

Научная статья

УДК 574.58(268.56)

DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-550-566

EDN: ZAJLIH



**ТРОФИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЗООПЛАНКТОНА
И ЗООБЕНТОСА В РАЗЛИЧНЫХ ВОДНЫХ МАССАХ
В ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЧУКОТСКОГО МОРЯ
ПО ДАННЫМ $\delta^{15}\text{N}$ И $\delta^{13}\text{C}$**

К.М. Горбатенко, И.В. Мельников*

Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),

690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

Аннотация. Для сравнения трофических характеристик пелагических и донных сообществ у зоопланктона и зообентоса в западной части Чукотского моря был исследован изотопный состав углерода и азота ($\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) в трех 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, а западная часть акватории была под влиянием распресненных восточносибирских вод, приносимых прибрежным Сибирским течением, 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 юго-западной части Чукотского моря, которая находилась под влиянием водных масс из Восточно-Сибирского моря, все бентосные беспозвоночные характеризовались минимальным насыщением тяжелым углеродом ^{13}C , сопоставимым с таковым у зоопланктона, что, с одной стороны, указывает на зависимость бентоса от продукции из пелагиали, с другой — свидетельствует об увеличении доли терригенного органического вещества. 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 основным источником органического вещества в донном сообществе является продукция из пелагиали, среди которой преобладает взвешенное органическое вещество от продукции ледовых водорослей.

Ключевые слова: Чукотское море, водные массы, зоопланктон, зообентос, изотопный состав

Для цитирования: Горбатенко К.М., Мельников И.В. Трофические характеристики зоопланктона и зообентоса в различных водных массах в западной части Чукотского моря по данным $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 3. — С. 550–566. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-550-566. EDN: ZAJLIH.

* Горбатенко Константин Михайлович, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, konstantin.gorbatenko@tinro.ru, ORCID 0009-0003-8385-7770; Мельников Игорь Владимирович, кандидат биологических наук, заместитель руководителя филиала, igor.melnikov@tinro.ru, ORCID 0000-0002-2327-2979.

Original article

Trophic characteristics of zooplankton and zoobenthos in certain water masses in the western Chukchi Sea, by $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ data

Konstantin M. Gorbatenko*, Igor V. Melnikov**

*, ** Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia

* D.Biol., principal researcher, konstantin.gorbatenko@tinro, ORCID 0009-0003-8385-7770

** Ph.D., deputy head, igor.melnikov@tinro.ru, ORCID 0000-0002-2327-2979

Abstract. To compare trophic characteristics for pelagic and bottom communities of zooplankton and zoobenthos in the western Chukchi Sea, isotopic composition of carbon and nitrogen ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) is determined for three different types of water masses. The main area of the southwestern part of the sea (to the south of 71°N) is occupied by the surface and subsurface water masses invaded from the Bering Sea with relatively high $\delta^{13}\text{C}$ and low $\delta^{15}\text{N}$ values. The cold Arctic waters prevail in the northwestern area. The western periphery of the sea is influenced by the water masses from the East Siberian Sea transported by the along-shore Siberian Current, distinguished by significantly lowered $\delta^{13}\text{C}$ values and somewhat (by 1–3 ‰) increased $\delta^{15}\text{N}$ values. A stable difference in the carbon isotopic composition between zooplankton and benthic invertebrates is revealed in the southwestern Chukchi Sea that means that the benthic organisms are based mainly on the bottom food chain, with a minimal input of organic matter from the water column. In the area influenced by the water masses from the East Siberian Sea, benthic invertebrates have the lowest values of $\delta^{13}\text{C}$ comparable to those of zooplankton that is a sign of organic sediments from the water column utilization, partly terrigenous in origin. The role of primary producers for plankton and benthos in the northwestern Chukchi Sea has not been fully elucidated and requires additional studies. However, the main trophic base for the benthic community is assumed there to be organic matter removed from the water column, originated mainly from ice algae.

Keywords: Chukchi Sea, water mass, zooplankton, zoobenthos, isotope composition

For citation: Gorbatenko K.M., Melnikov I.V. Trophic characteristics of zooplankton and zoobenthos in certain water masses in the western Chukchi Sea, by $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ data, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 3, pp. 550–566. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-550-566. EDN: ZAJLIH.

Введение

Исследования последних лет, направленные на оценку биологических ресурсов, состояния запасов промысловых объектов и условий их обитания в Чукотском море, свидетельствуют о неоднозначном влиянии потепления в арктическом бассейне на его обитателей [Melnikov et al., 2002; Belkin, 2009; Орлов и др., 2019, 2020].

Чукотское море расположено между центральной частью арктического бассейна и Беринговым морем, является окраинным морем Северного Ледовитого океана. Вследствие этого оно находится под влиянием как арктической, так и бореальной фаун [Бродский и др., 1983]. Ранее, в частности, было показано, что биомасса и видовой состав гидробионтов в юго-западной части Чукотского моря зависят от объема и площади распространения поступающих через Берингов пролив берингоморских вод с одной стороны и проникновения вод Восточно-Сибирского моря — с другой. Проникновение берингоморских вод как более продуктивных обогащает фауну и улучшает кормовые условия в южной части Чукотского моря [Фигуркин, Слабинский, 2012]. Многолетние исследования показали, что приток берингоморских вод и проникновение вод Сибирского течения через прол. Лонга на юго-восток из Восточно-Сибирского моря имеют различные значения и зависят от характера атмосферной циркуляции.

Точность определения состава рациона у гидробионтов и их трофического статуса в основном осложняется эврифагией. При рассмотрении пелагических и донных подсистем следует отметить, что 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 (бентосные сестонофаги). Нектонные виды, являясь активны-

ми мигрантами, в светлое время суток опускаются в придонные слои и потребляют донные организмы или сами становятся добычей донных потребителей, а придонный нектон, как правило, ночью отрывается от дна и потребляет пелагические виды. Таким образом, большая часть рыб имеет смешанное питание, причем в течение жизненного цикла возрастные группы многих видов имеют различный трофический статус.

Как показали предыдущие исследования [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.

