

СРАВНЕНИЕ ТРОФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ БЕНТОСНЫХ СООБЩЕСТВ ПЕЧОРСКОГО МОРЯ НА ГЛИНИСТО-ЗАИЛЕННОМ И ПЕСЧАНО-РАКУШНОМ ГРУНТЕ

А. К. Залота¹, П. Ю. Дгебуадзе², А. А. Гебрук³,
О. П. Коновалова⁴, Н. В. Шабалин⁴

¹ *Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН,
Россия, 117997, Москва, Нахимовский проспект, д. 36,
e-mail: azalota@gmail.com;*

² *Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,
Россия, 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33,
e-mail: p.dgebuadze@gmail.com;*

³ *Эдинбургский университет, Олд Колледж, Саут Бридж, Эдинбург,
EH8 9YL, Великобритания,*

⁴ *Центр морских исследований МГУ им. М. В. Ломоносова,
Россия, 119607, Москва, Раменский бульвар, д. 1*

Изменчивость структуры бентосных сообществ в современном мире усиливается под воздействием природных процессов и антропогенных факторов, включая климатические изменения. Мелководное Печорское море, характеризующееся высоким пресноводным стоком, особенно уязвимо к таким изменениям. Оценка устойчивости экосистем требует изучения не только биоразнообразия и биомассы донных организмов, но и изменений трофических взаимосвязей, лежащих в основе экосистемных процессов.

В данной работе исследована трофическая структура двух типов бентосных сообществ в районе нагула восстанавливающейся популяции атлантического моржа (*Odobenus rosmarus* (Linnaeus, 1758)) у острова Вайгач. На основе литературных данных и анализа стабильных изотопов углерода и азота определены трофическое положение и тип питания массовых видов макро- и мегабентосных беспозвоночных. В песчано-ракушечных биотопах доминируют голотурии-детритофаги и двустворчатые моллюски-сестонофаги, тогда как в заиленных грунтах, обогащенных органическим осадком, отмечены высокая биомасса донных организмов, разнообразие детритофагов и преобладание двустворчатых моллюсков-сестонофагов.

На всех исследованных станциях выявлено присутствие крупных подвижных хищников, включая инвазивного краба-стригуна, конкурирующего с моржами за кормовые ресурсы, преимущественно моллюсков. Полученные результаты формируют научную основу для дальнейших исследований трофической структуры Печорского моря, мониторинга динамики пищевых сетей и оценки устойчивости экосистем в условиях продолжающихся изменений окружающей среды.

Ключевые слова: Печорское море, трофическая структура, экология бентосных сообществ, анализ стабильных изотопов

Введение

Печорское море – мелководная (до 210 м) полузамкнутая акватория в юго-восточной части Баренцева моря, более половины года покрытая льдом (Добровольский, Залогин, 1982). До недавнего времени этот регион оставался относительно нетронутым, с минимальным коммерческим рыболовством, в отличие от большей части Баренцева моря (Bauch, Schlosser, Fairbanks, 1995; Denisenko et al., 2019). Нефтяное месторождение Приразломное, введенное в эксплуатацию в 2013 г., является первым в России проектом по добыче нефти на арктическом континентальном шельфе. Оно расположено в Печорском море примерно в 50 км от охраняемых территорий острова Вайгач (Государственный региональный комплексный природный заказник «Вайгач») и в 30 км от острова Матвеев (Ненецкий государственный природный заповедник). Этот район находится в пределах важных мест нагула атлантических моржей (Semenova, Boltunov, Nikiforov, 2019; Denisenko et al., 2019; Gebruk et al., 2021a).

В Баренцевом море атлантический морж *Odobenus rosmarus* (Linnaeus, 1758) находится под угрозой исчезновения по классификации Красной книги Российской Федерации и как близкий к уязвимому положению в Красном списке угрожаемых видов Международного союза охраны природы (IUCN, 2024). Он обитает в районе Шпицбергена, Земли Франца-Иосифа, Новой Земли и Печорского моря (Wiig et al., 2014). Печорская популяция моржей образует лежбища на островах Колгуев, Долгий, Матвеев, Голец и Вайгач, объединяясь в скопления численностью до 1000 особей на островах Вайгач и Матвеев (Ануфриев, Глотов, Золотой, 2017; Семенова, Болтунов, Никифоров, 2015; Lydersen et al., 2012). Печорское море не только обеспечивает важные места лежбищ для моржей с высокой плотностью скоплений, но и является средой обитания полуизолированной, генетически уникальной группы, практически не совершающей миграций (Semenova, Boltunov, Nikiforov, 2019). Ускоряющееся изменение климата в Арктике, наряду с антропогенным воздействием, увеличивает угрозу для атлантических моржей, влияя на их популяцию и среду обитания (Laidre et al., 2008). Совокупное воздействие климатических изменений, сокращения морского льда, эрозии береговой линии, шумового загрязнения и разрушения местообитаний может негативно сказаться на лежбищах моржей и их основных кормовых ресурсах – бентосных организмах.

В то же время в этом районе относительно недавно появился крупный краб-вселенец. Краб-стригун *Chionoecetes opilio* является видом-вселенцем в Баренцевом регионе, впервые обнаруженным в середине 1990-х годов (Kuzmin, Akhtarina, Meni, 1999). На сегодняшний день он образовал самовоспроизводящуюся промысловую популяцию в Баренцевом море (Jørgensen & Spiridonov, 2013; Mullowney et al., 2018). Рацион краба-стригуна хорошо описан в его естественном ареале, где он считается хищным или всеядным видом, но с преобладанием животной пищи в его рационе (Тарвердиева, 1976; Надточий и др., 2001; Чучукало и др., 2011; Divine et al., 2017). Исследования состава желудков крабов в Баренцевом и Карском морях, куда они вселились, показали более значительную долю детрита в рационе, чем в их естественной

среде обитания (Павлов, 2007; Носова, 2016; Соколов и др., 2016; Agnalt et al., 2011; Zakharov et al., 2021; Burukovsky et al., 2021; Kiselev, Zalota, 2024). Схожую картину выявили исследования питания крабов-стригунов в Печорском море в 2018 г. (Gebruk et al., 2021б). Там было показано широкое перекрытие трофических ниш местных крабов с крабом-вселенцем, что предполагает прямую конкуренцию за пищевой ресурс. Чужеродный краб-стригун оказывает дополнительное давление на местные сообщества макробентоса, что может привести к сокращению биомассы, биоразнообразия и перестройкам в трофической структуре бентосных сообществ (Kiselev, Zalota, 2024; Udalov et al., 2024; Zalota et al., 2024). Таким образом, присутствие краба-стригуна в Печорском море представляет потенциальную угрозу для макробентоса, включая кормовые ресурсы моржей.

Бентосные кормовые ресурсы атлантического моржа в Печорском море не были всесторонне изучены, поскольку некоторые из ключевых мест нагула, например, у острова Вайгач (Semenova, Boltunov, Nikiforov, 2019) находятся на мелководье. Большинство бентосных исследований в Печорском море проводятся на борту крупных научно-исследовательских судов, в результате чего прибрежные мелководья остаются в значительной степени недооцененными (Dahle et al., 1998; Denisenko et al., 2003). Более поздние попытки решить эту проблему были предприняты на острове Долгий (Denisenko et al., 2019; Sukhotin, Krasnov, Galaktionov, 2008) и у острова Вайгач (Gebruk et al., 2021б). Однако данных о биоразнообразии и биомассе видов недостаточно для оценки кормовой базы и динамики изменений в бентосных сообществах.

Трофические взаимодействия являются одним из основных типов отношений между животными в экосистеме, а изучение структуры и функционирования пищевых цепей позволяет нам оценить устойчивость экосистемы (Elton, 1927; Saint-Béat et al., 2015). Изменения в пищевых цепях могут в конечном итоге повлиять на все виды, населяющие экосистему (David et al., 2017). Теория трофической динамики позволяет моделировать энергетические пути в экосистеме в виде дискретных трофических уровней (ТУ) (Lindeman, 1942). Трофическое положение (ТП), в отличие от ТУ, измеряется в непрерывном масштабе, что учитывает всеядность видов, которая особенно актуальна в морских экосистемах (Vander Zanden, Rasmussen, 1996). ТП отдельных видов и общая трофическая структура сообщества предоставляют мощные ресурсы для оценки устойчивости и чувствительности пищевых сетей в условиях стресса (Rooney, McCann, Moore, 2008).

Анализ стабильных изотопов углерода и азота является широко используемым инструментом для оценки трофического положения и источника органического материала в морских экосистемах (Hussey et al., 2014; McTigue, Dunton, 2017; McGovern et al., 2018). Соотношение изотопов углерода мало меняется на разных трофических уровнях и используется для определения источника органического материала (источника первичной продукции) (DeNiro, Epstein, 1978; Peterson, Fry, 1987). Соотношение изотопов азота обычно обогащается на 3–4 ‰ между добычей и потребителем, что позволяет сделать вывод об их трофическом положении (Minagawa, Wada, 1984; Post, 2002).

Бентосных беспозвоночных животных часто относят к четырем режимам питания (или типам питания) на основе морфологии их ротовых частей и их положения на морском дне (Graeve et al., 1997). Сестонофаги захватывают пищевые частицы из водной толщи (Sokolova, 1972; Walker, Vambach, 1974). Детритофаги подразделяются на поверхностных и подповерхностных, которые получают пищу из осевшего материала на поверхности или в более глубоких горизонтах осадков (Lopez, Levinton, 1987). Хищники/падальщики активно охотятся на свою добычу или питаются мертвыми организмами (Walker, Vambach, 1974; Bluhm et al., 2009). Во всех группах типов питания виды демонстрируют высокую изменчивость в своих предпочтениях первичных источников продукции и трофических уровнях (Zinkann et al., 2021; Le Loc'h, Hilly, Grall, 2008). Эта изменчивость может быть связана с таксономическим разнообразием, различными размерами, степенью избирательности в питании и уровнем подвижности видов, принадлежащих к этим основным трофическим группам. Однако для большинства видов бентосных беспозвоночных животных существует мало информации об их рационе и пластичности в различных условиях. Сравнение результатов анализа стабильных изотопов углерода и азота с имеющимися литературными данными может пролить свет на источники пищи многих недостаточно изученных видов.

Анализ морской пищевой сети с различными способами питания может стать первым шагом к оценке устойчивости сообщества и позволить в дальнейшем выявить структурные изменения под воздействием негативных факторов. Таким образом, целью данной работы является описание трофического положения и типа питания массовых видов макро- и мегабентосных организмов в кормовом районе атлантического моржа и присутствия краба-вселенца в Печорском море.

Методы

Материал для исследования был собран в 2018 г. в ходе рейса ИС «Картеш» в Печорском море (юго-восточная часть Баренцева моря) у островов Вайгач (станции 9N и 4N) и Долгий (станция D1) (рисунок 1). На станциях 9N и 4N количественные пробы были отобраны дночерпателем Океан-0.25 (по пять повторностей в каждой точке), промыты на палубе через сито с ячейей 0.5 мм и зафиксированы в 96 % этаноле. В лаборатории образцы были обработаны, организмы идентифицированы и взвешены с точностью до третьего знака. Биомасса рассчитывалась как сумма всех повторных проб для каждой станции.

Для изотопного анализа качественные пробы донных беспозвоночных отбирались на всех станциях с помощью малого трала Сигсби (раскрытие 1 м, траление 15 мин при скорости 0.7–1 узел). Отобранные организмы замораживались и доставлялись в лабораторию для последующей подготовки.

