-16.6 ± 1.2	17.4 ± 0.5	5.1
	<i>Neptunea laticostata</i>	18	П/П		3	-14.7 ± 0.1	16.3 ± 1.0	4.8
<i>Neptunea pribiloffensis</i>	19	П/П		1	-15.2	16.8	4.9	
Cirripedia	<i>Chirona evermanni</i>	20	С		1	-18.4	14.1	4.1
Caridea	<i>Argis ochotensis</i>	21	П	2010	3	-14.5 ± 0.3	14.9 ± 0.3	4.4
				2013	1	-14.2	14.4	4.2
	<i>Pandalopsis longirostris</i>	22	П	2010	3	-17.5 ± 0.1	14.9 ± 0.3	4.4
				2013	1	-17.1	15.1	4.4
	<i>Pandalopsis ochotensis</i>	23	П		1	-17.0	14.7	4.3
	<i>Pandalus borealis</i>	24	П		3	-17.0 ± 0.6	14.2 ± 0.9	4.2
	<i>Pasiphaea pacifica</i>	25	П		1	-18.2	14.1	4.1
<i>Sclerocrangon derjugini</i>	26	П		1	-15.3	15.8	4.6	
Brachyura	<i>Chionoecetes angulatus</i>	27	П	2010	3	-16.3 ± 0.6	15.2 ± 0.3	4.5
				2012	2	-15.9 ± 0.3	15.1 ± 0.6	4.4
				2013	1	-16.3	14.8	4.4
<i>Chionoecetes opilio</i>	28	П		1	-14.3	14.0	4.1	
Anomura	<i>Lithodes aequispinus</i>	29	П		1	-14.3	14.0	4.1
	<i>Lithodes couesi</i>	30	П		1	-16.4	15.4	4.5
	<i>Paralomis multispina</i>	31	П		1	-16.3	15.2	4.5
	<i>Paralomis verrilli</i>	32	П		1	-16.2	15.8	4.6
Echinoidea	<i>Brisaster townsendi</i>	33	Д		1	-16.4	11.4	3.4
Asteroidea	<i>Ceramaster patagonicus</i>	34	П		1	-16.0	15.0	4.4
	<i>Ctenodiscus crispatus</i>	35	Д		1	-15.0	11.4	3.3
	<i>Diplopteraster multipes</i>	36	П		1	-13.3	17.2	5.1
	<i>Hippasteria phrygiana</i>	37	П		1	-14.9	14.7	4.3
	<i>Myxoderma sacculatum</i>	38	П		1	-12.9	13.4	3.9
	Asteroidea fam. gen. sp.	39	П		1	-15.4	15.5	4.6
Holothuroidea	<i>Molpadia roretzii</i>	40	Д		1	-15.8	18.3	5.4
	<i>Synallactes nozawai</i>	41	Д		1	-14.8	14.0	4.1

Примечание: тип питания: Д – детритофаги, П – плотоядные, П/П – плотоядные-падальщики, С – сестонофаги; *n* – количество проб.

геологического института ДВО РАН с использованием элементного анализатора FlashEA-1112, соединенного через интерфейс ConFlo IV с изотопным масс-спектрометром MAT-253 (Thermoquest). Содержание изотопов  $^{13}\text{C}$  и  $^{15}\text{N}$  в образцах выражено в промилле относительно соответствующего международного стандарта (VPDB в случае величин  $\delta^{13}\text{C}$  и атмосферного азота в случае величин  $\delta^{15}\text{N}$ ):

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

где  $X$  является  $^{13}\text{C}$  или  $^{15}\text{N}$ , а  $R$  является  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  или  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ , соответственно.

Для калибровки измеренных величин в международных шкалах использованы стандарты СН-6, NBS-22, N-1 и N-2 (Международное агентство по атомной энергии, Вена). Точность определения величин  $\delta^{13}\text{C}$  и  $\delta^{15}\text{N}$  составила  $\pm 0.1\text{‰}$ .

