

УДК 574.5(268.56)

**К.М. Горбатенко¹, И.В. Мельников¹, А.Н. Бензик², В.Е. Метревели^{1*}**¹ Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4;² Полярный филиал ВНИРО (ПИНРО им. Н.М. Книповича),
183038, г. Мурманск, ул. Книповича, 6**ДОННО-ПЕЛАГИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ГИДРОБИОНТОВ
В РАЗЛИЧНЫХ ВОДНЫХ МАССАХ ЧУКОТСКОГО МОРЯ
ПО ДАННЫМ $\delta^{15}\text{N}$ И $\delta^{13}\text{C}$**

Для сравнения трофических характеристик пелагических и донных сообществ у зоопланктона и зообентоса в Чукотском море был исследован изотопный состав углерода и азота ($\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) в двух различных водных массах. Основная акватория южной части моря (южнее 71°с.ш.) находилась под влиянием беринговоморских водных масс с относительно высокими значениями $\delta^{13}\text{C}$ и низкими $\delta^{15}\text{N}$. В северных районах преобладали холодные арктические воды, в которых отмечено значительное уменьшение величин $\delta^{13}\text{C}$ и увеличение значений $\delta^{15}\text{N}$ на 1–3 ‰. Выявленные устойчивые различия в изотопном составе углерода между зоопланктоном и бентосными беспозвоночными в южной части Чукотского моря показали, что донные организмы базируются в основном на донной пищевой цепи и влияние органического вещества из пелагиали незначительно. В северной части Чукотского моря источником органического вещества в донном сообществе в большей степени является продукция из пелагиали, среди которой преобладает взвешенное органическое вещество от продукции ледовых водорослей. Изотопные исследования и данные по питанию рыб показали, что в южной части моря около 90 % исследованных видов донных рыб замыкаются на донную пищевую сеть. В северном районе все образцы донных рыб характеризовались минимальным насыщением $\delta^{13}\text{C}$, сопоставимым с таковым пелагических рыб, что указывает на основную роль пелагических объектов (60–80 %) в питании исследованных видов донного нектона. Значения $\delta^{15}\text{N}$ исследованных гидробионтов в южной и северной частях моря изменяются в широком диапазоне и занимают три трофических уровня. Очевидно, что значения $\delta^{15}\text{N}$ отражают элемент хищничества и, следовательно, значимость в пищевом рационе консументов первого, второго или третьего порядков.

Ключевые слова: Арктика, Чукотское море, зоопланктон, бентос, нектон, трофодинамические связи, пелагиаль.

DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-784-809.

* Горбатенко Константин Михайлович, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, e-mail: konstantin.gorbatenko@tinro-center.ru; Мельников Игорь Владимирович, кандидат биологических наук, заместитель руководителя филиала, e-mail: igor.melnikov@tinro-center.ru; Бензик Александр Николаевич, главный специалист, e-mail: alex_b@pinro.ru; Метревели Вадим Евгеньевич, специалист, e-mail: metreveli.vadim@mail.ru.

Gorbatenko Konstantin M., D.Biol., principal researcher, Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia, e-mail: konstantin.gorbatenko@tinro-center.ru; Melnikov Igor V., Ph.D., deputy head, Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia, e-mail: igor.melnikov@tinro-center.ru; Benzik Alexander N., chief specialist, Polar branch of VNIRO (PINRO), 6, Akademik Knipovich Str., Murmansk, 183038, Russia, e-mail: alex_b@pinro.ru; Metreveli Vadim E., specialist, Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia, e-mail: metreveli.vadim@mail.ru.

Gorbatenko K.M., Melnikov I.V., Benzik A.N., Metreveli V.E. Benthic-pelagic relations of aquatic organisms in various water masses of the Chukchi Sea by the data of $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ // *Izv. TINRO*. — 2021. — Vol. 201, Iss. 4. — P. 784–809.

To compare trophic characteristics for pelagic and benthic communities of zooplankton and zoobenthos in the Chukchi Sea, isotopic composition of carbon and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) was measured in two different water masses: i) the Bering Sea water with relatively high $\delta^{13}\text{C}$ and low $\delta^{15}\text{N}$ values that occupied the southern part of the sea (south of 71°N), and ii) the cold Arctic water prevailed in its northern part where $\delta^{13}\text{C}$ value was considerably lower and $\delta^{15}\text{N}$ value was higher in 1–3 %. Stable difference in the isotopic composition of carbon is found between zooplankton and benthic invertebrates in the southern Chukchi Sea that means that benthic organisms base mainly on the benthic trophic chain and role of organic matter from the upper layer is not significant. About 90 % of the studied species of benthic fish are locked into the benthic trophic web there. In the northern Chukchi Sea, the benthic community consumes mainly the suspended organic matter produced in the water column, with prevalence of ice algae. All samples of benthic fish collected in this area have minimum content of heavy carbon $\delta^{13}\text{C}$ with the values comparable to pelagic fish that indicates the main role of pelagic objects (60–80 %) in their feeding. The $\delta^{15}\text{N}$ value reflects predatory habits of the animals. These values vary over a wide range both in the southern and northern areas that corresponds to the diet of the first, second or third order consumers.

Key words: Arctic, Chukchi Sea, zooplankton, nekton, benthos, trophodynamic link, pelagic layer.

Введение

Чукотское море расположено между центральной частью Арктического бассейна и Беринговым морем и является окраинным морем Северного Ледовитого океана. Несмотря на имеющуюся информацию о составе и структуре донных и пелагических сообществ, а также питании гидробионтов [Бродский и др., 1983; Фауна..., 2008; Экосистемы..., 2009; Фигуркин, Слабинский, 2012; Слабинский, Фигуркин, 2014; Barton et al., 2017; Кузнецова, 2018; Орлов и др., 2020], трофические связи между пелагическими и донными сообществами в экосистемах данного региона все еще изучены недостаточно. А без конкретных представлений о трофических связях и роли в них массовых видов гидробионтов невозможно принципиально продвинуться в изучении динамики численности промысловых объектов.

Пелагическая и донная подсистемы представляют собой взаимосвязанные части экосистемы. Планктонные и бентосные организмы, оставаясь в границах своих биотопов, участвуют в энергетическом обмене между пелагиалью и бенталью через детритную цепь (отмирающий планктон) или потребляя взвешенное органическое вещество (ВОВ) (бентосные сестонофаги). Поскольку nektonные виды являются активными мигрантами, в их пищевой рацион могут входить как пелагические, так и донные объекты, постоянно происходит активный энергетический обмен между пелагическим и донным сообществами. Помимо анализа содержимого желудков, можно существенно уточнить трофический статус консументов по разнице в скорости, с которой природные тяжелые изотопы ^{13}C и ^{15}N депонируются в тканях [Minagawa, Wada, 1984]. Согласно предыдущим исследованиям [Hobson, Welch, 1992; Post, 2002; Jackson et al., 2011] анализ изотопного состава углерода и азота гидробионтов является одним из успешных подходов при изучении структуры и функционирования пелагических и донных сообществ в арктических морях. Данные изотопного анализа позволяют определить не только источник органического вещества и трофическую структуру, но и оценить межвидовые и внутривидовые различия трофического статуса. Использование изотопного подхода для изучения трофодинамики пелагических и донных сообществ российского сектора Чукотского моря представляется весьма перспективным в свете исследований, проведенных в восточном секторе моря в последние годы [Iken et al., 2010; McTigue, Dunton, 2014, 2017; Barton et al., 2017; и др.].

Работы последних двух десятилетий свидетельствуют о неоднозначном влиянии потепления в арктическом бассейне на его обитателей [Melnikov et al., 2002; Belkin,

2009]. Гидрологической особенностью последних лет было отсутствие льда в Чукотском море в летние месяцы, что дало возможность в 2009 и 2020 гг. исследовать северные районы моря.

В статье представлены результаты определения трофического статуса доминирующих видов в пелагических и донных сообществах в южной (берингоморские южные массы) и северной (арктические водные массы) частях (районах) Чукотского моря. Основная цель — выявить донно-пелагические связи гидробионтов в южной и северной частях Чукотского моря и определить роль различных видов в пищевой сети исследуемых биотопов (пелагиаль–дно).

Материалы и методы

В задачу исследования входило масс-спектрометрическое определение природных соотношений стабильных изотопов азота $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ (выражаемое как $\delta^{15}\text{N}$) и углерода $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ (выражаемое как $\delta^{13}\text{C}$) в образцах мягких тканей отдельных видов гидробионтов, которые были собраны в экспедициях ВНИРО в Чукотском море в 2018 (с 31.08 по 10.09) и 2019 (с 11.08 по 03.09) гг. (рис. 1).

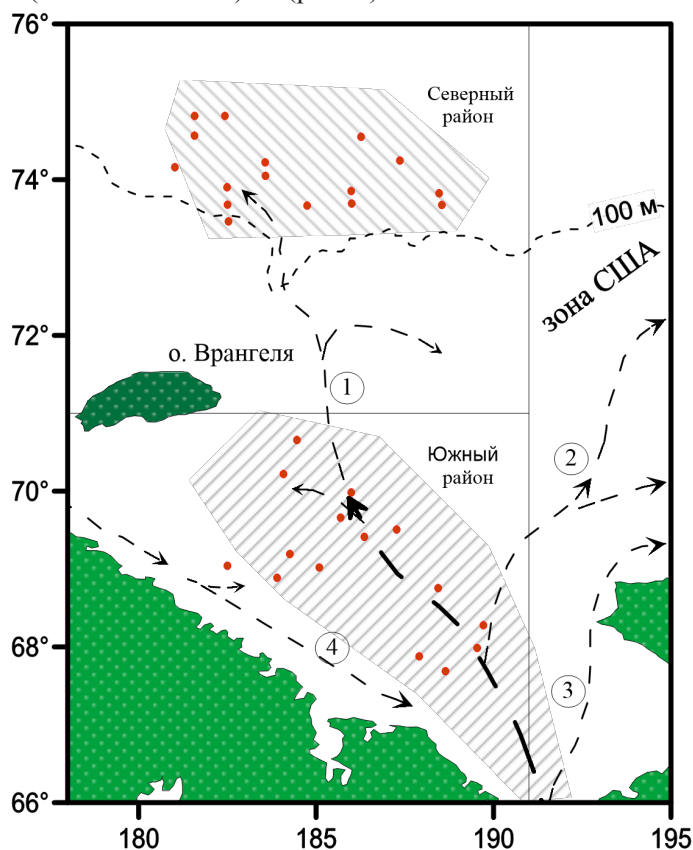


Рис. 1. Станции отбора проб на стабильные изотопы гидробионтов (зоопланктон, зообентос, пелагический и донный нектон) в 2018 и 2019 гг. и основные течения в Чукотском море: 1 — течение желоба Геральда; 2 — течение желоба Центрального; 3 — прибрежное Аляскинское течение; 4 — прибрежное Сибирское течение

Fig. 1. Scheme of zooplankton, zoobenthos, pelagic and benthic nekton sampling for stable isotopes composition in 2018 and 2019. The main currents in the Chukchi Sea are shown: 1 — Herald trench flow; 2 — Central trench flow; 3 — Alaska Current; 4 — Siberian Current

В табл. 1 представлены результаты исследования состава стабильных изотопов углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$) в органическом веществе 107 образцов отдельных видов гидробионтов.

Таблица 1

Количество проб на стабильные изотопы разных образцов гидробионтов в Чукотском море в 2018 и 2019 гг.

Table 1

Number of the zooplankton, zoobenthos, pelagic and bottom nekton samples for stable isotopes composition in the Chukchi Sea in 2018 and 2019

Гидробионты	Северный район	Южный район	Σ
Зоопланктон	9	8	17
Зообентос	30	18	48
Пелагический нектон	18	1	19
Донный нектон	14	9	23
Всего	71	36	107

Данные об изотопном составе образцов были получены в лаборатории стабильных изотопов Дальневосточного геологического института ДВО РАН (г. Владивосток) методом прецизионной изотопной масс-спектрометрии с использованием аналитической системы, состоящей из элементного анализатора органического вещества Flash 2000, соединенного интерфейсом ConFlo-IV с прецизионным изотопным масс-спектрометром MAT-253 (Термоквест, Германия). Относительное содержание изотопов ^{13}C и ^{15}N в образцах определяли в общепринятой форме как величины отклонений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ в промилле от соответствующего международного стандарта изотопного состава:

$$\delta^x (\text{‰}) = [(R_{\text{образца}} - R_{\text{стандарта}}) / R_{\text{стандарта}}] \cdot 1000,$$

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

Результаты масс-спектрометрических измерений были калиброваны с помощью международных изотопных стандартов (Международное агентство по атомной энергии, Вена). Воспроизводимость результатов измерений соотношений стабильных изотопов для данной серии образцов составляла $\pm 0,10 \text{ ‰}$ для величин $\delta^{15}\text{N}$ и $\pm 0,08 \text{ ‰}$ для величин $\delta^{13}\text{C}$.

Реальный трофический уровень консумента, занимаемый тем или иным видом в пищевых сетях водных экосистем, определяли по изотопному составу азота [Post, 2002]:

$$\text{TУк} = \lambda + (\delta^{15}\text{N}_{\text{к}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{б}}) / \Delta,$$

где ТУк — трофический уровень консумента; $\delta^{15}\text{N}_{\text{к}}$ — изотопный состав азота консумента; $\delta^{15}\text{N}_{\text{б}}$ — изотопный состав азота организмов, принимаемых за основание данной пищевой цепи (первичных продуцентов или первичных консументов); Δ — величина изменения изотопного состава на одном трофическом уровне (обычно принимается значение $3,4 \text{ ‰}$ [Minagawa, Wada, 1984]); λ — значение трофического уровня организмов, принимаемых за основание пищевой цепи (для первичных продуцентов или консументов). Ввиду отсутствия прямых измерений изотопного состава продуцентов за основание данной пищевой цепи Чукотского моря приняты двусторчатые моллюски-фильтраторы *Serripes groenlandicus* $\delta^{15}\text{N}$ — $8,4 \text{ ‰}$, поскольку среди исследованных видов консументов они имели наименьшие значения $\delta^{15}\text{N}$ и с наибольшей вероятностью могут считаться консументами первого порядка.