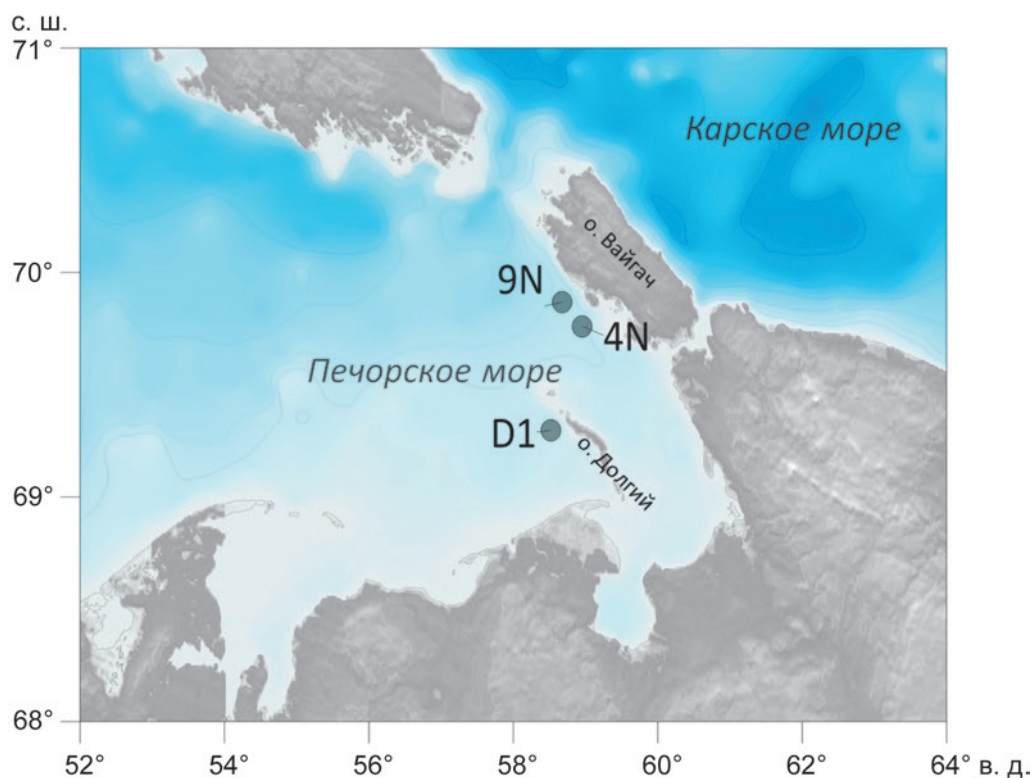


Рис. 1 – Карта-схема района отбора проб

Образцы были высушены при температуре 70 °С в течение пяти дней. Далее материал был измельчен с помощью ступки и пестика и завернут в оловянную фольгу, содержащую 200–500 мкг животного материала. Изотопный анализ выполнялся с помощью изотопного масс-спектрометра Thermo Delta V Plus и элементного анализатора Thermo Flash 1112 в Центре коллективного пользования Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН. Соотношение стабильных изотопов ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ и $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) представлено в единицах отклонения (промилли, δ , ‰) от международных стандартов (Vienna PeeDee Belemnite (VPDB) для $\delta^{13}\text{C}$ и атмосферного N^2 для $\delta^{15}\text{N}$). Аналитическая погрешность определения изотопного состава (SD в лабораторном стандартном анализе белка B2155, $n = 6-8$) не превышала 0.2 ‰. Значения $\delta^{13}\text{C}$ животных с массовым отношением C/N выше четырех были скорректированы с учетом концентрации липидов с использованием математического уравнения, предложенного Post и др. (Post et al., 2007). Средние значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N} \pm$ стандартное отклонение (SD) приведены в таблице 1.

Все организмы были отнесены к трем группам, обобщенным по типу питания на основе доступной литературы (таблицы 1, 2). Эти категории отражают метод добычи пищи, а не предпочтения в отношении пищевых объектов. Детритофаги – организмы, которые собирают пищу с поверхности или из-под поверхности осадков, в основном заглатывая осадки; сестенофаги собирают пищу из толщи воды; а активные хищники – это мобильные виды, которые активно питаются падалью или охотятся на живых организмов (Włodarska-Kowalczyk et al., 2019). Изотопные данные использовались для

расчета трофических позиций всех этих видов, которые могут демонстрировать различные уровни всеядности и плотоядности в пределах одной и той же гильдии типов питания.

Для всех проанализированных организмов было рассчитано их трофическое положение (ТП) по формуле (Vander Zanden, Rasmussen, 1999):

$$\text{ТП} = \lambda + (\delta^{15}\text{N}_{\text{конс}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{база}}) / \Delta n,$$

где λ – трофический уровень «базового изотопного уровня» (2 для первичных консументов, использованных в данной работе); $\delta^{15}\text{N}_{\text{конс}}$ – соотношение стабильных изотопов азота интересующего вида; $\delta^{15}\text{N}_{\text{база}}$ – соотношение стабильных изотопов азота вида базового изотопного уровня; Δn – трофический шаг 3.4 ‰, которое широко используется для природных водных экосистем (Post, 2002). В качестве базового изотопного уровня использовали долгоживущих первичных консументов (двустворчатых моллюсков *Ciliatocardium ciliatum* на станциях 4N и 9N, и *Serripes groenlandicus* на ст. D1) т. к. соотношения стабильных изотопов у них оказываются более устойчивыми, чем у водорослей (Post, 2002).

Результаты

Диапазон глубин на исследованных станциях составлял 18–42 м. Грунтовые характеристики различались: на станции 9N (глубина 42 м) преобладал глинисто-илистый песок с небольшими вкраплениями ракушек, покрытых баянусами. В макробентосе доминировали брюхоногие моллюски из группы Neogastropoda и двустворчатые моллюски-астартиды. На станции 4N (глубина 25 м) грунт был представлен хорошо промываемым песком с минимальным содержанием ила, где преобладали десятиногие ракообразные. В точке D1 (глубина 18 м) осадок состоял из сильно заиленного песка, характеризующегося низким разнообразием донных беспозвоночных, среди которых доминировали брюхоногие и двустворчатые моллюски.

На двух станциях, где проводился количественный отбор проб, было выявлено 91 вид макрозообентосных организмов. На станции 4N зарегистрировано 72 вида с общей биомассой 56.4 г/м², на станции 9N – 64 вида с биомассой 122.9 г/м². Массовые виды (биомассой более 0.1 г/м²) составляли 97.6 % от общей биомассы на станции 4N (14 видов, 55 г/м²) и 99 % на станции 9N (22 вида, 121.7 г/м²) (таблица 2).

Основу видового разнообразия составляли двустворчатые моллюски, доля которых достигала 27.4 % общей биомассы на станции 4N (8 видов) и 81.7 % на станции 9N (6 видов). Значительный вклад в биоразнообразие вносили также многощетинковые черви – 2.3 % от биомассы на 4N (5 видов) и 10.7 % на 9N (11 видов). Вклад в общую биомассу на станции 4N был максимальным у голотурий *Pentamera calcigera* (67.9 %), а на станции 9N – у двустворчатых моллюсков *Astarte borealis* (74.4 %).

Табл. 1 – Количество проб (*n*), трофическое положение (ТП), средние ± стандартное отклонение изотопных величин ($\delta^{13}C$ и $\delta^{15}N$) и массового соотношения углерода и азота (*C/N*) организмов разного типа питания собранных на 4 станциях (Ст.) в Печорском море в 2018 г.

Таксон	Вид	Сокр.	Ст.	<i>n</i>	$\delta^{13}C$	$\delta^{15}N$	<i>C/N</i>	ТП	Тип питания
Зоопланктон	Зоопланктон	ZooPlktn	9N	1	-22.5	6.2	6.6	1.8	–
Bivalvia	<i>Astarte borealis</i> (Schumacher, 1817)	AstBor	D1	3	-21±0.4	7.3±0.4	3.8±0.2	2.1	Сестонофаг
	<i>Ciliatocardium ciliatum</i> (Fabricius, 1780)	Ciliaterd	4N	4	-20.9±0.1	7.1±0.3	3.4±0.1	2	Сестонофаг
			9N	1	-20.7	6.9	3.4	2	
	<i>Serripes groenlandicus</i> (Mohr, 1786)	Serrrip	D1	3	-21.4±0.1	7±0.3	3.4±0.1	2	Сестонофаг
<i>Yoldia hyperborea</i> (Gould, 1841)	Yold	D1	4	-21.5±0.1	7.1±0.3	3.4±0.1	2	Детритофаг	
Gastro-poda	<i>Buccinum cyaneum</i> Bruguière, 1789	BuccCya	D1	3	-20.5±0.3	12.1±0.9	3.6±0	3.5	Хищник/ Падальщик
	<i>Buccinum scalariforme</i> Møller, 1842	BuccScal	4N	2	-19.3±0.3	12.3±0.8	3.4±0.1	3.5	Хищник/ Падальщик
			9N	1	-19.5	11.2	3.5	3.3	
			D1	4	-20.6±0.1	10.8±0.3	3.7±0.1	3.1	
	<i>Margarites</i> spp.	Marg	4N	1	-20.5	10.5	3.4	3	Детритофаг
			D1	5	-20.7±0.1	10.8±0.4	3.5±0.1	3.1	
	Naticidae	Naticid	4N	3	-19.5±0.4	10.2±0.6	3.5±0.1	2.9	Хищник/ Падальщик
			D1	7	-20.4±0.4	10.1±0.6	3.7±0.1	2.9	
	<i>Neptunea despecta</i> (Linnaeus, 1758)	NeptDesp	4N	7	-18.8±0.4	12±0.7	3.7±0.3	3.4	Хищник/ Падальщик
			9N	2	-19.1±0.2	11.6±1.2	3.6±0.1	3.4	
D1			3	-20.1±0	12.2±0.4	4±0	3.5		
Polychaeta	<i>Cistenides hyperborea</i> Malmgren, 1866	Pectin	D1	2	-21.8±1	8.1±1.6	4±0.6	2.3	Детритофаг
Decapoda	<i>Chionoecetes opilio</i> (Fabricius, 1788)	ChiOp	4N	5	-19.8±0.4	12.4±0.3	3.5±0.1	3.6	Хищник/ Падальщик
			9N	6	-20±0.3	12.7±0.3	3.4±0	3.7	
			D1	1	-20.4	11.7	3.5	3.4	
	<i>Crangon crangon</i> (Linnaeus, 1758)	Crang	9N	2	-19.1±0.1	13.2±1	3.4±0.1	3.9	Хищник/ Падальщик
	<i>Eualus gaimardii</i> (H. Milne Edwards, 1837)	Eualus	D1	1	-21.1	12.4	3.5	3.6	Хищник/ Падальщик
	<i>Hyas araneus</i> (Linnaeus, 1758)	HyaAr	4N	10	-20.5±0.3	12.3±0.5	3.5±0.1	3.5	Хищник/ Падальщик
	<i>Pagurus pubescens</i> Krøyer, 1838	PagPub	4N	8	-19.7±0.2	12.4±0.3	3.3±0	3.6	Хищник/ Падальщик
9N			8	-20±0.5	11.5±0.5	3.4±0	3.4		
D1			2	-20.1±0.1	11.7±0.2	3.4±0	3.4		
Osteich-thyes	Agonidae	Agonid	4N	2	-20.2±0.5	13.7±0	3.4±0	3.9	Хищник/ Падальщик
	<i>Boreogadus saida</i> (Lepechin, 1774)	BorSaid	4N	1	-21.8	12.1	3.6	3.5	Хищник/ Падальщик
	<i>Hippoglossoides platessoides</i> (Fabricius, 1780)	HippPl	4N	2	-22±0.1	10.7±1.1	3.5±0.1	3.1	Хищник/ Падальщик
D1			1	-22.8	11	3.4	3.1		

Табл. 2 – Процент от общей биомассы (г/м²) массовых видов (более 0.1 г/м²) макробентосных животных с различными типами питания, собранных на двух станциях в Печорском море в 2018 г.