Трофический уровень консументов ( $\text{TU}_k$ ), занимаемый тем или иным видом в пищевой сети, определяли по изотопному составу азота [30]:

$$\text{TU}_k = \lambda + (\delta^{15}\text{N}_k - \delta^{15}\text{N}_6) / \Delta,$$

где  $\delta^{15}\text{N}_k$  – изотопный состав азота консумента;  $\delta^{15}\text{N}_6$  – изотопный состав азота организмов, принимаемых за основание данной пищевой цепи;  $\Delta$  – величина изменения изотопного состава на одном трофическом уровне, согласно Minagawa и Wada [27], принята равной  $3.4\text{‰}$ ;  $\lambda$  – значение трофического уровня организмов, принимаемых за основание пищевой сети. Нами за основание глубоководной донной пищевой сети приняты двустворчатые моллюски *Megayoldia thraciaciformis*, являющиеся селективными детритофагами [10], изотопный состав которых соответствовал таковому эпипелагических копепод-фитофагов ( $\delta^{15}\text{N}$  около  $6.8\text{‰}$ ) открытой части Охотского моря [20].

Группировку видов по типам питания проводили по литературным данным о составе пищи глубоководных видов [1–3, 5, 6, 8, 9, 14, 19], а при отсутствии таковых – по известным способам питания у родственных видов [7, 10–13, 16, 18].

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Изотопный состав углерода и азота в образцах 41 вида донных беспозвоночных, из 9 таксономических групп, приведен в табл. 1. Разброс значений  $\delta^{13}\text{C}$  всех образцов составил  $8\text{‰}$  (от  $-20.9$  до  $-12.9\text{‰}$ ), а значения  $\delta^{15}\text{N}$  варьировали от  $6.8$  до  $18.3\text{‰}$ , составляя диапазон в  $11.5\text{‰}$ . Образцы одних и тех же видов, собранные в различные годы и в разных районах исследованной акватории (рис. 1): гастроподы *Buccinum pemphigus*, креветки *Argis ochotensis* и *Pandalopsis longirostris*, и краб *Chionoecetes angulatus* показали незначительные внут-

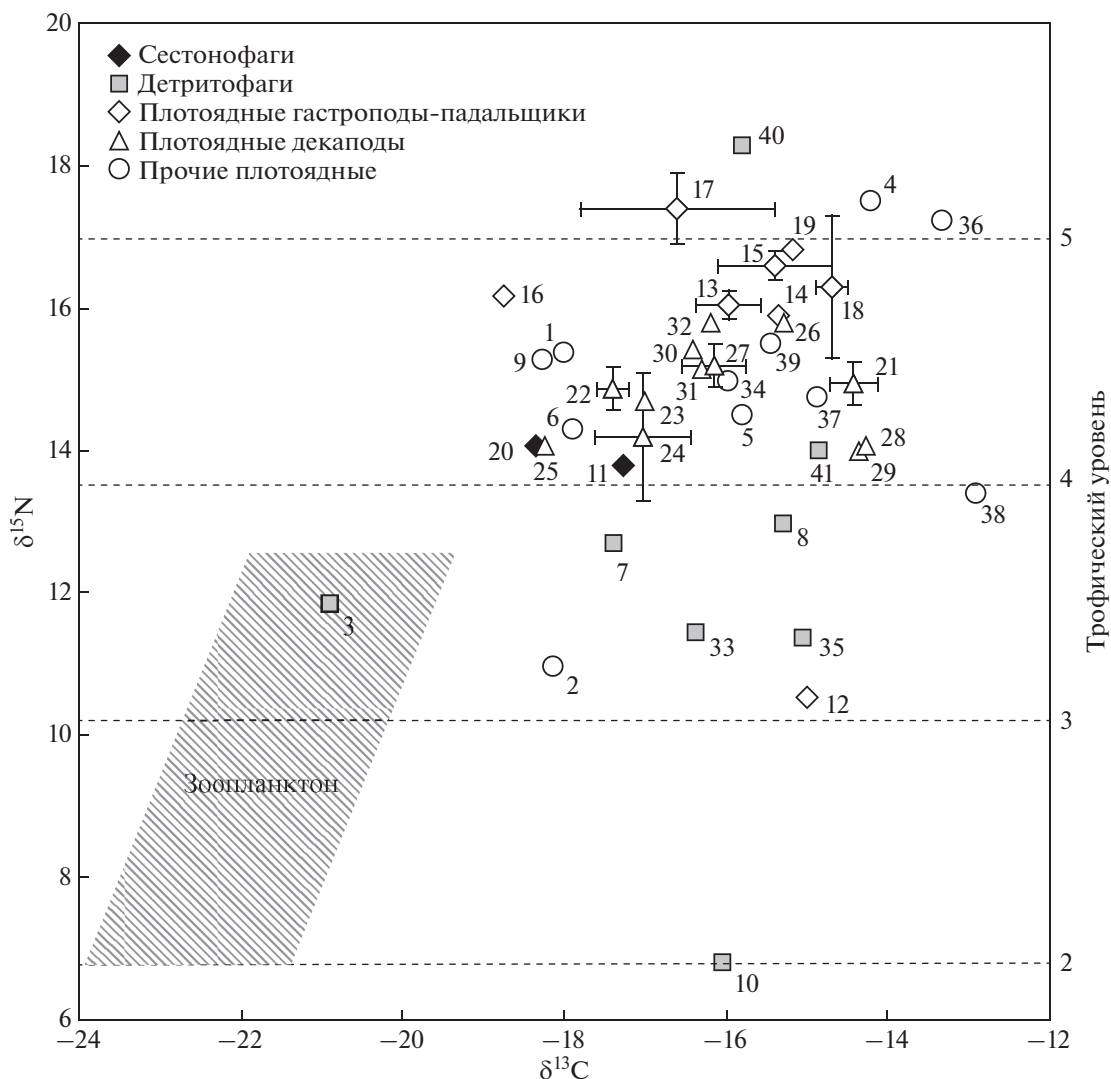
ривидовые вариации как значений  $\delta^{13}\text{C}$ , так и значений  $\delta^{15}\text{N}$ , не превышающих  $0.5\text{‰}$  (табл. 1). Внутри таксономических групп исследованных беспозвоночных вариации изотопных показателей были гораздо большими. Так двустворчатый моллюск *Megayoldia thraciaciformis* показал самое низкое значение  $\delta^{15}\text{N}$  ( $6.8\text{‰}$ ) среди всех беспозвоночных, а другая двустворка, *Parvamussium alaskense*, показала, напротив, очень высокое значение  $\delta^{15}\text{N}$  ( $13.8\text{‰}$ ) при сходном изотопном составе углерода.