Результаты и их обсуждение

При анализе основных трофических связей в Чукотском море были объединены данные по стабильным изотопам, а также по пищевым характеристикам у доминирующих видов зоопланктона, зообентоса, донного и пелагического нектона [Фигуркин, Слабинский, 2012; Слабинский, Фигуркин, 2014; Кузнецова, 2018; Орлов и др., 2020]. Результаты предыдущих исследований показали, что большая часть нектона имеет смешанное питание: рацион состоит из зоопланктона и нектона (личинок и взрослых особей), причем в течение жизненного цикла возрастные группы многих видов имеют различный трофический статус.

Данные изотопного состава у 69 массовых видов гидробионтов, составляющих основу пелагических и донных сообществ, представленные в табл. 2, показали значительные пространственные вариации $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ у консументов в южной и северной частях Чукотского моря. Это диктует необходимость рассмотреть донно-пелагические связи отдельно для вод северной и южной акваторий.

Таблица 2

Предельные значения стабильных изотопов углерода и азота гидробионтов
Чукотского моря

Table 2

Limiting values of stable isotopes of carbon and nitrogen in aquatic organisms
from the Chukchi Sea

Район	Объект	$\delta^{13}\text{C}$		$\delta^{15}\text{N}$		Кол-во видов
		Min	Max	Min	Max	
Южный	Зоопланктон	-20,8	-18,1	9,7	13,3	8
	Зообентос	-19,6	-15,1	8,4	15,9	22
	Пелагический нектон	-19,8	-18,1	13,1	18,5	5
	Донный нектон	-18,1	-17,3	14,7	17,8	7
Северный	Зоопланктон	-21,9	-20,5	10,3	13,8	4
	Зообентос	-20,8	-15,9	15,1	19,3	17
	Пелагический нектон	-20,2	-19,9	14,0	19,1	2
	Донный нектон	-20,6	-17,5	16,5	18,4	4

Следует отметить, что ввиду отсутствия прямых измерений изотопного состава продуцентов определения значений $\delta^{15}\text{N}$ у консументов, которые следует принимать за основание пищевой цепи Чукотского моря, вызвали некоторые затруднения. Самые низкие значения $\delta^{15}\text{N}$ в пелагиали были отмечены в южном районе у личинок эвфаузиид (9,7 ‰) и в северном — у копепод *Calanus glacialis* (10,3 ‰). Однако в предыдущих исследованиях в Беринговом и Охотском морях у этих планктеров значения $\delta^{15}\text{N}$ были на 1–2 ‰ выше, чем у тонкого фильтратора копеподы *Eucalanus bungii*, которого мы принимали за основание пищевой цепи [Горбатенко, 2018]. Причем значения $\delta^{15}\text{N}$ *E. bungii* были сопоставимы со значениями $\delta^{15}\text{N}$ у двухстворчатых моллюсков, которых мы принимали за основание пищевой цепи для донного сообщества. В Чукотском море минимальные значения $\delta^{15}\text{N}$ наблюдаются у двухстворчатых моллюсков-фильтраторов *S. groenlandicus*. Принимая значение $\delta^{15}\text{N}$ двухстворчатых моллюсков-фильтраторов *S. groenlandicus*, равное 8,4 ‰, за изотопную характеристику консументов первого порядка в экосистеме Чукотского моря, с некоторыми допущениями можно оценить по величинам $\delta^{15}\text{N}$ [Post, 2002] трофический статус исследованных гидробионтов.

Гидрологические исследования показали, что центральная и южная части Чукотского моря находятся под влиянием относительно теплых, богатых биогенами берингоморских вод, юго-западная прибрежная — под влиянием холодной и бедной биогенами водной массы, приносимой из Восточно-Сибирского моря сибирским прибрежным течением, а в северной части располагаются трансформированные холодные арктические воды [Grebmeier, 1993; Grebmeier et al., 1988; Hill, Cota, 2005; Фигуркин, Слабинский, 2012]. Поэтому одной из особенностей Чукотского моря является существенная гетерогенность пищевых сетей, относящихся к акваториям с доминированием разных водных масс, что выражается в различном изотопном составе азота основы пищевых сетей [Iken et al., 2010; Одинцов, Кияшко, 2018]. Таким образом, корректные оценки трофического статуса гидробионтов Чукотского моря по изотопному составу азота могут быть получены только с учетом пространственного распределения собранных образцов и их привязки к районам с определенными водными массами.

Донно-пелагические связи в южной части Чукотского моря
(внутренний шельф — глубина менее 70 м)

Зоопланктон. Основу биомассы зоопланктона Чукотского моря формируют 10 доминирующих видов, включающих копепод, сагитт, эвфаузиид, гипериид и кишечнополостных [Волков, Murphy, 2007; Кузнецова, Слабинский, 2007; Фигуркин, Слабинский, 2012]. Эти виды имеют разнообразные типы питания — от фильтраторов до плотоядных хватателей [Гейнрих, 1963; Раймонт, 1988а, б] — и, соответственно, имеют различные трофические статусы.

Изотопный состав углерода и азота был исследован у пяти доминирующих групп зоопланктона (табл. 3). Диапазоны значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ для исследованных таксономических групп зоопланктона в южном районе составляют соответственно от $-20,4$ до $-18,1$ ‰ и от $9,7$ до $13,3$ ‰ (табл. 3).

Таблица 3

Эколого-трофологическая характеристика и изотопный состав (‰) зоопланктона южной части Чукотского моря

Table 3

Ecological and trophological characteristics of zooplankton in the southern Chukchi Sea and its isotopic composition, ‰

Объект	Тп	$\delta^{13}\text{C}$	$\pm\text{SE}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\pm\text{SE}$	ТУк	n
Копеподы		-18,2		11,3		2,8	1
<i>Calanus glacialis</i>	Ф ¹	-18,2		11,3		2,8	1
Эвфаузииды		-20,4	0,40	12,7	0,9	3,3	2
<i>Thysanoessa inermis</i>	Ф ²	-20,0		12,7		3,3	1
<i>Thysanoessa raschii</i> *	Ф ²	-20,8		12,7		3,3	1
<i>Euphausiidae</i> larvae	Ф ²	-20,5	0,05	9,7	0,7	2,4	2
Гиперииды		-19,1		12,2		3,1	1
<i>Themisto libellula</i>	ХВ ³	-19,1		12,2		3,1	1
Щетинкочелюстные		-18,1		13,3		3,4	1
<i>Sagitta elegans</i>	Х ⁴	-18,1		13,3		3,4	1
Медузы		-18,7	0,50	11,6	0,6	3,0	2
<i>Aurelia aurita</i>	Х ⁵	-19,2		11,0		2,8	1
<i>Cyanea capillata</i>	Х ⁵	-18,3		12,3		3,1	1

Примечания. ¹ Арашкевич, 1969; ² Пономарева, 1955; ³ Гутельмахер и др., 1988; ⁴ Косихина, 1982; ⁵ Горбатенко и др., 2005. Здесь и далее: Тп — тип питания; Ф — фитофаги; Х — хищники; ХВ — хвататели плотоядные; ТУк — реальный трофический уровень, рассчитанный по Посту [Post, 2002]; n — количество проб.

* Виды, находящиеся под воздействием сибирского течения.

Как и в предыдущих исследованиях [Горбатенко, 2018], у зоопланктона в южной части Чукотского моря наблюдалось закономерное увеличение значений азота от фильтраторов к хищным хетогнатам (табл. 3). Изотопный состав углерода показал, что минимальные значения углерода имела эвфаузиид *Thysanoessa raschii*, выловленная в прибрежной зоне западной части моря, находящейся под влиянием холодных распресненных вод сибирского течения. Как показали предыдущие исследования, образцы из этих вод по изотопному составу углерода на $2,0$ – $2,5$ ‰ легче, чем из южных и центральных районов, которые находились под влиянием берингоморских вод [Одинцов, Кияшко, 2018].

Бентосные беспозвоночные. Организмы зообентоса в южной части моря были представлены 30 образцами (см. табл. 1). В данном районе изотопный состав определен у 13 групп донных беспозвоночных (табл. 4). Диапазоны значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ для исследованных видов зообентоса в южном районе составляют соответственно от $-19,6$ до $-14,2$ ‰ и от $8,4$ до $15,9$ ‰.

Таблица 4

Эколого-трофологическая характеристика и изотопный состав (‰) зообентоса
южной части Чукотского моря

Table 4

Ecological and trophological characteristics of zoobenthos in the southern Chukchi Sea
and its isotopic composition, ‰

Объект	Эк	Тп	$\delta^{13}\text{C}$	$\pm\text{SE}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\pm\text{SE}$	Тук	n
Actiniaria			-18,3		15,9		4,2	1
<i>Stomphia coccinea</i> *	Д	П ²	-18,3		15,9		4,2	1
Gastropoda	Д		-15,1	0,6	15,7	1,5	4,1	2
<i>Neptunea heros</i>	Д	П ²	-15,1	0,6	15,7	1,5	4,1	2
Bivalvia			-17,5	0,2	9,6	0,7	2,4	6
<i>Musculus niger</i>		НС	-17,3	0,2	10,5	0,1	2,6	2
<i>Nuculana pernula</i>	Д	ПС	-17,6		11,0		2,8	1
<i>Serripes groenlandicus</i>	Д	ФС ¹²	-17,1	0,1	8,4	0,8	2,0	2
<i>Serripes notabilis</i>		ФС ¹²	-18,0		8,5		2,0	1
Echinoidermata								
Asteroidea			-16,7	0,3	12,5	0,4	3,2	3
<i>Leptasterias polaris</i>	Д	П ¹	-16,7	0,3	12,5	0,4	3,2	3
Holothuroidea			-18,8		12,6		3,2	1
<i>Myriotrochus rinkii</i>	Д	БД	-18,8		12,6		3,2	1
Ophiuroidea			-18,4	0,6	13,4	0,01	3,5	2
<i>Gorgonocephalus eucnemis</i> *	Д	СД ¹¹	-19,0		13,4		3,5	1
<i>Ophiura sarsi</i>	Д	СД ¹¹	-17,9		13,4		3,5	1
Alcyonacea			-19,3		15,1		4,0	1
<i>Gersemia rubiformis</i> *	Д	ФС	-19,3		15,1		4,0	1
Bryozoa			-19,3		11,6		3,0	1
<i>Eucrateria loricata</i> *	Д	ФС	-19,3		11,6		3,0	1
Nemertea			-18,2		15,9		4,2	1
<i>Nemertea</i> gen. sp.*	Д	Х	-18,2		15,9		4,2	1
Echiura			-19,6		13,3		3,4	1
<i>Echiurus echiurus</i> *	Д	СС	-19,6		13,3		3,4	1
Polychaeta			-17,2	0,6	14,9	0,1	3,9	3
<i>Eunidiidae</i> g. sp.	Д	ФФ	-16,5		14,9		3,9	1
<i>Maldanidae</i> g. sp.	Д	БД	-18,3		15,0		3,9	1
<i>Polynoidae</i> g. sp.	Д	П ^{6,8}	-16,9		14,8		3,9	1
Decapoda								
Brachiura	Д	П ^{3,5}	-16,7	0,1	14,2	1,0	3,7	3
<i>Chionoecetes opilio</i>	Д	П ^{8,10}	-16,5	0,3	15,2	0,4	4,0	2
<i>Hyas coarctatus</i>	Д	П ^{2,7}	-16,8		13,2		3,4	1
<i>Ova Chionoecetes opilio</i>			-18,7		12,5		3,2	1
Caridea	ПД	П ^{4,7}	-16,7	0,7	14,4	0,1	3,8	4
<i>Argis lar</i>	Д	П ^{6,7}	-16,0	0,1	14,4	1,1	3,8	2
<i>Pandalus goniurus</i>	ПД	П ^{9,10}	-17,4	0,2	14,5	0,5	3,8	2

Примечания. ¹ Атлас..., 2010а; ² Атлас..., 2010б; ³ Голиков, 1980; ⁴ Голиков, Кусякин, 1978; ⁵ Догель, 1981; ⁶ Надточий и др., 2001; ⁷ Слизкин, 2010; ⁸ Соколова, 1958; ⁹ Чучукало и др., 2003; ¹⁰ Boutillier and Nguyen, 1999; ¹¹ Турпаева, 1953; ¹² Скарлато, 1981; здесь и далее: Эк — экологическая характеристика вида; Д — донные; П — пелагический; ПД — придонный; Тп — тип питания; П — плотоядные; НС — неподвижные сестонофаги; ПС — подвижные сестонофаги; ФС — фильтраторы-сестонофаги; БД — безвыборочные детритофаги; СД — собирающие детритофаги; Х — хищники; СС — собирающие сестонофаги; ФФ — фильтраторы-фитофаги.

* Виды, находящиеся под воздействием сибирского течения.

Размах вариаций значений $\delta^{13}\text{C}$ в южной части моря составляет 5,4 ‰, что в первую очередь связано с влиянием в западной части района сибирского течения. Как и в

зоопланктоне, в области распространения сибирского течения отмечается значительное снижение углерода $\delta^{13}\text{C}$ в тканях зообентоса (табл. 4).

Таким образом, в южном районе в зоне влияния берингоморских водных масс без учета зообентоса, выловленного в зоне влияния сибирского течения, изотопный состав углерода исследованных проб зообентоса имеет относительно высокие значения и изменяется от значений $\delta^{13}\text{C}$ $-18,8$ ‰ у голотурии-детритофага до $-15,1$ ‰ у гастроподы-падальщика (табл. 4). Все образцы зообентоса, собранные в зоне влияния сибирского течения, имеют пониженные значения $\delta^{13}\text{C}$ (от $-18,2$ до $-19,6$ ‰). Низкие значения $\delta^{13}\text{C}$ в зообентосе (сопоставимые с зоопланктоном) в западной части моря, с одной стороны, указывают на зависимость бентоса от продукции из пелагиали, с другой — на увеличение доли терригенного органического вещества, что характерно для западных районов Арктики, источником органического вещества донных осадков является на 50 – 70 % продукция фитопланктона пелагиали [Morris et al., 2015].

Изотопный состав азота исследованных проб показал диапазон значения $\delta^{15}\text{N}$ от $8,4$ ‰ у двустворчатых моллюсков *S. groenlandicus* до $15,9$ ‰ у хищных актиний (табл. 4). Значения $\delta^{15}\text{N}$ в южной части моря в различных водных массах менее выражены (табл. 4). Хотя при сопоставлении отдельных групп зообентоса более низкие значения $\delta^{15}\text{N}$ (на 1 – 3 ‰) наблюдаются в южной части моря (берингоморские водные массы), что связано с различной кормовой базой — в районе сибирского течения преобладают всеядные ракообразные — с более высоким трофическим статусом [Одинцов, Кияшко, 2018]. В южном районе в донном сообществе и, соответственно, в питании преобладают типичные детритофаги (двустворчатые моллюски и сидячие полихеты) [Сиренко, Гагаев, 2007].