Таксон	Вид	Тип питания	Процент биомассы		Литература
			ст. 9N	ст. 4N	
Bivalvia	<i>Astarte borealis</i> (Schumacher, 1817)	Сестонофаг	74.4	14.2	Huber, 2010; Iken et al., 2010
	<i>Astarte crenata</i> (Gray, 1824)	Сестонофаг	0.2	2.3	Roy et al., 2015; Kokarev et al., 2017
	<i>Ciliatocardium ciliatum</i> (Fabricius, 1780)	Сестонофаг	1.5	5.1	Beesley et al., 1998; Huber, 2010; Iken et al., 2010; Serratos, 2015
	<i>Ennucula tenuis</i> (Montagu, 1808)	Детрит/ Сестон	0.2	0.3	Iken et al., 2010; Macdonald et al., 2010; Link et al., 2013; Kokarev et al., 2017
	<i>Hiatella arctica</i> (Linnaeus, 1767)	Сестонофаг		0.6	Kędra et al., 2012
	<i>Macoma calcarea</i> (Gmelin, 1791)	Детрит/ Сестон	4.8	0.8	Наумов и др., 1987; Sun et al., 2009; Iken et al., 2010
	<i>Mya truncata</i> Linnaeus, 1758	Сестонофаг		0.2	Fish, Fish, 2011; Shojaei, 2016
	<i>Serripes groenlandicus</i> (Mohr, 1786)	Сестонофаг		3.8	Beesley et al., 1998; Huber, 2010; McTigue, Dunton, 2014
	<i>Yoldia hyperborea</i> (Gould, 1841)	Детрит/ Сестон	0.6		Stead, Thompson, 2006; Huber, 2010; Iken et al., 2010; Roy et al., 2015
Polychaeta	<i>Aglaophamus malmgreni</i> (Théel, 1879)	Хищник/ Падалщик	0.1	0.5	Morata, Michaud, 2013; Kokarev et al., 2017
	<i>Ampharete</i> sp.	Детритофаг	0.4		Fauchald, Jumars, 1979; Link et al., 2013;
	<i>Chone</i> sp.	Сестон/ Детрит	6.3		Fauchald, Jumars, 1979; Morata, Michaud, 2013; Jumars et al., 2015
	Cirratulidae gen. sp.	Детритофаг		0.3	Fauchald, Jumars, 1979
	<i>Lysippe labiata</i> Malmgren, 1866	Детритофаг	0.3		Fauchald, Jumars, 1979; Kokarev et al., 2017
	Maldanidae gen. sp.	Детритофаг	0.6		Jumars et al., 2015
	<i>Nephtys ciliata</i> (Müller, 1788)	Хищник/ Падалщик	2.1		Tamelaender et al., 2006; Kokarev et al., 2017
	Polynoidae gen. sp.	Хищник/ Падалщик	0.1		Fauchald, Jumars, 1979; Brusca, Brusca, 2003; Jumars et al., 2015
	<i>Scalibregma inflatum</i> Rathke, 1843	Детритофаг	0.4		Hartmann-Schröder, 1996
	<i>Scoloplos armiger</i> (Müller, 1776)	Детритофаг	0.2	1.1	Fauchald, Jumars, 1979
	<i>Terebellides stroemii</i> Sars, 1835	Детритофаг	0.1	0.2	Renz et al., 2018
	<i>Travisia forbesii</i> Johnston, 1840	Детритофаг	0.1	0.2	Hartmann-Schröder, 1996

Продолжение табл. 2

Таксон	Вид	Тип питания	Процент биомассы		Литература
			ст. 9N	ст. 4N	
Nemertea	Nemertea gen. sp.	Хищник/ Падальщик	0.1		Fish, Fish, 2011; Morata, Michaud, 2013
Sipuncula	<i>Golfingia margaritacea</i> (Sars, 1851)	Детритофаг	2.4		Shojaei et al., 2015; Divine et al., 2015
Holothuroidea	<i>Pentamera calcigera</i> Stimpson, 1851	Детритофаг		67.9	Macdonald et al., 2010
Hexacorallia	Edwardsiidae gen. sp	Сестонофаг	0.2		Brusca, Brusca, 2003
Amphipoda	<i>Protomedeia fasciata</i> Krøyer, 1842	Детрит/ Сестон	0.1		Stoker, 1978; Serratos, 2015
Decapoda	<i>Pagurus pubescens</i> Krøyer, 1838	Хищник/ Падальщик	3.8		Berge et al., 2009; McTigue, Dunton, 2014

На станции 4N основную биомассу составляли детритофаги (70.7 % от общей биомассы, 7 видов), за ними следовали сестонофаги (26.3 %, 5 видов), а единственный хищный вид, *Aglaophamus malmgreni*, составлял 0.5 % (рисунок 2). На станции 9N преобладали сестонофаги (82.3 %, 4 вида), тогда как доля детритофагов была ниже (10.2 %, 12 видов), а хищники/падальщики составляли 6.5 % (6 видов).

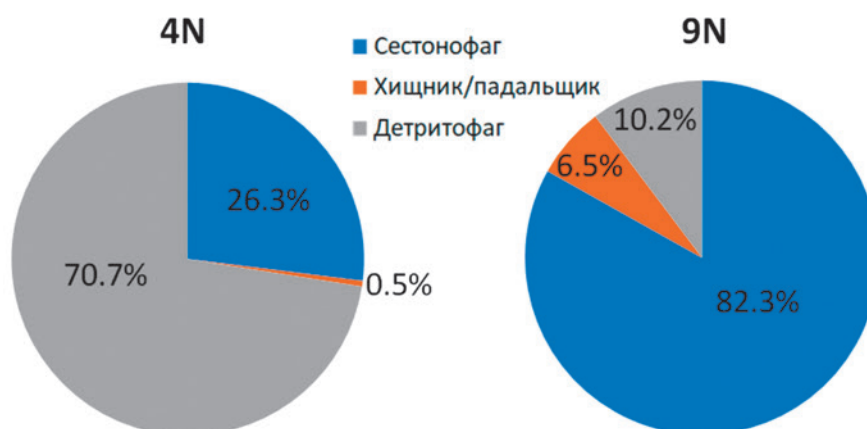


Рис. 2 – Процент от общей биомассы макрозообентосных видов, обнаруженных в дночерпательных пробах на станциях 4N и 9N Печорского моря в 2018 г., принадлежащих к трем типам питания

Для анализа стабильных изотопов углерода и азота было отобрано 19 видов макро- и мегабентосных беспозвоночных, а также одна проба зоопланктона (рисунок 3, таблица 1). Значения $\delta^{13}\text{C}$ варьировали от -22.8‰ до -18.2‰ , а $\delta^{15}\text{N}$ — от 6.6‰ до 13.9‰ . Виды, относящиеся к одной трофической группе, имели схожие $\delta^{15}\text{N}$ на разных станциях. Однако организмы станции D1 демонстрировали на 1‰ более низкие значения $\delta^{13}\text{C}$ по сравнению со станциями 4N и 9N.

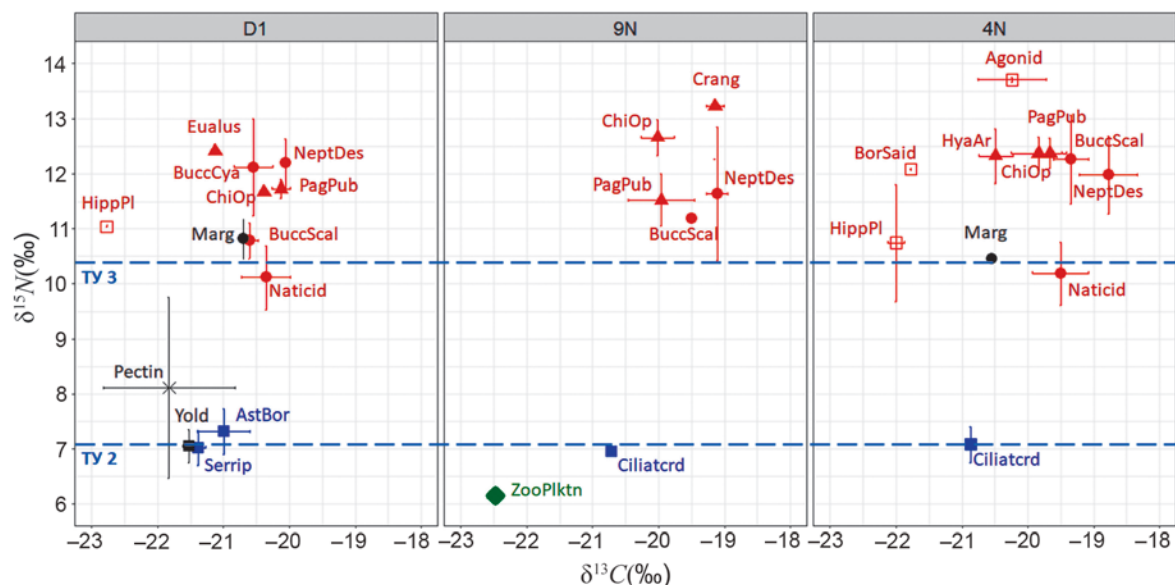


Рис. 3 – Изотопный состав углерода и азота ($\delta^{13}C$ и $\delta^{15}N$) организмов, собранных на трех станциях в Печорском море в 2018 г. Точки красного цвета соответствуют хищным видам, синие – сестонофагам, черные – детритофагам, зеленые – зоопланктону. Полный квадрат обозначает двустворчатых моллюсков, круги – гастропод, X – полихет, треугольник – декапод, пустой квадрат – рыб, ромб – зоопланктон. Сокращенные обозначения приведены в таблице 1.

Наименьшие значения $\delta^{15}N$ имели 3 вида сестонофагов – от 6.6 ‰ до 7.8 ‰ (от -21.5 ‰ до -20.5 ‰ $\delta^{13}C$). Из них двустворчатые моллюски *Serripes groenlandicus* (ст. D1) и *Ciliatocardium ciliatum* (ст. 4N и 9N) были выбраны как базовые виды на втором трофическом уровне для расчета трофического положения остальных изученных видов.

Детритофаги демонстрировали более широкий диапазон $\delta^{15}N$ (6.6–11.2 ‰) за счет высоких значений у гастропод *Margarites* spp. (10.4–11.2 ‰). *Yoldia hyperborea* и полихеты *Cistenides hyperborea* относились ко второму трофическому уровню первичных консументов, тогда как *Margarites* spp. находились ближе к третьему уровню вторичных консументов (рисунок 3). Разброс $\delta^{13}C$ среди детритофагов составлял 2.5 ‰ (от -22.5 ‰ до -20.0 ‰).

Тринадцать видов хищников/падальщиков имели наивысшие значения $\delta^{15}N$ (от 9.2 ‰ до 13.9 ‰) и наибольший разброс значений $\delta^{13}C$ (от -22.8 ‰ до -18.2 ‰ $\delta^{13}C$). Наименьшие значения $\delta^{15}N$ имели гастроподы из семейства Naticidae, ставящие их на самый низ третьего трофического уровня. Наивысшим хищником (4 ТУ) в изучаемых видах являлась рыба-лисичка из семейства Agonidae.

Зоопланктон имел наименьшие значения $\delta^{15}N$ (6.2 ‰) и низкое значение $\delta^{13}C$ (-22.5 ‰). $\delta^{13}C$ большинства бентосных животных отличались от зоопланктона более, чем на 2 ‰, кроме двух видов рыб (*Boreogadus saida* и *Hippoglossoides platessoides*), некоторых двустворчатых моллюсков и полихет.

Обсуждение

Общая биомасса донных животных на глинисто-заиленном песке станции 9N более, чем вдвое, превышала биомассу станции 4N, характеризующуюся песчано-ракушечным субстратом. Отсутствие ила на 4N свидетельствует о низком оседании взвеси и, вероятно, высоком вымывании грунта под воздействием подводных течений (Denisenko et al., 2003). Здесь доминировали детритофаги, особенно голотурии *Pentamera calcigera* (рисунок 2, таблица 2). Массовые виды детритофагов на этой станции собирали органику с поверхности грунта, за исключением полихет *Scoloplos armiger*, *Cirratulidae* gen. sp. и *Travisia forbesii*, способных питаться также из глубинных слоев осадков (Fauchald, Jumars, 1979; Hartmann-Schröder, 1996). О питании *P. calcigera* данных нет, но представители рода *Pentamera* известны как детритофаги, заглатывающие грунт и усваивающие органические частицы, включая микрофауну (Macdonald et al., 2010).

