

Научная статья

УДК 574.524(268.52)

DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-548-567

EDN: QCIGEN



## ДОННО-ПЕЛАГИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ГИДРОБИОНТОВ В КАРСКОМ МОРЕ ПО ДАННЫМ $\delta^{15}\text{N}$ И $\delta^{13}\text{C}$ И ПИТАНИЯ РЫБ

К.М. Горбатенко, И.В. Мельников\*

Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),  
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

**Аннотация.** Для сравнения трофических характеристик в пелагических и донных сообществах в тканях рыб, а также у зоопланктона и зообентоса в Карском море был изучен изотопный состав углерода и азота ( $\delta^{13}\text{C}$  и  $\delta^{15}\text{N}$ ). На исследованной акватории у гидробионтов наблюдаются относительно низкие значения  $\delta^{13}\text{C}$ . На основании устойчивых различий в изотопном составе углерода между зоопланктоном и зообентосом граница между пелагическим и донным сообществами соответствует среднему содержанию  $\delta^{13}\text{C}$   $-21,5$  ‰. Значения  $\delta^{15}\text{N}$  проанализированных гидробионтов в пелагическом и донном сообществах варьировали в диапазоне от 6,4 (у двустворчатых моллюсков *Serripes groenlandicus*) до 16,3 ‰ (у ликода *Lycodes seminudus*) и занимали 3 трофических уровня, отражая элемент хищничества. Трофические связи в Карском море демонстрируют высокую степень взаимозависимости донного и пелагического сообществ, поскольку пелагические и донные рыбы в той или иной степени являются потребителями как донной, так и пелагической пищи. Содержание изотопа углерода  $^{13}\text{C}$  в тканях и исследования питания рыб показали, что около 40 % рассмотренных видов донного нектона в основном замыкаются на пелагическую пищевую сеть, обходя традиционную глубоководную. У пелагических рыб основу питания составляют пелагические объекты, хотя у доминирующего вида нектона — сайки — с увеличением размеров возрастает доля зообентоса, а у камбалы-ерша — уменьшается.

**Ключевые слова:** Карское море, гидробионты, зоопланктон, зообентос, нектон, кормовые организмы, стабильные изотопы, азот, углерод, трофический статус

**Для цитирования:** Горбатенко К.М., Мельников И.В. Донно-пелагические связи гидробионтов в Карском море по данным  $\delta^{15}\text{N}$  и  $\delta^{13}\text{C}$  и питания рыб // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 3. — С. 548–567. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-000-000. EDN: QCIGEN.

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

© Горбатенко К.М., Мельников И.В., 2024

## Bottom-pelagic links of hydrobionts in the Kara Sea according to data on $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ and feeding of fish

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

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

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

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

**Abstract.** To compare trophic properties in pelagic and benthic communities of the Kara Sea, isotopic composition of carbon and nitrogen ( $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ ) was examined in tissues of zooplankton, zoobenthos, and fish. The organisms exhibited rather low  $\delta^{13}\text{C}$  values in the surveyed area. Because of stable difference in isotopic composition of carbon for zooplankton and zoobenthos, the pelagic and benthic communities could be separated by the level  $\delta^{13}\text{C} = -21.5$  ‰, on average. The  $\delta^{15}\text{N}$  values for these communities varied within their 3 trophic levels in the range from 6.4 ‰ (for bivalve *Serripes groenlandicus*) to 16.3 ‰ (for lycod *Lycodes seminudus*), reflecting the input of predation. The bottom and pelagic communities in the Kara Sea demonstrated trophic interdependence. Both pelagic and bottom fish species, more or less, consumed both pelagic and benthic prey. Taking into account the content of  $^{13}\text{C}$  isotope in tissues of zooplankton and zoobenthos, about 40 % of the bottom nekton species were linked mainly with the pelagic food web and bypassed the benthic one. Pelagic fish fed mainly on pelagic prey, though the portion of zoobenthos in food of the dominant species — arctic cod had increased with the fish size increasing. On the contrary, the portion of zoobenthos in food of ruffed flounder had decreases with their size.

**Keywords:** Kara Sea, hydrobiont, zooplankton, zoobenthos, nekton, prey, stable isotope, nitrogen, carbon, trophic status

**For citation:** Gorbatenko K.M., Melnikov I.V. Bottom-pelagic links of hydrobionts in the Kara Sea according to data on  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  and feeding of fish, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 3, pp. 548–567. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-548-567. EDN: QCIGEH.

### Введение

В 2000-е гг. в высокоширотной полярной области наблюдается экстремальное повышение температуры воздуха и температуры поступающих атлантических и тихоокеанских вод, что, несомненно, приводит к увеличению продукции в пелагических и донных сообществах арктических морей. Постепенно происходит увеличение миграций тихоокеанских и атлантических видов гидробионтов в арктические моря. В связи с этим необходимы трофодинамические исследования в экосистемах данного региона для определения адаптации мигрантов в новых районах и включения их в трофические связи в пелагических и донных сообществах.

Данные об изотопном составе гидробионтов широко используются в экологии для выяснения трофических связей организмов. 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 том числе 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 в арктических морях весьма актуально в свете исследований в Арктике, проведенных в последние годы [Iken et al., 2010; Barton et al., 2017; и др.].

Цель работы — определение трофического статуса доминирующих видов гидробионтов в пелагическом и донном сообществах и выявление донно-пелагических связей в Карском море по данным стабильных изотопов углерода и азота.

## Материалы и методы

В Карском море основные работы проводились повсеместно, за исключением северной глубоководной части, в диапазоне глубин от 18 до 511 м, в период с 15 по 29.09.2019 г. Основные сборы проб производились на внешнем шельфе (глубина — 100–200 м) и сваловой зоне (глубина — более 200 м) северной и западной частей моря (рис. 1). Сбор и первичная обработка проб осуществлялись на НИС «Профессор Леванидов» по арктической программе ВНИРО. Из исследуемых образцов путем экстракции была удалена липидная фракция, чтобы исключить влияние липидов при интерпретации межвидовых вариаций  $\delta^{13}\text{C}$  зоопланктона. Для получения корректных значений  $\delta^{13}\text{C}$  образцов планктонных крылоногих моллюсков *Limacina helicina* и бентосных животных, содержавших фрагменты карбонатных раковин с изотопно-тяжелым углеродом, проводили повторный анализ изотопного состава углерода после обработки проб 10 %-ным раствором HCl в серебряных капсулах (EuroVector®) по методу Ящинской с соавторами [Jaschinski et al., 2008].

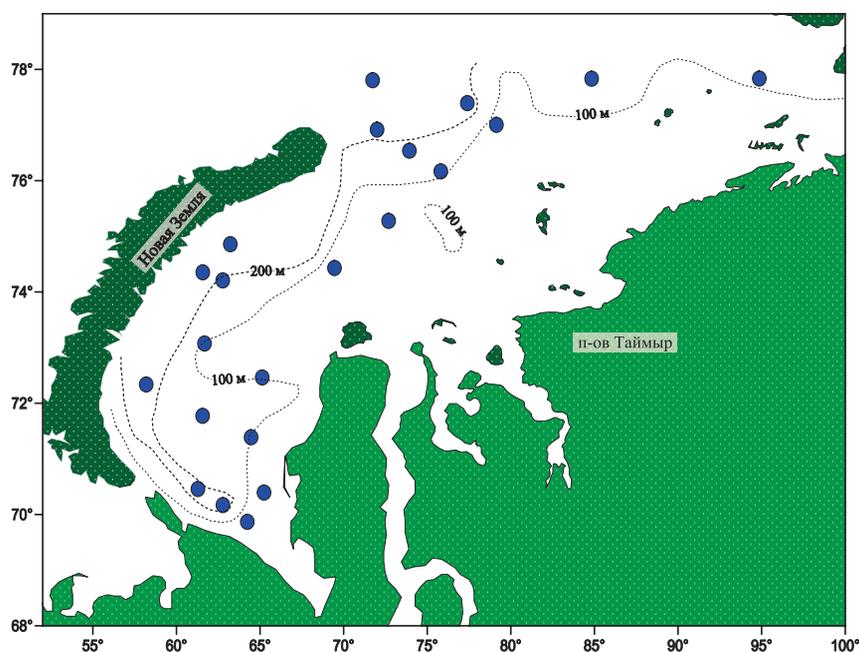


Рис. 1. Схема взятия проб на изотопный состав гидробионтов в Карском море в летний период 2019 г.: пунктирные линии — изобаты

Fig. 1. Scheme of sampling for isotope composition in tissues of marine organisms in the Kara Sea in summer 2019. Dashed lines — isobaths

Изотопные анализы выполнены в лаборатории стабильных изотопов Дальневосточного геологического института ДВО РАН. 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 Карском море.

В работе представлены результаты исследования состава стабильных изотопов углерода ( $\delta^{13}\text{C}$ ) и азота ( $\delta^{15}\text{N}$ ) в органическом веществе 76 образцов у 50 видов гидробионтов (табл. 1).

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  $^{13}\text{C}$  и  $^{15}\text{N}$  в образцах

Таблица 1

Количество проб и видов, взятых на изотопный анализ в Карском море в период с 15 по 29 сентября 2019 г.