Размах вариаций значений $\delta^{15}\text{N}$ в южной части моря составляет $7,5$ ‰, т.е. более двух трофических уровней, тем самым подтверждая разнообразие состава рационов у донных беспозвоночных.

Рыбы. Среди представителей нектона Чукотского моря в южном районе были исследованы четыре доминирующих вида из пелагического сообщества и восемь видов из донного (табл. 5).

Изотопный состав углерода на шельфе Чукотского моря в южном районе у исследованных пелагических рыб изменяется от значений $\delta^{13}\text{C}$ $-19,8$ до $-18,1$ ‰, у донных — от $-18,1$ до $-17,3$ ‰ (табл. 5), т.е. по изотопному составу углерода выделяются две обособленные группы, связанные с различной кормовой базой.

Значения $\delta^{15}\text{N}$ в южном районе у пелагических рыб изменяются в широких пределах — от $13,1$ до $18,5$ ‰ (см. табл. 2), демонстрируя в первую очередь внутривидовую изменчивость, связанную с типом питания. Самые низкие значения $\delta^{15}\text{N}$ были отмечены у сеголеток минтая (менее 10 см), а высокие — у взрослых особей сайки (более 20 см). Различия по $\delta^{15}\text{N}$ у разноразмерных особей сайки и минтая составляли $5,2$ и $4,3$ ‰, что соответствует двум трофическим уровням. Очевидно, что значения $\delta^{15}\text{N}$ отражают степень хищничества и, следовательно, значимость в пищевом рационе хищников — консументов первого, второго и даже третьего порядков. У разноразмерной сайки и минтая с увеличением размера рыб спектр их пищевого рациона расширяется, при этом в питании увеличивается доля нектона и бентоса (рис. 2). Таким образом, при дальнейшем анализе трофических связей в пелагическом сообществе следует учитывать размеры исследуемых особей с целью выявления различий в трофических связях у доминирующих видов нектона в Чукотском море.

Изотопный состав азота у типично донных рыб имеет менее выраженные различия и размах вариаций значений $\delta^{15}\text{N}$ в южной части моря составляет всего $3,2$ ‰, т.е. около 1-го трофического уровня (табл. 5).

Полученные значения изотопного состава углерода и азота у донных и пелагических гидробионтов (планктон, бентос, нектон, нектобентос) в южной части Чукотского моря варьируют в широких пределах. Зоопланктон в южной части Чукотского моря, находящийся под влиянием берингоморских водных масс, значительно отличается

Таблица 5

Средние значения стабильных изотопов углерода и азота гидробионтов
в южной части Чукотского моря, ‰

Table 5

Mean values of stable isotopes of carbon and nitrogen in aquatic organisms
from the southern Chukchi Sea, ‰

Объект	Эк	Тп	$\delta^{13}\text{C}$	$\pm\text{SE}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\pm\text{SE}$	ТУк	n
Пелагический нектон								
Gadidae								
<i>Boreogadus saida</i> , < 10 см	Эл	ПФ ^{1,2}	-18,1		13,3		3,4	1
<i>Boreogadus saida</i> , 10–15 см		ПФ ^{1,2}	-18,5	0,1	15,8	0,3	4,2	4
<i>Boreogadus saida</i> , 15–20 см		ЭФ ^{1,2}	-18,4	0,2	16,6	0,5	4,4	5
<i>Boreogadus saida</i> , > 20 см		Х–ЭФ ^{1,2}	-18,2		18,5		5,0	1
<i>Theragra chalcogramma</i> , < 10 см	Эл	ПФ ^{1,2}	-18,1		13,1		3,4	1
<i>Theragra chalcogramma</i> , 10–15 см		ПФ ^{1,2}	-18,7	0,4	15,2	0,1	4,0	2
<i>Theragra chalcogramma</i> , 50–60 см		ЭФ ^{1,2}	-18,4	0,1	16,3	1,1	4,3	2
<i>Theragra chalcogramma</i> , > 60 см		Х–ЭФ ^{1,2}	-18,3		17,4		4,6	1
Clupeidae								
<i>Clupea pallasii</i> , < 15 см	Н	ПФ ^{2,4}	-19,5		15,3		4,0	1
<i>Clupea pallasii</i> , > 15 см	Н	ПФ ^{2,4}	-19,6	0,03	15,6	0,1	4,1	2
Osmeridae								
<i>Mallotus villosus</i> , 15–16 см	Н	ПФ ^{2,4}	-19,8	0,04	15,9	0,3	4,2	2
Донный нектон								
Cottidae								
<i>Gymnocanthus tricuspis</i> , 15 см	Эл	ПФ, Крв ^{1,2}	-18,1		16,8		4,5	1
<i>Myoxocephalus jaok</i> , 20 см	Эл	Х–КрвКб ^{1,2,3}	-17,6		17,0		4,5	1
<i>Myoxocephalus verrucosus</i> , 16 см	Эл	Х–КрвКб ^{1,2,3}	-17,5		17,4		4,7	1
Pleuronectidae								
<i>Hippoglossoides robustus</i> , > 20 см	Эл	ЭФ ²	-17,6	0,3	15,8	0,3	4,2	2
Stichaeidae								
<i>Anisarchus medius</i> , 13 см	МБ	ПФ, Б ²	-17,6		17,8		4,8	1
<i>Lumpenus sagitta</i> , 21 см	МБ	ПФ, Б ²	-17,4		14,7		3,8	1
<i>Leptoclinus maculatus</i> , 12–16 см	МБ	ПФ, Б ²	-17,3	0,2	16,9	0,5	4,5	2
<i>Lumpenus fabricii</i> , 12 см	МБ	ПФ, Б ²	-17,5		16,8		4,5	1

Примечание. ¹ Кузнецова, 2005; ² Чучукало, 2006; ³ Чучукало, Напазаков, 2002; ⁴ Горбатенко и др., 2004; Эк — экологическая характеристика вида; МБ — мезобентальный; Н — неритический; Эл — элиторальный; Тп — тип питания; ПФ — планктофаги; Х — хищники; Б — бентофаги; ЭФ — эврифаги; Крв — креветкоед; КрвКб — креветко-крабояд; n — количество проб.

от бентосных беспозвоночных изотопным составом углерода (табл. 2). Такая картина разделения бентоса и зоопланктона по изотопам углерода характерна для арктических морей [Hobson et al., 2002] и является следствием различных изотопных характеристик потребляемой ими первичной продукции. Согласно Францу [France, 1995] средние значения содержания $\delta^{13}\text{C}$ в морском фитопланктоне и в бентосных водорослях составляют соответственно -22 и более -17 ‰.

На основании устойчивых различий в изотопном составе углерода между зоопланктоном, бентосом, пелагическим и донным нектоном в Чукотском море можно провести границу, которая соответствует среднему содержанию $\delta^{13}\text{C}$ -18,0 ‰ (рис. 3). Уменьшение $\delta^{13}\text{C}$ (ниже значений -18 ‰) у сестонофагов: эхиуры *Echiurus echiurus*; мягких кораллов *Gersemia rubiformis* и мшанки *Eucratea loricata*; офиуры-детритофага *Gorgonosephalus* и хищника *Nemertea*, — возможно, связано с увеличением в пищевых цепях доли терригенного органического вещества в районах сибирского течения, поступающего из Восточно-Сибирского моря.

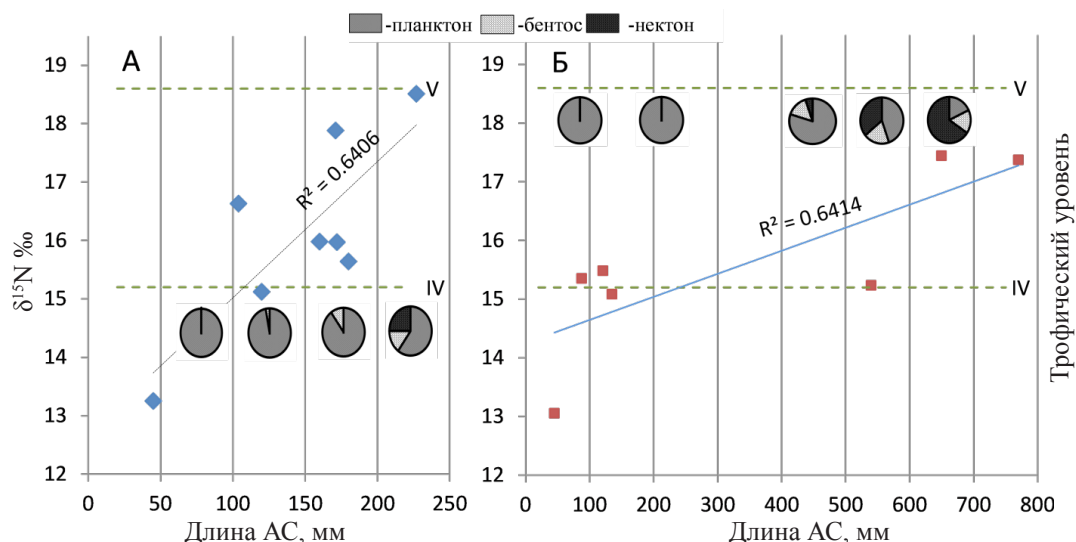


Рис. 2. Изменение трофического статуса разноразмерной сайки (А) и минтая (Б) в сопоставлении со спектром питания в южной части шельфа Чукотского моря

Fig. 2. Trophic status of arctic cod (A) and walleye pollock (B) in the southern Chukchi Sea, by body size, in comparison with their food spectra

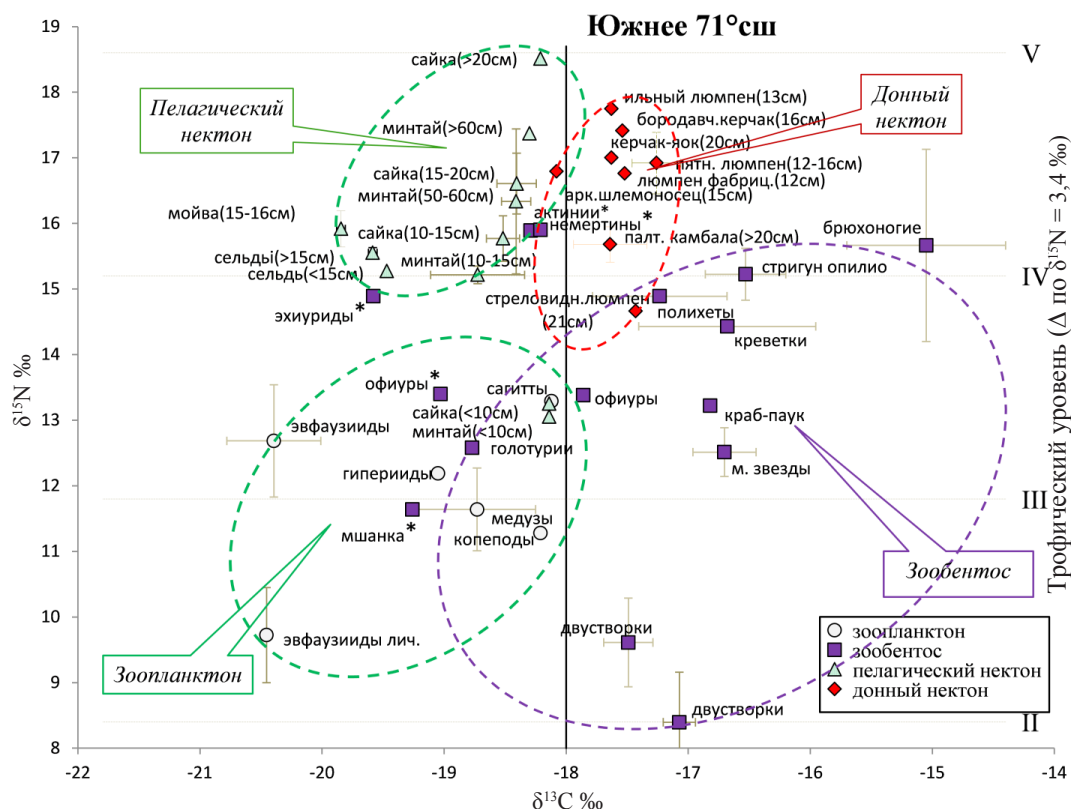


Рис. 3. Трофический статус гидробионтов в трофической сети шельфовой зоны южной части Чукотского моря: II, III, IV, V — трофические уровни; сплошная линия — условная граница разделения на пелагическое и донное сообщества; звездочкой помечены виды, находящиеся под воздействием Сибирского течения

Fig. 3. Trophic status of aquatic organisms in the food web on the shelf of the southern Chukchi Sea: II, III, IV, V — trophic levels; asterisk marks the species related with the Siberian Current; solid line divides pelagic and benthic communities

В Охотском и Беринговом морях граница, разделяющая пелагические и донные гидробионты, соответствует значению $\delta^{13}\text{C}$ $-17,5\text{‰}$ [Горбатенко и др., 2008; Горбатенко, 2018]. Смещение условной границы между донным и пелагическим сообществами (в Чукотском море до $-18,0\text{‰}$) связано с более низким обогащением $\delta^{13}\text{C}$ у гидробионтов в арктическом бассейне.

Общая схема пищевых связей в пелагических и донных сообществах в летний период в южной части шельфовой зоны Чукотского моря представлена на рис. 3.