На станции 9N с глинисто-заиленным субстратом преобладали сестонофаги, а доля детритофагов была значительно ниже. Основную биомассу составляли двустворчатые моллюски *Astarte borealis*, питающиеся взвесью, которая оседает и формирует заиленный слой. Этот слой служил источником питания детритофагов, большинство из которых, как и на 4N, собирали пищу с поверхности, за исключением полихеты *Scalibregma inflatum*, питающейся из подповерхностного слоя осадков.

На обеих исследованных станциях биомасса двустворчатых моллюсков была выше, чем биомасса полихет. Из них большую долю биомассы составляли сестонофаги. При том, что биомасса полихет на глинистой ст. 9N была в разы выше, чем на песчаной ст. 4N (10.7 % и 2.3 % от общей биомассы, соответственно), большинство полихет на станции 9N были хищные, свободноживущие виды (8.7 %), и обнаружилась только малая доля детритофагов (2.0 %). В то же время на песчаной ст. 4N найден только один массовый вид хищных полихет, *Aglaophamus malmgreni*, который составлял 0.5 % от общей биомассы.

Большинство видов мегабентоса, обнаруженных на этих станциях, были свободноживущие хищники/падальщики, располагающиеся на третьем трофическом уровне, который соответствует вторичным консументам. В основном они были представлены хищными гастроподами из родов *Vuccinum*, *Neptunea* и семейства Naticidae и декаподами, в том числе крабом-вселенцем *Chionoecetes opilio*. На станции 4N в траловые пробы так же попались рыбы.

Трофическое положение организмов в арктических бентосных сообществах остается стабильным вне зависимости от района исследования, биоразнообразие сообщества и изменений в этих сообществах. Наши данные по Печорскому морю согласуются с результатами по Канадской Арктике (Roy et al., 2015), югу Чукотского моря (Iken et al., 2010) и морю Бофорта (Divine et al., 2015). В этих исследованиях трофические уровни рассчитывались с использованием органической взвеси и осадков как базового уровня (1 ТУ), а двустворчатые моллюски *Ciliatocardium ciliatum* и *Serripes groenlandicus* стабильно занимали второй трофический уровень первичных

консументов. Это подтверждает корректность их использования для расчета трофического положения бентосных организмов в Печорском море. Сходные трофические уровни обнаружены и в заливе Благополучия Карского моря (Zalota et al., 2024), несмотря на значительные изменения в видовом составе, вызванные вселением и хищничеством краба-стригуна (Udalov et al., 2024). При этом трофическое положение отдельных видов оставалось неизменным: даже при изменении доступных пищевых объектов крабы-стригуны сохраняли свою трофическую нишу (Kiselev, Zalota, 2024). Это свидетельствует о возможности использования литературных данных о трофических уровнях для аппроксимации трофической структуры сообществ при отсутствии прямых данных (рисунок 4).

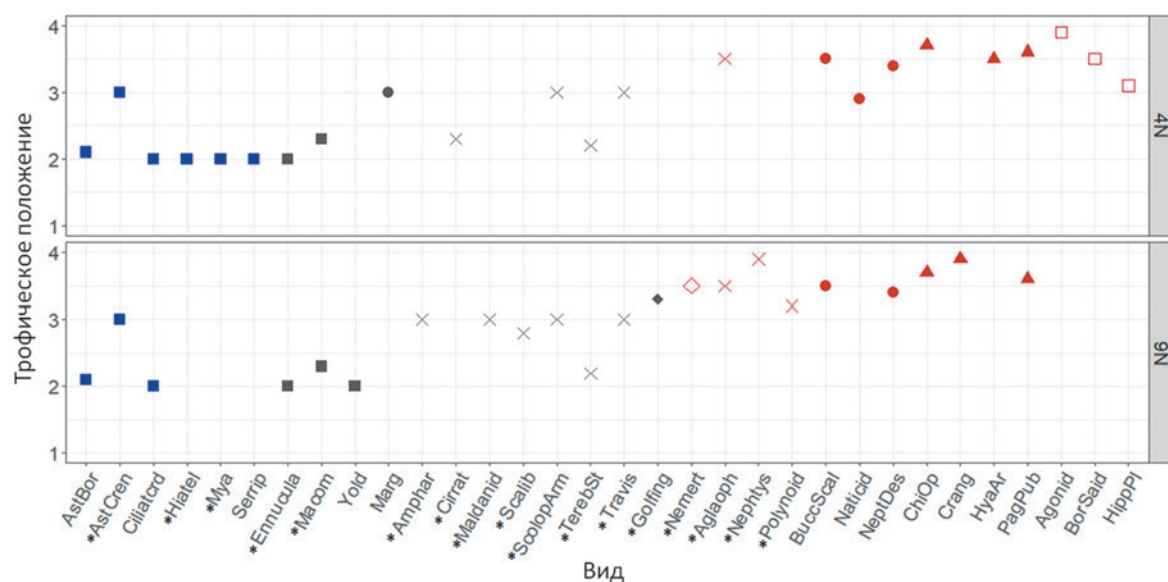


Рис. 4 – Трофическое положение видов макро и мегазообентоса по результатам данной работы (табл. 1) и литературным данным (отмечены * – Tamelander et al., 2006; Iken et al., 2010; Kędra et al., 2012; Sokołowski et al., 2014; Jumars et al., 2015; Mohan et al., 2016; Roy et al., 2015) на станциях 4N и 9N, в Печорском море в 2018. Точки красного цвета соответствуют хищным видам, синие – сестонофагам, серые – детритофагам. Полный квадрат – двустворчатые моллюски, круги – гастроподы, X – многощетинковые черви, ромб – другие черви, треугольник – декаподы, пустой квадрат – рыбы

Для трех видов макрозообентоса отсутствуют точные сведения о трофическом положении. Представители шестилучевых кораллов из семейства Edwardsiidae, представленные в небольшом количестве на станции 9N (0.2 % от общей биомассы), описаны в литературе как хищные виды, а также как детритофаги, собирающие с поверхности субстрата (Kędra et al., 2010; Macdonald et al., 2010). Амфиподы *Protomedeia fasciata*, так же составляющая малую долю биомассы макрозообентоса на станции 9N (0.1 %), может питаться осевшим детритом и взвесью (Stoker, 1978; Serratos, 2015). Наиболее загадочным видом является голотурия *Pentamera calcigera*, описанная как детритофаг, собирающий с поверхности детрита. (Macdonald et al., 2010). Этот вид вносит наибольший вклад в биомассу макрозообентоса на станции 4N (67.9 %). Однако

он не был выявлен в траловых сборах на этой станции, и в литературе отсутствует какая-либо подробная информация о его пищевом рационе.

Большинство полихет, обнаруженных в исследуемом районе, являются детритофагами. Однако для многих видов характерен трофический уровень вторичных консументов, свидетельствующий о высокой доли плотоядности в их питании. Самый низкий трофический уровень показан для представителей семейства Cirratulidae. В Карском море их трофическое положение было 2.3 (Zalota et al., 2024), а около берегов Шпицбергена оно варьировало от 1.7 до 2.9 (Kędra et al., 2012). Эти полихеты имеют трофические позиции, которые предполагают преимущественно растительную диету. Другие полихеты из подкласса Terebelliformia имеют более высокое трофическое положение. *Ampharete* sp. и *Lysippe labiata* занимали ТП около 3 (Kędra et al., 2012; Jumars et al., 2015), *Terebellides stroemii* – от 2.2 до 3.1 (Iken et al., 2010; Kędra et al., 2012, Zalota et al., 2024), *Cistenides hyperborea* в Печорском море находится на ТП 2.3 и в других районах Арктики располагалась на схожем положении 2.4 (Kędra et al., 2012; Mohan, et al., 2016). Кроме того, на трофическом уровне ближе к плотоядным вторичным консументам находятся детритофаги из семейства Maldanidae (ТП от 3.0 до 3.9), *Scalibregma inflatum* (ТП = 2.8), *Scoloplos armiger* (ТП от 2.5 до 3.4) и *Travisia forbesii* (ТП = 3.0) (Iken et al., 2010; Roy et al., 2015; Kędra et al., 2012; Sokołowski, et al., 2014; Zalota et al., 2024).

Черви

Хищные полихеты семейства Polynoidae имеют трофический уровень, близкий к детритофагам (ТП 2.6–3.2, Iken et al., 2010). Однако представители Nephtyidae, такие как *Aglaophamus malmgreni* (ТП 2.9–4.0) и *Nephtys ciliata* (ТП 3.4–3.9), являются наиболее выраженными хищниками среди изученных многощетинковых червей (Roy et al., 2015; Iken et al., 2010; Kędra et al., 2012; Zalota et al., 2024). Единственный выявленный сестонофаг – *Chone* sp., для которого отсутствуют данные о трофическом уровне.

Сипункулида *Golfingia margaritacea*, классифицированная как детритофаг, в Карском и Чукотском морях имеет относительно высокое трофическое положение (2.7–3.3), приближаясь к уровню вторичных консументов (Iken et al., 2010; Zalota et al., 2024). Немертины описаны как хищники/падальщики, их трофическое положение варьирует от 3.3 до 3.7 (Kędra et al., 2012).

Двустворчатые моллюски

Все выявленные двустворчатые моллюски, независимо от способа питания (сестонофагия или потребление осадка), относятся ко второму трофическому уровню первичных консументов. ТП *Astarte borealis* (2.1) в Печорском море сопоставимо с данными по югу Чукотского моря (2.6, по Iken et al., 2010) и Канадской Арктике (2.4, Roy et al., 2015), но несколько ниже значений для моря Бофорта

(2.9–3.5, по Divine et al., 2015). Близкий вид *Astarte crenata* показал высокие значения ТП в Карском (2.8–3.3, Zalota et al., 2024) и Канадской Арктике (3.5–4.2, Roy et al., 2015). Селективность питания представителей рода *Astarte* остается неясной (Saleuddin, 1965), однако исследования показывают, что макрофиты составляют значительную часть их пищевого рациона (Bridier et al., 2021; Dunton et al., 2012; Harris et al., 2018; McMahon et al., 2021).

Трофическое положение вида-сестонофага *Hiatella arctica* в арктических морях указывает на то, что он является первичным консументом на втором трофическом уровне (ТП 2.1–2.4, по Roy et al., 2015; Divine et al., 2015; Kędra et al., 2012). Трофическое положение и питание еще одного вида сестонофага – *Mya truncata* – в литературе не описано. Однако близкий к нему вид *Mya arenaria* питается в основном микроводорослями (Kędra et al., 2021). Неопубликованные данные первого автора этой работы подтверждают схожесть изотопных значений *M. arenaria* и мидий, которые известны своей высокой селективностью в питании, потребляя преимущественно фитопланктон (Jacobs et al., 2015). С высокой вероятностью можно утверждать, что *M. truncata* находится на втором трофическом уровне, однако необходимы более детальные исследования для подтверждения этой гипотезы.

Род *Yoldiella* классифицируется как детритофаг (Stead, Thompson, 2006). *Yoldia hyperborea* питается оседающими микроводорослями или детритом (Stead, Thompson, 2006), что подтверждается данными по липидному составу (Parrish et al., 1996). Низкое ТП (2.0) в Печорском море согласуется с литературными значениями (не более 2.2, по Iken et al., 2010; Roy et al., 2015; Divine et al., 2015).

В литературе двустворчатый моллюск *Ennucula tenuis* описан как детритофаг, в основном питается диатомовыми водорослями, оседающими из толщи воды, а также жгутиконосцами и детритом (North et al., 2014; Link et al., 2013; Macdonald et al., 2010; Kokarev et al., 2017). В Карском море его трофическое положение было на уровне первичных потребителей (ТП = 1.8), что согласуется с обнаруженным низким трофическим положением в других арктических районах (ТП от 1.9 до 2.4, по Iken et al., 2010; Roy et al., 2015; Divine et al., 2015).