Table 1

Number of collected samples and sampled species for isotope analysis of tissues in the Kara Sea on September 15–29, 2019

Сообщество	Кол-во проб	Кол-во видов
Зоопланктон	14	10
Зообентос	31	26
Пелагический нектон	10	3
Донный нектон	21	11
<b>Всего</b>	<b>76</b>	<b>50</b>

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  $\delta X$  — величины  $\delta^{13}\text{C}$  или  $\delta^{15}\text{N}$ , а  $R$  — отношения 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  $\delta^{13}\text{C}$ .

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

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

где  $\text{TU}_k$  — трофический уровень консумента;  $\delta^{15}\text{N}_k$  — изотопный состав азота консумента;  $\delta^{15}\text{N}_b$  — изотопный состав азота организмов, принимаемых за основание данной пищевой цепи (первичных продуцентов или первичных консументов);  $\Delta$  — величина изменения изотопного состава на одном трофическом уровне, общепринятым индикатором обогащения  $\delta^{15}\text{N}$  на каждом трофическом уровне консументов в пищевой цепи составляет  $3,4 \text{‰}$  [Post, 2002];  $\lambda$  — значение трофического уровня организмов, принимаемых за основание пищевой цепи (1 — для первичных продуцентов или 2 — для первичных консументов). Ввиду отсутствия прямых измерений изотопного состава продуцентов за основание данной пищевой цепи приняты двустворчатые моллюски — фильтрующие сестонофаги *Serripes groenlandicus*, поскольку среди исследованных видов консументов они имели наименьшие значения  $\delta^{15}\text{N}$  ( $6,4 \text{‰}$ ) и с наибольшей вероятностью могут считаться консументами первого порядка.

### Результаты и их обсуждение

Для определения трофических связей гидробионтов было определено содержание  $\delta^{13}\text{C}$  и  $\delta^{15}\text{N}$  у 10 массовых видов планктона, бентоса, пелагического и донного нектона, составляющих основу пелагических и донных сообществ Карского моря (табл. 2).

Следует отметить, что ввиду отсутствия прямых измерений изотопного состава продуцентов за основание пищевой цепи следует принимать консументы 1-го порядка. Самые низкие значения  $\delta^{15}\text{N}$  в пелагиали были отмечены у личинок краба-стригуна опилио *Zoea Chionoecetes opilio* ( $8,0 \text{‰}$ ), в зообентосе — у фильтрующих сестонофагов *S. groenlandicus*  $\delta^{15}\text{N}$  —  $6,4 \text{‰}$ . Поскольку среди исследованных видов консументов *S. groenlandicus* имеют наименьшие значения  $\delta^{15}\text{N}$  с наибольшей вероятностью они могут быть отнесены к консументам 1-го порядка. Принимая значение  $\delta^{15}\text{N}$ , равное  $6,4 \text{‰}$ ,

Таблица 2  
 Пределные значения стабильных изотопов углерода и азота гидробионтов в Карском море  
 Table 2  
 Limits for isotopic composition of carbon and nitrogen in tissues of marine organisms in the Kara Sea

Сообщество	$\delta^{13}\text{C}$		$\delta^{15}\text{N}$	
	Min	Max	Min	Max
Зоопланктон	-22,9	-21,8	8,0	12,9
Зообентос	-22,5	-18,1	6,4	15,4
Пелагический нектон	-22,7	-21,6	11,0	14,1
Донный нектон	-21,8	-20,2	11,9	16,3
<b>По морю</b>	<b>-22,9</b>	<b>-18,1</b>	<b>6,4</b>	<b>16,3</b>

за изотопную характеристику консументов 1-го порядка в экосистеме Карского моря с некоторыми допущениями, можно оценить по величинам  $\delta^{15}\text{N}$  [Post, 2002] трофический статус исследованных гидробионтов.

**Зоопланктон.** Основу биомассы зоопланктона в Карском море летом составляли копеподы — 58,5 %, эвфаузииды — 15,6 и сагитты — 13,7 % (табл. 3).

Таблица 3  
 Биомасса ( $\text{mg}/\text{m}^3$ ) и доля (%) доминирующих групп сетного зоопланктона  
 в Карском море в сентябре 2019 г. Слой 200–0 м (дно — 0 м)

Table 3  
 Biomass ( $\text{mg}/\text{m}^3$ ) and percentage of dominant groups for net zooplankton  
 in the upper layer (200–0 m or bottom — 0 m) of Kara Sea in September 2019

Группа зоопланктона	Биомасса	Доля
Копеподы	108,9	58,5
Эвфаузииды	29,0	15,6
Гиперииды	4,1	2,2
Сагитты	25,5	13,7
Птероподы	2,6	1,4
Медузы	9,9	5,3
Прочие	6,1	3,3
Весь зоопланктон	186,1	100
Кол-во станций	48	

Наши исследования в 2019 г. [Орлов и др., 2020] показали, что основу биомассы копепод составляли 4 вида — *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis*, *C. hyperboreus* и *Metridia longa*, доля которых в сетном планктоне была 49,2 % по массе. На изотопный анализ из копепод мы брали осредненную пробу из доминирующих 4 видов — *Copepoda* gen. sp. (табл. 4).

Состав стабильных изотопов углерода и азота был исследован у 4 таксономических групп зоопланктона (табл. 4). Минимальные значения  $\delta^{15}\text{N}$  имеют личинки краба-стригуна опилио *Zoea Ch. opilio* — 8,0 ‰ (ТУк — 2,5), а максимальные — хищные сагитты *Parasagitta elegans* — 12,9 ‰ (ТУк — 3,9). Более высокие значения  $\delta^{15}\text{N}$  также у хищных крупных гипериид, мизид и медуз, которые являются консументами 2-го порядка и находятся на III трофическом уровне (ТУк — 3,1–3,5).

Изотопный состав углерода у всего зоопланктона показал относительно низкие значения  $\delta^{13}\text{C}$ , которые изменялись в узких пределах (табл. 4). Минимальные значения  $\delta^{13}\text{C}$  принадлежат пелагической мизиде *Mysidacea* gen. sp. (–22,9 ‰), а наиболее высокие — крупным гипериидам *Themisto libellula* (–21,8 ‰). Малый размах вариаций изотопных показателей  $\delta^{13}\text{C}$  (1,1 ‰) у образцов зоопланктона, собранных в основном в северо-западной части, указывает на доминирование одной водной массы в точках сбора проб зоопланктона (рис. 1).

Эколого-трофологическая характеристика и изотопный состав пелагического зоопланктона Карского моря

Ecological and trophological characteristics and isotope composition for pelagic zooplankton in the Kara Sea

Состав зоопланктона	Тп	$\delta^{13}\text{C}$	$\pm\text{SE}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\pm\text{SE}$	ТУк	n
<b>Copepoda</b>		<b>-22,7</b>	<b>0,7</b>	<b>9,3</b>	<b>0,1</b>	<b>2,8</b>	<b>2</b>
Copepoda gen. sp.	Ф <sup>1</sup>	-22,7	0,7	9,3	0,1	2,8	2
<b>Euphausiacea</b>		<b>-22,2</b>	<b>0,3</b>	<b>9,6</b>	<b>0,2</b>	<b>2,9</b>	<b>3</b>
<i>Thysanoessa inermis</i>	Ф <sup>2</sup>	-22,6		9,3		2,9	1
<i>Thysanoessa raschii</i>	Ф-Х <sup>2</sup>	-21,9	0,1	9,8	0,5	3,0	2
<b>Hyperideia</b>		<b>-21,8</b>	<b>0,0</b>	<b>10,0</b>	<b>0,2</b>	<b>3,1</b>	<b>3</b>
<i>Themisto abyssorum</i>	ХВ <sup>3</sup>	-21,9	0,1	9,8	0,4	3,0	2
<i>Themisto libellula</i>	ХВ <sup>3</sup>	-21,8		10,1		3,1	1
<b>Chaetognatha</b>		<b>-21,9</b>	<b>0,0</b>	<b>12,9</b>	<b>0,7</b>	<b>3,9</b>	<b>2</b>
<i>Parasagitta elegans</i>	Х <sup>4</sup>	-21,9	0,0	12,9	0,7	3,9	2
<b>Mysidacea</b>		<b>-22,9</b>		<b>10,5</b>		<b>3,2</b>	<b>1</b>
Mysidacea gen. sp.	СМ <sup>5</sup>	-22,9		10,5		3,2	1
<b>Cnidaria</b>		<b>-22,5</b>	<b>0,4</b>	<b>10,9</b>	<b>0,6</b>	<b>3,3</b>	<b>2</b>
Cyanea gen. sp.	Х <sup>5</sup>	-22,8		10,3		3,2	1
<i>Euphysa flammea</i>	Х <sup>5</sup>	-22,1		11,5		3,5	1
<b>Decapoda</b>		<b>-21,8</b>		<b>8,0</b>		<b>2,5</b>	<b>1</b>
<i>Zoea Ch. opilio</i>	Ф <sup>2</sup>	-21,8		8,0		2,5	1

Примечание. Здесь и далее: Тп — тип питания, Ф — фитофаги, Х — хищники, ХВ — хвататели плотоядные, СМ — смешанное питание; ТУк — реальный трофический уровень, рассчитанный по Посту [Post, 2002]; n — количество проб; Copepoda gen. sp. — *C. finmarchicus* + *C. glacialis* + *C. hyperboreus* + *M. longa*.