Показатель  $\delta^{15}\text{N}$  у восьми исследованных видов плотоядных гастропод изменялся в пределах от  $10.5$  до  $17.4\text{‰}$  (табл. 1). Самое низкое значение  $\delta^{15}\text{N}$  среди гастропод было у натициды *Cryptonatica* sp. ( $10.5\text{‰}$ ). Остальные гастроподы принадлежали к сем. Buccinidae и характеризовались гораздо более высокими значениями  $\delta^{15}\text{N}$  (от  $15.9$  до  $17.4\text{‰}$ ) и очень сходными значениями  $\delta^{13}\text{C}$  (от  $-16.6$  до  $-14.7\text{‰}$ ), за исключением *Neancistrolepis glabra*, которая показала самое низкое значение  $\delta^{13}\text{C}$  ( $-18.8\text{‰}$ ) среди гастропод.

Наибольшие межвидовые вариации изотопного состава среди беспозвоночных отмечены у полихет. Среди них *Ampharete acutifrons* показала наиболее низкие значения  $\delta^{13}\text{C}$  и  $\delta^{15}\text{N}$  ( $-20.9$  и  $11.8\text{‰}$ , соответственно), а хищная полихета *Aphrodita australis* – самые высокие ( $-14.2$  и  $17.5\text{‰}$ , соответственно) (табл. 1).

Креветки, крабы и крабоиды имели сравнительно узкий диапазон значений  $\delta^{15}\text{N}$  от  $14.1$  до  $15.8\text{‰}$ , которые были существенно ниже таковых у плотоядных гастропод-букцинид, и имели относительно большой разброс значений  $\delta^{13}\text{C}$  от  $-18.2$  до  $-14.2\text{‰}$  (табл. 1). Донные шримсы *Sclerocrangon derjugini* и *Argis ochotensis*, а также равношипый краб *Lithodes aequispina* и краб-стригун *Chionoecetes opilio* показали наиболее высокие значения  $\delta^{13}\text{C}$ . Придонная креветка *Pasiphaea pacifica* оказалась среди наиболее обедненных изотопом  $^{13}\text{C}$  беспозвоночных, таких как актинии, усонogie раки *Chirona evermanni* и борозчатобрюхий моллюск *Neomenia* sp. (табл. 1).