Разные представители рода *Macoma* являются детритофагами (Наумов, Скарлато, Федяков, 1987; Sun et al., 2009; Iken et al., 2010). В желудках *Macoma calcarea* встречаются мелкие диатомовые водоросли, другие жгутиконосцы и мелкие частицы органики и ила (Reid, Reid, 1969). ТП этого вида в арктических морях указывает на преимущественно растительное питание (2.0–2.3, по Iken et al., 2010; Roy et al., 2015; Divine et al., 2015).

Брюхоногие моллюски

Среди обнаруженных в данной работе гастропод представители рода *Margarites* являются единственными, описанными в литературе как детритофаги (Graham, 1988; Smith et al., 1985; Weslawski et al., 2006). Однако изотопный анализ показал, что в море Бофорта эти моллюски находятся на третьем трофическом уровне с высокой

долей животной пищи в их рационе (ТП 2.9–3.2, по Divine, et al., 2015). Наши данные (ТП = 3.0) также подтверждают значительную степень плотоядности в питании моллюсков-маргариток.

Среди хищных гастропод наиболее низкий трофический уровень в Печорском море отмечен у представителей семейства Naticidae (ТП = 2.9), что соответствует их положению в Чукотском море (ТП 2.7–3.3, по Iken et al., 2010). В то же время *Vuccinum cyaneum*, *V. scalariforme* и *Neptunea despecta* занимают высокий трофический уровень, сопоставимый с декаподами (таблица 1). Эти виды также относятся ко вторичным консументам в макробентосном сообществе Чукотского моря (ТП 3.5–4.5, по Iken et al., 2010).

Десятиногие ракообразные

Описанное в литературе хищное питание креветок *Eualus gaimardii* (Буруковский, 2009; Roy et al., 2015) и *Crangon crangon* (Feller, 2006; Oh et al., 2001) соответствует их высокому трофическому положению, обнаруженному как в Печорском море (ТП 3.6 и 3.9, соответственно), так и в других арктических морях (ТП 3.4 и 3.5, соответственно) (Iken et al., 2010; Roy et al., 2015; Zalota et al., 2024). Чуть более низкое ТП у *Eualus gaimardii* может быть связано с тем, что этот вид, помимо хищничества, может питаться детритом и водорослями.

Питание, трофическое положение и перекрытие трофических ниш крабов и крабов-отшельников было подробно описано на основе представленных данных в статье Гебрук и др. (Gebruk et al., 2021б). Так же, как и для остальных бентосных организмов, их трофическое положение было схожим с другими районами Арктики: для *Chionoecetes opilio* ТП составляло 3.6–4.0, для *Hyas araneus* – 3.5–4.0, а для *Pagurus pubescens* – 3.2–3.6 (Iken et al., 2010; Kiselev, Zalota, 2024; Zalota et al., 2024).

Рыбы

Обнаруженные в местах исследования рыбы являлись хищниками. Камбала *Hippoglossoides platessoides* питается мелкой рыбой и донными беспозвоночными (Долгов, Бензик, Четыркина, 2014; Froese, Pauly, 2023). В Баренцевом море в ее рационе преобладает бентос, в основном офиуры, но также моллюски, рыба, пелагические и бентосные ракообразные составляют небольшую часть пищи (Комаров, 1939). В Печорском море ее трофическое положение (3.1) было близко к таковому в Карском (3.4, по Zalota et al., 2024) и Чукотском морях (3.5, по Iken et al., 2010). В Карском море *Boreogadus saida* питается веслоногими рачками, эвфаузидами и рыбой (Прокопчук, 2017; Gray et al., 2016). Ее трофическое положение в Печорском море составляло 3.5 и было близко к таковому в Карском (3.3, по Zalota et al., 2024) и Чукотском морях (3.4, по Iken et al., 2010). Рыбы-лисички из семейства Agonidae (ТП в Печорском море – 3.9), такие как *Leptagonus decagonus*, являются донными хищниками (Whitehead, 1985). В Карском море основу их рациона составляют бентосные организмы, в основном

гаммариды и полихеты, но потребляются и планктонные виды, такие как веслоногие рачки и гиперииды, а также остатки рыб (Долгов, Бензик, Четыркина, 2014; Прокопчук, 2017), что отражается в их высоком трофическом положении, составляющем от 3.5 до 4.4 (Zalota et al., 2024).

Заключение

Более низкая биомасса организмов и преобладание поверхностных детритофагов и сестонофагов на песчано-ракушечном субстрате станции 4N свидетельствуют о сниженной доступности органического материала, поступающего на дно, по сравнению со станцией 9N. Высокая доля биомассы сестонофагов на 9N указывает на более интенсивное оседание органического вещества. В отличие от 4N, детритофаги на 9N демонстрируют большее видовое разнообразие и включают организмы, добывающие пищу из подповерхностных слоев осадков. На песчано-ракушечном субстрате основу детритофагов составляют голотурии с твердым покровом, устойчивые к воздействию мелких хищников. В то же время на заиленной станции 9N с более разнообразным сообществом червей-детритофагов отмечено высокое видовое разнообразие хищных полихет. Крупные подвижные хищники, выявленные на всех станциях, специализируются на поедании моллюсков – ключевого кормового объекта атлантического моржа. Они могут конкурировать с моржами за пищевые ресурсы. В условиях нарастающего антропогенного и климатического воздействия на экосистему Печорского моря вероятны дальнейшие изменения в структуре бентосных сообществ. Настоящее исследование закладывает основу для углубленного изучения трофической структуры региона, мониторинга изменений в пищевых цепях и оценки устойчивости экосистемы.

Благодарности. Авторы выражают глубокую признательность капитану, начальнику экспедиции, экипажу и научному коллективу рейса ИС «Картеш» в Печорском море в 2018 г. за обеспечение научной работы, а также за непосредственный сбор и обработку научного материала, использованного в данной статье. Работа была проведена за счет гранта Российского научного фонда (проект № 23-24-00440).

Список литературы

1. Ануфриев В. В., Готов А. С., Золотой С. А. Мониторинг атлантического моржа (*Odobenus rosmarus rosmarus*) в государственном природном заповеднике «Ненецкий» // Труды КарНЦ РАН. 2017. № 4. С. 15–25.
2. Буруковский Р. Н. Питание и пищевые взаимоотношения креветок. К.: КГТУ, 2009. 407 с.
3. Добровольский А. Д., Залогин Б. С. Моря СССР. М.: Изд-во МГУ, 1982. 192 с.
4. Долгов А. В., Бензик А. Н., Четыркина О. Ю. Питание непромысловых рыб и их роль в продуктивности экосистемы Карского моря // Труды ВНИРО. 2014. Т. 152. С. 190–208.
5. Комарова И. В. Питание камбалы-ерша (*Hippoglossoides platessoides*) в Баренцевом море в связи с кормовыми ресурсами // Тр. ВНИРО. 1939. Т. 4. С. 267–320.

6. Наумов А. Д., Скарлато О. А., Федяков В. В. Класс Bivalvia // Моллюски Белого моря. Определители по фауне СССР, издаваемые Зоол. ин. 1987. № 151. С. 205–258.
7. Носова Т. Б. Питание краба-стригуна опилио *Chionoecetes opilio* в Карском море в летний период 2014 г. // Морск. биол. исслед. достиж. персп. 2016. С. 227–230.
8. Павлов В. А. Питание краба-стригуна опилио *Chionoecetes opilio* (Fabricius, 1788) в Баренцевом море // Тр. ВНИРО. 2007. Т. 147. С. 99–107.
9. Прокопчук И. П. Питание сайки *Voreogadus saida* в Карском море // Вопр. ихтиол. 2017. Т. 57. №. 4. С. 445–456.
10. Семенова В. С., Болтунов А. Н., Никифоров В. В. Изучение и сохранение атлантического моржа в юго-восточной части Баренцева моря и сопредельных районах Карского моря // Результаты исследований 2011–2014 гг. 2015. Мурманск: WWF, 82 с.
11. Соколов К. М., Павлов В. А., Стрелкова Н. А. и др. Краб-стригун опилио *Chionoecetes opilio* в Баренцевом и Карском морях. М.: Изд-во ПИНРО, 2016. 242 с.
12. Тарвердиева М. И. Питание камчатского краба *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) и крабов-стригунов *Chionoecetes bairdi* Rathbum и *C. opilio* (Fabricius) в юго-восточной части Берингова моря // Биол. моря. 1976. № 1. С. 41–48.
13. Чучукало В. И., Надточий В. А., Федотов П. А., Безруков Р. Г. Питание и некоторые черты биологии краба-стригуна опилио (*Chionoecetes opilio*) в Чукотском море // Изв. ТИНРО. 2011. Т. 167. С. 197–206.
14. Agnalt A.-L., Pavlov V., Jørstad K. E., Farestveit E., Sundet J. The Snow Crab, *Chionoecetes opilio* (Decapoda, Majoidea, Oregoniidae) in the Barents Sea // Spring. Ser. Invas. Ecol. 2011. Vol. 6. P. 283–300.
15. Bauch D., Schlosser P., Fairbanks R. G. Freshwater balance and the sources of deep and bottom waters in the Arctic Ocean inferred from the distribution of H₂18O // Progr. Oceanogr. 1995. Vol. 35. No. 1. P. 53–80.
16. Beesley P. L., Ross G. J. B., Wells A. Mollusca – The Southern Synthesis. M.: CSIRO Publishing, 1998. 1234 p.
17. Berge J., Renaud P. E., Eiane K., Gulliksen B., Cottier F. R., Varpe Ø., Brattegard T. Changes in the decapod fauna of an Arctic fjord during the last 100 years (1908–2007) // Pol. Biol. 2009. Vol. 32. P. 953–961.
18. Bluhm B. A., Iken K., Mincks Hardy S., Sirenko B. I., Holladay B. A. Community structure of epibenthic megafauna in the Chukchi Sea // Aquat. Biol. 2009. Vol. 7. P. 269–293.
19. Bremner J., Rogers S., Frid C. Methods for describing ecological functioning of marine benthic assemblages using biological traits analysis (BTA) // Ecol. Indic. 2006. Vol. 6. P. 609–622.
20. Bridier G., Olivier F., Chauvaud L., Sejr M. K., Grall J. Food source diversity, trophic plasticity, and omnivory enhance the stability of a shallow benthic food web from a high-Arctic fjord exposed to freshwater inputs // Limnol. Oceanogr. 2021. Vol. 66 (Suppl. S1). P. S259–S272. <https://doi.org/10.1002/lno.11688>.
21. Brusca R. C., Brusca G. J. Invertebrates. 2nd Ed. M.: Sinauer Associates, Sunderland, 2003. 936 p.
22. Burukovsky R. N., Syomin V. L., Zalota A. K., Simakov M. I., Spiridonov V. A. The Food Spectra of Snow Crabs (*Chionoecetes opilio* O. Fabricius, 1788) (Decapoda, Oregoniidae), Non-Indigenous Species of the Kara Sea // Oceanology. 2021. Vol. 61 (6). P. 964–975.
23. Dahle S., Denisoenko S. G., Denisenko N. V., Cochrane S. J. Benthic fauna in the Pechora Sea // Sarsia. 1998. Vol. 83. P. 183–210.
24. David P., Thébaud E., Anneville O., Duyck P. F., Chapuis E., Loeuille N. Impacts of invasive species on food webs: A review of empirical data // Adv. Ecol. Res. 2017. Vol. 56. P. 1–60.