Предыдущие наши исследования изотопного состава биоты Берингова и Охотского морей выявили устойчивую границу между видами, питающимися объектами пелагического и донного происхождения, которая проходит по значению $\delta^{13}\text{C}$ $-17,5\text{‰}$ [Горбатенко и др., 2008, 2013, 2015; Горбатенко, 2018]. Такая картина разделения по изотопам углерода характерна для арктических морей [Hobson et al., 2002] и является следствием различных изотопных характеристик первичной продукции. Средние величины $\delta^{13}\text{C}$ макроводорослей умеренной зоны моря составляют от -20 до -11‰ ; микрофитобентоса — от -20 до -10‰ [Fry, Sherr, 1984]. Согласно исследованиям Франца [France, 1995] средние значения содержания $\delta^{13}\text{C}$ в морском фитопланктоне и в бентосных водорослях составляют соответственно -22 и более -17‰ , а средние величины $\delta^{13}\text{C}$ микрофитобентоса в Японском море — около $-16,5\text{‰}$ [Харламенко и др., 2008]. Хотя различия у продуцентов в пелагическом и донном сообществах очевидны, роль первичных бентосных продуцентов в Арктике до конца не выяснена. Ранее предполагалось, что бентосные животные в арктических морях в основном зависят от первичной продукции пелагиали [Tatara, 1981]. Однако некоторые исследователи оспаривают данное предположение и полагают, что и первичная бентосная продукция может снабжать значительным количеством органического углерода донных гидробионтов [Takai et al., 2002]. Более того, Кахун и Кук [Cahoon, Cooke, 1992] показали, что бентосная первичная продукция сравнима с первичной продукцией пелагиали не только в слое обитания водорослей и морских трав, но и в так называемых невегетирующих местообитаниях, лишенных макрофитов. Изотопные исследования, проведенные в Охотском и Беринговом морях, показали, что большинство видов донного нектона (около $80\text{--}90\text{‰}$) шельфовой зоны базируется на донных объектах, а в глубоководной на донной пище базируется всего около 40‰ донных рыб [Горбатенко, 2018].

Более ранние исследования показали, что в Чукотском море наблюдается существенное влияние (до 70‰) первичной продукции пелагиали на продуктивность донных сообществ, которое обусловлено эффективным переносом энергии из пелагиали на дно [Tatara, 1981; Cooney, Coyle, 1982; Walsh et al., 1989]. Обилие органического вещества в донных осадках напрямую зависит от количества его в пелагиали, т.е. продуктивность донных сообществ отражает размеры первичной продукции в пелагиали [Grebmeier et al., 1988; Dunton et al., 2005]. Вследствие этого в Арктике в наиболее продуктивных районах пелагиали наблюдается и максимальное количество бентоса, в первую очередь фитодетрита, который является основным источником пищи донных беспозвоночных [Сиренко и др., 2009]. В связи с этим в Чукотском море донное сообщество наиболее развито в южной и центральной частях, где за счет поступления берингоморских вод наблюдается наибольшая продукция в эпипелагиали.

Цель данной работы — представить результаты определения трофического статуса с использованием изотопного анализа у доминирующих видов зоопланктона и зообентоса в пелагических и донных сообществах в различных районах западной части Чукотского моря, которые помогут выявить трофические связи и определить зависимость донного сообщества от органического вещества, поступающего из пелагиали.

Использование изотопного подхода для изучения трофодинамики пелагических и донных сообществ российского сектора Чукотского моря представляется весьма перспективным в свете исследований, проведенных в восточном секторе этого моря в последние годы [Iken et al., 2010; McTigue, Dunton, 2014, 2017; Barton et al., 2017; и др.].

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 Чукотском море в 2018 (с 31.08 по 10.09) и 2019 гг. (с 11.08 по 03.09) (рис. 1).

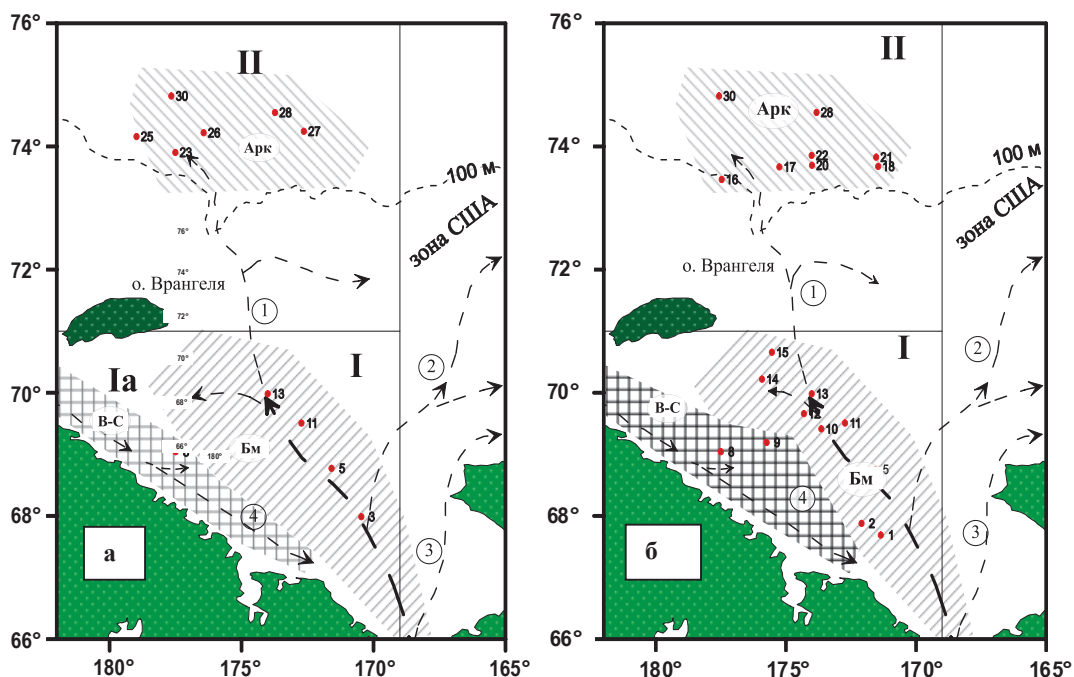


Рис. 1. Схема взятия проб (обозначены точками с номерами станций) на изотопы зоопланктона (а) и бентоса (б) в пелагиали Чукотского моря в 2018 и 2019 гг. Основные течения и водные массы: 1 — течение желоба Геральда; 2 — течение желоба Центрального; 3 — прибрежное Аляскинское; 4 — прибрежное Сибирское течение (неопубликованные данные А.Л. Фигуркина); В-С — Восточносибирская, Бм — Берингоморская, Арк — арктическая водные массы. I — южный, II — северный районы

Fig. 1. Scheme of zooplankton (a, with station numbers) and zoobenthos (б) sampling in 2018 and 2019 on the background of the surveyed area zoning and water masses distribution: I — southwestern area, II — northwestern area; Бм — Bering Sea water masses, Арк — Arctic water masses, В-С — East Siberian water masses. The main currents determined by A.L. Figurkin (TINRO): 1 — Herald Trough Current; 2 — Central Trough Current; 3 — Alaska Coastal Current; 4 — Siberian Coastal Current

В табл. 1 представлены результаты исследования состава стабильных изотопов углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$) в органическом веществе 65 образцов отдельных видов зоопланктона и зообентоса, собранных в Чукотском море в 2018 и 2019 гг.