Диапазон вариаций  $\delta^{15}\text{N}$  шести видов морских звезд (от  $11.4$  до  $17.2\text{‰}$ ) сопоставим с таковым полихет. Самое низкое значение  $\delta^{15}\text{N}$  показала морская звезда *Ctenodiscus crispatus*, которая была близка по изотопному составу к морскому ежу *Brisaster townsendi*. Самое высокий показатель  $\delta^{15}\text{N}$  среди морских звезд был у *Diplopteraster multipes* (табл. 1). По показателям  $\delta^{13}\text{C}$  (от  $-16.0$  до  $-12.9\text{‰}$ ) все морские звезды были среди наиболее обогащенных изотопом  $^{13}\text{C}$  беспозвоночных, несмотря на полное удаление скелетного карбоната при повторных анализах (см. Материал и Методы). Голотурии имели сходный изотопный состав уг-



**Рис. 2.** Соотношения стабильных изотопов углерода и азота донных беспозвоночных на континентальном склоне Охотского моря. Цифровые обозначения соответствуют индексам компонентов (см. табл. 1). Штриховкой выделена область изотопных значений, характерных для различных видов эпипелагического зоопланктона глубоководной части Охотского моря [по данным 21].

лерода, но один из них, *Molpadia roretzii*, был максимально обогащен изотопом  $^{15}\text{N}$  среди всех исследованных нами беспозвоночных.

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Основным исходным источником органического углерода для батиального сообщества Охотского моря (рис. 3), как и для других не-хемотрофных глубоководных сообществ, являются первичные продуценты эпипелагиали [10, 31]. Однако, углерод большинства донных беспозвоночных материкового склона существенно обогащен изотопом  $^{13}\text{C}$  (рис. 2) по сравнению с пищевой сетью зоопланктона эпипелагиали Охотского моря [20]. Сходное обогащение изотопом  $^{13}\text{C}$  ба-

тиальной фауны по сравнению с зоопланктоном ранее было показано и для других глубоководных сообществ [15, 28, 29, 34]. Основными причинами обогащения глубоководной донной макрофауны изотопом  $^{13}\text{C}$  считают потребление микроорганизмов, мейофауны и переработанного органического вещества [22, 26]. В Охотском море, в котором акватория над материковым склоном значительную часть года покрыта льдом, дополнительной причиной высоких значений  $\delta^{13}\text{C}$  глубоководной фауны может быть существенный вклад оседающих после таяния льдов ледовых водорослей, которые обычно сильнее обогащены  $^{13}\text{C}$  по сравнению с фитопланктоном [23].

Сестонофаги в исследованном нами сообществе (двустворчатый моллюск *Parvamussium alaskense*