25. DeNiro M. J., Epstein S. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals // *Geochim. Cosmochim. Acta*. 1978. Vol. 42. P. 495–506. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(78\)90199-0](https://doi.org/10.1016/0016-7037(78)90199-0).
26. Denisenko S., Denisenko N., Lehtonen K., Andersin A., Laine A. Macrozoobenthos of the Pechora Sea (SE Barents Sea): Community structure and spatial distribution in relation to environmental conditions // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2003. Vol. 258. P. 109–123. <https://doi.org/10.3354/meps258109>.
27. Denisenko S. G., Denisenko N. V., Chaban E. M., Gagaev S. Y., Petryashov V. V., Zhuravleva N. E., Sukhotin A. A. The current status of the macrozoobenthos around the Atlantic walrus haul-outs in the Pechora Sea (SE Barents Sea) // *Pol. Biol.* 2019. Vol. 42. P. 1703–1717.
28. Divine L., Iken K., Bluhm B. Regional benthic food web structure on the Alaska Beaufort Sea shelf // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2015. Vol. 531. P. 15–32. <https://doi.org/10.3354/meps11340>.
29. Divine L. M., Bluhm B. A., Mueter F. J., Iken K. Diet analysis of Alaska Arctic snow crabs (*Chionoecetes opilio*) using stomach contents and $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ stable isotopes // *Deep Sea Res. Part II: Top. Stud. Oceanogr.* 2017. Vol. 135. P. 124–136.
30. Dunton K. H., Schonberg S. V., Cooper L. W. Food Web Structure of the Alaskan Nearshore Shelf and Estuarine Lagoons of the Beaufort Sea // *Estuar. Coasts*. 2012. Vol. 35. P. 416–435.
31. Elton C. *Animal Ecology*. L.: Sidgwick & Jackson, 1927. 72 p.
32. Fauchald K., Jumars P. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds // *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 1979. Vol. 17. P. 193–284.
33. Feller R. J. Weak meiofaunal trophic linkages in *Crangon crangon* and *Carcinus maenus* // *J. Exper. Mar. Biol. Ecol.* 2006. Vol. 330 (1). P. 274–283. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2005.12.033>.
34. Fish J., Fish S. *A student's Guide to the Seashore*. C.: Cambridge University Press, 2011. 527 p.
35. Froese R., Pauly D. *FishBase World wide web electronic publication* // <http://www.fishbase.org> (дата обращения: 09.12.2024).
36. Gebruk A., Mikhaylyukova P., Mardashova M., Semenova V., Henry L.-A., Shabalin N., Narayanaswamy B. E., Mokievsky V. Integrated study of benthic foraging resources for Atlantic walrus (*Odobenus rosmarus rosmarus*) in the Pechora Sea, south-eastern Barents Sea // *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosys.* 2021a. Vol. 31 (1). P. 112–125. <https://doi.org/10.1002/aqc.3418>.
37. Gebruk A., Zalota A. K., Dgebuadze P., Ermilova Yu., Spiridonov V. A., Shabalin N., Henry L.-A., Henley S. F., Mokievsky V. O. Trophic niches of benthic crustaceans in the Pechora Sea suggest that the invasive snow crab *Chionoecetes opilio* could be an important competitor // *Pol. Biol.* 2021b. Vol. 44. P. 57–71. <https://doi.org/10.1007/s00300-020-02775-3>.
38. Graeve M., Kattner G., Piepenburg D. Lipids in Arctic benthos: Does the fatty acid and alcohol composition reflect feeding and trophic interactions? // *Pol. Biol.* 1997. Vol. 18. P. 53–61. <https://doi.org/10.1007/s003000050158>.
39. Graham A. *Molluscs: Prosobranch and Pyramidellid Gastropods*. L., N. Y., K., K.: E. J. Brill / Dr W. Backhuys, 1988. 662 p.
40. Gray B. P., Norcross B. L., Blanchard A. L., Beaudreu A. H., Seitz A. C. Variability in the summer diets of juvenile polar cod (*Boreogadus saida*) in the northeastern Chukchi and western Beaufort Seas // *Pol. Biol.* 2016. Vol. 39. P. 1069–1080.
41. Harris C. M., McTigue N. D., McClelland J. W., Dunton K. H. Do high Arctic coastal food webs rely on a terrestrial carbon subsidy? // *Food Webs*. 2018. Vol. 15. P. e00081. <https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2018>.
42. Hartmann-Schröder G. *Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta*. J.: Gustav Fischer Verlag, 1996. 648 p.

43. Huber M. Compendium of Bivalves. H.: ConchBooks, 2010. 901 p.
44. Hussey N. E., MacNeil M. A., McMeans B. C., Olin J. A., Dudley S. F. J., Cliff G., Wintner S. P., Fennessy S. T., Fisk A. T. Rescaling the trophic structure of marine food webs // *Ecol. Lett.* 2014. Vol. 17. P. 239–250. <https://doi.org/10.1111/ele.12226>.
45. Iken K., Bluhm B., Dunton K. Benthic food-web structure under differing water mass properties in the southern Chukchi Sea // *Deep Sea Res. Part II. Top. Stud. Oceanogr.* 2010. Vol. 57 (1–2). P. 71–85. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2009.08.007>.
46. IUCN // <https://www.iucnredlist.org/> (дата обращения: 09.12.2024).
47. Jacobs P., Troost K., Riegman R., van der Meer J. Length and weight-dependent clearance rates of juvenile mussels (*Mytilus edulis*) on various planktonic prey items // *Helgol. Mar. Res.* 2015. Vol. 69. P. 101–112.
48. Jørgensen L. L., Spiridonov V. Effect from the king-and snow crab on Barents Sea benthos // Results and conclusions from the Norwegian-Russian Workshop in Tromsø. 2013. Fisker og Havet nr. 8/2013. Institute of Marine Research. Bergen, Norway. 41 p.
49. Jumars P., Dorgan K. M., Lindsay S. M. Diet of Worms Emended: An Update of Polychaete Feeding Guilds // *Ann. Rev. Mar. Sci.* 2015. Vol. 7. P. 497–520.
50. Kędra M., Gromisz S., Jaskuła R., Legezyńska J., Maciejewska B., Malec E., Opanowski A., Ostrowska K., Włodarska-Kowalczyk M., Węslawski J. Soft bottom macrofauna of an All Taxa Biodiversity Site: Hornsund (77°N, Svalbard) // *Pol. Pol. Res.* 2010. Vol. 31. P. 309–326.
51. Kędra M., Cooper L. W., Silberberger M. J., Zhang M., Biasatti D., Grebmeier J. M. Organic carbon source variability in Arctic bivalves as deduced from the compound specific carbon isotopic composition of amino acids // *J. Mar. Syst.* 2021. Vol. 219. P. 103547. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2021.103547>.
52. Kędra M., Kuliński K., Walkusz W., Legezyńska J. The shallow benthic food web structure in the high Arctic does not follow seasonal changes in the surrounding environment // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2012. Vol. 114. P. 183–191.
53. Kiselev A. D., Zalota A. K. Changes in the Diet of an Invasive Predatory Crab, *Chionoecetes opilio*, in the Degrading Benthic Community of an Arctic Fjord // *Biology.* 2024. Vol. 13. P. 781. <https://doi.org/10.3390/biology13100781>.
54. Kokarev V. N., Vedenin A. A., Basin A. B., Azovsky A. I. Taxonomic and functional patterns of macrobenthic communities on a high-arctic shelf: A case study from the Laptev Sea // *J. Sea Res.* 2017. Vol. 129. P. 61–69. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2017.08.011>.
55. Kuzmin S., Akhtarina, S., Meni D. The first findings of the snow crab *Chionoecetes opilio* (Decapoda, Majiidae) in the Barents Sea // *Can. Trans. Fish Aquat. Sci.* 1999. Vol. 5667. P. 1–5.
56. Laidre K. L., Stirling I., Lowry L. F., Wiig Ø., Heide-Jørgensen M. P., Ferguson S. H. Quantifying the sensitivity of Arctic marine mammals to climate-induced habitat change // *Ecol. Applic.* 2008. Vol. 18. P. 97–125. <https://doi.org/10.1890/06-0546.1>.
57. Le Loc'h F., Hily C., Grall J. Benthic community and food web structure on the continental shelf of the Bay of Biscay (North Eastern Atlantic) revealed by stable isotopes analysis // *J. Mar. Syst.* 2008. Vol. 72. P. 17–34. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2007.05.011>.
58. Lindeman R. L. The trophic-dynamic aspect of ecology // *Ecol.* 1942. Vol. 23. P. 399–418.
59. Link H., Piepenburg D., Archambault P. Are hotspots always hotspots? The relationship between diversity, resource and ecosystem functions in the Arctic // *PLoS ONE.* 2013. Vol. 8. P. e74077.
60. Lopez G. R., Levinton J. S. Ecology of deposit-feeding animals in marine sediments // *Q. Rev. Biol.* 1987. Vol. 62. P. 235–260.

61. *Lydersen C., Chernook V. I., Glazov D. M., Trukhanova I. S., Kovacs K. M.* Aerial survey of Atlantic walrus (*Odobenus rosmarus rosmarus*) in the Pechora Sea, August 2011 // *Pol. Biol.* 2012. Vol. 35. P. 1555–1562. <https://doi.org/10.1007/s00300-012-1195-2>.
62. *Macdonald T. A., Burd B. J., Macdonald V. I., van Roodeselaar A.* Taxonomic and feeding guild classification for the marine benthic macroinvertebrates of the Strait of Georgia, British Columbia // *Canad. Techn. Rep. Fish. Aquat. Sci.; Fish. Oceans Can.* 2010. Vol. 2874. P. 63.
63. *McGovern M., Berge J., Szymczycha B., Weślowski J., Renaud P.* Hyperbenthic food-web structure in an Arctic fjord // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2018. Vol. 603. P. 29–46. <https://doi.org/10.3354/meps12713>.
64. *McMahon K. W., Ambrose W. G., Reynolds M. J., Johnson B. J., Whiting A., Clough L. M.* Arctic lagoon and nearshore food webs: Relative contributions of terrestrial organic matter, phytoplankton, and phytobenthos vary with consumer foraging dynamics // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2021. Vol. 257. P. 107388. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2021.107388>.
65. *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 Top. Stud. Oceanogr.* 2017. Vol. 144. P. 175–189.
66. *Minagawa M., Wada E.* Stepwise enrichment of ^{15}N along foodchains—Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age // *Geochim. Cosmochim. Acta.* 1984. Vol. 48. P. 1135–1140.
67. *Mohan S. D., Connelly T. L., Harris C. M., Dunton K. H., McClelland J. W.* Seasonal trophic linkages in Arctic marine invertebrates assessed via fatty acids and compound-specific stable isotopes // *Ecosphere.* 2016. Vol. 7. P. e01429.
68. *Morata N., Michaud E.* Impact of early food input on the Arctic benthos activities during the polar night // *Pol. Biol.* 2013. Vol. 38. P. 99–114.
69. *Mullowney D., Morris C., Dawe E., Zagorsky I., Goryanina S.* Dynamics of snow crab (*Chionoecetes opilio*) movement and migration along the Newfoundland and Labrador and Eastern Barents Sea continental shelves // *Rev. Fish. Biol. Fish.* 2018. Vol. 28 (2). P. 435–459.
70. *North C. A., Lovvorn J. R., Kolts J. M., Brooks M. L., Cooper L. W., Grebmeier J. M.* Deposit-feeder diets in the Bering Sea: Potential effects of climatic loss of sea ice-related microalgal blooms // *Ecol. Appl.* 2014. Vol. 24. P. 1525–1542.
71. *Oh C., Hartnoll R., Nash R.* Feeding ecology of the common shrimp Crangon crangon in Port Erin Bay, Isle of Man, Irish Sea // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2001. Vol. 214. P. 211–223. <https://doi.org/10.3354/meps214211>.
72. *Parrish C. C., Yang Z., Lau A., Thompson R. J.* Lipid composition of *Yoldia hyperborea* (Protobranchia), *Nephtys ciliata* (Nephtyidae) and *Artacama proboscidea* (Terebellidae) living at sub-zero temperatures // *Compar. Biochem. Physiol. Part B: Biochem. Molec. Biol.* 1996. Vol. 114 (1). P. 59–67.
73. *Peterson B. J., Fry B.* Stable isotopes in ecosystem studies // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1987. Vol. 18. P. 293–320.
74. *Post D. M.* Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions // *Ecol.* 2002. Vol. 83. P. 703–718.
75. *Post D. M., Layman C. A., Arrington D. A., Takimoto G., Quattrochi J., Montana C. G.* Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses // *Oecol.* 2007. Vol. 152. P. 179–189.
76. *Reid R. G. B., Reid A.* Feeding processes of members of the genus *Macoma* (Mollusca: Bivalvia) // *Canad. J. Zool.* 1969. Vol. 47. No. 4. P. 649–657.
77. *Renz J., Powilleit M., Gogina M., Zettler M., Morys C., Forster S.* Community bioirrigation potential (BIPc), an index to quantify the potential for solute exchange at the sediment-water