Данные об изотопном составе образцов были получены 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

Таблица 1

Количество проб на стабильные изотопы гидробионтов (зоопланктон, зообентос)
в Чукотском море в 2018 и 2019 гг.

Table 1

Number of isotopic samples of marine organisms (zooplankton, zoobenthos) collected
in the Chukchi Sea in 2018 and 2019

Гидробионт	I	II	Оба района
Зоопланктон	9	8	17
Зообентос	30	18	48
Всего	39	26	65

Примечание. Здесь и далее I — южный район (южнее 71° с.ш.); II — северный район (севернее 71° с.ш.).

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 δX — величины $\delta^{13}\text{C}$ или $\delta^{15}\text{N}$, а R — соотношения соответственно $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 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 $\delta^{13}\text{C}$.

Результаты и их обсуждение

На основе данных, собранных при выполнении донных и пелагических съемок в августе-сентябре 2018 и 2019 гг., анализируется трофический статус наиболее массовых видов зоопланктона, бентоса.

Гидрологические исследования показали, что центральная и южная части Чукотского моря находятся под влиянием относительно теплых богатых биогенами берингоморских вод, юго-западная — 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., 1998; Hill, Cota, 2005; Фигуркин, Слабинский, 2012]. В связи с этим 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.

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 представляют разнообразные типы питания — от фильтраторов до плотоядных хватателей [Гейнрих, 1963; Раймонт, 1988а, б] и, соответственно, имеют различный трофический статус.

Организмы зоопланктона были представлены 17 образцами копепод, эвфаузиид, гипериид, медуз и щетинкочелюстных (табл. 1). В табл. 2 приводятся данные изотопного состава зоопланктона отдельно в южном и северном районах. Диапазоны значений $\delta^{13}\text{C}$ для исследованных видов зоопланктона в южном районе (I район) составляют от $-20,8$ до $-18,1 \text{ ‰}$, в северном районе (II район) — от $-21,9$ до $-20,5 \text{ ‰}$.

Таблица 2

Средние значения стабильных изотопов углерода и азота зоопланктона Чукотского моря

Table 2

Mean relative values of carbon and nitrogen isotopes for zooplankton in the Chukchi Sea

Зоопланктон	I				II			
	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	Тук*	n	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	Тук	n
Copepoda , в том числе:								
<i>Calanus glacialis</i>	–18,2	11,3	2,8	1	–21,1	10,3	2,6	2
Euphausiacea , в том числе:								
<i>Meganyctiphanes norvegica</i>					–20,8	13,8	3,6	1
<i>Thysanoessa inermis</i>	–20,0	12,7	3,3	1	–20,5	12,9	3,3	1
<i>Thysanoessa raschii</i>	–20,8	12,7	3,3	1				
Euphausiidae (larvae)	–20,5	9,7	2,4	2				
Amphipoda , в том числе:								
<i>Themisto libellula</i>	–19,1	12,2	3,1	1				
Chaetognatha , в том числе:								
<i>Sagitta elegans</i>	–18,1	13,3	3,4	1	–21,9	12,5	3,2	4
Ctenophora , в том числе:								
<i>Aurelia aurita</i>	–19,2	11,0	2,8	1				
<i>Cyanea capillata</i>	–18,3	12,3	3,1	1				

Примечание. Тук — трофический уровень консумента.

Значения $\delta^{15}\text{N}$ в северном и южном районах были близкими — соответственно от 9,7 до 13,3 ‰ и от 10,3 до 13,8 ‰, что дает основания определить изотопную характеристику консументов первого порядка в экосистеме Чукотского моря по значению $\delta^{15}\text{N}$. Самые низкие показатели $\delta^{15}\text{N}$ были отмечены в южном районе у личинок эвфаузиид (9,7 ‰), а в северном — у копепоид *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 консумента 1-го порядка *Eucalanus bungii*, который мы принимали за основание пищевой цепи [Горбатенко, 2018], при этом значения $\delta^{15}\text{N}$ у *E. bungii* были сопоставимы со значениями $\delta^{15}\text{N}$ у двухстворчатых моллюсков, которые мы принимали за основание пищевой цепи для донного сообщества. В Чукотском море минимальные показатели $\delta^{15}\text{N}$ наблюдаются у двустворчатых моллюсков-фильтраторов *Serripes groenlandicus*. Принимая значение $\delta^{15}\text{N}$ двустворчатых моллюсков-фильтраторов *S. groenlandicus*, равное 8,4 ‰, за изотопную характеристику консументов первого порядка в экосистеме Чукотского моря, можно оценить по величинам $\delta^{15}\text{N}$ [Post, 2002] трофический статус исследованных гидробионтов, который у зоопланктона соответствует двум трофическим уровням (рис. 2).

Основные различия в исследованных районах заключались в более высоких значениях $\delta^{13}\text{C}$ в южном районе (рис. 2), которые были близки к берингоморским изотопным характеристикам северной части моря [Горбатенко и др., 2008].

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. 2). Следует отметить, что в южном районе у *Thysanoessa raschii* наблюдаются пониженные значения $\delta^{13}\text{C}$ — –20,8 ‰ (рис. 2), так как эта проба была взята в прибрежной зоне в западной части (станция 8), где наблюдались холодные распресненные воды Сибирского течения (см. рис. 1, а). 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].