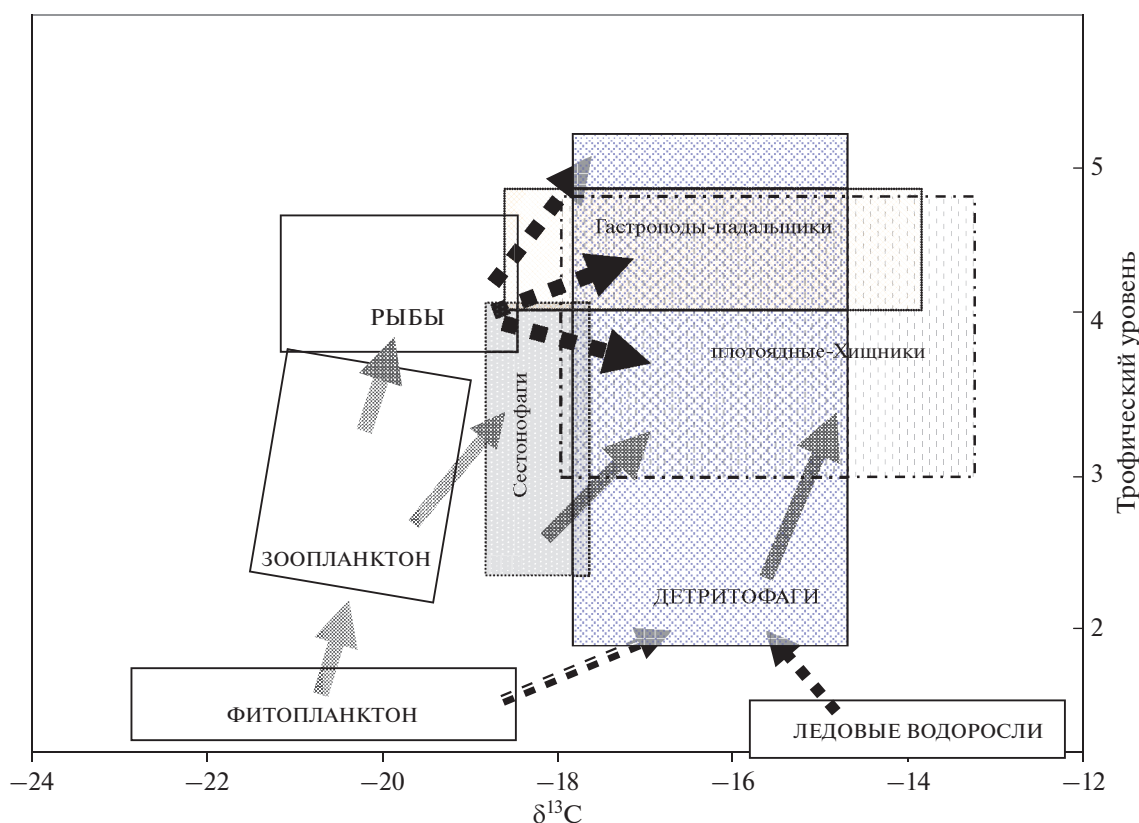


Рис. 3. Блок-схема пищевых связей основных трофических групп макробентоса на континентальном склоне Охотского моря. Пунктирными стрелками показаны потоки органического вещества, создаваемого мертвыми организмами.

и усоногий рак *Chirona evermanni*) были среди наименее обогащенных  $^{13}\text{C}$  видов и по значениям  $\delta^{13}\text{C}$  близки к зоопланктону. По значениям  $\delta^{15}\text{N}$  эти сестонофаги близки к наиболее хищным организмам зоопланктона (рис. 2) и плотоядной мезопелагической креветке *Pasiphaea pacifica* (табл. 1), что свидетельствует об их высоком трофическом статусе. Очевидно, существенную часть пищи *P. alaskense* и *Ch. evermanni* составляли мелкие планктонные ракообразные, что подтверждает плотоядный характер питания некоторых глубоководных сестонофагов – двустворок-пектинид и усоногих раков [10].

Детритофаги показали максимальный разброс полученных значений  $\text{TU}_k$  (от 2 до 5.4) и величин  $\delta^{13}\text{C}$  и  $\delta^{15}\text{N}$  в исследуемом сообществе (рис. 2, 3). Очевидно, это обусловлено питанием различных видов глубоководных детритофагов как поступающим из эпипелагиали свежим детритом (оседающими микроводорослями, фекальными пеллетами, мертвыми останками мелких организмов зоопланктона), так и органическим веществом донных осадков, обогащенным тяжелыми изотопами углерода и азота в результате многократной переработки донными микробными сообществами. Так, глубоководные селективные детри-

тофаги *Megayoldia* питаются свежим органическим материалом оседающих микроводорослей (преимущественно диатомей) [24] и могут рассматриваться как характерные представители второго трофического уровня. В нашем исследовании двустворка *Megayoldia thraciaeformis* показала самое низкое значение  $\delta^{15}\text{N}$  (6.8‰) среди всех донных беспозвоночных, соответствующее трофическому статусу растительного зоопланктона [20] и была принята нами за основание данной пищевой цепи материкового склона ( $\text{TU}_k = 2.0$ ). Большинство остальных видов детритофагов (полихеты, сипункулиды, морской еж *Brisaster townsendi*, морская звезда *Ctenodiscus crispatus*) располагались между 3 и 4 трофическими уровнями (рис. 2). Вероятно, организмы донной мейофауны и/или фрагменты зоопланктона играли значительную роль в питании этих детритофагов, существенно повышая их трофический статус. Исключение составляли детритофаги-голотурии: *Synallactes nozawai* и, особенно, *Molpadia roretzii*, которые показали обогащение изотопом  $^{15}\text{N}$  даже по сравнению со многими хищными организмами (рис. 2). Значения  $\delta^{15}\text{N}$  этих видов соответствуют  $\text{TU}_k$  4.1 и 5.4, соответственно (табл. 1) и, очевидно, не отражают их реальное положение