Зоопланктон резко отличался от бентосных беспозвоночных по изотопному составу углерода: значения $\delta^{13}\text{C}$ у зоопланктона всегда ниже $-18,0\text{‰}$, а у зообентоса, за редким исключением, выше $-18,0$ (см. табл. 3, 4, рис. 3). Такая картина разделения зообентоса и зоопланктона по изотопам углерода характерна для арктических морей [Hobson et al., 2002]. Средние значения $\delta^{13}\text{C}$ для морского фитопланктона составляют -22‰ , а у бентосных водорослей более -17‰ [France, 1995]. Более высокое обогащение $\delta^{13}\text{C}$ донных пищевых цепей может являться результатом переработки фитодетрита планктонного происхождения в донных осадках [Lovvorn et al., 2005]. Хотя эти литературные данные по продуцентам идеально вписываются в нашу схему пищевых связей, роль первичных бентосных продуцентов в сообществах шельфа зоны остается невыясненной [Tatara, 1981; Cahoon, Cooke, 1992; Takai et al., 2002]. Тем не менее выявленные устойчивые различия в изотопном составе углерода между зоопланктоном и бентосными беспозвоночными исследуемого района дают возможность оценить по величинам $\delta^{13}\text{C}$ пищевую связь отдельных видов рыб и головоногих моллюсков с пелагическими и донными сообществами (рис. 3).

У всех рыб южной части моря отмечен относительно широкий диапазон вариаций изотопного состава углерода: $\delta^{13}\text{C}$ от $-19,8$ (мойва) до $-17,3\text{‰}$ (пятнистый люппен). Содержание изотопа углерода ^{13}C в консументах верхних уровней трофической сети экосистемы в значительной степени связано с составом углерода источников органического вещества, лежащего в основании отдельных пищевых цепей. Величины $\delta^{13}\text{C}$ в тканях каждого из проанализированных видов в основном зависели от доли в рационе пелагических или донных животных. Чем выше была доля донных гидробионтов в рационе, определенном по анализу содержимого желудков, тем выше были значения $\delta^{13}\text{C}$ тела рыб. По значениям $\delta^{13}\text{C}$ четко выделяются две группы рыб: в первую группу входят организмы, у которых основу питания составляют пелагические виды и вследствие этого значения $\delta^{13}\text{C}$ были ниже $-18,0\text{‰}$ (рис. 3, табл. 5). Во вторую группу входят рыбы, потребляющие в основном донных животных, и у которых значения $\delta^{13}\text{C}$ выше $-18,0\text{‰}$. В первую группу входили все пелагические виды, а из донных — только арктический шлемоносец. Следует отметить, что, хотя крупная сайка (более 20 см) и минтай (более 60 см) ведут придонный образ жизни, основу пищи составляют пелагические объекты — в рационе преобладает собственная молодь, а у сайки также зоопланктон (рис. 2). Вторая группа была представлена типичными донными рыбами — двумя видами керчаков, четырьмя видами тихоокеанских и палтусовидной камбалой (табл. 5).

Значения $\delta^{15}\text{N}$ исследованных гидробионтов в пелагическом и донном сообществах изменялись в диапазоне от 8,4 (у двустворчатого моллюска *S. groenlandicus*) до 18,5 ‰ (у крупной сайки) и занимали, таким образом, три трофических уровня (рис. 3). Очевидно, что значения $\delta^{15}\text{N}$ отражают элемент хищничества и, следовательно, значимость в пищевом рационе консументов первого, второго или третьего порядков.

Изотопный состав азота варьирует не только между различными видами гидробионтов, но и может меняться также внутри одного вида с возрастом (увеличением размеров тела), что связано с изменением спектра питания. Это наглядно было продемонстрировано на примере сайки и минтая (см. рис. 2). У данных видов прослеживается довольно четкая зависимость между значениями $\delta^{15}\text{N}$ от доли планктона, бентоса и нектона в пище. Крупные минтай и сайка занимают самые высокие трофические уровни — соответственно 4,6 и 5,0.

Однако у крупной сайки, которая по изотопному составу азота находится на вершине пищевой пирамиды Чукотского моря, согласно данным по питанию в рационе наряду с nekтоном преобладает планктон (рис. 2). Но следует помнить, что анализ содержимого желудков отражает то, что животное съело совсем недавно, и не всегда отражает более долговременное потребление пищи, в отличие от стабильных изотопов углерода и азота, которые несут интегрированную информацию о пище, усвоенной за длительный промежуток времени, что подразумевает более точное определение трофического статуса [Pinnegar, Polunin, 2000; Takai et al., 2007; Pasquaud et al., 2010; и мн. др.]. Таким образом, по изотопному составу основу пищи крупной сайки составляют в основном консументы второго и третьего порядков, а роль зоопланктона в питании за длительный промежуток времени минимальна. Выше четвертого трофического уровня находились также все донные рыбы, за исключением стреловидного люмпена *Lumpenus sagitta*. Анализ содержимого желудков подтвердил, что у всех перечисленных рыб объектами питания были гидробионты, составляющие основу 2–3-го трофического уровня [Кузнецова, Слабинский, 2007; Орлов и др., 2020].

Третий трофический уровень был более разнообразным и включал основное количество исследованных рыб, а также планктонных и бентосных хищников (рис. 3). Основу питания этой группы животных составляли гидробионты, образующие второй трофический уровень пищевых цепей, т.е. нехищный планктон и бентос.

Второй трофический уровень занимают нехищные формы планктона и бентоса, у них наиболее низкие значения азота среди животных, кормовая база которых основана главным образом на ресурсах первичной продукции (TL_c 2,0). По мере увеличения всеядности TL_c увеличивается, и гидробионты занимают промежуточное положение между вторым и третьим трофическими уровнями, являясь консументами первого и, в меньшей степени, второго порядков (рис. 3).

На основании двух взаимодополняющих трофологических методов — визуального анализа содержимого желудков и определения изотопного состава азота и углерода гидробионтов — нами показаны тесные трофические связи между пелагическими и донными сообществами, доказывающие высокую степень их взаимозависимости (рис. 4). Заметим, что тесные связи между планктоном и бентосом, особенно в высоких широтах, отмечались и ранее [Petersen, Curtis, 1980].

Таким образом, изотопные исследования в южной мелководной части Чукотского моря дают возможность сделать следующие выводы.

1. Зоопланктон значительно отличается от бентосных беспозвоночных изотопным составом углерода, граница, разделяющая пелагические и донные трофические сети, соответствует среднему содержанию $\delta^{13}C$ $-18,0$ ‰.

2. Выявленные устойчивые различия в изотопном составе углерода между зоопланктоном и бентосными беспозвоночными исследуемого района позволяют оценивать по величине $\delta^{13}C$ принадлежность отдельных видов рыб к пелагической или донной пищевым цепям. Содержание изотопа углерода $\delta^{13}C$ в тканях гидробионтов в основном зависит от доли в рационе пелагических или донных объектов. Изотопные исследования показали, что около 90 % исследованных видов зообентоса и нектобентоса в шельфовой зоне замыкаются на донную пищевую сеть.

3. Значения $\delta^{15}N$ исследованных гидробионтов в пелагическом и донном сообществах изменялись в диапазоне от 8,4 (у двустворчатого моллюска *S. groenlandicus*) до 18,5 ‰ (у крупной сайки) и занимают, таким образом, три трофических уровня. Очевидно, что значения $\delta^{15}N$ отражают элемент хищничества и, следовательно, значимость в пищевом рационе консументов первого, второго или третьего порядков.

4. Трофические связи в шельфовой зоне демонстрируют высокую степень взаимозависимости донного и пелагического сообществ, поскольку большинство видов пелагического и донного nekтона в той или иной степени являются потребителями как донной, так и пелагической пищи.

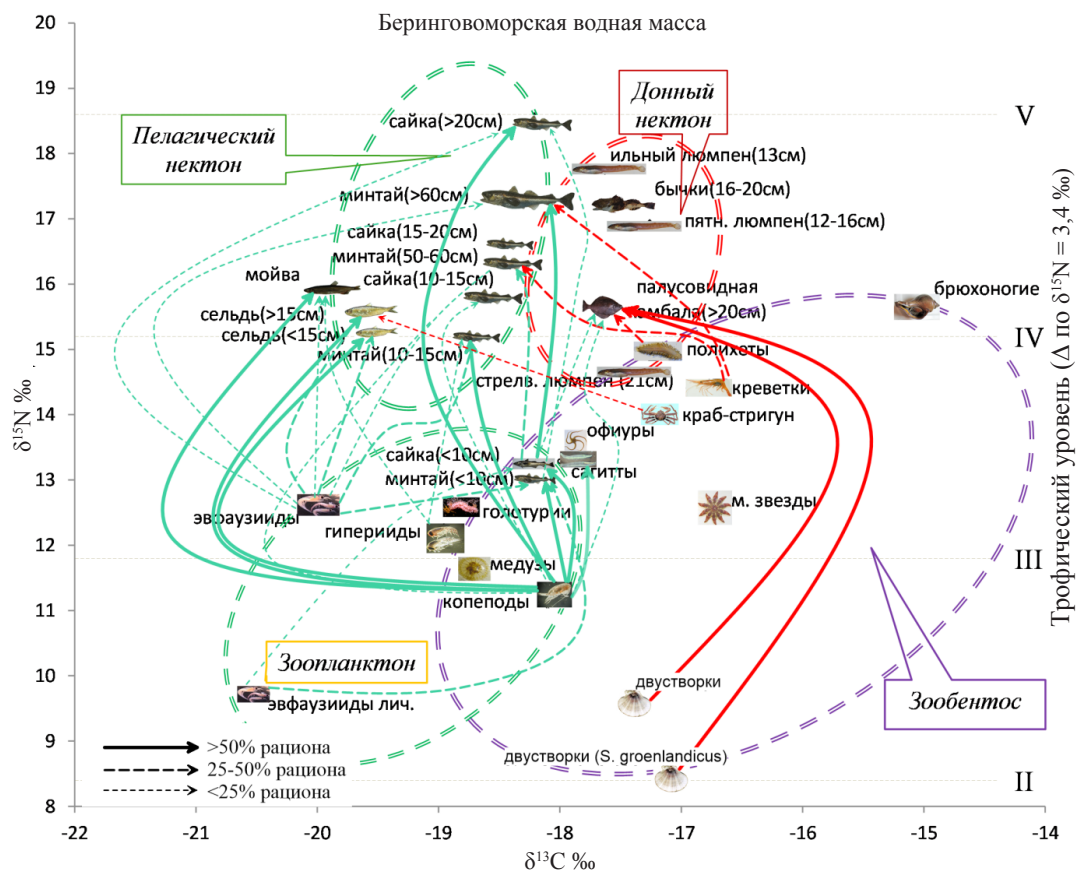


Рис. 4. Схема трофических связей в донно-пелагическом сообществе в шельфовой зоне южной части Чукотского моря. Условные обозначения как на рис. 3

Fig. 4. Scheme of trophic relationships in the benthic-pelagic community on the shelf of the southern Chukchi Sea. Legend as for Fig. 3

Донно-пелагические связи в северной части Чукотского моря (внешний шельф — глубина более 100 м)

Северный район находился под влиянием арктических водных масс, для него в период исследования характерна низкая температура воды, что связано с минимальным влиянием на данный район трансформированных тихоокеанских (берингоморских) вод [Орлов и др., 2020].

Зоопланктон. Изотопный состав углерода и азота был исследован у 3 доминирующих групп зоопланктона, имеющих различные типы питания (табл. 6). Диапазоны значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ для исследованных видов зоопланктона в северном районе составляют соответственно от $-20,5$ до $-21,9\text{‰}$ и от $10,3$ до $13,8\text{‰}$.

В северном районе минимальные значения наблюдались у копепод-фильтраторов, которые, являясь консументами первого порядка, находились на втором трофическом уровне. На третьем трофическом уровне располагались сагитты — *Sagitta elegans* и два вида эвфаузиид — *Thysanoessa inermis* и *Meganycitiphanes norvegica* (табл. 6). Увеличение значений $\delta^{15}\text{N}$ у данных видов эвфаузиид связано с тем, что в их пищевой рацион входят копеподы (в основном мелкие), а у крупных форм *M. norvegica* в питании преобладают не только планктонные ракообразные, но и сагитты [Пономарева, 1954; Ломакина, 1978]. Поэтому крупные (более 40 мм) *M. norvegica* среди зоопланктона находятся на вершине пищевой цепи зоопланктонного сообщества.

Таблица 6

Эколого-трофологическая характеристика и изотопный состав (‰) зоопланктона северной части Чукотского моря

Table 6

Ecological and trophological characteristics of zooplankton in the northern Chukchi Sea and its isotopic composition, ‰

Объект	Тип	$\delta^{13}\text{C}$	$\pm\text{SE}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\pm\text{SE}$	ТУк	n
Копеподы		-21,1	0,7	10,3	0,6	2,6	2
<i>Calanus glacialis</i>	Ф ¹	-21,1	0,7	10,3	0,6	2,6	2
Эвфаузииды		-20,6	0,1	13,3	0,4	3,5	2
<i>Meganyctiphanes norvegica</i>	Ф-Х ²	-20,8		13,8		3,6	1
<i>Thysanoessa inermis</i>	Ф-Х ²	-20,5		12,9		3,3	1
Щетинкочелюстные		-21,9	0,2	12,5	0,1	3,2	4
<i>Sagitta elegans</i>	Х ³	-21,9	0,2	12,5	0,1	3,2	4

Примечание. ¹ Арашкевич, 1969; ² Пономарева, 1955; ³ Косихина, 1982. Обозначения как в табл. 3.

Малый размах вариаций изотопных показателей углерода $\delta^{13}\text{C}$ — всего 1,4 ‰ (от -20,5 до -21,9 ‰) — в северном районе указывает на доминирование одной (арктической) водной массы.

Бентосные беспозвоночные. Соотношения стабильных изотопов $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ у 18 исследованных образцов из семи групп бентосных беспозвоночных в северном районе имеют относительно высокие показатели тяжелого азота и низкие углерода и варьируют от 15,2 до 19,3 и от -20,8 до -15,9 ‰ (табл. 7), что указывает на разнообразие состава рационов.

Изотопный состав азота исследованных видов показал высокие значения $\delta^{15}\text{N}$, а расчетный трофический уровень изменялся от 4,0 до 5,2, тем самым подтверждая, что все исследованные виды были плотоядными хищниками и являлись в основном консументами трех порядков. Это, видимо, связано с низкими биомассами в зообентосе консументов первого порядка — типичных детритофагов двустворчатых моллюсков [Орлов и др., 2020]. Размах вариаций значений $\delta^{15}\text{N}$ у зообентоса в северной части южной части моря составляет всего 4,1 ‰, что связано с отсутствием в пробах консументов первого порядка, в основном двустворчатых моллюсков и сидячих полихет, которые создавали максимальные концентрации только в южном районе [Сиренко, Гагаев, 2007].