В северном районе минимальные значения наблюдались у копепоид, которые, являясь консументами 1-го порядка, находились на 2-м трофическом уровне. На 3-м трофическом уровне располагались сагитты — *Sagitta elegans* — и 2 вида эвфаузиид —

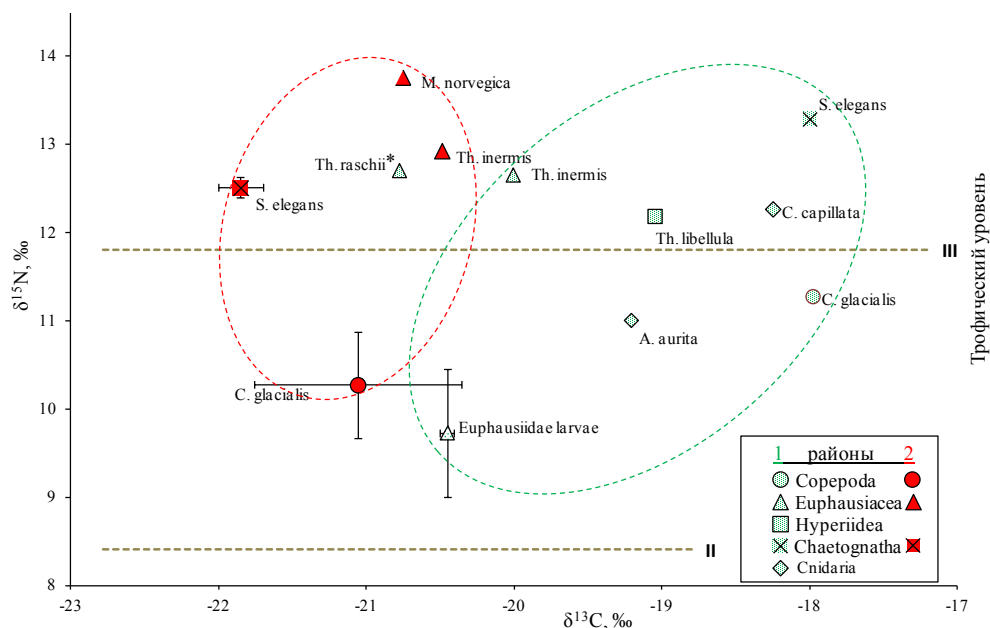


Рис. 2. Изотопный состав зоопланктона в двух районах российской исключительной экономической зоны (ИЭЗ) Чукотского моря: 1 — южнее 71° с.ш.; 2 — севернее 71° с.ш. Звездочкой отмечена проба, взятая в районе воздействия вод Сибирского течения

Fig. 2. Isotopic composition of zooplankton in two areas of the western Chukchi Sea: 1 — south of 71°N; 2 — north of 71°N ($\pm$ standard error). The sample from the area of the Siberian Current is marked by asterisk

Thysanoessa inermis и *Meganyctiphanes norvegica* (рис. 2). 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.

Таким образом, различия в трофической структуре планктонных сообществ в разных районах Чукотского моря, находящихся под влиянием различных водных масс, отражаются на изотопном составе планктонных консументов 1-го и 2-го порядков, что следует использовать при характеристиках трофических связей на верхних трофических уровнях. Выделенные три района различных водных масс (см. рис. 1) имеют разный изотопный состав зоопланктона, что поможет определить, какой кормовой базе отдают предпочтения разнообразные виды нектона.

Зообентос. Организмы зообентоса были представлены 48 образцами (см. табл. 1). Диапазоны значений $\delta^{13}\text{C}$ для исследованных видов зообентоса в южном районе (1 район) составляют соответственно от $-19,6$ до $-15,1$ ‰, в северном районе — от $-20,8$ до $-15,9$ ‰ (табл. 3). Однако следует учитывать, что в южном районе часть акватории в западной части находилась под влиянием сибирского течения (см. рис. 1, б). Как и в зоопланктоне, в области распространения этих вод (станции 8, 9) отмечается значительное снижение углерода $\delta^{13}\text{C}$ в тканях зообентоса (табл. 3). Причем по изотопному составу в донном сообществе область распространения холодных распресненных водных масс из Восточно-Сибирского моря расширилась в северо-восточном направлении (рис. 1, б), и их нахождение в этом районе имеет достаточно длительный период, чтобы изменить изотопный состав в зообентосе.

Таким образом, в южном районе, в зоне влияния берингоморских водных масс, изотопный состав углерода исследованных проб зообентоса Чукотского моря имеет

Таблица 3

Средние значения стабильных изотопов углерода и азота зообентоса Чукотского моря

Table 3

Mean relative values of carbon and nitrogen isotopes for zoobenthos in the Chukchi Sea

Зообентос	I				II			
	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	Тук	<i>n</i>	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	Тук	<i>n</i>
Actiniaria , в том числе:								
<i>Actiniaria</i> fam. gen. sp.					-16,2	18,1	4,9	1
<i>Stomphia coccinea</i> *	-18,3	15,9	4,2	1				
Gastropoda , в том числе:								
<i>Buccinum angulosum</i>					-15,9	19,3	5,2	1
<i>Neptunea communis</i>					-16,1	19,0	5,1	1
<i>Neptunea heros</i>	-15,1	15,7	4,1	2				
Bivalvia , в том числе:								
<i>Musculus niger</i>	-17,3	10,5	2,6	2				
<i>Nuculana pernula</i>	-17,6	11,0	2,8	1				
<i>Serripes groenlandicus</i>	-17,1	8,4	2,0	2				
<i>Serripes notabilis</i>	-18,0	8,5	2,0	1				
Echinodermata , в том числе:								
Asteroidea , в том числе:								
<i>Leptasterias polaris</i>	-16,7	12,5	3,2	3				
<i>Pteraster obscurus</i>					-16,9	15,3	4,0	1
Holothuroidea , в том числе:								
<i>Myriotrochus rinkii</i>	-18,8	12,6	3,2	1				
Ophiuroidea , в том числе:								
<i>Gorgonocephalus eucnemis</i> *	-19,0	13,4	3,5	1				
<i>Ophiura sarsi</i>	-17,9	13,4	3,5	1				
Alcyonacea , в том числе:								
<i>Gersemia rubiformis</i> *	-19,3	15,1	4,0	1				
Bryozoa , в том числе:								
<i>Eucratea loricata</i> *	-19,3	11,6	3,0	1				
Nemertea , в том числе:								
<i>Nemertea</i> gen. sp.*	-18,2	15,9	4,2	1				
Echiura , в том числе:								
<i>Echiurus echiurus</i> *	-19,6	13,3	3,4	1				
Polychaeta , в том числе:								
<i>Eunidiidae</i> gen. sp.	-16,5	14,9	3,9	1				
<i>Maldanidae</i> gen. sp.	-18,3	15,0	3,9	1				
<i>Onuphidae</i> gen. sp.					-17,9	16,8	4,5	1
<i>Polynoidae</i> gen. sp.	-16,9	14,8	3,9	1	-16,7	17,5	4,7	1
<i>Sabellidae</i> gen. sp.					-17,3	16,5	4,4	1
Decapoda , в том числе:								
Brachiura , в том числе:								
<i>Chionoecetes opilio</i> (ova)	-18,7	12,5	3,2	1				
<i>Chionoecetes opilio</i>	-16,5	15,2	4,0	2	-17,4	16,5	4,4	1
<i>Hyas coarctatus</i> (ova)					-20,8	15,7	4,1	1
<i>Hyas coarctatus</i>	-16,8	13,2	3,4	1	-18,5	16,5	4,4	1
Caridea , в том числе:								
<i>Argis</i> lar	-16,0	14,4	3,8	2				
<i>Eualis gaymardii</i>					-18,5	15,1	4,0	1
<i>Pandalus borealis</i>					-18,5	15,5	4,1	2
<i>Pandalus goniurus</i>	-17,4	14,5	3,8	2	-18,3	15,5	4,1	1
<i>Sabinea septemcarinata</i>					-16,4	17,7	4,7	1
<i>Sclerocrangon ferox</i>					-16,4	18,1	4,8	1
Anomura , в том числе:								
<i>Pagurus</i> sp.					-16,4	15,2	4,0	1