в трофической иерархии сообщества. Аномальный изотопный состав азота у глубоководных голотурий может быть результатом ассимиляции этими детритофагами микроорганизмов и детрита, обогащенного изотопом  $^{15}\text{N}$  в ходе его глубокой переработки в толще донных осадков [22, 25]. Подобные несоответствия степени обогащения изотопом  $^{15}\text{N}$  типу питания были отмечены и ранее для некоторых глубоководных беспозвоночных [20, 31], что заставляет относиться к оценкам трофического уровня глубоководных организмов по значениям  $\delta^{15}\text{N}$  с большой долей осторожности. Кроме того, так как глубоководные голотурии по изотопному составу азота близки к гастроподам-падальщикам, вероятно локальное присутствие в их питании мелкодисперсной фракции останков рыб, разлагающихся в донном осадке, что также приводит к возрастанию величин  $\delta^{15}\text{N}$  в тканях этих организмов.

Среди плотоядных самые низкие значения  $\delta^{15}\text{N}$  показали хищная гастропода *Cryptonatica* sp. (10.5‰) и актиния неопределенного вида. Изотопный состав азота криптонатики точно соответствует ее специализированному питанию двусторчатками моллюсками [12], в данном случае мегайолдиями, а актинии — питанию мирным зоопланктоном и положению консументов второго порядка в трофической иерархии ( $\text{TU}_k$  3.1–3.2). Большинство остальных плотоядных видов заняли разное положение между 4-м и 5-м трофическими уровнями (рис. 2). Хищная полихета *Aphrodita australis* и морская звезда *Diplopteraster multipes* показали самые высокие значения  $\delta^{13}\text{C}$  и  $\delta^{15}\text{N}$ , соответствующие вершине пищевой цепи, состоящей из донных беспозвоночных ( $\text{TU}_k = 5.1$ )

Букциниды, группа хищных гастропод-падальщиков, показывают более высокие значения ( $\text{TU}_k$  от 4.7 до 5.1), по сравнению с другой массовой группой плотоядных — крупными крабами и крабоидами ( $\text{TU}_k$  4.1–4.5), соответствующие их месту как высших консументов-падальщиков в донной пищевой сети, потребляющих останки рыб, опускающиеся на дно из пелагиали (рис. 3).

Одна из гастропод-букцинид, *Neancistrolepis glabra*, показала по сравнению с другими плотоядными самые низкие значения  $\delta^{13}\text{C}$ , соответствующие пелагической пищевой сети (рис. 2). Вероятно, что эта гастропода являлась падальщиком, питающимся преимущественно останками зоопланктона и пелагических рыб, как и сходные с ней по изотопному составу бороздчатобрюхий моллюск *Neomenia* sp. и актиния *L. brevicornis*.

Креветки, крабы и крабоиды показали сравнительно узкий диапазон значений  $\delta^{15}\text{N}$  — от 14.0 до 15.8‰, соответствующий сходному трофическому статусу (табл. 1). Однако, относительно большой размах значений  $\delta^{13}\text{C}$  (от –18.2 до –15.3‰),

установленных для этой группы животных, указывает на разнообразие источников их питания. Мезопелагическая креветка *Pasiphaea pacifica* и придонные креветки (*Pandalopsis longirostris*, *Pochotensis* и *Pandalus borealis*) обеднены изотопом  $^{13}\text{C}$  (от –18.2 до –17‰) по сравнению с донными шримсами и крабами и очевидно в большей степени были связаны с пелагической пищевой цепью. Шримсы *Sclerocrangon derjugini* и *Argis ochotensis*, а также равношипый краб *Lithodes aequispina* и краб-стригун *Chionoecetes opilio* показали наиболее высокие значения  $\delta^{13}\text{C}$ , соответствующие питанию бентосными беспозвоночными из пищевой цепи, основанной на детрите (рис. 2).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Величины  $\delta^{15}\text{N}$  и  $\delta^{13}\text{C}$  у животных исследованных видов и групп бентосных беспозвоночных на континентальном склоне Охотского моря сильно варьируют, тем самым показывая разнообразие состава рационов. Диапазон значений межвидовых вариаций  $\delta^{15}\text{N}$  составил около 11.5‰, что формально соответствует четырем трофическим уровням. Размах вариаций значений  $\delta^{13}\text{C}$  бентоса материкового склона составил 5.6‰, однако в целом, углерод донного сообщества беспозвоночных существенно обогащен изотопом  $^{13}\text{C}$  по сравнению с пищевой сетью зоопланктона эпипелагиали Охотского моря. Среди исследованных плотоядных видов бентоса можно выделить две группы: виды с наиболее низкими значениями  $\delta^{13}\text{C}$ , свидетельствующими о питании преимущественно животными пелагического происхождения, и виды с высокими значениями  $\delta^{13}\text{C}$ , свидетельствующими о питании преимущественно донными животными.