<sup>1</sup> Е.Г. Арашкевич [1969]; <sup>2</sup> Л.А. Пономарева [1955]; <sup>3</sup> В.Л. Гутельмахер с соавторами [1988]; <sup>4</sup> О.В. Косихина, [1982]; <sup>5</sup> К.М. Горбатенко с соавторами [2005].

**Зообентос.** По результатам гидробиологических работ в 2019 г. основу тралового зообентоса в Карском море среди беспозвоночных по биомассе занимал краб-стригун опилио *Ch. opilio*. Второе место — иглокожие, главным образом офиуры, морские звезды и голотурии. Следующей доминирующей по биомассе группой на исследованной акватории были ракообразные, преимущественно различные виды креветок.

Соотношение стабильных изотопов  $\delta^{15}\text{N}$  и  $\delta^{13}\text{C}$  у 27 исследованных видов из 13 таксономических групп бентосных беспозвоночных изменяется в широких пределах, что подтверждает разнообразие состава их рациона. Диапазон значений  $\delta^{15}\text{N}$  варьирует в пределах 6,4–15,4 ‰, а ТУк — 2,0–4,6 (табл. 5).

Минимальные значения  $\delta^{15}\text{N}$  имеет двустворчатый моллюск *S. groenlandicus* — 6,4 ‰, а максимальные — морская звезда *Crossaster papposus* — 15,4 ‰ (табл. 5). Размах вариаций значений  $\delta^{15}\text{N}$  составляет 8,9 ‰, т.е. более 2 трофических уровней, тем самым подтверждая разнообразие состава рационов у донных беспозвоночных. Диапазон значений  $\delta^{13}\text{C}$  донных беспозвоночных изменялся от -22,5 (офиуры и мшанки) до -18,1 ‰ (северная креветка).

Минимальные значения  $\delta^{13}\text{C}$  (-22,5 ‰) наблюдаются у безвыборочных детритофагов — офиур *Ophiacantha bidentata* и фильтраторов-мшанок *Alcyonidium disciforme*, выловленных в глубоководной части моря. Высокое насыщение тяжелым азотом  $^{15}\text{N}$  у северных креветок показывает, что основу их питания в Карском море составляли донные организмы.

**Двустворчатые моллюски (Bivalvia).** Изотопный состав азота у 5 представленных видов изменялся от 6,4 до 9,7 ‰, а по способу питания они относятся к четырем группам. Минимальные значения имеют фильтрующие сестонофаги — *S. groenlandicus* ( $\delta^{15}\text{N}$  — 6,4 ‰), максимальные — подвижные сестонофаги *Tridonta borealis* ( $\delta^{15}\text{N}$  —

Эколого-трофологическая характеристика и изотопный состав доминирующих видов макробентоса Карского моря

Table 5

Ecological and trophological characteristics and isotope composition for the dominant species of macrobenthos in the Kara Sea

Состав макробентоса	Эк	Тп	$\delta^{13}\text{C}$	$\pm\text{SE}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\pm\text{SE}$	ТУк	n
<b>Anthozoa</b>								
<b>Actiniaria</b>			<b>-19,2</b>		<b>14,9</b>		<b>4,5</b>	<b>1</b>
<i>Hormathia digitata</i>	Д	П <sup>1</sup>	-19,2		14,9		4,5	1
<b>Alcyonacea</b>			<b>-21,4</b>		<b>11,3</b>		<b>3,4</b>	<b>1</b>
<i>Gersemia rubiformis</i>	Д	П	-21,4		11,3		3,4	1
<b>Pennatulacea</b>			<b>-21,1</b>		<b>13,2</b>		<b>4,0</b>	<b>1</b>
<i>Umbellula encrinus</i>	Д	П	-21,1		13,2		4,0	1
<b>Gastropoda</b>			<b>-20,4</b>		<b>12,5</b>		<b>3,8</b>	<b>1</b>
<i>Colus sabini</i>	Д	П	-20,4		12,5		3,8	1
<b>Bivalvia</b>			<b>-21,1</b>	<b>0,2</b>	<b>7,7</b>	<b>0,5</b>	<b>2,4</b>	<b>6</b>
<i>S. groenlandicus</i>	Д	ФС <sup>2</sup>	-21,5		6,4		2,0	1
<i>Musculus niger</i>	Д	НС <sup>2</sup>	-21,5		7,0		2,2	1
<i>Mytilus edulis</i>	Д	НС <sup>2</sup>	-20,7		7,6		2,4	1
<i>Hiatella arctica</i>	Д	СД <sup>2</sup>	-20,9		7,8		2,4	1
<i>Tridonta borealis</i>	Д	ПС <sup>3,4</sup>	-20,7	1,1	9,7	1,6	3,0	2
<b>Echinoidermata</b>								
<b>Asteroidea</b>			<b>-19,3</b>	<b>0,4</b>	<b>13,1</b>	<b>1,2</b>	<b>4,0</b>	<b>4</b>
<i>Ctenodiscus crispatus</i>	Д	БД <sup>5,6</sup>	-18,8		9,8		3,0	1
<i>Icasterias panopla</i>	Д	П <sup>7</sup>	-20,0		13,0		3,9	1
<i>Urasterias lincki</i>	Д	П <sup>7</sup>	-20,0		14,5		4,4	1
<i>Crossaster papposus</i>	Д	П	-18,6		15,4		4,6	1
<b>Holothuroidea</b>			<b>-21,4</b>	<b>0,2</b>	<b>12,2</b>	<b>0,4</b>	<b>3,7</b>	<b>2</b>
<i>Myriotrochus rinkii</i>	Д	БД	-21,4	0,2	12,2	0,4	3,7	2
<b>Ophiuroidea</b>			<b>-22,5</b>		<b>12,8</b>		<b>3,9</b>	<b>1</b>
<i>Ophiacantha bidentata</i>	Д	БД	-22,5		12,8		3,9	1
<b>Bryozoa</b>			<b>-22,5</b>		<b>9,2</b>		<b>2,8</b>	<b>1</b>
<i>Alcyonidium disciforme</i>	Д	ФС	-22,5		9,2		2,8	1
<b>Polychaeta</b>			<b>-20,8</b>	<b>0,3</b>	<b>11,1</b>	<b>0,7</b>	<b>3,4</b>	<b>6</b>
<i>Eunicidae gen. sp.</i>	Д	ФС <sup>8</sup>	-21,9		8,2		2,5	1
<i>Sabellidae gen. sp.</i>	Д	ФС <sup>8</sup>	-21,1		9,9		3,0	1
<i>Onuphidae gen. sp.</i>	Д	ПС <sup>9</sup>	-20,6		11,4		3,5	1
<i>Spiochaetopterus typicus</i>	Д	ФС <sup>8</sup> , СД <sup>10</sup>	-21,4		11,8		3,6	1
<i>Maldanidae gen. sp.</i>	Д	БД	-19,9		12,3		3,7	1
<i>Nepthyidae gen. sp.</i>	Д	П	-19,9		13,0		3,9	1
<b>Decapoda</b>								
<b>Brachiura</b>			<b>-18,3</b>	<b>0,4</b>	<b>14,3</b>	<b>0,6</b>	<b>4,3</b>	<b>3</b>
<i>Chionoecetes opilio</i>	Д	П <sup>11,12</sup>	-18,3	0,4	14,3	0,6	4,3	3
<i>Ova Chionoecetes opilio</i>			-20,8		11,0		3,4	1
<b>Caridea</b>			<b>-18,5</b>	<b>0,4</b>	<b>14,0</b>	<b>0,9</b>	<b>4,2</b>	<b>2</b>
<i>Sabinea septemcarinata</i>	П	П	-18,9		13,2		4,0	1
<i>Pandalus borealis</i>	ПД	П <sup>13</sup>	-18,1		14,9		4,5	1
<b>Penaeidea</b>			<b>-21,8</b>		<b>8,6</b>		<b>2,6</b>	<b>1</b>
<i>Eusergestes arcticus</i>	БП	П	-21,8		8,6		2,6	1

Примечание. Эк — экологическая характеристика вида: П — пелагический, Д — донный; ПД — придонный, БП — бентопелагический; Тп: П — плотоядные, СД — собирающие детритофаги, БД — безвыборочные детритофаги, НС — неподвижные сестонофаги, ФС — фильтрующие сестонофаги, ПС — подвижные сестонофаги.

<sup>1</sup> Атлас... [2010a]; <sup>2</sup> О.А. Скарлато [1981]; <sup>3</sup> Е.П. Турпаева [1953]; <sup>4</sup> Е.А. Цихон-Луканина [1987]; <sup>5</sup> Carey [1972]; <sup>6</sup> Атлас... [2010b]; <sup>7</sup> В.А. Догель [1981]; <sup>8</sup> Fauchald and Jumars [1979]; <sup>9</sup> Howell с соавторами [2003]; <sup>10</sup> Barnes [1965]; <sup>11</sup> В.И. Чучукало [2006]; <sup>12</sup> В.А. Надточий с соавторами [2001]; <sup>13</sup> В.И. Чучукало, М.А. Шебанова [2003].