* Виды, находящиеся под воздействием Сибирского течения; Тук — трофический уровень консумента.

относительно высокие значения и изменяется $\delta^{13}\text{C}$ от $-18,8\text{‰}$ у голотурии-детритофага *Myriotrochus rinkii* до $-15,1\text{‰}$ у гастроподы-падальщика *Neptunea heros*. Изотопный состав азота исследованных проб показал диапазон значения $\delta^{15}\text{N}$ от $8,4\text{‰}$ у двустворчатых моллюсков *S. groenlandicus* до $15,89\text{‰}$ у хищных актиний (рис. 3).

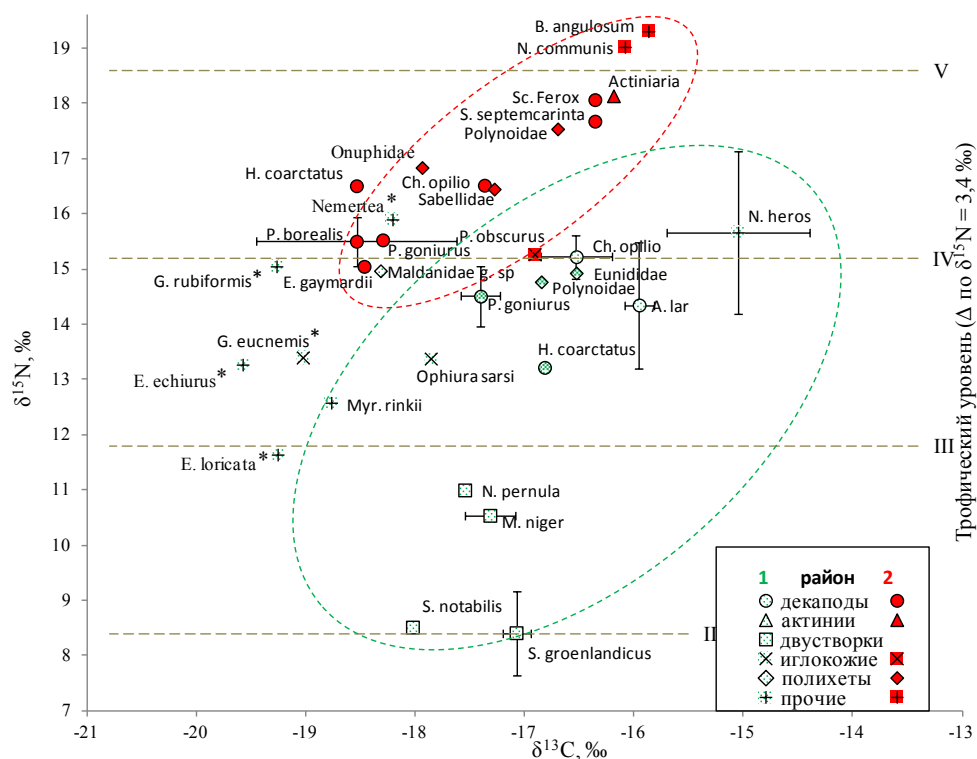


Рис. 3. Изотопный состав зообентоса в двух районах российской ИЭЗ Чукотского моря: 1 — южнее 71° с.ш.; 2 — севернее 71° с.ш. Звездочкой помечены виды, находящиеся под воздействием сибирского течения

Fig. 3. Isotopic composition of zoobenthos in two areas of the western Chukchi Sea: 1 — south of 71°N ; 2 — north of 71°N . The species from the Siberian Current are marked by asterisk

Поскольку у двустворчатых моллюсков-фильтраторов *S. groenlandicus* отмечались минимальные значения азота ($8,4\text{‰}$) среди консументов, они приняты за основание донной пищевой цепи Чукотского моря и с наибольшей вероятностью могут считаться консументами первого порядка.

Все образцы зообентоса, собранные в водных массах из Восточно-Сибирского моря, принесенных Сибирским течением, в которые входили эхиуриды сестонофаги *Echiurus echiurus*, фильтраторы мягкие кораллы *Gersemia rubiformis* и мшанки *Eucratea loricata*, офиуры-детритофаги *Gorgonocephalus eucnemis* и активные хищники *Nemertea* gen. sp., имели пониженные значения $\delta^{13}\text{C}$ — от $-18,2$ до $-19,6\text{‰}$ (табл. 3). Низкие значения этого показателя в зообентосе (сопоставимые с зоопланктоном) в западной части моря, с одной стороны, указывают на зависимость бентоса от продукции из пелагиали, с другой — связаны с увеличением доли терригенного органического вещества. Такая же ситуация отмечена и для западной Арктики, где источником органического вещества донных осадков является на $50\text{--}70\%$ продукция фитопланктона пелагиали, на $25\text{--}35\%$ — продукция ледового цветения и 15% углерода продуцируется с осадками терригенного происхождения [Morris et al., 2015]. Значения $\delta^{15}\text{N}$ варьировали от $11,6\text{‰}$ у мшанок-фильтраторов до $15,9\text{‰}$ у хищных немертин (рис. 3).

Северный район находился под влиянием арктических водных масс (рис. 1, б). 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]. Соотношения стабильных изотопов $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ у 18 исследованных образцов из 7 групп бентосных беспозвоночных в северном районе имеют относительно высокие показатели тяжелого азота и низкие — углерода (рис. 3), варьируют от 15,2 до 19,3 ‰ и от –20,8 до –15,9 ‰ (табл. 3), что свидетельствует о значительном разнообразии способов питания и состава рационов.