Следует отметить, что определенную сложность при изучении глубоководных сообществ может представлять установление трофического статуса глубоководных гидробионтов по значениям  $\delta^{15}\text{N}$ , так как в пищевых сетях глубоководных сообществ в эвтрофных районах моря могут интегрироваться как сезонные потоки оседающих после “цветения” диатомей, так и органическое вещество, многократно переработанное в микробных пищевых цепях [21, 28]. Кроме того, существенный вклад может вносить “дождь трупов” (зоопланктона, рыб) поступающий с разных трофических уровней очень продуктивной экосистемы эпипелагиали [33].

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Буруковский Р.Н. Питание и пищевые взаимоотношения креветок. Калининград: ФГОУ ВПО “КГТУ”, 2009. 409 с.

2. Голиков А.Н. Брюхоногие моллюски рода *Neptunea* Volten. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 183 с.
3. Голиков А.Н. Моллюски *Vuccininae* Мирового океана. Л.: Наука, 1980. 466 с.
4. Горбатенко К.М., Кияшко С.И., Лажнецов 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.
5. Надточий В.А., Чучукало В.И., Кобликов В.Н. Характеристика питания камчатского и равношипого крабов на юге западнокамчатского шельфа в летний период // Изв. ТИНРО. 1998. Т. 124. С. 651–657.
6. Надточий В.А., Чучукало В.И., Кобликов В.Н. Питание краба-стригуна *Chionoecetes opilio* в Анадырском заливе Берингова моря в осенний период // Изв. ТИНРО. 2001. Т. 128. С. 432–436.
7. Савилов А.И. Экологическая характеристика донных сообществ беспозвоночных Охотского моря // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1961. Т. 46. С. 3–85.
8. Соколова М.Н. Питание некоторых видов дальневосточных Sclerogonidae // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1957. Т. 23. С. 269–285.
9. Соколова М.Н. Питание глубоководных донных беспозвоночных детритоедов // Тр. Ин-та океанол. АН СССР. 1958. Т. 27. С. 123–153.
10. Соколова М.Н. Питание и трофическая структура глубоководного макробентоса. М.: Наука, 1986. 207 с.
11. Турпаева Е.П. Питание и пищевые группировки морских донных беспозвоночных // Тр. Ин-та океанол. АН СССР. 1953. Т. 7. С. 259–299.
12. Цихон-Луканина Е.А. Трофология водных моллюсков. М.: Наука, 1987. 175 с.
13. Чучукало В.И. Питание и пищевые отношения nektona и nektonbentosа в дальневосточных морях. Владивосток: ТИНРО-центр, 2006. 484 с.
14. Carey A.G. Jr. Food sources of sublittoral, bathyal and abyssal asteroids in the northeast Pacific Ocean // *Ophelia*. 1972. V. 10. P. 35–47.
15. Fanelli, E., Papiol, V., Cartes, J.E. et al. Food web structure of the epibenthic and infaunal invertebrates on the Catalan slope (NW Mediterranean): evidence from  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  analysis // *Deep-Sea Research I*. 2011. V. 58. P. 98–109.
16. Fauchald K., Jumars P.A. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds // *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 1979. V. 17. P. 193–284.
17. Fry B., Sherr E. B.  $^{13}\text{C}$  measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems // *Contrib. Mar. Sci.* 1984. V. 27. P. 13–47.
18. Gale K.S.P., Hamel J.-F., Mercier A. Trophic ecology of deep-sea Asteroidea (Echinodermata) from eastern Canada // *Deep-Sea Research I*. 2013. V. 80. P. 25–36.
19. Gontikaki E., Mayor D.J., Narayanaswamy B.E., Witte U. Feeding strategies of deep-sea sub-Arctic macrofauna of the Faroe-Shetland Channel: combining natural stable isotopes and enrichment techniques // *Deep-Sea Research I*. 2011. V. 58. P. 160–172.
20. Gorbatenko K.M., Lazhentsev A.E., 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) // *Russian Journal of Marine Biology*. 2014. V. 40. P. 519–531.
21. Iken K., Brey T., Wand U. et al. Food web structure of the benthic community at the Porcupine Abyssal Plain (NE Atlantic): a stable isotope analysis // *Progress in Oceanography*. 2001. V. 50. P. 383–405.