9,7 ‰), трофический уровень изменялся от II до III. Сходные данные по значениям изотопов для близких видов двустворчатых моллюсков получены в Охотском море [Горбатенко, 2018] и для моря Баффина Северного Ледовитого океана [Hobson et al., 2002].

**Морские звезды (Asteroidea)** представлены 4 видами (табл. 5). По типу питания и значениям  $\delta^{15}\text{N}$  четко делятся на 2 группы. В первую группу входит 1 вид безвыборочных детритофагов *Stenodiscus crispatus*, который существенно обеднен изотопом  $^{15}\text{N}$  (9,8 ‰, ТУк — 3,0). Очевидно, эти морские звезды в данных условиях являются детритофагами, использующими относительно слабо переработанные органические остатки из донных осадков [Kharlamenko et al., 2013]. Во вторую группу вошли 3 вида плотоядных морских звезд, у которых высокие значения  $\delta^{15}\text{N}$  (13,0–15,4 ‰) соответствуют положению этих беспозвоночных в донной пищевой сети в качестве верхнего звена (ТУк — 3,9–4,6).

**Полихеты (Polychaeta)**. Изотопный состав азота у 6 представленных видов изменялся в широких пределах — от 8,2 до 13,0 ‰, а по способу питания они относятся к пяти группам (табл. 5). Минимальные значения имеют фильтрующие сестонофаги — Eunicidae gen. sp. из глубоководной части моря (ТУк — 2,5), максимальные — плотоядные полихеты Nerthyidae gen. sp. (ТУк — 3,9). Следует отметить, что у фильтраторов *Spiochaetopterus typicus*, пойманных на мелководье южной части моря, наблюдались высокие значения азота (11,8 ‰, ТУк — 3,6). Можно предположить, что при дефиците пищи эти полихеты могут быть собирающими детритофагами [Barnes, 1965], кроме того, у них в кишечнике, наряду с фитодетритом и одноклеточными водорослями, были обнаружены скелеты зоопланктона [Fauchald and Jumars, 1979].

**Декаподы (Decapoda)** в сборах представлены тремя таксономическими группами — Brachyura (короткохвостые раки), Caridea (настоящие креветки) и Penaeidea (примитивные креветки), различающиеся изотопным составом (табл. 5). Короткохвостые раки *Ch. opilio* и настоящие креветки имели высокое насыщение тяжелым углеродом и азотом, что характерно для типичных донных хищников, и, судя по значениям  $\delta^{13}\text{C}$  и  $\delta^{15}\text{N}$ , они в основном базируются на бентосной пищевой цепи, занимая в ней IV трофический уровень (ТУк — 4,0–4,5). Примитивные креветки Penaeidea представлены 1 видом *Eusergestes arcticus*, который был выловлен донным тралом в глубоководной части моря. По изотопному составу *E. arcticus* максимально отличается от донных и придонных беспозвоночных и не вписывается в донные трофические связи. Изотопный состав  $\delta^{15}\text{N}$  (8,6 ‰) и  $\delta^{13}\text{C}$  (–21,8 ‰) примитивных креветок показывает, что пищевой спектр состоит исключительно из пелагических объектов и близок к типичным пелагическим хищникам — гипериидам и медузам.

Остальные группы бентосных беспозвоночных были представлены 1–2 видами, которые внутри группы имели близкие значения содержания изотопов (табл. 5).

Различия между зообентосом и зоопланктоном в Карском море указывают на существенную роль органического вещества ледовых водорослей и/или микрофитобентоса в поддержании пищевых цепей бентосных организмов на исследуемой акватории, как это было показано для восточной части Чукотского моря [McTigue, Dunton, 2017]. На основании устойчивых различий в изотопном составе углерода между зоопланктоном и бентосными беспозвоночными можно провести условную границу между пелагическим и донным сообществами, которая соответствует среднему содержанию  $\delta^{13}\text{C}$  — –21,5 ‰ (рис. 2).

Как видно на рис. 2, офиуры, мшанки и примитивные креветки, выловленные в западной глубоководной части моря, по изотопному составу углерода имеют минимальное насыщение  $^{13}\text{C}$ , т.е. у них основным источником органического вещества, видимо, является продукция из пелагиали.

**Нектон.** Среди представителей нектона в Карском море были исследованы 3 доминирующих вида рыб из пелагического сообщества и 11 видов — из донного (табл. 6).

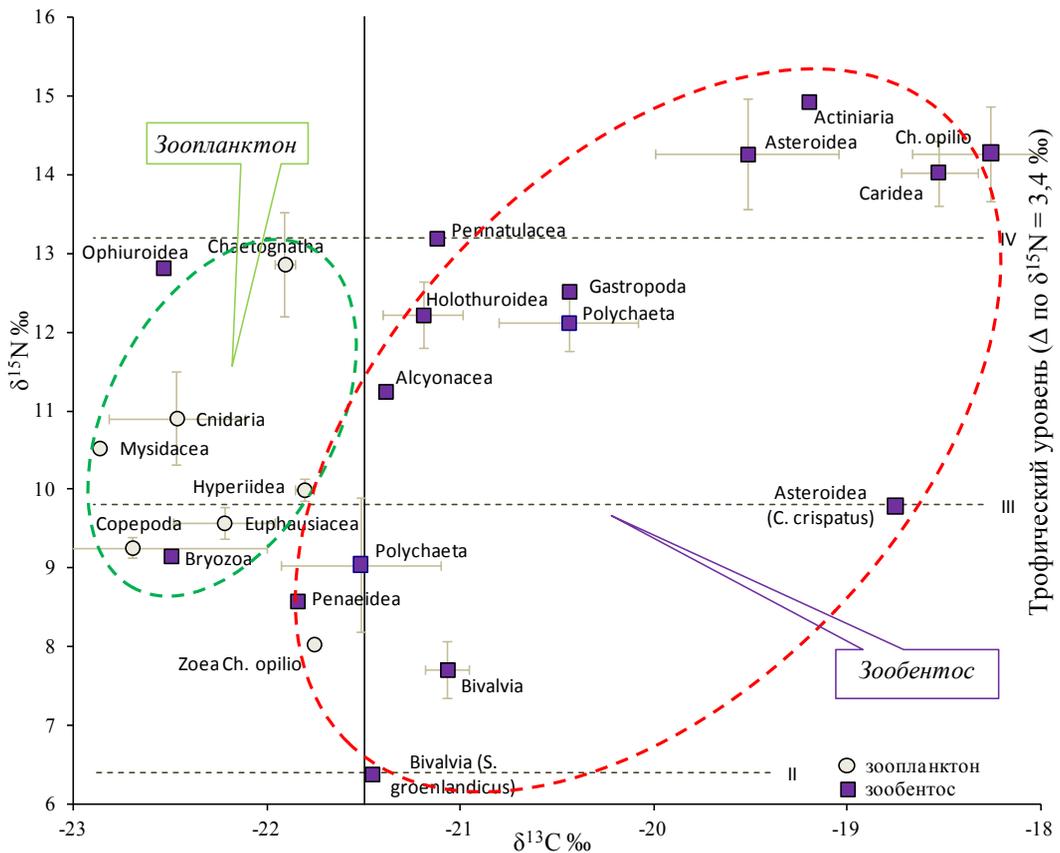


Рис. 2. Изотопный состав основных групп зоопланктона и зообентоса в Карском море: сплошная линия — условная граница разделения на пелагическое и донное сообщество; вертикальными и горизонтальными отрезками показаны стандартные ошибки средних значений  
 Fig. 2. Isotope composition for the main groups of zooplankton and zoobenthos in the Kara Sea: solid line — conditional boundary between the pelagic and benthic communities; vertical and horizontal whiskies — standard errors of averaging

Изотопный состав углерода у пелагического nekтона изменялся от  $-22,7$  до  $-21,6$  ‰, у донных рыб — от  $-21,8$  до  $-20,2$  ‰ (табл. 6).

Относительно узкий диапазон вариаций величины  $\delta^{13}\text{C}$  (всего  $1,1$  ‰) в тканях пелагического nekтона (мойвы, сайки и сельди) показывает однородность в питании, т.е. у исследованного nekтона основу питания составляют исключительно пелагические объекты, что подтверждается и нашими исследованиями по питанию рыб в Карском море.

Диапазон межвидовых вариаций средних значений  $\delta^{13}\text{C}$  у исследованных видов донного nekтона составил в среднем около  $3,5$  ‰ (табл. 6). По изотопному составу  $\delta^{13}\text{C}$  донный nekтон делится на две группы (рис. 3). Низкие значения  $\delta^{13}\text{C}$  (ниже  $-21,5$  ‰) имеют триглопс *Triglops nybelini*, 10 см, молодь арктического шлемоносца *Gymnocanthus tricuspis* juv, навага *Eleginus nawaga* и корюшка *Osmerus eperlanus*. Принимая во внимание изотопный состав углерода зоопланктона (от  $-21,8$  до  $-22,9$  ‰), можно полагать, что питание этих видов рыб базируется на пелагической пищевой цепи.