При сопоставлении изотопных характеристик зообентоса в различных районах сравнение можно провести только по полихетам, крабам и креветкам (табл. 3).

Хищные полихеты *Polynoidae* gen. sp. по значениям $\delta^{15}\text{N}$ в южном и северном районах имеют максимальные различия — 14,8 и 17,5 ‰, т.е. образцы из северного района по изотопному составу азота на 2,7 ‰ тяжелее, чем из южного (табл. 3). Такая же тенденция наблюдается у крабов *Chionoecetes opilio*, *Hyas coarctatus* и креветки *Pandalus goniurus*, у которых образцы из северного района по значениям $\delta^{15}\text{N}$ на 1–3 ‰ тяжелее, чем из южного.

По значениям $\delta^{13}\text{C}$ у крабов и креветок более высокое насыщение, на 1,0–1,5 ‰, наблюдается в южном районе (табл. 3), который находился под влиянием берингоморских вод.

Следует отметить, что в предыдущих исследованиях в Чукотском море [Одинцов, Кияшко, 2018] у исследованных двух видов крабов *Ch. opilio*, *H. coarctatus* также наблюдалось значительное снижение величин $\delta^{13}\text{C}$ и увеличение значений $\delta^{15}\text{N}$ в тканях по мере уменьшения влияния берингоморских вод. Исследования показали, что минимальные значения $\delta^{13}\text{C}$ у крабов наблюдались в прибрежной зоне о. Врангеля — –19,0 и –19,5 ‰ (*H. coarctatus*) и –18,0 и –18,5 ‰ (*Ch. opilio*) и в прибрежной зоне юго-западной части моря, которая находилась под влиянием Сибирского течения — соответственно –18,0 и –18,8 ‰. Уменьшение значений $\delta^{13}\text{C}$ у крабов, возможно, связано с увеличением доли терригенного органического вещества в водах Сибирского течения, поступающих из Восточно-Сибирского моря. В южной и центральной частях максимальные значения $\delta^{13}\text{C}$ у крабов находились в пределах от –16,0 до –16,5 ‰, что вполне соответствует нашим данным (табл. 3).

Различия в значениях $\delta^{13}\text{C}$ в северном и южном районах обусловлены значениями взвешенного органического вещества, которое в арктических морях обычно находится в пределах –24 и –22 ‰ [Hobson, Welch, 1992; Iken et al., 2005]. Минимальные значения $\delta^{13}\text{C}$ наблюдаются в прибрежных водах Чукотки, подверженных влиянию Сибирского прибрежного течения (–24,5 ‰), и в прибрежных водах Аляски (–24,2 ‰), так как в районах, которые находятся под влиянием терригенного стока, наблюдается уменьшение значений $\delta^{13}\text{C}$ [Iken et al., 2010]. Взвешенное органическое вещество в берингоморских (анадырских) водах по значениям $\delta^{13}\text{C}$ выше –21,1 ‰.

Согласно нашим исследованиям и литературным данным [Одинцов, Кияшко, 2018] у донных беспозвоночных Чукотского моря в северном районе и в зоне влияния прибрежного Сибирского течения наблюдается увеличение значений $\delta^{15}\text{N}$ на 1–3 ‰ по сравнению с южным районом. Это связано с кормовой базой: в северном районе и в районе сибирского течения преобладают всеядные ракообразные, имеющие более высокий трофический статус [Одинцов, Кияшко, 2018]. В южном районе в донном сообществе и, соответственно, в питании преобладают типичные детритофаги (двустворчатые моллюски и сидячие полихеты) [Сиренко, Гагаев, 2007]. Различия в структуре донных сообществ, которые отражаются на изотопном составе консументов верхних трофических уровней, ранее были отмечены между восточной и западной частями Чукотского моря [Iken et al., 2010]. Увеличение значений азота у крабов на 3 ‰ в северном районе и в зоне Сибирского течения свидетельствует об удлинении пищевых цепей в донном сообществе почти на один трофический уровень в менее продуктивных водах.

Таким образом, по изотопным показателям группы образцов бентосных беспозвоночных из разных районов Чукотского моря хорошо различаются между собой и занимают в двухмерном пространстве $\delta^{15}\text{N}/\delta^{13}\text{C}$ (рис. 3) характерные области. Причем

виды зообентоса в зоне Сибирского течения по изотопному составу формировали отдельную группу, которую характеризуют минимальные значения $\delta^{13}\text{C}$.

В целом различия по углеродному показателю хорошо прослеживаются между районами, находящимися под влиянием различных водных масс, тогда как по азоту они менее выражены, особенно у зоопланктона (табл. 4).

Таблица 4

Предельные значения стабильных изотопов углерода и азота у зоопланктона и зообентоса в различных водных массах Чукотского моря

Table 4

Ranges of relative value for isotopes of carbon and nitrogen in zooplankton and zoobenthos in certain water masses of the Chukchi Sea

Объект	Водные массы					
	Беринговоморские		Восточносибирские		Арктические	
	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
Зоопланктон	-20,5...-18,0	9,7-13,3	-20,8*	12,7*	-21,9...-20,5	10,3-13,8
Зообентос	-18,8...-15,1	8,4-15,9	-18,2...-19,6	11,6-15,9	-19,7...-15,9	14,6-19,3

* Эвфаузииды.

По углеродному показателю особенно хорошо различаются планктон и бентос в южном районе, находящемся под влиянием водных масс Берингова моря. На основании устойчивых различий в изотопном составе углерода между зоопланктоном и бентосными беспозвоночными в южной части Чукотского моря можно провести условную границу, которая соответствует среднему содержанию $\delta^{13}\text{C}$ -18,0 ‰ (рис. 4).