- interface // *Mar. Envir. Res.* 2018. Vol. 141. P. 214–224.
78. Rooney N., McCann K. S., Moore J. C. A landscape theory for food web architecture // *Ecol. Lett.* 2008. Vol. 11. P. 867–881.
79. Roy V., Iken K., Gosselin M., Tremblay J.-É., Bélanger S., Archambault P. Benthic faunal assimilation pathways and depth-related changes in food-web structure across the Canadian Arctic // *Deep Sea Res. Part I: Oceanogr. Res. Pap.* 2015. Vol. 102. P. 55–71. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2015.04.009>.
80. Saint-Béat B., Baird D., Asmus H., Asmus R., Bacher C., Pacella S. R., Johnson G. A., David V., Vézina A. F., Niquil N. Trophic networks: How do theories link ecosystem structure and functioning to stability properties? // *A rev. Ecol. Indic.* 2015. Vol. 52. P. 458–471.
81. Saleuddin A. S. M. The mode of life and functional anatomy of *Astarte* spp. (Eulamellibranchia) // *Proc. Malacol. Soc.* 1965. Vol. 36. P. 229.
82. Semenova V., Boltunov A., Nikiforov V. Key habitats and movement patterns of Pechora Sea walrus studied using satellite telemetry // *Pol. Biol.* 2019. Vol. 42. P. 1763–1774.
83. Serratos C. Spatial and temporal patterns of epibenthic community and food web structure in the Chukchi Sea between 2004–2012. Master thesis, University of Alaska Fairbanks, 2015.
84. Shojaei M. Developments in German Bight benthic ecology driven by climate change and anthropogenic utilization: PhD Thesis. University Bremen, Germany, 2016.
85. Smith B., Cabot E., Foreman R. Seaweed detritus versus benthic diatoms as important food resources for two dominant subtidal gastropods // *J. Exper. Mar. Biol. Ecol.* 1985. Vol. 92. P. 143–156.
86. Sokolova M. N. Trophic structure of deep-sea macrobenthos // *Mar. Biol.* 1972. Vol. 16. P. 1–12.
87. Sokolowski A., Szczepańska A., Richard P., Kędra M., Wołowicz M., Węślawski J. M. Trophic structure of the macrobenthic community of Hornsund, Spitsbergen, based on the determination of stable carbon and nitrogen isotopic signatures // *Pol. Biol.* 2014. Vol. 37. P. 1247–1260.
88. Stead R., Thompson R. The influence of an intermittent food supply on the feeding behaviour of *Yoldia hyperborea* (Bivalvia: Nuculanidae) // *J. Exper. Mar. Biol. Ecol.* 2006. Vol. 332. P. 37–48.
89. Stoker S. W. Benthic invertebrate macrofauna of the Eastern continental shelf of the Bering and Chukchi Seas. Doctoral thesis: University of Alaska, 1978. 259 p.
90. Sukhotin A. A., Krasnov Y. V., Galaktionov K. V. Subtidal populations of the blue mussel *Mytilus edulis* as key determinants of waterfowl flocks in the southeastern Barents Sea // *Polar Biol.* 2008. Vol. 31 (11). P. 1357–1363.
91. Sun M., Clough L. M., Carroll M. L., Dai J., Ambrose W. G., Lopez G. R. Different responses of two common Arctic macrobenthic species (*Macoma balthica* and *Monoporeia affinis*) to phytoplankton and ice algae: Will climate change impacts be species specific? // *J. Exper. Mar. Biol. Ecol.* 2009. Vol. 376. P. 110–121.
92. Tamelander T., Renaud P., Hop H., Carroll M., Ambrose Jr W. G., Hobson K. Trophic relationships and pelagic-benthic coupling during summer in the Barents Sea Marginal Ice Zone, revealed by stable carbon and nitrogen isotope measurements // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2006. Vol. 310. P. 33–46.
93. Udalov A. A., Anisimov I. M., Basin A. B., Borisenko G. V., Galkin S. V., Syomin V. L., Shchuka S. A., Simakov M. I., Zalota A. K., Chikina M. V. Changes in benthic communities in Blagopoluchiy Bay (Novaya Zemlya, Kara Sea): The influence of the snow crab // *Biol. Inv.* 2024. Vol. 26. P. 3455–3473.
94. Vander Zanden M. J., Rasmussen J. B. A trophic position model of pelagic food webs: Impact on contaminant biomagnification in lake trout // *Ecol. Monogr.* 1996. Vol. 66. P. 451–477.
95. Walker K. R., Bambach R. K. Feeding by benthic invertebrates: Classification and terminology for paleoecological analysis // *Lethaia.* 1974. Vol. 7. P. 67–78.

96. *Weslawski J. M., Kwasniewski S., Stempniewicz L., Blachowiak-Samolyk K.* Biodiversity and energy transfer to top trophic levels in two contrasting Arctic fjords // *Pol. Pol. Res.* 2006. Vol. 27. P. 259–278.
97. *Wiig Ø., Born E. W., Stewart R. E. A.* Management of Atlantic walrus (*Odobenus rosmarus rosmarus*) in the arctic Atlantic // *NAMMCO Scient. Public.* 2014. Vol. 9. P. 315–341. <https://doi.org/10.7557/3.2855>.
98. *Whitehead P. J. P.* FAO Species Catalogue. Vol. 7. Clupeoid fishes of the world (suborder Clupeoidei). An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, shads, anchovies and wolf-herrings // *FAO Fish. Synop.* 1985. Vol. 125 (7/1). P. 1–303.
99. *Włodarska-Kowalczyk M., Aune M., Michel, L. N., Zaborska A., Legeżyńska J.* Is the trophic diversity of marine benthic consumers decoupled from taxonomic and functional trait diversity? Isotopic niches of Arctic communities // *Limnol. Oceanogr.* 2019. Vol. 64. P. 2140–2151. <https://doi.org/10.1002/lno.11174>.
100. *Zakharov D. V., Manushin I. E., Nosova T. B., Strelkova N. A., Pavlov V. A.* Diet of snow crab in the Barents Sea and macrozoobenthic communities in its area of distribution // *ICES J. Mar. Sci.* 2021. Vol. 78 (2). P. 545–556. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsaa132>.
101. *Zalota A. K., Dgebuadze P. Yu., Kiselev A. D., Chikina M. V., Udalov A. A., Kondar D. V., Mishin A. V., Tsurikov S. M.* Trophic position stability of benthic organisms in a changing food web of an Arctic fjord under the pressure of an invasive predatory snow crab, *Chionoecetes opilio* // *Biology.* 2024. Vol. 13 (11). P. 874. <https://doi.org/10.3390/biology13110874>.
102. *Zinkann A.-C., Wooller M. J., O'Brien D., Iken K.* Does feeding type matter? Contribution of organic matter sources to benthic invertebrates on the Arctic Chukchi Sea shelf // *Food Webs.* 2021. Vol. 29. P. e00205. <https://doi.org/10.1016/j.fooweb>.

Статья поступила в редакцию 10.12.2024, одобрена к печати 04.03.2025.

Для цитирования: Залота А. К., Дгебуадзе П. Ю., Гебрук А. А., Коновалова О. П., Шабалин Н. В. Сравнение трофической структуры бентосных сообществ Печорского моря на глинисто-заиленном и песчано-ракушном грунте // *Океанологические исследования.* 2025. № 53 (1). С. 119–147. [https://doi.ocean.ru/10.29006/1564-2291.JOR-2025.53\(1\).6](https://doi.ocean.ru/10.29006/1564-2291.JOR-2025.53(1).6).

COMPARISON OF THE PECHORA SEA BENTHIC COMMUNITIES' TROPHIC STRUCTURE ON CLAY-SILT AND SANDY-SHELL SUBSTRATE

A. K. Zalota¹, P. Yu. Dgebuadze², A. A. Gebruk³,
O. P. Konovalova⁴, N. V. Shabalin⁴

¹ Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences,
36, Nakhimovskiy prospekt, Moscow, 117997, Russia,
e-mail: azalota@gmail.com;

² A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,
33, Leninskiy prospekt, Moscow, 119071, Russia,
e-mail: p.dgebuadze@gmail.com;

³ The University of Edinburgh,
Old College, South Bridge, Edinburgh EH8 9YL, United Kingdom;

⁴ Lomonosov Moscow State University, Marine Research Center,
1, Ramenskiy bulvar, Moscow, 119607, Russia

Changes in the structure of benthic communities are increasingly observed in the modern global environment. They are driven by natural processes and anthropogenic factors, including climate change. The shallow Pechora Sea, characterized by high freshwater discharge, is particularly sensitive to such changes. Biodiversity and biomass of benthic organisms are traditionally used to describe communities, but changes at the level of trophic relationships, which underlie ecosystem interactions, play a key role in assessing ecosystem resilience.

In this study, we investigated the trophic structure of two types of benthic communities in the feeding area of a recovering Atlantic walrus (*Odobenus rosmarus rosmarus*) population near Vaigach Island. Based on literature data and analysis of stable carbon and nitrogen isotopes, the trophic position and feeding type of mass species of macro- and megabenthos invertebrates were determined. Deposit-feeding holothurians and suspension-feeding bivalve molluscs dominated the sandy-shell substrate.

In silty substrates, there is a higher level of organic sediment, a greater biomass of benthic organisms, a greater diversity of deposit-feeders, and the predominance of suspension-feeding bivalves. Large mobile predators, including the alien snow crab, are present at both stations and are competitors of walrus for food resources, predominantly mollusks. The obtained results provide a scientific basis for further studies of the trophic structure of the Pechora Sea, including monitoring of food chain dynamics and assessment of ecosystem stability under conditions of ongoing environmental changes.

Keywords: Pechora Sea, trophic structure, benthic communities ecology, stable isotopes analysis

Acknowledgment: The authors express their deep gratitude to the captain, expedition leader, crew, and scientific team of the cruise in the Pechora Sea of the R/V “Kartesh” in 2018, who provided scientific work and directly collected and processed the scientific material used in this article. This work was supported by a grant from the Russian Science Foundation (project No. 23-24-00440).