Данные по питанию этих видов рыб хорошо согласуются с изотопными исследованиями. У всех 4 видов основу питания составляли копеподы, эвфаузииды и гиперииды. Следует отметить, что у разноразмерной камбалы-ерша *Hippoglossoides platessoides* наиболее низкое насыщение  $^{13}\text{C}$  ( $-21,8$  ‰) наблюдалось у крупных особей, что связано с активным потреблением ими молоди сайки (рис. 4).

Таблица 6

Эколого-трофологическая характеристика и изотопный состав доминирующих видов нектона Карского моря

Table 6

Ecological and trophological characteristics and isotope composition for the dominant species of nekton in the Kara Sea

Состав нектона	Эк	Тп	$\delta^{13}C$	$\pm SE$	$\delta^{15}N$	$\pm SE$	ТУк	n
<b>Пелагический нектон</b>								
<b>Clupeidae</b>								
<i>Clupea pallasii</i> , 19 см	Н	ПФ <sup>1,2</sup>	-21,6		11,6		3,5	1
<b>Gadidae</b>								
<i>Boreogadus saida</i> , < 5 см	Эл	ПФ <sup>1,3</sup>	-22,7	0,3	11,0	0,3	3,3	3
<i>B. saida</i> , 5–10 см	Эл	ПФ <sup>1,3</sup>	-22,4		12,1		3,7	1
<i>B. saida</i> , 15–20 см	Эл	Х–ЭФ <sup>1,3</sup>	-22,0	0,1	13,7	0,4	4,1	2
<i>B. saida</i> , > 20 см	Эл	Х–ЭФ <sup>1,3</sup>	-21,9		14,1		4,3	1
<b>Osmeridae</b>								
<i>Mallotus villosus</i> , 12–16 см	Н	ПФ <sup>1,2</sup>	-22,1	0,2	12,5	0,2	3,8	3
<b>Донный нектон</b>								
<b>Agonidae</b>								
<i>Leptagonus decagonus</i> , 13 см	Эл	Б	-20,5		15,6		4,7	1
<b>Cottidae</b>								
<i>Triglops murrayi</i> , 12 см	Эл	ПФ, Б	-21,0		15,2		4,6	1
<i>T. nybelini</i> , 10 см	Эл	ПФ, Б	-21,8		12,5		3,8	1
<i>Gymnocanthus tricuspis</i> (juv.)	Эл	ПФ, Б <sup>1</sup>	-21,7		12,8		3,9	1
<b>Gadidae</b>								
<i>Eleginus nawaga</i> , 30 см	Эл	ЭФ–ПФ, Крв <sup>1,4</sup>	-21,7		15,2		4,6	1
<b>Osmeridae</b>								
<i>Osmerus eperlanus</i> , 15 см	ПН	ЭФ <sup>1</sup>	-21,7		15,4		4,7	1
<b>Pleuronectidae</b>								
<i>Hippoglossoides platessoides</i> , < 5 см		ПФ	-21,3		11,9		3,6	1
<i>H. platessoides</i> , 5–10 см		ПФ–Б	-21,3	0,1	13,1	0,3	4,0	4
<i>H. platessoides</i> , > 20 см		Х, Р	-21,5	0,4	15,1	0,4	4,6	3
<b>Stichaeidae</b>								
<i>Leptoclinus maculatus</i> , < 10 см	МБ	ПФ, Б	-21,2		12,0		3,7	1
<i>L. maculatus</i> , > 10 см	МБ	ПФ, Б	-20,8		14,6		4,4	1
<i>Anisarchus medius</i> , 18 см	МБ	ПФ, Б	-21,2		14,4		4,3	1
<b>Zoarcidae</b>								
<i>Lycodes pallidus</i> , 24 см	Эл	ЭФ, Крв, Р <sup>1</sup>	-20,4	0,3	14,9	0,7	4,5	2
<i>L. seminudus</i> , 15 см	Эл	ЭФ, Крв, Р <sup>1</sup>	-20,2	0,2	16,3	0,3	4,9	2

Примечание. Эл — элиторальный, Н — неритический, ПН — проходной неритический, МБ — мезобентальный; Р — рыбоед, Х — хищники, Б — бентофаги, ПФ — планктофаги, ЭФ — эврифаги, Крв — креветкоед.

<sup>1</sup> В.И. Чучукало [2006]; <sup>2</sup> К.М. Горбатенко с соавторами [2004]; <sup>3</sup> Н.А. Кузнецова [2004]; <sup>4</sup> А.М. Токранов, А.Ф. Толстяк [1990].

Остальные виды донного нектона (10 видов) в основном базируются на донной пище (см. рис. 3), что подтверждается данными по питанию [Чучукало, 2006]. Таким образом, по донному нектону можно заключить, что всего у 4 видов донных рыб средние значения  $\delta^{13}C$  из исследованных 14 видов показывают насыщение ниже  $-21,5 \text{ ‰}$ , т.е. преимущественно на пелагических объектах базируются около 30 % исследованных донных рыб, а с учетом крупных камбал-ершей — около 40 %.

Значения  $\delta^{15}N$  у пелагических рыб изменяется от 11,0 до 14,1 ‰ (табл. 6), демонстрируя в первую очередь внутривидовую изменчивость, связанную с типом питания. Самые низкие значения  $\delta^{15}N$  отмечены у сеголеток сайки (менее 10 см), а высокие —

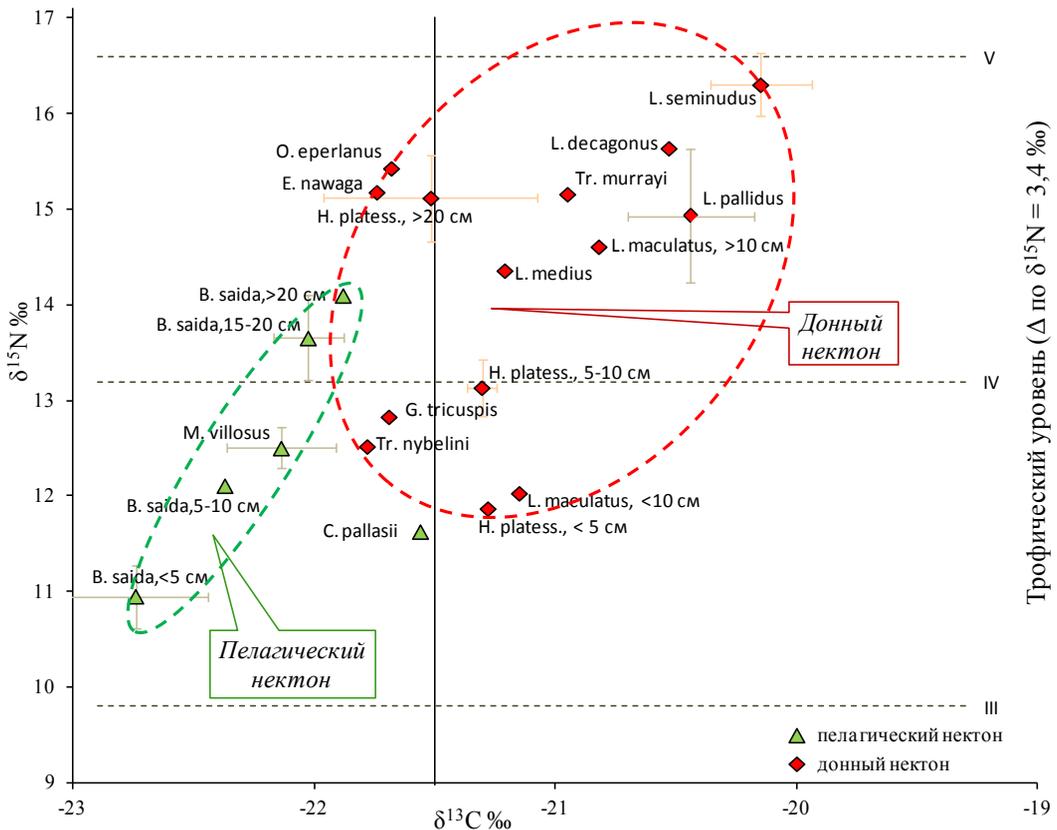


Рис. 3. Изотопный состав основных видов пелагического и донного нектона в Карском море ( $\pm$ SE): сплошная линия — условная граница разделения на пелагическое и донное сообщество; вертикальными и горизонтальными отрезками показаны стандартные ошибки средних значений

Fig. 3. Isotope composition for the main species of pelagic and bottom nekton in the Kara Sea ( $\pm$ SE): solid line — conditional boundary between the pelagic and benthic communities; vertical and horizontal whiskies — standard errors of averaging

у ее взрослых особей (более 20 см). Очевидно, что значения  $\delta^{15}\text{N}$  отражают степень хищничества. У сайки с увеличением размера рыб спектр их пищевого рациона расширяется, при этом в питании увеличивается доля нектона и бентоса (рис. 5).

Высокие значения  $\delta^{15}\text{N}$  у мойвы и сельди (ТУк 3,6–3,9) связаны с тем, что в рационе данных видов, наряду с планктоном, присутствовали личинки нектона (15–20 %), среди которых преобладали *Leptoclinius maculatus* (larvae —  $\leq 40$  мм).