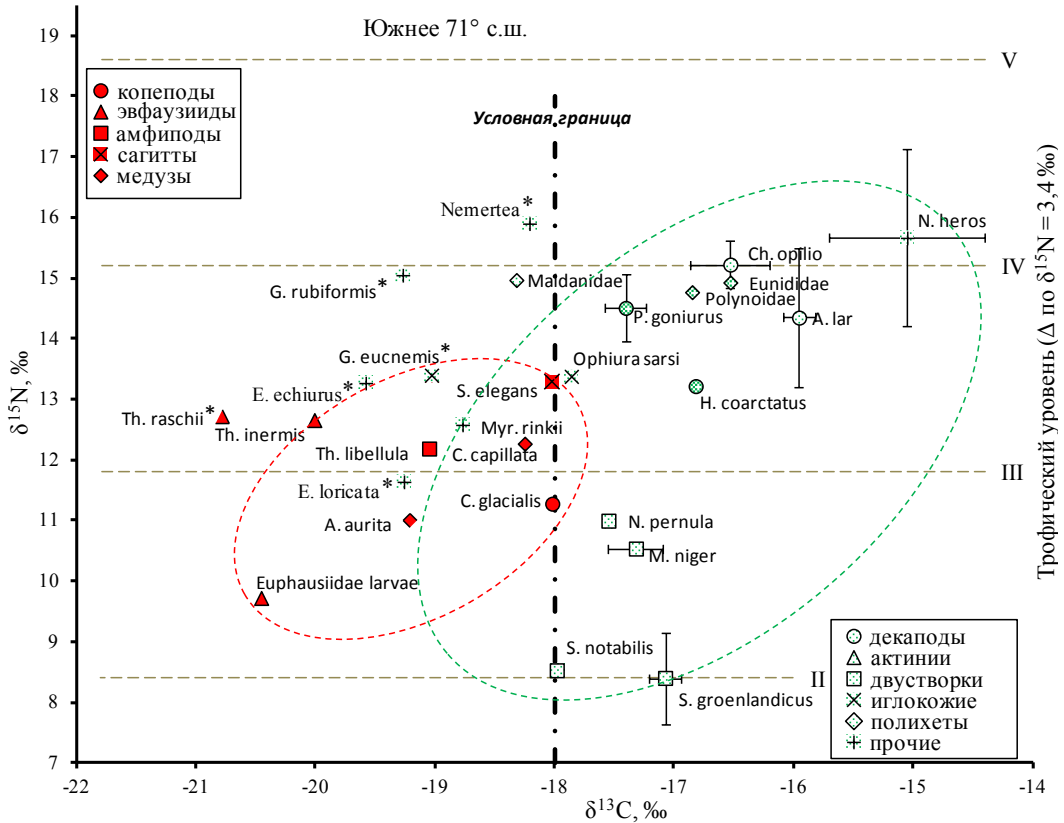


Рис. 4. Изотопный состав зоопланктона и зообентоса в южном районе российской ИЭЗ Чукотского моря. Звездочкой помечены виды, находящиеся под воздействием Сибирского течения
Fig. 4. Isotopic composition of zooplankton and zoobenthos in the southwestern Chukchi Sea. The species from the Siberian Current are marked by asterisk

Выводы

За основание донной пищевой цепи Чукотского моря приняты двустворчатые моллюски-фильтраторы *S. groenlandicus*, поскольку среди исследованных видов консументов они имели наименьшие значения $\delta^{15}\text{N}$ — 8,4 ‰ — и с наибольшей вероятностью могут считаться консументами первого порядка.

В Чукотском море выделяются 3 района, находящиеся под влиянием различных водных масс и различающиеся по изотопному составу. Основная акватория южной части моря (южнее 71° с.ш.) находилась под влиянием берингоморских водных масс, а ее западная часть — распресненных восточносибирских вод, приносимых прибрежным Сибирским течением. В северной части находятся арктические холодные водные массы.

Основные различия изотопного состава в зоопланктоне и зообентосе в исследованных районах заключались в более высоких значениях $\delta^{13}\text{C}$ (на 1–3 ‰ и более) в южном районе (берингоморские водные массы).

Значения $\delta^{15}\text{N}$ в различных водных массах менее выражены (табл. 4), особенно у зоопланктона. 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. Увеличение значений $\delta^{15}\text{N}$ у хищного зообентоса (консументов 2-го и 3-го порядков) на 1–3 ‰ в северном и западном районах в зоне Сибирского течения свидетельствуют об удлинении пищевых цепей в донном сообществе почти на один трофический уровень в менее продуктивных водах.

Зоопланктон в южной части Чукотского моря, находящийся под влиянием берингоморских водных масс, значительно отличается от бентосных беспозвоночных изотопным составом углерода. На основании устойчивых различий в изотопном составе углерода между зоопланктоном и бентосными беспозвоночными в южной части Чукотского моря можно провести условную границу, которая соответствует среднему содержанию $\delta^{13}\text{C}$ –18,0 ‰.

Полученные результаты изотопного анализа зоопланктона и зообентоса могут быть использованы для построения моделей трофических сетей в отдельных районах Чукотского моря, а также для расширения базы данных, которая послужит основой для выяснения особенностей питания и трофодинамики промысловых рыб и беспозвоночных.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают признательность всем коллегам, участвовавшим в экспедициях в Чукотское море в 2018 и 2019 гг.

The authors express their gratitude to all participants of the TINRO expeditions to the Chukchi Sea in 2018 and 2019.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study was not sponsored.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных соблюдены. Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

All applicable international, national and/or institutional principles for the care and use of animals are observed. The authors declare that they have no conflict of interest.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

Концепция исследования, анализ данных, обсуждение результатов, написание и редакция текста — К.М. Горбатенко, И.В. Мельников; сбор материала 2018 и 2019 гг. — К.М. Горбатенко с членами научных групп экспедиций.

Samples collection in 2018 and 2019 — K.M. Gorbatenko together with scientific groups of the TINRO expeditions to the Chukchi Sea; concept of the study, data analysis, discussion of the results, writing and editing the text — K.M. Gorbatenko, I.V. Melnikov, jointly.

Список литературы

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. Планктон и питание рыб в Чукотском 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 копепоид бореальной и тропической областей Тихого океана // Тр. ИОАН СССР. — 1963. — Т. 71. — С. 60–71.

Горбатенко К.М. Трофодинамика гидробионтов в Охотском море : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2018. — 47 с.

Горбатенко К.М., Кияшко С.И., Лаженцев А.Е. и др. Бенито-пелагические трофические связи в ихтиоценое 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., Кияшко С.И., Лаженцев А.Е. и др. Трофические отношения и бенито-пелагические связи на западнокамчатском шельфе по данным анализа содержимого желудков и стабильных изотопов ^{13}C и ^{15}N // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 175. — С. 3–25.

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.

Одинцов В.С., Кияшко 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. Рыбохозяйственные исследования в Чукотском море на НИС «Профессор Леванидов» в августе 2019 г.: некоторые предварительные результаты // Тр. ВНИРО. — 2019. — Т. 178. — С. 206–220. DOI: 10.36038/2307-3497-2019-178-206-220.

Орлов А.М., Савин А.Б., Горбатенко К.М. и др. Биологические исследования в российских дальневосточных и арктических морях в трансарктической экспедиции ВНИРО // Тр. ВНИРО. — 2020. — Т. 181. — С. 102–143. DOI: 10.36038/2307-3497-2020-181-102-143.