22. Iken K., Bluhm B.A., Gradinger R. Food web structure in the high Arctic Canada Basin: evidence from  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  analysis // *Polar Biology*. 2005. V. 28. P. 238–249.
23. Jennings S., van der Molen J. Trophic level of marine consumers from nitrogen stable isotope analysis: estimation and uncertainty // *ICES Journal of Marine Science*. 2015. V. 72. P. 2289–2300.
24. Kharlamenko V.I., Brandt A., Kiyashko S.I., Würzberg L. Trophic relationship of benthic invertebrate fauna from the continental slope of the Sea of Japan // *Deep-Sea Research II*. 2013. V. 86–87. P. 34–42.
25. Kharlamenko V.I., Stepanov V.G., Borisovets E.E. et al. The fatty-acid composition and nutrition of deep-sea holothurians from the Sea of Okhotsk // *Russian Journal of Marine Biology*. 2015. V. 41. P. 448–455.
26. Mincks S.L., Smith C.R., Jeffreys R.M., Sumida P.Y.G. Trophic structure on the West Antarctic Peninsula shelf: detritivory and benthic inertia revealed by  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  analysis // *Deep-Sea Research II*. 2008. V. 55. P. 2502–2514.
27. Minagawa M., Wada E. Stepwise enrichment of  $^{15}\text{N}$  along food chains: further evidence and the relation between  $\delta^{15}\text{N}$  and animal age. // *Geochimica Cosmochimica Acta*. 1984. V. 48. P. 1135–1140.
28. Papiol V., Cartes J.E., Fanelli E., Rumolo P. Food web structure and seasonality of slope megafauna in the NW Mediterranean elucidated by stable isotopes: relationship with available food sources // *Journal of Sea Research*. 2013. V. 77. P. 53–69.
29. Polunin N.V.C., Morales-Nin B., Pawsey W.E. et al. Feeding relationships in Mediterranean bathyal assemblages elucidated by stable nitrogen and carbon isotope data // *Marine Ecology Progress Series*. 2001. V. 220. P. 13–23.
30. Post D.M. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumption // *Ecology*. 2002. V. 83. P. 703–718.
31. Reid W.D.K., Wigham B.D., McGill R.A.R., Polunin N.V.C. Elucidating trophic pathways in benthic deep-sea assemblages of the Mid-Atlantic Ridge north and south of the Charlie-Gibbs Fracture Zone // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2012. V. 463. P. 89–103.
32. Sato M., Sasaki H., Fukuchi M. Stable isotopic compositions of overwintering copepods in the arctic and subarctic waters and implications to the feeding history // *J. Mar. Systems*. 2002. V. 38. P. 165–174.
33. Sokolova M.N. Trophic structure of abyssal macrobenthos // *Adv. Mar. Biol.* 1997. V. 32. P. 427–525.
34. Soreide J.E., Michael L. Carroll M.L., Haakon Hop W.G. A. Jr. et al. Sympagic-pelagic-benthic coupling in Arctic and Atlantic waters around Svalbard revealed by stable isotopic and fatty acid tracers // *Marine Biology Research*. 2013. V. 9. P. 831–850.



## Trophic Status of Macrobenthos on the Okhotsk Sea Continental Slope Revealed by Carbon and Nitrogen Stable Isotope Compositions

K. M. Gorbatenko<sup>a, #</sup>, S. I. Kiyashko<sup>b</sup>

<sup>a</sup>*Pacific branch of "VNIRO" ("TINRO"), Vladivostok, 690091 Russia*

<sup>b</sup>*A.V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690041 Russia*

<sup>#</sup>*e-mail: gorbatenko@tinro.ru*

Stable isotope ratios of carbon ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ) and nitrogen ( $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ) in soft tissues of 41 abundant macrobenthic species from continental slope of the Okhotsk Sea were determined. The  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values of invertebrate species and groups studied were highly variable, reflecting the diversity of their ration compositions. The range of  $\delta^{15}\text{N}$  values (from 6.8 to 18.3‰) corresponded to four trophic levels: from second (for detritivorous bivalve molluscs) to fifth (for some species of carnivorous gastropods and sea stars).

**Keywords:** stable isotope ratios, trophic levels, benthos, the Okhotsk Sea