Диапазон межвидовых вариаций средних значений  $\delta^{15}\text{N}$  у исследованных видов донного нектона составил 4,3 ‰ (табл. 6). У мелкого лептоклинуса *L. maculatus* < 10 см значения  $\delta^{15}\text{N}$  были наименьшими (12,0 ‰). Максимальные значения ( $\delta^{15}\text{N}$  — 16,3 ‰, ТУк — 4,9) имел ликод *Lycodes seminudus* (см. рис. 3). Ликоды отличаются широким спектром питания, их рацион включает, наряду с полихетами и креветками, головоногих моллюсков и рыб [Чучукало, 2006]. Изотопный состав азота и углерода указывает, что они относятся к типичным хищникам 3–4-го порядка, а основу их пищи в Карском море составляют донные животные. Остальные донные рыбы располагаются на III и IV трофических уровнях, т.е. являются консументами 2–3-го порядка.

Полученные значения изотопного состава углерода и азота у 50 видов (см. табл. 1) пелагических и донных гидробионтов (зоопланктон, зообентос, пелагический и донный нектон) в Карском море изменялись в широких пределах. Зоопланктон значительно

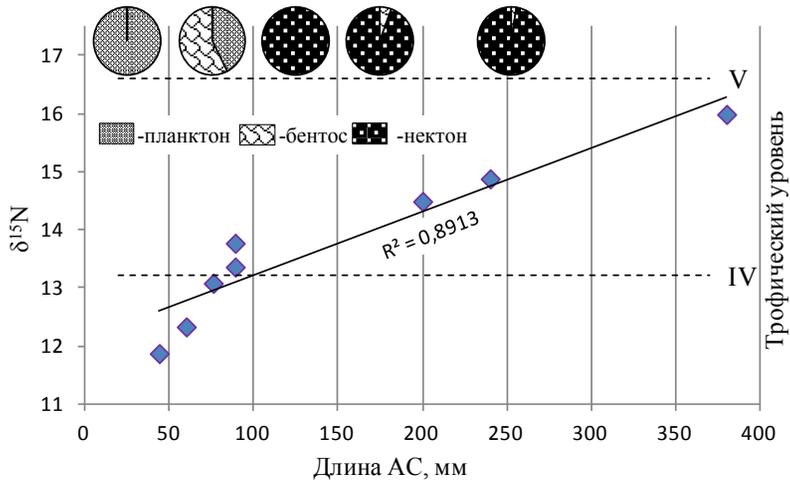


Рис. 4. Изменение трофического статуса камбалы-ерша в зависимости от размеров в сопоставлении со спектром питания в Карском море

Fig. 4. Trophic status of ruffed flounder in the Kara Sea in dependence on body size compared with the food spectrum

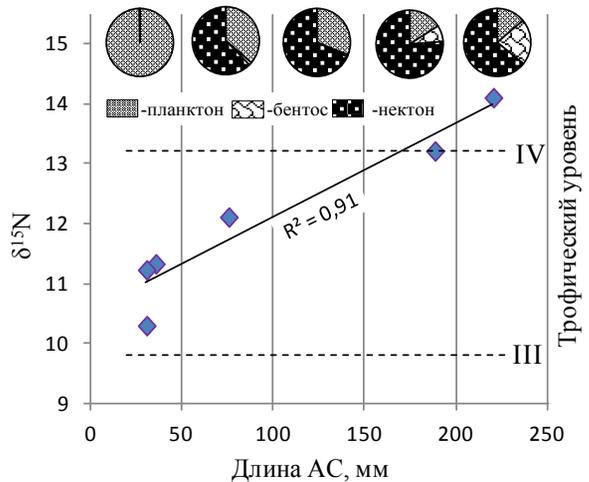


Рис. 5. Изменение трофического статуса сайки в зависимости от размера в сопоставлении со спектром питания в Карском море

Fig. 5. Trophic status of arctic cod in the Kara Sea in dependence on body size compared with the food spectrum

отличается от бентосных беспозвоночных изотопным составом углерода (см. рис. 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. Более высокое обогащение изотопом  $^{13}\text{C}$  донных пищевых цепей может являться результатом переработки фитодетрита планктонного происхождения в донных осадках [Lovvorn et al., 2005]. Значения  $\delta^{13}\text{C}$  взвешенного органического вещества в арктических морях обычно находится в пределах  $-24$  и  $-22$  ‰ [Hobson, Welch, 1992; Iken et al., 2005], причем в районах, находящихся под влиянием терригенного стока, происходит уменьшение значений  $\delta^{13}\text{C}$ , так как терригенный углерод по изотопному составу легче, чем морской [Naidu et al., 2000; Kendall et al., 2001].

На основании устойчивых различий в изотопном составе углерода между зоопланктоном и зообентосом в Карском море условная граница между пелагическим и донным сообществами соответствует среднему содержанию  $\delta^{13}\text{C}$   $-21,5$  ‰ (см. рис. 2). В Охотском и Беринговом морях граница, разделяющая пелагические и донные гидробионты, соответствует значению  $\delta^{13}\text{C}$   $-17,5$  [Горбатенко и др., 2008, Горбатенко, 2018]. Смещение условной границы между донным и пелагическим сообществами в

Карском море на 3 ‰ связано с более низким обогащением изотопом  $^{13}\text{C}$  у гидробионтов в данном арктическом бассейне.

Общая схема пищевых связей в пелагических и донных сообществах в летний период в Карском море представлена на рис. 6.

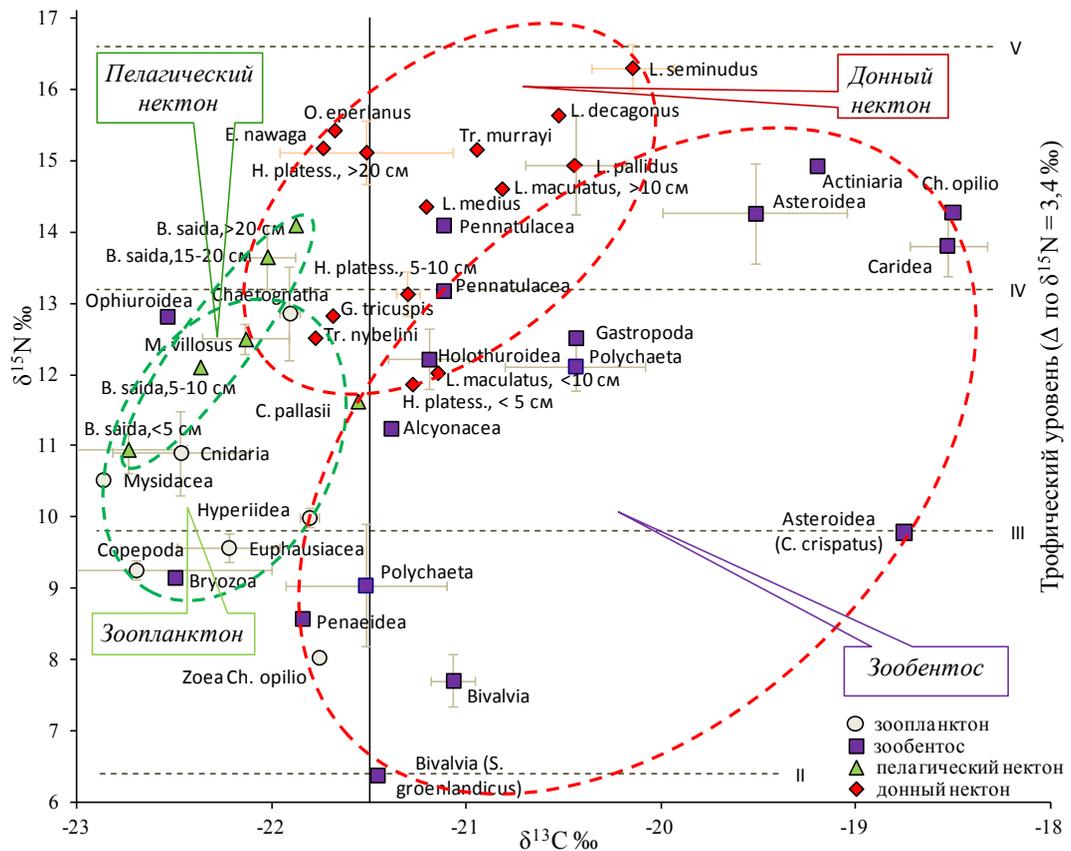


Рис. 6. Трофический статус гидробионтов в трофической сети Карского моря: II, III, IV, V — трофические уровни; сплошная линия — условная граница разделения на пелагическое и донное сообщество

Fig. 6. Trophic status of marine organisms in the trophic web of the Kara Sea: II, III, IV, V — trophic levels; solid line — conditional boundary between the pelagic and benthic communities

У всех рыб Карского моря диапазон вариаций изотопного состава углерода  $\delta^{13}\text{C}$  изменяется от  $-22,7$  (сеголетки сайки) до  $-20,2$  ‰ (ликод *L. seminudus*).