Нектон. Среди представителей нектона Чукотского моря в северном районе были исследованы два доминирующих вида из пелагического сообщества и пять видов из донного (табл. 8).

Изотопный состав углерода на шельфе Чукотского моря в северном районе у исследованных пелагических рыб изменяется от $\delta^{13}\text{C}$ -20,2 до -19,9 ‰, у донных рыб — от -20,6 до -18,7 ‰ (см. табл. 5), т.е. по изотопному составу углерода у рыб не выделяются обособленные группы, связанные с различной кормовой базой, как это наблюдалось в южной части Чукотского моря. Только у гигантского осьминога *Octopus dofleini* в северном районе отмечено максимальное насыщение тяжелым углеродом -17,7 ‰, что характерно для типично донных гидробионтов, которые базируются на донной пищевой цепи.

Значения $\delta^{15}\text{N}$ в северном районе у пелагических рыб изменяются в широких пределах — от 14,0 до 19,1 ‰ (см. табл. 2), демонстрируя в первую очередь внутривидовую изменчивость, связанную с типом разноразмерной сайки (рис. 5). Различия по $\delta^{15}\text{N}$ у разноразмерных особей сайки составляли 5,1 ‰, что соответствует двум трофическим уровням, отражая степень хищничества. У разноразмерной сайки с увеличением размера рыб спектр их пищевого рациона расширяется, при этом в питании увеличивается доля нектона и бентоса.

Изотопный состав азота у типично донных рыб имеет менее выраженные различия и размах вариаций значений и в южной части моря составляет всего 1,9 ‰ (16,5–18,4), все они, являясь хищниками по изотопному составу, находились на четвертом трофическом уровне, т.е. в основном являлись консументами третьего порядка (табл. 8).

Таблица 7

Эколого-трофологическая характеристика и изотопный состав (‰) макробентоса
северной части Чукотского моря в летний период

Table 7

Ecological and trophological characteristics of macrobenthos in the northern Chukchi Sea
in summer and its isotopic composition, ‰

Объект	Эк	Тп	$\delta^{13}\text{C}$	$\pm\text{SE}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\pm\text{SE}$	ТУк	n
Зообентос								
Actiniaria			-16,2		18,1		4,9	1
<i>Actiniaria</i> fam. gen. sp.	Д	П ¹	-16,2		18,1		4,9	1
Gastropoda			-16,0	0,1	19,2	0,1	5,2	2
<i>Buccinum angulosum</i>	Д	П ¹	-15,9		19,3		5,2	1
<i>Neptunea communis</i>	Д	П ⁹	-16,1		19,0		5,1	1
Echinodermata								
Asteroidea			-16,9		15,3		4,0	1
<i>Pteraster obscurus</i>	Д	БД*	-16,9		15,3		4,0	1
Polychaeta			-17,3	0,4	16,9	0,3	4,5	3
<i>Onuphidae</i> g. sp.	Д	ПС ⁷	-17,9		16,8		4,5	1
<i>Polynoidae</i> g. sp.	Д	П ^{6,8}	-16,7		17,5		4,7	1
<i>Sabellidae</i> g. sp.			-17,3		16,5		4,4	1
Decapoda								
Brachiura			-18,0	0,6	16,5	0,01	4,4	2
<i>Chionoecetes opilio</i>	Д	П ⁵	-17,4		16,5		4,4	1
<i>Hyas coarctatus</i>	Д	П ²	-18,5		16,5		4,4	1
Ova <i>Hyas coarctatus</i>			-20,8		15,7		4,1	1
Caridea			-17,6	0,5	16,4	0,6	4,3	6
<i>Eualis gaymardii</i>	Д	П*	-18,5		15,1		4,0	1
<i>Pandalus borealis</i>	ПД	П ^{4,5}	-18,5	0,9	15,5	0,4	4,1	2
<i>Pandalus goniurus</i>	ПД	П ⁴	-18,3		15,5		4,1	1
<i>Sabinea septemcarinata</i>			-16,4		17,7		4,7	1
<i>Sclerocrangon ferox</i>	Д	П ³	-16,4		18,1		4,8	1
Anomura			-16,4		15,2		4,0	1
<i>Pagurus</i> sp.			-16,4		15,2		4,0	1

Примечания. ¹ Атлас..., 2010б; ² Голиков, Кусакин, 1978; ³ Надточий и др., 2001; ⁴ Чучукало и др., 2003; ⁵ Boutillier and Nguyen, 1999; ⁶ Fauchald and Jumars, 1979; ⁷ Howell et al., 2003; ⁸ Wolff, 1973; ⁹ Цихон-Луканина, 1987. Обозначения как в табл. 4.

* Тип видов был указан на основании трофической характеристики близкородственных видов.

Полученные значения изотопного состава углерода и азота у донных и пелагических гидробионтов (планктон, бентос, нектон, нектобентос) в северной части Чукотского моря варьируют в широких пределах.

Зоопланктон в северной части Чукотского моря, как и в южной, значительно отличается от бентосных беспозвоночных изотопным составом углерода (табл. 2). Как и для южного района, на основании устойчивых различий в изотопном составе углерода между зоопланктоном и зообентосом в северной части Чукотского моря можно провести условную границу, которая соответствует среднему содержанию $\delta^{13}\text{C}$ -18,0 ‰.

Общая схема пищевых связей в пелагических и донных сообществах в летний период в северной части шельфовой зоны Чукотского моря представлена на рис. 6.

Зоопланктон резко отличался от бентосных беспозвоночных по изотопному составу углерода: значения $\delta^{13}\text{C}$ у зоопланктона всегда ниже -18,0, а у зообентоса, за редким исключением, — выше -18,0 ‰ (рис. 6). Такая картина разделения зообентоса и зоопланктона по изотопам углерода характерна для арктических морей [Hobson et al., 2002].

Максимальные различия между зообентосом и зоопланктоном в северном районе (рис. 6) указывают на существенную роль органического вещества ледовых водорослей

Таблица 8

Средние значения стабильных изотопов углерода и азота гидробионтов
в северной части Чукотского моря, ‰

Table 8

Mean values of stable isotopes of carbon and nitrogen in aquatic organisms
from the northern Chukchi Sea, ‰

Объект	Эк	Тп	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	Тук	n
Пелагический нектон						
Gadidae						
<i>Boreogadus saida</i> , < 10 см	Эл	ПФ ^{1,2}	-20,2	14,0	3,6	1
<i>Boreogadus saida</i> , 10–15 см		ПФ ^{1,2}	-19,9	15,9	4,2	1
<i>Boreogadus saida</i> , 15–20 см		ЭФ ^{1,2}	-20,1	17,2	4,6	1
<i>Boreogadus saida</i> , > 20 см		Х-ЭФ ^{1,2}	-19,9	19,1	5,2	1
<i>Theragra chalcogramma</i> , 10–15 см	Эл	ПФ ^{1,2}	-20,0	15,5	4,1	1
Донный нектон						
Pleuronectidae						
<i>Hippoglossoides robustus</i> , >20 см	Эл	ЭФ ²	-19,7	18,4	4,9	1
<i>Reinhardtius hippoglossoides</i> , 19 см	МБ	ЭФ ²	-20,6	16,5	4,4	1
<i>Reinhardtius hippoglossoides</i> , 38 см	МБ	Х-Р, Кл ²	-20,6	18,1	4,8	1
Stichaeidae						
<i>Anisarchus medius</i> , 13 см	МБ	ПФ, Б ²	-18,7	18,1	4,9	1
Octopodidae						
<i>Octopus dofleini</i> , 6 см	ПД	М-Р ³	-18,2	16,5	4,4	1
<i>Octopus dofleini</i> , 16 см	ПД	М-Р ³	-17,5	17,6	4,7	1

Примечание. ¹ Кузнецова, 2005; ² Чучукало, 2006; ³ Голенкевич, 1998; Эк — экологическая характеристика вида; МБ — мезобентальный; ПД — придонный; Эл — элиторальный; Тп — тип питания; ПФ — планктонофаги; ЭФ — эврифаги; Х — хищники; Р — рыбоед; Кл — кальмароед; Б — бентофаг; М — моллюскоед; n — количество проб.

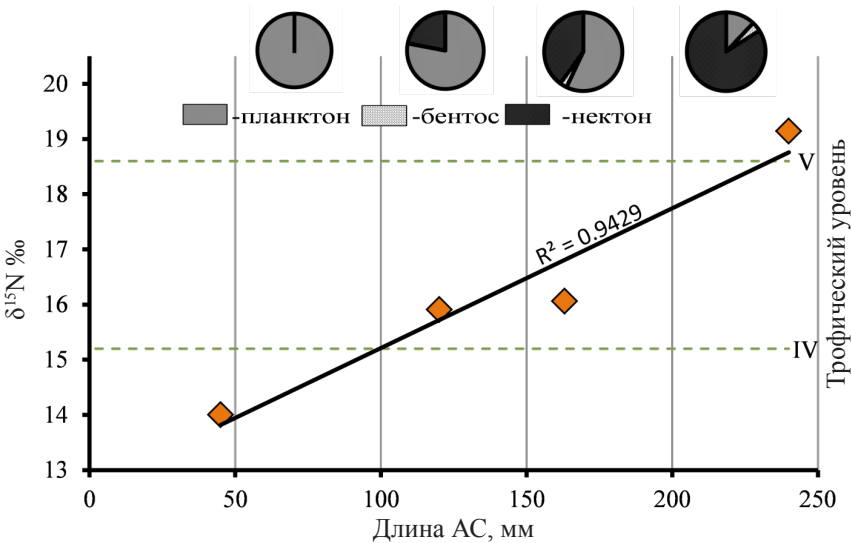


Рис. 5. Изменение трофического статуса разноразмерной сайки в сопоставлении со спектром питания в северной части Чукотского моря

Fig. 5. Trophic status of arctic cod in the northern Chukchi Sea, by body size, in comparison with its food spectrum

и/или микрофитобентоса в поддержании пищевых цепей бентосных организмов на исследуемой акватории, как это было показано для восточной части Чукотского моря [McTigue, Dunton, 2017].

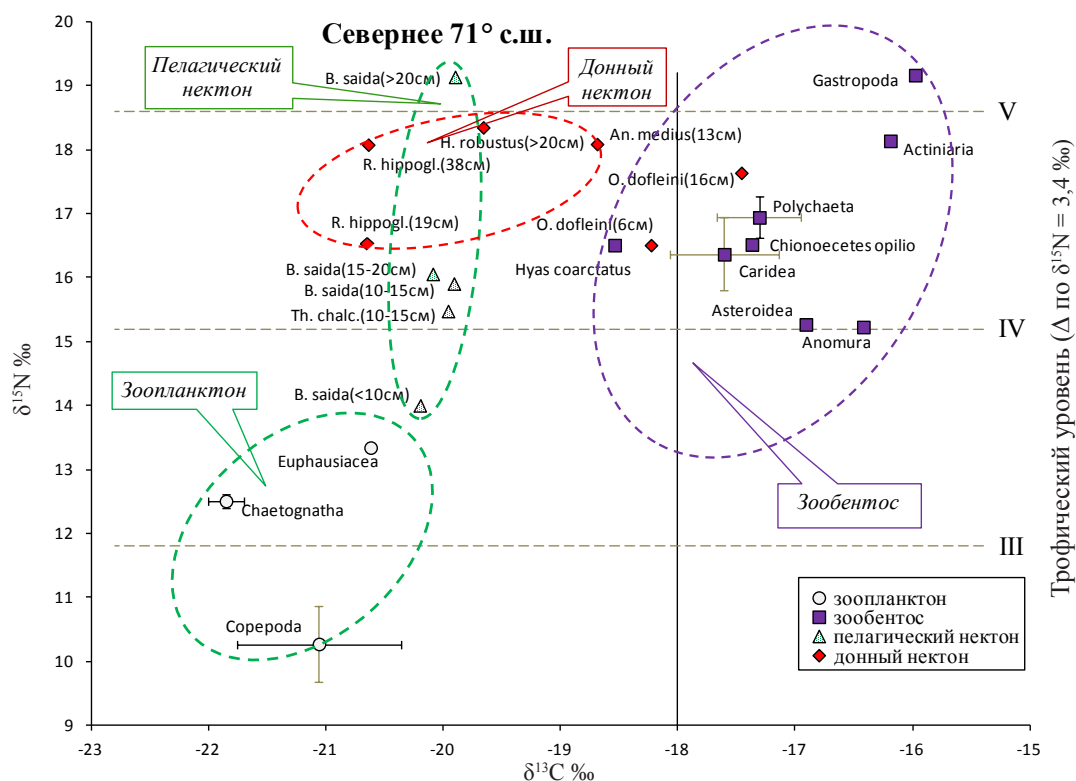


Рис. 6. Трофический статус гидробионтов в трофической сети северной части Чукотского моря: II, III, IV, V — трофические уровни; сплошная линия — условная граница разделения на пелагическое и донное сообщества

Fig. 6. Trophic status of aquatic organisms in the food web in the northern Chukchi Sea: II, III, IV, V — trophic levels; solid line divides pelagic and benthic communities

На первый взгляд, донные организмы по изотопным характеристикам базируются в основном на донной пищевой цепи, влияние органического вещества из пелагиали менее выражено. Однако большие глубины (более 100 м) в северной части моря для развития микрофитобентоса дают основания предполагать, что одним из основных источников органического вещества донных осадков является продукция ледовых водорослей, как это наблюдается в западных районах Арктики [Morris et al., 2015]. На данный момент мы не располагаем информацией о ледовых водорослях для Чукотского моря, тем не менее мы больше склоняемся к мысли, что основной источник органического вещества в донном сообществе северной части Чукотского моря — продукция из пелагиали, среди которой преобладает ВОВ от продукции ледовых водорослей.

Таким образом, роль первичных планктонных и бентосных продуцентов в северной части Чукотского моря в наших исследованиях до конца не выяснена, необходимы дополнительные исследования.

Тем не менее выявленные устойчивые различия в изотопном составе углерода между зоопланктоном и бентосными беспозвоночными исследуемого района дают возможность оценивать по величинам $\delta^{13}\text{C}$ пищевую связь отдельных видов рыб и головоногих моллюсков с пелагическими и донными сообществами (рис. 6).