Пономарева Л.А. Весовая характеристика эуфаузиид Японского моря // ДАН СССР. — 1954. — Т. 99, № 1. — С. 169–171.

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.

Сиренко Б.И., Денисенко С.Г., Гагаев С.Ю. Донные сообщества восточной части Восточно-Сибирского моря и пролива Лонга // Экосистемы и биоресурсы Чукотского моря и сопредельных акваторий. — М. : ЗИН РАН, 2009. — С. 231–237.

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.

Харламенко В.И., Кияшко С.И., Родькина С.А., Имбс А.Б. Идентификация источников пищи морских беспозвоночных из сообщества сублиторальных песков по составу жирных кислот и стабильных изотопов // Биол. моря. — 2008. — Т. 34, № 2. — С. 115–123.

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.pcean.2009.04.011.

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.

Cooney R.T., Coyle K.O. Trophic implications of cross-shelf copepod distributions in the southeastern Bering Sea // Mar. Biol. — 1982. — Vol. 70. — P. 187–196.

Dunton K.H., Goodall J.L., Schonberg S.V. et al. Multi-decadal synthesis of benthic-pelagic coupling in the western Arctic: role of cross-shelf advective processes // Deep-Sea Res. II. — 2005. — Vol. 52, Iss. 24–26. — P. 3462–3477. DOI: 10.1016/j.dsr2.2005.09.007.

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

Fry B., Sherr E.B. ^{13}C measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems // Contrib. Mar. Sci. — 1984. — Vol. 27. — P. 13–47.

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.

Grebmeier J.M., Whitley T.E., Codispoti L.A et al. Arctic Systems Science Ocean–Atmosphere Ice Interactions, Western Arctic Shelf–Basin Interactions (SBI). Science Plan : ARCSS/OAII Report. — Norfolk : Old Dominion University, 1998. — № 7. — 65 p.

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.

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.

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.

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.

Post D.M. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions // *Ecology*. — 2002. — Vol. 83, № 3. — P. 703–718.

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).

Walsh J.J., McRoy C.P., Coachman L.K. et al. Carbon and nitrogen cycling within the Bering/Chukchi Seas: Source regions for organic matter effecting AOU demands of the Arctic Ocean // *Prog. Oceanogr.* — 1989. — Vol. 22, № 4. — P. 277–359.

References

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. N 2 realizatsii "Kontseptsii dal'nevostochnoi basseinovoi 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.

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., 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., Kiyashko, S.I., Lazhentsev, A.E., Nadtochy, V.A., and Savin, A.B., Trophic relationships and bento-pelagic relations on the Western Kamchatka shelf by the data of stomach contents and stable isotopes ^{13}C and ^{15}N , *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 175, pp. 3–25.

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 basseinovoi 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.

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., Gafitsky, S.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., Sokolov, A.M., Somov, A.A., Subbotin, S.N., Tapygin, M. Yu., Firsov, Yu.L., Khleborodov, A.S., and Chikilev, V.G., Fisheries research in the Chukchi Sea at the RV «Professor Levandov» in August 2019: some preliminary results, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 178, pp. 206–220. doi 10.36038/2307-3497-2019-178-206-220

Orlov, A.M., Savin, A.B., Gorbatenko, K.M., Benzik, A.N., Morozov, T.B., Rybakov, M.O., Terent'ev, D.A., Vedishcheva, E.V., Kurbanov, Yu. K., Nosov M.A., and Orlova S.Yu., Biological

research in the Russian Far Eastern and Arctic seas during the VNIRO transarctic expedition, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2020, vol. 181, pp. 102–143. doi 10.36038/2307-3497-2020-181-102-143

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

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

Sirenko, B.I., Denisenko, S.G., and Gagaev, S.Yu., Bottom communities of the eastern East Siberian Sea and de Longe Strait, in *Ekosistemy i bioresursy Chukotskogo morya i sopredel'nykh akvatoriy* (Ecosystems and biological resources of the Chukchi Sea and adjacent areas), Moscow: Zool. Inst., Ross. Akad. Nauk, 2009, pp. 231–237.

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.

Kharlamenko, V.I., Kiyashko, S.I., Rodkina, S.A., and Imbs, A.B., Determination of food sources of marine invertebrates from a subtidal sand community using analyses of fatty acids and stable isotopes, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2008, vol. 34, no. 2, pp. 101–109.

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

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.

Cooney, R.T. and Coyle, K.O., Trophic implications of cross-shelf copepod distributions in the southeastern Bering Sea, *Mar. Biol.*, 1982, vol. 70, pp. 187–196.

Dunton K.H., Goodall J.L., Schonberg S.V. Grebmeier J.M., and Maidment, D.R., Multi-decadal synthesis of benthic-pelagic coupling in the western Arctic: role of cross-shelf advective processes, *Deep-Sea Res., Part II*, 2005, vol. 52, no. 24–26, pp. 3462–3477. doi 10.1016/j.dsr2.2005.09.007

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

Fry, B. and Sherr, E.B., ^{13}C measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems, *Contrib. Mar. Sci.*, 1984, vol. 27, pp. 13–47.

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.

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., Whitley, T.E., Codispoti, L.A., Dunton, K.H., Walsh, J.J., Weingartner, T.J., and Wheeler, P.A., Arctic Systems Science Ocean–Atmosphere Ice Interactions, Western Arctic Shelf–Basin Interactions (SBI). Science Plan, *ARCSS/OAI Report*, Norfolk: Old Dominion University, 1998, no. 7.

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

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

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

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

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

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).

Walsh, J.J., McRoy, C.P., Coachman, L.K., Goering, J.J., Nihoul, J.J., Whitley, T.E., Blackburn, T.H., Parker, P.L., Wirick, C.D., Shuert, P.G., Grebmeier, J.M., Springer, A.M., Tripp, R.D., Hansell, D.A., Djenidi, S., Deleersnijder, E., Henriksen, K., Lund, B.A., Andersen, P., Müller-Karger, F.E., and Dean, K., Carbon and nitrogen cycling within the Bering/Chukchi Seas: Source regions for organic matter effecting AOU demands of the Arctic Ocean, *Prog. Oceanogr.*, 1989, vol. 22, no. 4, pp. 277–359.

Поступила в редакцию 28.02.2023 г.

После доработки 29.06.2023 г.

Принята к публикации 4.09.2023 г.

The article was submitted 28.02.2023; approved after reviewing 29.06.2023;
accepted for publication 4.09.2023