Величины  $\delta^{13}\text{C}$  в тканях каждого из проанализированных видов зависели от доли в рационе пелагических или донных животных. По значениям  $\delta^{13}\text{C}$  выделяются две группы рыб: в первую группу входят организмы, у которых основу питания составляют пелагические виды, поэтому значения  $\delta^{13}\text{C}$  были ниже  $-21,5$  ‰ (см. рис. 5). Сюда относятся все пелагические виды, а из донных — триглопс *T. nybelini*, молодь арктического шлемоносца *G. tricuspis* juv., навага *E. nawaga*, корюшка *O. eperlanus* и крупные особи камбалы-ерша *H. platessoides*. Во вторую группу вошли 6 видов донных рыб, потребляющих в основном донных животных (см. рис. 3).

Значения  $\delta^{15}\text{N}$  исследованных гидробионтов в пелагическом и донном сообществе изменялись в диапазоне от 6,4 (у двустворчатых моллюсков — фильтрующих сестонофагов *S. groenlandicus*) до 16,3 ‰ (у ликода *L. seminudus*), что соответствует трем трофическим уровням (см. рис. 6). Очевидно, что значения  $\delta^{15}\text{N}$  отражают элемент хищничества. Изотопный состав азота не только варьирует между различными видами гидробионтов, но может меняться также внутри одного вида с возрастом (увеличением

размеров тела), что связано с изменением спектра питания. Это продемонстрировано на примере сайки и камбалы-ерша (см. рис. 4, 5).

На основании полученных средних значений  $\delta^{15}\text{N}$  исследованные гидробионты были отнесены к трем трофическим уровням.

**Второй трофический уровень** занимают нехищные формы планктона и бентоса, у которых обнаружены самые низкие значения азота  $^{15}\text{N}$ , кормовая база их основана главным образом на ресурсах первичной продукции (ТУк — 2). По мере увеличения всеядности трофический уровень увеличивается, и гидробионты занимают промежуточное положение между II и III трофическими уровнями, являясь консументами 1-го и в меньшей степени 2-го порядков. Основу II трофического уровня составляют представители планктона — копеподы, эвфаузииды и личинки краба-стригуна; из бентоса — двустворчатые моллюски, мшанки, нехищные полихеты и примитивные креветки (см. рис. 6).

**Третий трофический уровень** более разнообразен и включает в основном консументов 2-го порядка — хищный планктон и бентос, а также рыб (рис. 6). Основу питания этой группы животных составляют гидробионты II трофического уровня пищевых цепей. Планктон этого уровня представлен крупной гипериидой *Th. libellula*, сагиттой *P. elegans*, мизидами и медузами. Среди бентосных беспозвоночных консументами второго порядка являются гастропода, 2 вида морских звезд, голотурии, мягкие кораллы, 4 вида полихет. Среди рыб к консументам второго порядка можно отнести молодь сайки, мойву, сельдь, а из донных видов — триглопса *T. nybelini*, молодь камбалы-ерша, люмпенов и арктического шлемоносца.

**Четвертый трофический уровень** включает консументов 3-го порядка, к которым в Карском море относятся из бентоса — актинии, морские перья, краб-стригун опилио и северная креветка, из рыб — крупная сайка, камбала-ерш и люмпены, триглопс *Triglops murrayi*, навага, зубатая корюшка и два вида ликофов (рис. 6).

Таким образом, на вершине пищевой пирамиды донного сообщества в Карском море находятся ликофы, зубатая корюшка и морские лисички, а в пелагиали — крупная сайка. Анализ содержимого желудков подтвердил, что у всех перечисленных рыб объектами питания являются гидробионты, составляющие основу III трофического уровня. Причем у морских лисичек в основу пищевого рациона входили донные беспозвоночные — декаподы и гаммариды, а у крупной сайки, зубатой корюшки и ликофов, наряду с беспозвоночными, — головоногие моллюски и рыбы (преобладают личинки и молодь сайки, личинки люмпенов и сельди).

Общая схема пищевых связей в пелагических и донных сообществах в Карском море в летний период по данным содержания желудков и анализа соотношения стабильных изотопов углерода  $\delta^{13}\text{C}$  и азота  $\delta^{15}\text{N}$  представлена на рис. 7.

Следует отметить, что в Карском море отсутствуют хищники, которые питаются крабом-стригуном опилио, что дает дополнительную возможность для увеличения его численности в данном регионе.

Полученные результаты демонстрируют высокую степень донно-пелагических связей через нектонные организмы, которые в той или иной степени зависят от донной и пелагической пищи. Заметим, что о тесных связях между планктоном и бентосом, особенно в высоких широтах, упоминалось и ранее [Petersen, Curtis, 1980], причем отмечалось, что донно-пелагические связи в морских экосистемах в высоких широтах более выражены, чем в низких.

В заключение отметим, что на первый взгляд донные организмы по изотопным характеристикам базируются на донной пищевой цепи и влияние органического вещества из пелагиали менее значительно. Это согласуется с данными исследователей, которые полагают, что и первичная бентосная продукция может снабжать значительным количеством органического углерода донных гидробионтов [Cahoon, Cooke, 1992; Takai et al., 2002]. Однако у нас нет информации о ледовых водорослях, продукция которых

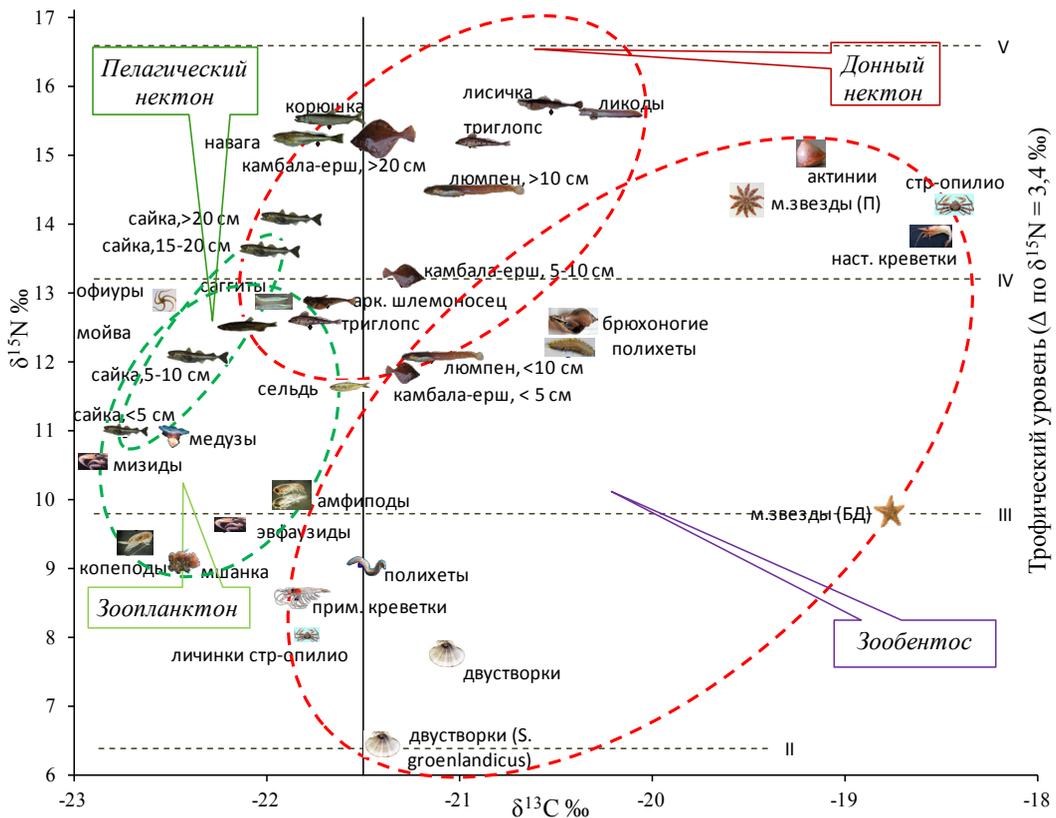


Рис. 7. Трофические связи в Карском море по данным содержания желудков и значениям стабильных изотопов углерода  $\delta^{13}\text{C}$  и азота  $\delta^{15}\text{N}$

Fig. 7. Trophic links in the Kara Sea determined by analyses of stomach content and values of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$

в западной Арктике является одним из основных источников (25–35 %) органического вещества донных осадков [Morris et al., 2015]. В Карском море, учитывая ледовую обстановку, ледовые водоросли также могут являться одним из основных источников органики в донном сообществе. Если значения  $\delta^{13}\text{C}$  у ледовых водорослей выше, чем у фитопланктона пелагиали, возможно, что более высокое обогащение изотопом  $^{13}\text{C}$  донных пищевых цепей может являться результатом переработки фитодетрита в донных осадках. В этом случае основным источником (60–70 %) органического вещества донных осадков является продукция из пелагиали. Таким образом, роль первичных планктонных и бентосных продуцентов в Карском море в наших исследованиях до конца не выяснена и необходимы дополнительные исследования.

### Выводы

В Карском море у исследованных гидробионтов наблюдаются относительно низкие значения  $\delta^{13}\text{C}$ . На основании устойчивых различий в изотопном составе углерода между зоопланктоном и бентосом граница между пелагическим и донным сообществами соответствует среднему содержанию  $\delta^{13}\text{C}$  —  $-21,5 \text{ ‰}$ .