У всех рыб северной части моря отмечен относительно узкий диапазон вариаций изотопного состава углерода: $\delta^{13}\text{C}$ от $-20,6$ до $-18,7$ ‰. Как указывалось выше, содержание изотопа углерода ^{13}C в консументах верхних уровней трофической сети экосистемы в значительной степени связано с составом углерода источников органического вещества, лежащего в основании отдельных пищевых цепей. По изотопному составу углерода у рыб не выделяются обособленные группы, связанные с различной

кормовой базой, как это наблюдалось в южной части Чукотского моря (рис. 6). Только у гигантского осьминога *Octopus dofleini* в северном районе отмечено максимальное насыщение тяжелым углеродом 17,7 ‰, что характерно для типично донных гидробионтов, которые базируются на донной пищевой цепи.

Значения $\delta^{15}\text{N}$ исследованных гидробионтов в пелагическом и донном сообществах изменялись в диапазоне от 10,3 ‰ (у копеподы *C. glacialis*) до 19,3 ‰ (у плотоядной гастроподы *Buccinum angulosum*) и занимали, таким образом, три трофических уровня (рис. 6), отражая значимость в пищевом рационе консументов первого, второго или третьего порядков.

Изотопный состав азота варьирует не только между различными видами гидробионтов, но и может меняться внутри одного вида, что связано с изменением спектра питания в течение онтогенеза. Это наглядно было продемонстрировано в северном районе на примере сайки (см. рис. 5).

На основании двух взаимодополняющих трофологических методов — определения изотопного состава азота и углерода гидробионтов и визуального анализа содержимого желудков — нами показаны тесные трофические связи между пелагическими и донными сообществами, доказывающие высокую степень их взаимозависимости (рис. 7), что особенно характерно в высоких широтах [Petersen, Curtis, 1980].

В северном районе все образцы донных рыб характеризовались минимальным насыщением тяжелым углеродом ^{13}C , сопоставимым с таковым пелагических рыб. Это указывает на существенную роль пелагических объектов в питании донного нектона и подтверждается данными по питанию, которые показали, что у исследованных видов около 60–80 % пищевого рациона состоит из пелагических объектов [Горбатенко и др., 2008; Орлов и др., 2020] (рис. 7). Низкая доля донных объектов в питании донных рыб,

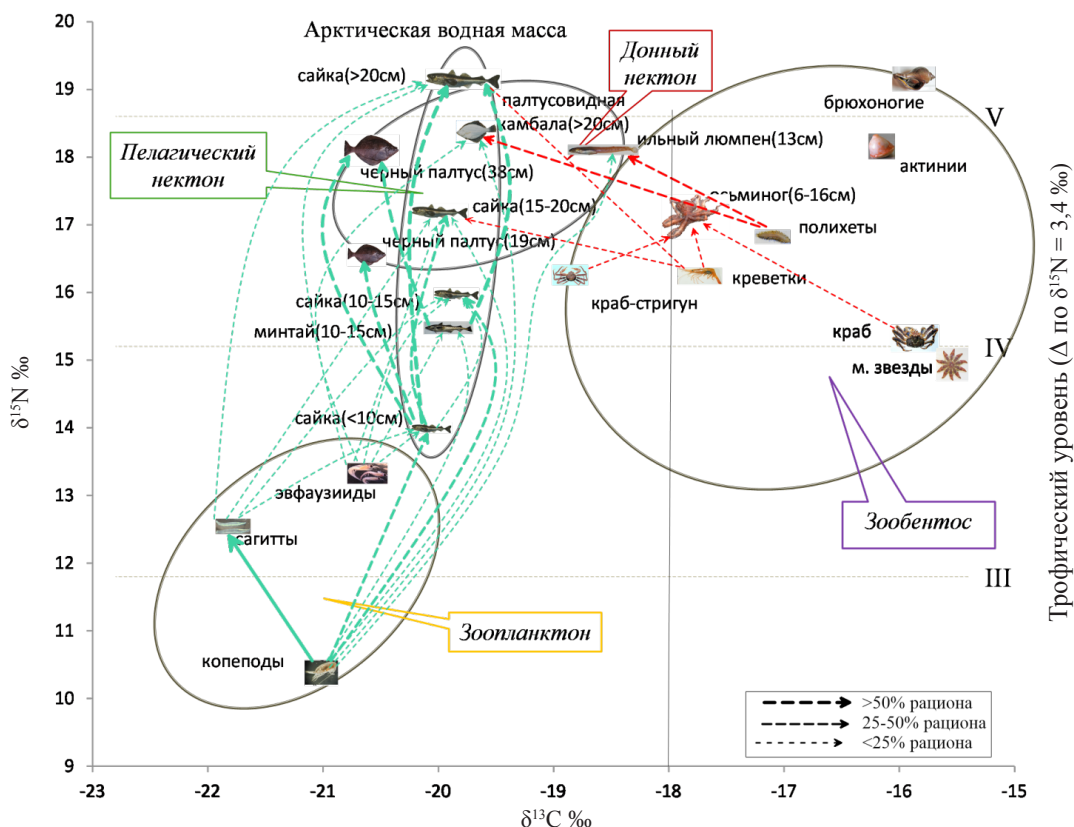


Рис. 7. Схема трофических связей в донно-пелагическом сообществе в шельфовой зоне северной части Чукотского моря. Условные обозначения как на рис. 3

Fig. 7. Scheme of trophic relationships in the benthic-pelagic community on the shelf of the northern Chukchi Sea. Legend as for Fig. 3

возможно, связана с недостатком кормового зообентоса. Ранее такая картина наблюдалась в глубоководной части Охотского моря, где более 70 % донных рыб базировалось на пелагических объектах [Горбатенко и др., 2015]. У осьминогов, в отличие от рыб, наблюдается высокое насыщение $\delta^{13}\text{C}$, т.е. основу их питания составляют донные животные.

Выводы

Таким образом, изотопные исследования в южной и северной частях Чукотского моря дают возможность сделать следующие выводы.

Зоопланктон значительно отличается от бентосных беспозвоночных изотопным составом углерода, условная граница, разделяющая пелагические и донные трофические сети, соответствует среднему содержанию $\delta^{13}\text{C}$ $-18,0$ ‰.

Выявленные устойчивые различия в изотопном составе углерода между зоопланктоном и бентосными беспозвоночными исследуемых районов позволяют оценивать по величине $\delta^{13}\text{C}$ принадлежность отдельных видов гидробионтов к пелагической или донной пищевым цепям. Исследования в южной части Чукотского моря показали, что донные организмы базируются в основном на донной пищевой цепи и влияние органического вещества из пелагиали незначительно. В северной части Чукотского моря роль первичных планктонных и бентосных продуцентов в наших исследованиях до конца не выяснена и необходимы дополнительные исследования. Тем не менее мы больше склоняемся к мысли, что основной источник органического вещества в донном сообществе — продукция из пелагиали, среди которой преобладает БОВ от продукции ледовых водорослей.

Изотопные исследования показали, что в южной части моря около 90 % исследованных видов зообентоса и донных рыб замыкаются на донную пищевую сеть, что согласуется с результатами исследования на шельфе в северо-западной части Берингова моря [Горбатенко и др., 2008]. В северном районе все образцы донных рыб характеризовались минимальным насыщением тяжелым углеродом ^{13}C , сопоставимым с таковым пелагических рыб, что указывает на основную роль пелагических объектов (60–80 %) в питании исследованных видов донного нектона и подтверждается данными по питанию.

Значения $\delta^{15}\text{N}$ исследованных гидробионтов в южной и северной частях моря изменяются в широком диапазоне и занимают три трофических уровня. Очевидно, что значения $\delta^{15}\text{N}$ отражают элемент хищничества и, следовательно, значимость в пищевом рационе консументов первого, второго или третьего порядков.

Основные различия изотопного состава у пелагических и донных гидробионтов в южном (берингоморские водные массы) и северном (арктические водные массы) районах Чукотского моря заключаются в более высоких значениях $\delta^{13}\text{C}$ (около 2,0 ‰) и низких $\delta^{15}\text{N}$ (до 2,4 ‰) в южном районе, что напрямую связано со значениями взвешенного органического вещества БОВ, которое в арктических морях обычно находится в пределах $-24,0$ и $-22,0$ ‰, а в берингоморских водных массах в среднем на 2,0 ‰ выше — 21,1 ‰ [Hobson, Welch, 1992; Iken et al., 2005].

Структура пищевой сети, представленная по данным $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$, дает полезную информацию о путях переноса органического вещества от первичных продуцентов к хищникам верхних трофических уровней. Наши результаты демонстрируют высокую степень донно-пелагических связей (даже опуская низшие звенья пищевой цепи — фитопланктон, бактерии, простейшие) через нектонные организмы, которые в той или иной степени зависят от донной и пелагической пищи.

Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность доктору биологических наук В.П. Шунтову за ценные критические замечания, а также ведущему специалисту Н.Е. Кравченко за предоставленные данные.

Финансирование работы

Работа проведена в рамках государственного задания № 076-00005-20-02 ФГБНУ «ВНИРО».

Соблюдение этических стандартов

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы использования животных были соблюдены.

Информация о вкладе авторов

К.В. Горбатенко — написание статьи, И.В. Мельников — анализ материала по рыбам, А.Н. Бензик — сбор и обработка материалов по бентосу и донному нектону, помощь в оформлении статьи, В.Е. Метревели — редактирование.

Список литературы

- Арашкевич Е.Г.** Характер питания копепод северо-западной части Тихого океана // *Океанол.* — 1969. — Т. 9, № 5. — С. 857–873.
- Атлас морских звезд дальневосточных морей России** / С.В. Явнов ; под ред. В.А. Ракова. — Владивосток : Русский Остров, 2010а. — 240 с.
- Атлас кишечнораотовых дальневосточных морей России** / С.В. Явнов ; под ред. В.И. Чучукало. — Владивосток : Русский Остров, 2010б. — 168 с.
- Бродский К.А., Вышкварцева Н.В., Кос Е.С., Мархасева Е.Л.** Веслоногие ракообразные (Copepoda: Calanoida) морей СССР и сопредельных вод : моногр. — Л. : Наука, 1983. — Т. 1. — 358 с.
- Волков А.Ф., Murphy J.M.** Планктон и питание рыб в Чукотском море и северной части Берингова моря // *Бюл. № 2 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей».* — Владивосток : ТИНРО-центр, 2007. — С. 70–80.
- Гейнрих А.К.** О питании морских копепод бореальной и тропической областей Тихого океана // *Тр. ИОАН СССР.* — 1963. — Т. 71. — С. 60–71.
- Голенкевич А.В.** Видовой состав и биология донных осьминогов на шельфе северо-западной части Японского моря // *Изв. ТИНРО.* — 1998. — Т. 124. — С. 178–211.
- Голиков А.Н.** Моллюски Вуссининае Мирового океана : моногр. — Л. : Наука, 1980. — 508 с. (Фауна СССР. Моллюски; Т. 5, вып. 2.)
- Голиков А.Н., Кусакин О.Г.** Раковинные брюхоногие моллюски литорали морей СССР : моногр. — Л. : Наука, 1978. — 292 с. (Определители по фауне СССР, изд. ЗИН АН СССР; т. 116.)
- Горбатенко К.М.** Трофодинамика гидробионтов в Охотском море : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2018. — 47 с.
- Горбатенко К.М., Заволокин А.В., Мерзляков А.Ю., Кияшко С.И.** Трофический статус медуз (Cnidaria) Охотского моря и специфика их питания весной // *Изв. ТИНРО.* — 2005. — Т. 143. — С. 240–248.
- Горбатенко К.М., Кияшко С.И., Лаженцев А.Е. и др.** Бенто-пелагические трофические связи в икhtiоценозе шельфовой зоны западной части Берингова моря по данным анализа содержимого желудков и стабильных изотопов углерода и азота // *Изв. ТИНРО.* — 2008. — Т. 153. — С. 283–294.
- Горбатенко К.М., Кияшко С.И., Лаженцев А.Е. и др.** Донно-пелагические связи в глубоководной части Охотского моря по данным стабильных изотопов С и N // *Изв. ТИНРО.* — 2015. — Т. 183. — С. 200–216. DOI: 10.26428/1606-9919-2015-183-200-216.
- Горбатенко К.М., Лаженцев А.Е., Лобода С.В.** Распределение, питание и некоторые физиологические показатели тихоокеанской сельди гижигинского и охотского стад в северной части Охотского моря в весенний период // *Биол. моря.* — 2004. — Т. 30, № 5. — С. 352–358.
- Гутельмахер В.Л., Садчиков А.П., Филиппова Т.Г.** Питание зоопланктона : Итоги науки и техники. Сер. общ. экол., биоценол., гидробиол. — М. : ВИНТИ, 1988. — Т. 6. — 156 с.
- Догель В.А.** Зоология беспозвоночных : учеб. — 7-е изд., перераб. и доп. — М. : Высш. шк., 1981. — 606 с.
- Косихина О.В.** Исследование питания Chaetognatha // *Экол. моря.* — 1982. — Т. 11. — С. 79–83.