Содержание изотопа углерода  $^{13}\text{C}$  в тканях и исследования по питанию рыб показали, что около 40 % видов донного нектона в основном замыкаются на пелагическую пищевую сеть, обходя традиционную глубоководную. У пелагических рыб основу питания составляют пелагические объекты. Хотя у доминирующего вида нектона — сайки — с увеличением размеров увеличивается доля зообентоса, у камбалы-ерша, напротив, — уменьшается.

Значения  $\delta^{15}N$  исследованных гидробионтов в пелагическом и донном сообществе изменялись в диапазоне от 6,4 до 16,3 ‰, что соответствует трем трофическим уровням и отражает элементы хищничества.

Трофические связи в Карском море демонстрируют высокую степень взаимозависимости донного и пелагического сообществ, поскольку пелагические и донные рыбы в той или иной степени являются потребителями как донной, так и пелагической пищи.

### **Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)**

Авторы выражают глубокую признательность всем сотрудникам, принимавшим участие в арктической экспедиции в Карском море и участвовавшим в сборе материалов, использованных в работе, а также ведущему специалисту Н.Е. Кравченко за подготовку таблиц и рисунков.

The authors are deeply grateful to the members of the Arctic expedition to the Kara Sea who collected the materials for this study and to N.E. Kravchenko, leading specialist of TINRO, for his assistance in preparing tables and figures for the manuscript.

### **Финансирование работы (FUNDING)**

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study had no sponsor funding.

### **Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)**

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были 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)**

К.М. Горбатенко — сбор и обработка материалов, написание статьи; И.В. Мельников — интерпретация результатов, подготовка таблиц и рисунков, редакторская правка.

K.M. Gorbatenko — data collection and processing, text writing; I.V. Melnikov — interpretation of results, preparation of tables and figures, editing.

### **Список литературы**

Арашкевич Е.Г. Характер питания копепод северо-западной части Тихого океана // Океанол. — 1969. — Т. 9, № 5. — С. 857–873.

Атлас кишечнорастных дальневосточных морей России / С.В. Явнов ; под ред. В.И. Чучукало. — Владивосток : Русский Остров, 2010а. — 168 с.

Атлас морских звезд дальневосточных морей России / С.В. Явнов ; под ред. В.А. Ракова. — Владивосток : Русский Остров, 2010б. — 240 с.

Горбатенко К.М. Трофодинамика гидробионтов в Охотском море : дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток, 2018. — 468 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. 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. Исследование трофической структуры экосистемы пелагиали Охотского моря по изотопному составу азота и углерода в органическом веществе гидробионтов // Тез. докл. 17-го симпоз. по стабильным изотопам. — М. : ГЕОХИ, 2004. — С. 68–69.

- 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.** Питание и пищевые отношения нектона в эпипелагиали северной части Охотского моря : дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2004. — 316 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.
- 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.** Питание и распределение эвфаузиид Японского моря // Зоол. журн. — 1955. — Т. 34, № 1. — С. 85–97.
- Скарлато О.А.** Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана : моногр. — Л. : Наука, 1981. — 480 с.
- Токранов А.М., Толстяк А.Ф.** Пищевая ниша дальневосточной наваги *Eleginus gracilis* (Tilesius) в прибрежных водах Камчатки // Изв. ТИНРО. — 1990. — Т. 111. — С. 114–122.
- Турпаева Е.П.** Питание и пищевые группировки морских донных беспозвоночных // Тр. ИОАН СССР. — 1953. — Т. 7. — С. 259–299.
- Цихон-Луканина Е.А.** Трофология водных моллюсков : моногр. — М. : Наука, 1987. — 175 с.
- Чучукало В.И.** Питание и пищевые отношения нектона и нектобентоса в дальневосточных морях : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 484 с.
- Чучукало В.И., Шебанова М.А.** Характеристика питания некоторых видов креветок в Охотском море весной 2002 г. // Изв. ТИНРО. — 2003. — Т. 138. — С. 190–196.
- Barnes R.D.** Tube-building and feeding in Chaetopterid Polychaetes // Biol. Bull. — 1965. — Vol. 129, № 2. — P. 217–233.
- 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.
- Sahoon 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.
- Carey A.G.** Food sources of sublittoral, bathyal and abyssal asteroids in the northeast Pacific Ocean // Ophelia. — 1972. — Vol. 10(1). — P. 35–47.
- 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.
- 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.

**Jaschinski S., Hansen T., Sommer U.** Effects of acidification in multiple stable isotope analyses // *Limnology and Oceanography Methods*. — 2008. — Vol. 6, № 1. — P. 12–15. DOI: 10.4319/lom.2008.6.12.

**Kendall C., Silva S.R., Kelly V.J.** Carbon and nitrogen isotopic compositions of particulate organic matter in four large river systems across the United States // *Hydrol. Process*. — 2001. — Vol. 15, № 7. — P. 1301–1346.

**Kharlamenko V.I., Brandt A., Kiyasko S.I., Würzberg L.** Trophic relationship of benthic invertebrate fauna from the continental slope of the Sea of Japan // *Deep-Sea Res. II*. — 2013. — Vol. 86. — P. 34–42. DOI: 10.1016/j.dsr2.2012.08.007.

**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 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.

**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. 28–43. DOI: 10.1016/j.ecss.2015.06.011.

**Naidu A.S., Cooper L.W., Finney B.P. et al.** Organic carbon isotope ratios ( $\delta^{13}\text{C}$ ) of Arctic Amerasian continental shelf sediments // *Int. J. Earth Sci.* — 2000. — Vol. 89. — P. 522–532. DOI: 10.1007/s005310000121.

**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.

**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., 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.

## 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 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.

**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.

**Gorbatenko, K.M.**, Trophodynamics of aquatic organisms in the Sea of Okhotsk, *Doctoral (Biol.) Dissertation*, Vladivostok, 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.Ye., Ignat'ev, A.V., and Velivetskaya, T.A.**, The study of trophic structure of the pelagic zone ecosystem of the Sea of Okhotsk, based on N and C isotope composition of organic matter of aquatic organisms, in *Tezisy dokl. 17-go simpoziuma po stabil'nyim izotopam* (Proc. 17<sup>th</sup> Symp. on Stable Isotopes), Moscow: Inst. Geokhim. Anal. Khim., 2004, pp. 68–69.

**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.**, Diet and feeding interactions of nekton in the epipelagic zone of the northern Sea of Okhotsk, *Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2004.

**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.

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

**Skarlato, O.A.**, *Dvustvorchatye mollyuski umerennykh shirot zapadnoi chasti Tikhogo okeana* (Bivalves in Temperate Latitudes of the Western Pacific Ocean), Leningrad: Nauka, 1981.

**Tokranov, A.M. and Tolstyak, A.F.**, Food niche of the Pacific navaga *Eleginus gracilis* (Tilesius) in coastal waters of Kamchatka, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1990, vol. 111, pp. 114–122.

**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.

**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-Tsentr, 2006.

**Chuchukalo, V.I. and Shebanova, M.A.**, Characteristics of feeding of some shrimp species in the Okhotsk Sea in spring of 2002, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2003, vol. 138, pp. 190–196.

**Barnes, R.D.**, Tube-building and feeding in Chaetopterid Polychaetes, *Biol. Bull.*, 1965, vol. 129, no. 2, pp. 217–233.

**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

**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.

**Carey, A.G.**, Food sources of sublittoral, bathyal and abyssal aster-oids in the northeast Pacific Ocean, *Ophelia*, 1972, vol. 10(1), pp. 35–47.

**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.

**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

**Jaschinski, S., Hansen, T., and Sommer, U.**, Effects of acidification in multiple stable isotope analyses, *Limnology and Oceanography Methods*, 2008, vol. 6, no. 1, pp. 12–15. doi 10.4319/lom.2008.6.12

**Kendall, C., Silva, S.R., and Kelly, V.J.**, Carbon and nitrogen isotopic compositions of particulate organic matter in four large river systems across the United States, *Hydrol. Process.*, 2001, vol. 15, no. 7, pp. 1301–1346.

**Kharlamenko, V.I., Brandt, A., Kiyasko, S.I., and Würzberg L.**, Trophic relationship of benthic invertebrate fauna from the continental slope of the Sea of Japan, *Deep-Sea Res., Part II*, 2013, vol. 86, pp. 34–42. doi 10.1016/j.dsr2.2012.08.007

**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 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

**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. 28–43. doi 10.1016/j.ecss.2015.06.011

**Naidu, A.S., Cooper, L.W., Finney, B.P., Macdonald, R.W., Alexander, C., and Semiletov, I.P.**, Organic carbon isotope ratios ( $\delta^{13}C$ ) of Arctic Amerasian continental shelf sediments, *Int. J. Earth Sci.*, 2000, vol. 89, pp. 522–532. doi 10.1007/s005310000121

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

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

*Поступила в редакцию 7.06.2024 г.*

*После доработки 3.07.2024 г.*

*Принята к публикации 13.09.2024 г.*

*The article was submitted 7.06.2024; approved after reviewing 3.07.2024;  
accepted for publication 13.09.2024*