- Кузнецова Н.А.** Особенности состояния планктонного сообщества в Чукотском море в августе-сентябре 2017 г. // Изв. ТИНРО. — 2018. — Т. 194. — С. 153–166.
- Кузнецова Н.А.** Питание и пищевые отношения nekтона в эпипелагиали северной части Охотского моря : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2005. — 235 с.
- Кузнецова Н.А., Слабинский А.М.** Гидробиологические исследования в западной части Берингова и Чукотского морей и тихоокеанских водах Командорских островов в 2007 г. по программе «BASIS» // Бюл. № 2 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2007. — С. 282–293.
- Ломакина Н.Б.** Эуфаузииды Мирового океана (Euphausiacea) : моногр. — Л. : Наука, 1978. — 222 с.
- 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. 432–435.
- Одинцов В.С., Княшко С.И.** Вариации изотопного состава углерода и азота крабов *Chionoecetes opilio* (Fabricius, 1788) и *Hyas coarctatus* Leach, 1816 (Crustacea: Decapoda) на шельфе Чукотского моря // Биол. моря. — 2018. — Т. 44, № 1. — С. 51–57.
- Орлов А.М., Бензик А.Н., Ведищева Е.В. и др.** Предварительные результаты рыбохозяйственных исследований в море Лаптевых на НИС «Профессор Леванидов» в сентябре 2019 г. // Тр. ВНИРО. — 2020. — Т. 179. — С. 206–225. DOI: 10.36038/2307-3497-2020-179-206-225.
- Пономарева Л.А.** Весовая характеристика эвфаузиид Японского моря // ДАН СССР. — 1954. — Т. 99, № 1. — С. 169–171.
- Пономарева Л.А.** Питание и распределение эвфаузиид Японского моря // Зоол. журн. — 1955. — Т. 34, № 1. — С. 85–97.
- Раймонт Д.** Планктон и продуктивность океана. Т. 2 : Зоопланктон : в 2-х частях. Ч. 1 : моногр. : пер. с англ. — М. : Агропромиздат, 1988а. — 544 с.
- Раймонт Д.** Планктон и продуктивность океана. Т. 2 : Зоопланктон : в 2-х частях. Ч. 2 : моногр. : пер. с англ. — М. : Агропромиздат, 1988б. — 356 с.
- Сиренко Б.И., Гагаев С.Ю.** Необычное обилие макробентоса и тихоокеанские вселенцы в Чукотском море // Биол. моря. — 2007. — Т. 33, № 6. — С. 399–407.
- Скарлато О.А.** Двусторчатые моллюски умеренных вод северо-западной части Тихого океана : моногр. — Л. : Наука, 1981. — 480 с. (Определители по фауне СССР, изд. ЗИН АН СССР, вып. 126.)
- Слабинский А.М., Фигуркин А.Л.** Структура планктонного сообщества южной части Чукотского моря в летний период // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 178. — С. 135–147. DOI: 10.26428/1606-9919-2014-178-135-147.
- Слизкин А.Г.** Атлас-определитель крабов и креветок дальневосточных морей России. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2010. — 256 с.
- Соколова М.Н.** Питание глубоководных донных беспозвоночных детритофагов // Тр. ИОАН СССР. — 1958. — Т. 27. — С. 123–153.
- Турпаева Е.П.** Питание и пищевые группировки морских донных беспозвоночных // Тр. ИОАН СССР. — 1953. — Т. 7. — С. 259–299.
- Фауна и зоогеография бентоса Чукотского моря** / под ред. Б.И. Сиренко и С.В. Василенко. — СПб. : ЗИН РАН, 2008. — 231 с. (Исслед. фауны морей; Т. 61(69).)
- Фигуркин А.Л., Слабинский А.М.** Океанологические условия и планктон южной части Чукотского моря летом 1997–2010 гг. // Вопр. промысл. океанол. — 2012. — Т. 1, вып. 9. — С. 134–152.
- Цихон-Луканина Е.А.** Трофология водных моллюсков : моногр. — М. : Наука, 1987. — 175 с.
- Чучукало В.И.** Питание и пищевые отношения nekтона и nekтобентоса в дальневосточных морях : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 484 с.
- Чучукало В.И., Надточий В.А., Шебанова М.А.** Распределение и питание углохвостого чилима в Олюторском заливе в сентябре 2001 г. // Вопр. рыб-ва. — 2003. — Т. 4, № 1(13). — С. 64–73.
- Чучукало В.И., Напазаков В.В.** Питание и трофический статус массовых видов скатов (Rajidae) западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 130. — С. 422–428.
- Экосистемы и биоресурсы Чукотского моря и сопредельных акваторий** : моногр. / под ред. Б.И. Сиренко. — СПб. : ЗИН РАН, 2009. — 327 с. (Исслед. фауны морей; Т. 64(72).)
- Barton M.B., Moran J.R., Vollenweider J.J. et al.** Latitudinal dependence of body condition, growth rate, and stable isotopes of juvenile capelin (*Mallotus villosus*) in the Bering and Chukchi Seas // Polar Biol. — 2017. — Vol. 40, Iss. 7. — P. 1465–1466. DOI: 10.1007/s00300-016-2041-8.

Belkin I.M. Rapid warming of Large Marine Ecosystems // Prog. Oceanogr. — 2009. — Vol. 81, Iss. 1–4. — P. 207–213. DOI: 10.1016/j.pocean.2009.04.011.

Boutillier J.A. and Nguyen H. *Pandalus hypsinotus* Humpback shrimp: A review of the biology and a recommended assessment framework for a directed fishery : Canadian Stock Assessment Secretariat Research Document 99/067. — 1999. — 22 p.

Cahoon L.B., Cooke J.E. Benthic microalgal production in Onslow Bay, North Carolina, U.S.A. // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 1992. — Vol. 84. — P. 185–196.

Fauchald K. and Jumars P.A. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds // Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. — 1979. — Vol. 17. — P. 193–284.

France R.L. Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: foodweb implications // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 1995. — Vol. 124. — P. 307–312.

Grebmeier J.M. Studies of pelagic-benthic coupling extended onto the Soviet continental shelf in the northern Bering and Chukchi Seas // Cont. Shelf Res. — 1993. — Vol. 13. — P. 653–668.

Grebmeier J.M., McRoy C.P., Feder H.M. Pelagic-benthic coupling on the shelf of the northern Bering and Chukchi Seas. I. Food supply source and benthic biomass // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 1988. — Vol. 48. — P. 57–67.

Hill V., Cota G. Spatial patterns of primary production on the shelf, slope and basin of the Western Arctic in 2002 // Deep-Sea Res. II. — 2005. — Vol. 52, Iss. 24–26. — P. 3344–3354. DOI: 10.1016/j.dsr2.2005.10.001.

Hobson K.A., Fisk A., Karnovsky N. et al. A stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) model for the North Water food web: implications for evaluating trophodynamics and the flow of energy and contaminants // Deep-Sea Res. II. — 2002. — Vol. 49, Iss. 22–23. — P. 5131–5150. DOI: 10.1016/S0967-0645(02)00182-0.

Hobson K.A., Welch H.E. Determination of trophic relationship within a high Arctic marine food web using $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 1992. — Vol. 84. — P. 9–18. DOI: 10.3354/meps084009.

Howell K.L., Pond D.W., Billett D.S.M. and Tyler P.A. Feeding ecology of deep-sea seastars (Echinodermata: Asteroidea): a fatty-acid biomarker approach // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 2003. — Vol. 255. — P. 193–206. DOI: 10.3354/meps255193.

Iken K., Bluhm B., Dunton K. Benthic food-web structure under differing water mass properties in the southern Chukchi Sea // Deep-Sea Res. II. — 2010. — Vol. 57, Iss. 1–2. — P. 71–85. DOI: 10.1016/j.dsr2.2009.08.007.

Iken K., Bluhm B.A., Gradinger R. Food web structure in the high Arctic Canada Basin: evidence from $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis // Polar Biol. — 2005. — Vol. 28, № 3. — P. 238–249. DOI: 10.1007/s00300-004-0669-2.

Jackson A.L., Inger R., Parnell A.C., Bearhop S. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER — Stable Isotope Bayesian Ellipses in R // J. Animal Ecol. — 2011. — Vol. 80, Iss. 3. — P. 595–602. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x.

Lovvorn J.R., Cooper L.W., Brooks M.L. et al. Organic matter pathways to zooplankton and benthos under pack ice in late winter and open water in later summer in the north-central Bering Sea // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 2005. — Vol. 291. — P. 135–150. DOI: 10.3354/meps291135.

McTigue N.D., Dunton K.H. Trophodynamics and organic matter assimilation pathways in the northeast Chukchi Sea, Alaska // Deep-Sea Res. II. — 2014. — Vol. 102. — P. 84–96. DOI: 10.1016/j.dsr2.2013.07.016.

McTigue N.D., Dunton K.H. Trophodynamics of the Hanna Shoal Ecosystem (Chukchi Sea, Alaska): Connecting multiple end-members to a rich food web // Deep-Sea Res. II. — 2017. — Vol. 144. — P. 175–189. DOI: 10.1016/j.dsr2.2017.08.010.

Melnikov I.A., Kolosova E.G., Welch H.E., Zhitina L.S. Sea ice biological communities and nutrient dynamics in the Canadian Basin of the Arctic Ocean // Deep-Sea Res. I. — 2002. — Vol. 49, Iss. 9. — P. 1623–1649. DOI: 10.1016/S0967-0637(02)00042-0.

Minagawa M., Wada E. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. // Geochim. Cosmochim. Acta. — 1984. — Vol. 48, Iss. 5. — P. 1135–1140. DOI: 10.1016/0016-7037(84)90204-7.

Morris D.J., O'Connell M.T., Macko S.A. Assessing the importance of terrestrial organic carbon in the Chukchi and Beaufort seas // Estuarine, Coastal and Shelf Science. — 2015. — Vol. 164. — P. 28–38. DOI: 10.1016/j.ecss.2015.06.011.

Pasquaud S., Pillet M., David V. et al. Determination of fish trophic levels in an estuarine system // Estuarine, Coastal and Shelf Science. — 2010. — Vol. 86, Iss. 2. — P. 237–246. DOI: 10.1016/j.ecss.2009.11.019.

Petersen G.H., Curtis M.A. Differences in energy flow through major components of subarctic, temperature and tropical marine shelf ecosystems // *Dana*. — 1980. — Vol. 1. — P. 53–64.

Pinnegar J.K., Polunin N.V.C. Contributions of stable-isotope data to elucidating food webs of Mediterranean rocky littoral fishes // *Oecologia*. — 2000. — Vol. 122, № 3. — P. 399–409. DOI: 10.1007/s004420050046.

Post D.M. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions // *Ecology*. — 2002. — Vol. 83, Iss. 3. — P. 703–718. DOI: 10.2307/3071875.

Takai N., Hirose N., Osawa T. et al. Carbon source and trophic position of pelagic fish in coastal waters of south-eastern Izu Peninsula, Japan, identified by stable isotope analysis // *Fish. Sci.* — 2007. — Vol. 73, Iss. 3. — P. 593–608. DOI: 10.1111/j.1444-2906.2007.01372.x.

Takai N., Mishima Y., Yorozu A., Hoshika A. Carbon sources for demersal fish in the western Seto Inland Sea, Japan, examined by $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analyses // *Limnol. Oceanogr.* — 2002. — Vol. 47, Iss. 3. — P. 730–741. DOI: 10.4319/LO.2002.47.3.0730.

Tatara K. Relation between the primary production and the commercial fishery production in the fishing ground utilization of the primary production by the boat fishery // *Bull. Nansei Reg. Fish. Res. Lab.* — 1981. — Vol. 13. — P. 111–133 (in Japanese with English abstract).

Wolff W.J. The estuary as a habitat: an analysis of data on the soft-bottom macrofauna of estuarine area of the rivers Rhine, Meuse, and Scheldt : *Zool. Verh.* — 1973. — № 126. — 242 p.

References

Arashkevich, E.G., The food and feeding of copepods in the northwestern pacific, *Oceanology*, 1969, vol. 9, no. 5, pp. 857–873.

Yavnov, S.V., *Atlas morskikh zvezd dal'nevostochnyy morey Rossii* (Atlas of sea stars of the Far Eastern seas of Russia), Rakov, V.A., ed., Vladivostok: Russkiy Ostrov, 2010.

Yavnov, S.V., *Atlas kishhechnopolostnykh dal'nevostochnyy morey Rossii* (Atlas of the coelenterates of the Far Eastern seas of Russia), Chuchukalo, V.I., ed., Vladivostok: Vladivostok: Russkiy Ostrov, 2010.

Brodskiy, K.A., Vyshkvartseva, N.V., Kos Ye.S., and Markhaseva, Ye.L., *Veslonogiye rakoo-braznyye (Copepoda: Calanoida) morey SSSR i sopredel'nykh vod* (Copepods (Copepoda: Calanoida) of the seas of the USSR and adjacent waters), Leningrad: Nauka, 1983, vol. 1.

Volkov, A.F. and Murphy, J.M., Plankton and diet of fish in the Chukchi Sea and the northern Bering Sea, in *Byull. no. 2 realizatsii "Kontseptsii dal'nevostochnoi basseinoy programmy izucheniya tikhookeanskikh lososei"* (Bull. No. 2 Implementation "Concept of the Far Eastern Basin Program for the Study of Pacific Salmon"), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2007, pp. 70–80.

Geynrikh, A.K., Nutrition of marine copepods in the boreal and tropical regions of the Pacific Ocean, *Tr. Inst. Okeanol. im. P.P. Shirshova, Akad. Nauk SSSR*, 1963, vol. 71, pp. 60–71.

Golenkevich, A.V., Species composition and biology of bottom octopuses on the shelf of the north-western Japan Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1998, vol. 124, pp. 178–211.

Golikov, A.N., Buccininae mollusks of the World Ocean, *Fauna SSSR. T. 5: Mollyuski* (Fauna of the USSR, vol. 5: Mollusks), Leningrad: Nauka, 1980, no. 2.

Golikov, A.N. and Kusakin, O.G., *Opredeliteli po faune SSSR, izdavaemye zoologicheskimi institutami akademii nauk SSSR. T. 116. Rakovinnyye bryukhonogiye mollyuski litorali morey SSSR* (Keys to Fauna Published by the Zoological Institute, USSR Academy of Sciences, vol. 116: Conch gastropods of the littoral of the seas of the USSR), Leningrad: Nauka, 1978.

Gorbatenko, K.M., Trophodynamics of aquatic organisms in the Sea of Okhotsk, *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2018.

Gorbatenko, K.M., Zavolokin, A.V., Merzlyakov, A.Yu., and Kiyashko, S.I., Trophic status of medusas (Cnidaria) of the Okhotsk Sea and their feeding habits in spring, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2005, vol. 143, pp. 240–248.

Gorbatenko, K.M., Kiyashko, S.I., Lazhentsev, A.E., Nadtochiy, V.A., and Savin, A.B., Trophic benthic-pelagic interactions of the fish community in the shelf zone of western Bering sea revealed by analysis of stomach contents and stable isotopes of carbon and nitrogen, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2008, vol. 153, pp. 283–294.

Gorbatenko, K.M., Kiyashko, S.I., Lazhentsev, A.E., Emelin, P.O., and Grishan, R.P., Benthic-pelagic relations in the deep-water part of the Okhotsk sea by the data of stable isotopes C and N analysis, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 183, pp. 200–216. doi 10.26428/1606-9919-2015-183-200-216

Gorbatenko, K.M., Lazhentsev, A.E., and Loboda, S.V., Distribution, feeding, and some physiological parameters of the Pacific herring from the Gizhigin and Okhotsk populations in the north part of the Sea of Okhotsk in the spring season, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2004, vol. 30, no. 5, pp 298–305.

Gutel'makher, V.L., Sadchikov, A.P., and Filippova, T.G., Zooplankton Nutrition, *Itogi nauki i tekhniki. Ser.: obshchaya ekologiya, biotsenologiya, gidrobiologiya* (Results of Science and Technology. Ser.: general ecology, biocenology, hydrobiology), Moscow: Vseros. Inst. nauch. i tekhn. inf., 1988, vol. 6.

Dogel, V.A., *Uchebnik zoologii bespozvonochnykh* (Textbook of Invertebrate Zoology), Leningrad: Biomedgiz, 1934.

Kosikhina, O.V., Studies in Chaetognatha nutrition, *Ekol. Morya*, 1982, vol. 11, pp. 79–83.

Kuznetsova, N.A., Features of plankton community in the Chukchi sea in august-september, 2017, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2018, vol. 194, pp. 153–166. doi 10.26428/1606-9919-2018-194-153-166

Kuznetsova, N.A., *Pitaniye i pishchevye otnosheniya nektona v epipelagiali severnoi chasti Okhotskogo morya* (Diet and Feeding Interactions of Nekton in the Epipelagic Zone of the Northern Sea of Okhotsk), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2005.

Kuznetsova, N.A. and Slabinsky, A.M., Hydrobiological studies in the western Bering and Chukchi seas and the Pacific waters off the Commander Islands in 2007 by the BASIS program, in *Byull. no. 2 realizatsii "Kontseptsii dal'nevostochnoi basseinnoi programmy izucheniya tikhookeanskikh lososei"* (Bull. No. 2 Implementation "Concept of the Far Eastern Basin Program for the Study of Pacific Salmon"), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2007, pp. 282–293.

Lomakina, N.B., *Eufauziidy Mirovogo okeana (Euphausiacea)* (Euphausiids of the World Ocean (Euphausiacea), Leningrad: Nauka, 1983.

Nadtochiy, V.A., Chuchukalo, V.I., and Koblikov, V.N., On the feeding of snow crab (*Chionoecetes opilio*) in the Anadyr Bay in the Bering Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2001, vol. 128, pp. 432–435.

Odintsov, V.S. and Kiyashko, S.I., Variations in the carbon and nitrogen isotope composition of the crabs *Chionoecetes opilio* (Fabricius, 1788) and *Hyas coarctatus* Leach, 1816 (Crustacea: Decapoda) from the Chukchi sea, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2018, vol. 44, no. 1, pp. 68–74. doi 10.1134/S106307401801008X

Orlov, A.M., Benzik, A.N., Vedishcheva, E.V., Gorbatenko, K.M., Goryanina, S.V., Zubarevich, V.L., Kodryan, K.V., Nosov, M.A., Orlova, S.Yu., Pedchenko, A.P., Rybakov, M.O., and Sokolov, A.M., Preliminary results of fisheries research in the Laptev Sea at RV "Professor Levanidov" in September 2019, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2020, vol. 179, pp. 206–225. doi 10.36038/2307-3497-2020-179-206-225

Ponomareva, L.A., Weight characteristics of euphausiids in the Sea of Japan, *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, 1954, vol. 99, no. 1, pp. 169–171.

Ponomareva, L.A., Diet and distribution of euphausiids in the Sea of Japan, *Zool. Zh.*, 1955, vol. 34, no. 1, pp. 85–97.

Raymont, D.E.G., *Plankton and productivity in the oceans, vol. 1: Zooplankton*, Pergamon press, 1983.

Raymont, D.E.G., *Plankton and productivity in the oceans, vol. 2: Zooplankton*, Pergamon press, 1983.

Sirenko, B.I. and Gagaev, S.Y., Unusual abundance of macrobenthos and biological invasions in the Chukchi Sea, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2007, vol. 33, no. 6, pp. 355–364. doi 10.1134/S1063074007060016

Skarlato, O.A., *Dvustvorchatye mollyuski umerennykh vod severo-zapadnoi chasti Tikhogo okeana* (Bivalve Mollusks in Temperate Waters of the Northwestern Pacific Ocean), Leningrad: Nauka, 1981. [*Opredeliteli po faune SSSR* (Keys to the USSR fauna), Zool. Inst. Akad. Nauk SSSR, vol. 126]

Slabinsky, A.M. and Figurkin, A.L., Structure of planktonic community in the southern part of the Chukchi Sea in summer period, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2014, vol. 178, pp. 135–147. doi 10.26428/1606-9919-2014-178-135-147

Slizkin, A.G., *Atlas-opredelitel' krabov i krevetok dal'nevostochnykh morey Rossii* (Atlas-determinant of crabs and shrimps of the Far Eastern seas of Russia), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2010.

Sokolova, M.N., Nutrition of deep-sea benthic invertebrate detritivores, *Tr. Inst. Okeanol. im. P. P. Shirshova, Akad. Nauk SSSR*, 1958, vol. 27, pp. 123–153.

Turpaeva, E.P., Nutrition and food groups of marine benthic invertebrates, *Tr. Inst. Okeanol. im. P. P. Shirshova, Akad. Nauk SSSR*, 1953, vol. 7, pp. 259–299.

Issledovaniya Fauny Morei. T. 61(69): Fauna i zoogeografiya bentosa Chukotskogo morya (Explorations of the Fauna of the Seas, vol. 61(69): Fauna and Zoogeography of the Benthos of the Chukchi Sea), Sirenko, B.I. and Vasilenko, S.V., eds, St. Petersburg: Zool. Inst. Ross. Akad. Nauk, 2008.

Figurkin, A.L. and Slabinskiy, A.M., Oceanological conditions and plankton in the southern part of the Chukchi Sea in the summer of 1997–2010, *Vopr. Promysl. Okeanol.*, 2012, vol. 1, no. 9, pp. 134–152.

Tsikhon-Lukanina, E.A., *Trofologiya vodnykh mollyuskov* (Trophology of aquatic molluscs), Moscow: Nauka, 1987.

Chuchukalo, V.I., *Pitanie i pishchevye otnosheniya nektona i nektobentosa v dal'nevostochnykh moryakh* (Diet and Feeding Interactions among Nekton and Nektobenthos in the Far Eastern Seas), Vladivostok: TINRO-Tsent, 2006.

Chuchukalo, V.I., Nadtochiy, V.A., and Shebanova, M.A., Distribution and nutrition of the black-tailed chillim in the Olyutorsky Bay in September 2001, *Vopr. Rybolov.*, 2003, vol. 4, no. 1(13), pp. 64–73.

Chuchukalo, V.I. and Napazakov, V.V., Feeding and trophology status of some skate species (Rajidae) of the western Bering Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2002, vol. 130, pp. 422–428.

Issledovaniya Fauny Morei. T. 64(72): Ekosistemy i bioresursy Chukotskogo morya i sopredel'nykh akvatoriy (Explorations of the Fauna of the Seas, vol. 64(72): Ecosystems and bioresources of the Chukchi Sea and adjacent waters), Sirenko, B.I., ed., St. Petersburg: Zool. Inst. Ross. Akad. Nauk, 2009.

Barton, M.B., Moran, J.R., Vollenweider, J.J., Heintz, R.A., and Boswell, K.M., Latitudinal dependence of body condition, growth rate, and stable isotopes of juvenile capelin (*Mallotus villosus*) in the Bering and Chukchi Seas, *Polar Biol.*, 2017, vol. 40, no. 7, pp. 1465–1466. doi 10.1007/s00300-016-2041-8

Belkin, I.M., Rapid warming of Large Marine Ecosystems, *Prog. Oceanogr.*, 2009, vol. 81, no. 1–4, pp. 207–213. doi 10.1016/j.pocean.2009.04.011

Boutillier, J.A. and Nguyen, H., *Pandalus hypsinotus* Humpback shrimp: A review of the biology and a recommended assessment framework for a directed fishery, *Canadian Stock Assessment Secretariat Research Document 99/067*, 1999.

Cahoon, L.B. and Cooke, J.E., Benthic microalgal production in Onslow Bay, North Carolina, U.S.A., *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1992, vol. 84, pp. 185–196.

Fauchald, K. and Jumars, P.A., The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds, *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 1979, vol. 17, pp. 193–284.

France, R.L., Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: foodweb implications, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1995, vol. 124, pp. 307–312.

Grebmeier, J.M., McRoy, C.P., and Feder, H.M., Pelagic-benthic coupling on the shelf of the northern Bering and Chukchi Seas. I. Food supply source and benthic biomass, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1988, vol. 48, pp. 57–67.

Grebmeier, J.M., Studies of pelagic-benthic coupling extended onto the Soviet continental shelf in the northern Bering and Chukchi Seas, *Cont. Shelf Res.*, 1993, vol. 13, pp. 653–668.

Hill, V. and Cota, G., Spatial patterns of primary production on the shelf, slope and basin of the Western Arctic in 2002, *Deep-Sea Res. Part II*, 2005, vol. 52, no. 24–26. doi 10.1016/j.dsr2.2005.10.001

Hobson, K.A., Fisk, A., Karnovsky, N., Holst, M., Gagnon, J.-M., and Fortier M., A stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) model for the North Water food web: implications for evaluating trophodynamics and the flow of energy and contaminants, *Deep-Sea Res. Part II*, 2002, vol. 49, no. 22–23, pp. 5131–5150. doi 10.1016/S0967-0645(02)00182-0

Hobson, K.A. and Welch, H.E., Determination of trophic relationship within a high Arctic marine food web using $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1992, vol. 84, pp. 9–18. doi 10.3354/meps084009

Howell, K.L., Pond, D.W., Billett, D.S.M., and Tyler, P.A., Feeding ecology of deep-sea seastars (Echinodermata: Asteroidea): a fatty-acid biomarker approach, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2003, vol. 255, pp. 193–206. doi 10.3354/meps255193

Iken, K., Bluhm, B., and Dunton, K., Benthic food-web structure under differing water mass properties in the southern Chukchi Sea, *Deep-Sea Res. Part II*, 2010, vol. 57, no. 1–2, pp. 71–85. doi 10.1016/j.dsr2.2009.08.007

Iken, K., Bluhm, B.A., and Gradinger, R., Food web structure in the high Arctic Canada Basin: evidence from $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis, *Polar Biol.*, 2005, vol. 28, no. 3, pp. 238–249. doi 10.1007/s00300-004-0669-2

Jackson, A.L., Inger, R., Parnell, A.C., and Bearhop, S., Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER — Stable Isotope Bayesian Ellipses in R, *J. Animal Ecol.*, 2011, vol. 80, no. 3, pp. 595–602. doi 10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x

Lovvorn, J.R., Cooper, L.W., Brooks, M.L., De Ruyck, C.C., Bump, J.K., and Grebmeier, J.M., Organic matter pathways to zooplankton and benthos under pack ice in late winter and open water in later summer in the north-central Bering Sea, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2005, vol. 291, pp. 135–150. doi 10.3354/meps291135

McTigue, N.D. and Dunton, K.H., Trophodynamics and organic matter assimilation pathways in the northeast Chukchi Sea, Alaska, *Deep-Sea Res. Part II*, 2014, vol. 102, pp. 84–96. doi 10.1016/j.dsr2.2013.07.016

McTigue, N.D. and Dunton, K.H., Trophodynamics of the Hanna Shoal Ecosystem (Chukchi Sea, Alaska): Connecting multiple end-members to a rich food web, *Deep-Sea Res. Part II*, 2017, vol. 144, pp. 175–189. doi 10.1016/j.dsr2.2017.08.010

Melnikov, I.A., Kolosova, E.G., Welch, H.E., and Zhitina, L.S., Sea ice biological communities and nutrient dynamics in the Canadian Basin of the Arctic Ocean, *Deep-Sea Res. Part I*, 2002, vol. 49, no. 9, pp. 1623–1649. doi 10.1016/S0967-0637(02)00042-0

Minagawa, M. and Wada, E., Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age, *Geochim. Cosmochim. Acta*, 1984, vol. 48, no. 5, pp. 1135–1140. doi 10.1016/0016-7037(84)90204-7

Morris, D.J., O'Connell, M.T., and Macko, S.A., Assessing the importance of terrestrial organic carbon in the Chukchi and Beaufort seas, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2015, vol. 164, pp. 28–38. doi 10.1016/j.ecss.2015.06.011

Pasquaud, S., Pillet, M., David, V., Sautour, B., and Elie, P., Determination of fish trophic levels in an estuarine system, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2010, vol. 86, no. 2, pp. 237–246. doi 10.1016/j.ecss.2009.11.019

Petersen, G.H. and Curtis, M.A., Differences in energy flow through major components of subarctic, temperature and tropical marine shelf ecosystems, *Dana*, 1980, vol. 1, pp. 53–64.

Pinnegar, J.K. and Polunin, N.V.C., Contributions of stable-isotope data to elucidating food webs of Mediterranean rocky littoral fishes, *Oecologia*, 2000, vol. 122, no. 3, pp. 399–409. doi 10.1007/s004420050046

Post, D.M., Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions, *Ecology*, 2002, vol. 83, no. 3, pp. 703–718. doi 10.2307/3071875

Takai, N., Hirose, N., Osawa, T., Hagiwara, K., Kojima, T., Okazaki, Yu., Kuwae, T., Taniuchi, T., and Yoshihara, K., Carbon source and trophic position of pelagic fish in coastal waters of south-eastern Izu Peninsula, Japan, identified by stable isotope analysis, *Fish. Sci.*, 2007, vol. 73, no. 3, pp. 593–608. doi 10.1111/j.1444-2906.2007.01372.x

Takai, N., Mishima, Y., Yorozu, A., and Hoshika, A., Carbon sources for demersal fish in the western Seto Inland Sea, Japan, examined by $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analyses, *Limnol. Oceanogr.*, 2002, vol. 47, no. 3, pp. 730–741. doi 10.4319/lo.2002.47.3.0730

Tatara, K., Relation between the primary production and the commercial fishery production in the fishing ground utilization of the primary production by the boat fishery, *Bull. Nansei Reg. Fish. Res. Lab.*, 1981, vol. 13, pp. 111–133 (in Japanese with English abstract).

Wolff, W.J., The estuary as a habitat: an analysis of data on the soft-bottom macrofauna of the Estuarine area of the rivers Rhine, Meuse, and Scheldt, *Zool. Verh.*, 1973, no. 126.

Поступила в редакцию 27.01.2021 г.

После доработки 21.09.2021 г.

Принята к публикации 30.11.2021 г.