References

1. Agnalt, A.-L., V. Pavlov, K. E Jørstad, E. Farestveit, and J. Sundet, 2011: The Snow Crab, *Chionoecetes opilio* (Decapoda, Majoidea, Oregoniidae) in the Barents Sea. *Spring. Ser. Invas. Ecol.*, **6**, 283–300.
2. Anufriyev, V. V., A. C. Glotov, and S. A. Zolotoy, 2017: Monitoring atlanticheskogo morzha (*Odobenus rosmarus rosmarus*) v gosudarstvennom prirodnom zapovednike “Nenetskiy”. *Trudy KarNTS RAN*, **4**, 15–25.
3. Bauch, D., P. Schlosser, and R. G. Fairbanks, 1995: Freshwater balance and the sources of deep and bottom waters in the Arctic Ocean inferred from the distribution of H218O. *Progr. Oceanogr.*, **35** (1), 53–80.
4. Beesley, P. L., G. J. B. Ross, and A. Wells, 1998: *Mollusca – The Southern Synthesis*. Melbourne, CSIRO Publishing, 1234 p.
5. Berge, J., P. E. Renaud, K. Eiane, B. Gulliksen, F. R. Cottier, Ø. Varpe, and T. Brattegard, 2009: Changes in the decapod fauna of an Arctic fjord during the last 100 years (1908–2007). *Pol. Biol.*, **32**, 953–961.
6. Bluhm, B. A., K. Iken, S. Mincks Hardy, B. I. Sirenko, and B. A. Holladay, 2009: Community structure of epibenthic megafauna in the Chukchi Sea. *Aquat. Biol.*, **7**, 269–293.
7. Bremner, J., S. Rogers, and C. Frid, 2006: Methods for describing ecological functioning of marine benthic assemblages using biological traits analysis (BTA). *Ecol. Indic.*, **6**, 609–622.
8. Bridier, G., F. Olivier, L. Chauvaud, M. K. Sejr, and J. Grall, 2021: Food source diversity, trophic plasticity, and omnivory enhance the stability of a shallow benthic food web from a high-Arctic fjord exposed to freshwater inputs. *Limnol. Oceanogr.*, **66** (Suppl. S1), S259–S272, <https://doi.org/10.1002/lno.11688>.
9. Brusca, R. C. and G. J. Brusca, 2003: *Invertebrates. 2nd Ed.* Massachusetts, Sinauer Associates, Sunderland, 936 p.
10. Burukovskiy, R. N., 1982: *Pitaniye i pishchevyye vzaimootnosheniya krevetok*. Kaliningrad, KGTU, 407 p.
11. Burukovsky, R. N., V. L. Syomin, A. K. Zalota, M. I. Simakov, and V. A. Spiridonov, 2021: The Food Spectra of Snow Crabs (*Chionoecetes opilio* O. Fabricius, 1788) (Decapoda, Oregonidae), Non-Indigenous Species of the Kara Sea. *Oceanology*, **61** (6), 964–975.
12. Chuchukalo, V. I., V. A. Nadtochiy, P. A. Fedotov, and R. G. Bezrukov, 2011: Pitaniye i nekotoryye cherty biologii kraba-striguna opilio (*Chionoecetes opilio*) v Chukotskom more. *Izv. TINRO*, **167**, 197–206.
13. Dahle, S., S. G. Denisoenko, N. V. Denisenko, and S. J. Cochrane, 1998: Benthic fauna in the Pechora Sea. *Sarsia*, **83**, 183–210.
14. David, P., E. Thébault, O. Anneville, P. F. Duyck, E. Chapuis, and N. Loeuille, 2017: Impacts of invasive species on food webs: A review of empirical data. *Adv. Ecol. Res.*, **56**, 1–60.
15. DeNiro, M. J. and S. Epstein, 1978: Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta.*, **42**, 495–506, [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(78\)90199-0](https://doi.org/10.1016/0016-7037(78)90199-0).
16. Denisenko, S., N. Denisenko, K. Lehtonen, A. Andersin, and A. Laine, 2003: Macrozoobenthos of the Pechora Sea (SE Barents Sea): Community structure and spatial distribution in relation to environmental conditions. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **258**, 109–123, <https://doi.org/10.3354/meps258109>.
17. Denisenko, S. G., N. V. Denisenko, E. M. Chaban, S. Y. Gagaev, V. V. Petryashov, N. E. Zhuravleva, and A. A. Sukhotin, 2019: The current status of the macrozoobenthos around the Atlantic walrus haul-outs in the Pechora Sea (SE Barents Sea). *Pol. Biol.*, **42**, 1703–1717.

18. Divine, L., K. Iken, and B. Bluhm, 2015: Regional benthic food web structure on the Alaska Beaufort Sea shelf. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **531**, 15–32, <https://doi.org/10.3354/meps11340>.
19. Divine, L. M., B. A. Bluhm, F. J. Mueter, and K. Iken, 2017: Diet analysis of Alaska Arctic snow crabs (*Chionoecetes opilio*) using stomach contents and $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ stable isotopes. *Deep Sea Res. Part II: Top. Stud. Oceanogr.*, **135**, 124–136.
20. Dobrovolskiy, A. D. and B. S. Zalogin, 1982: *Morya SSSR*. Moscow, Izdatelstvo MGU, 192 p.
21. Dolgov, A. V., A. N. Benzik, and O. Yu. Chetyrkina, 2014: Pitaniye nepromyslovykh ryb i ikh rol' v produktivnosti ekosistemy Karskogo moray. *Trudy VNIRO*, **152**, 190–208.
22. Dunton, K. H., S. V. Schonberg, and L. W. Cooper, 2012: Food Web Structure of the Alaskan Nearshore Shelf and Estuarine Lagoons of the Beaufort Sea. *Estuar. Coasts.*, **35**, 416–435.
23. Elton, C., 1927: *Animal Ecology*. New York, Macmillan Co., 72 p.
24. Fauchald, K. and P. Jumars, 1979: The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **17**, 193–284.
25. Feller, R. J., 2006: Weak meiofaunal trophic linkages in *Crangon crangon* and *Carcinus maenus*. *J. Exper. Mar. Biol. Ecol.*, **330** (1), 274–283, <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2005.12.033>.
26. Fish, J. and S. Fish, 2011: *A student's Guide to the Seashore*. Cambridge, Cambridge University Press, 2011. 527 p.
27. Froese, R. and D. Paul, FishBase. World wide web electronic publication // <http://www.fishbase.org> (last accessed in 09.12.2024).
28. Gebruk, A., P. Mikhaylyukova, M. Mardashova, V. Semenova, L.-A. Henry, N. Shabalin, B. E. Narayanaswamy, and V. Mokievsky, 2021a: Integrated study of benthic foraging resources for Atlantic walrus (*Odobenus rosmarus rosmarus*) in the Pechora Sea, south-eastern Barents Sea. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosys.*, **31** (1), 112–125, <https://doi.org/10.1002/aqc.3418>.
29. Gebruk, A., A. K. Zalota, P. Dgebuadze, Yu. Ermilova, V. A. Spiridonov, N. Shabalin, L.-A. Henry, S. F. Henley, and V. O. Mokievsky, 2021b: Trophic niches of benthic crustaceans in the Pechora Sea suggest that the invasive snow crab *Chionoecetes opilio* could be an important competitor. *Pol. Biol.*, **44**, 57–71, <https://doi.org/10.1007/s00300-020-02775-3>.
30. Graeve, M., G. Kattner, and D. Piepenburg, 1997: Lipids in Arctic benthos: Does the fatty acid and alcohol composition reflect feeding and trophic interactions? *Pol. Biol.*, **18**, 53–61, <https://doi.org/10.1007/s0030000050158>.
31. Graham, A., 1988: *Molluscs: Prosobranch and Pyramidellid Gastropods*. Leiden, Brill, 662 p.
32. Gray, B. P., B. L. Norcross, A. L. Blanchard, A. H. Beaudreu, and A. C. Seitz, 2016: Variability in the summer diets of juvenile polar cod (*Boreogadus saida*) in the northeastern Chukchi and western Beaufort Seas. *Pol. Biol.*, **39**, 1069–1080.
33. Harris, C. M., N. D. McTigue, J. W. McClelland, and K. H. Dunton, 2018: Do high Arctic coastal food webs rely on a terrestrial carbon subsidy? *Food Webs*, **15**, P. e00081. <https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2018>.
34. Hartmann-Schröder, G., 1996: *Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta*. Jena, Gustav Fischer Verlag, 648 p.
35. Huber, M., 2010: *Compendium of Bivalves*. Hackenheim, ConchBooks, 901 p.
36. Hussey, N. E., M. A. MacNeil, B. C. McMeans, J. A. Olin, S. F. J. Dudley, G. Cliff, S. P. Wintner, S. T. Fennessy, and A. T. Fisk, 2014: Rescaling the trophic structure of marine food webs. *Ecol. Lett.*, **17**, 239–250, <https://doi.org/10.1111/ele.12226>.
37. Iken, K., B. Bluhm, and K. Dunton, 2010: Benthic food-web structure under differing water mass properties in the southern Chukchi Sea. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.*, **57** (1–2), 71–85, <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2009.08.007>.
38. IUCN // <https://www.iucnredlist.org/> (last seen in 09.12.2024).

39. Jacobs, P., K. Troost, R. Riegman, and J. van der Meer, 2015: Length and weight-dependent clearance rates of juvenile mussels (*Mytilus edulis*) on various planktonic prey items. *Helgol. Mar. Res.*, **69**, 101–112.
40. Jørgensen, L. L. and V. Spiridonov, 2013: Effect from the king-and snow crab on Barents Sea benthos. *Results and conclusions from the Norwegian-Russian Workshop in Tromsø*. Fisken og Havet nr. 8/2013. Norway, Bergen, Institute of Marine Research, 41 p.
41. Jumars, P., K. M. Dorgan, and S. M. Lindsay, 2015: Diet of Worms Emended: An Update of Polychaete Feeding Guilds. *Ann. Rev. Mar. Sci.*, **7**, 497–520.
42. Kędra, M., S. Gromisz, R. Jaskuła, J. Legezynska, B. Maciejewska, E. Malec, A. Opanowski, K. Ostrowska, M. Włodarska-Kowalczyk, and J. Węśławski, 2010: Soft bottom macrofauna of an All Taxa Biodiversity Site: Hornsund (77°N, Svalbard). *Pol. Pol. Res.*, **31**, 309–326.
43. Kędra, M., L. W. Cooper, M. J. Silberberger, M. Zhang, D. Biasatti, and J. M. Grebmeier, 2021: Organic carbon source variability in Arctic bivalves as deduced from the compound specific carbon isotopic composition of amino acids. *J. Mar. Syst.*, **219**, 103547, <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2021.103547>.
44. Kędra, M., K. Kuliński, W. Walkusz, and J. Legezynska, 2012: The shallow benthic food web structure in the high Arctic does not follow seasonal changes in the surrounding environment. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **114**, 183–191.
45. Kiselev, A. D. and A. K. Zalota, 2024: Changes in the Diet of an Invasive Predatory Crab, *Chionoecetes opilio*, in the Degrading Benthic Community of an Arctic Fjord. *Biology*, **13**, 781, <https://doi.org/10.3390/biology13100781>.
46. Kokarev, V. N., A. A. Vedenin, A. B. Basin, and A. I. Azovsky, 2017: Taxonomic and functional patterns of macrobenthic communities on a high-arctic shelf: A case study from the Laptev Sea. *J. Sea Res.*, **129**, 61–69, <https://doi.org/10.1016/j.seares.2017.08.011>.
47. Komarova, I. V., 1939: Pitaniye kambaly-yersha (*Hippoglossoides platessoides*) v Barentsevom more v svyazi s kormovymi resursami. *Trudy VNIRO*, **4**, 267–320.
48. Kuzmin, S., S. Akhtarin, and D. Meni, 1999: The first findings of the snow crab *Chionoecetes opilio* (Decapoda, Majiidae) in the Barents Sea. *Can. Trans. Fish Aquat. Sci.*, **5667**, 1–5.
49. Laidre, K. L., I. Stirling, L. F. Lowry, Ø. Wiig, M. P. Heide-Jørgensen, and S. H. Ferguson, 2008: Quantifying the sensitivity of Arctic marine mammals to climate-induced habitat change. *Ecol. Applic.*, **18**, 97–125, <https://doi.org/10.1890/06-0546.1>.
50. Le Loc'h, F., C. Hily, and J. Grall, 2008: Benthic community and food web structure on the continental shelf of the Bay of Biscay (North Eastern Atlantic) revealed by stable isotopes analysis. *J. Mar. Syst.*, **72**, 17–34, <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2007.05.011>.
51. Lindeman, R. L., 1942: The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecol.*, **23**, 399–418.
52. Link, H., D. Piepenburg, and P. Archambault, 2013: Are hotspots always hotspots? The relationship between diversity, resource and ecosystem functions in the Arctic. *PLoS ONE*, **8**, P. e74077.
53. Lopez, G. R. and J. S. Levinton, 1987: Ecology of deposit-feeding animals in marine sediments. *Q. Rev. Biol.*, **62**, 235–260.
54. Lydersen, C., V. I. Chernook, D. M. Glazov, I. S. Trukhanova, and K. M. Kovacs, 2012: Aerial survey of Atlantic walruses (*Odobenus rosmarus rosmarus*) in the Pechora Sea, August 2011. *Pol. Biol.*, **35**, 1555–1562, <https://doi.org/10.1007/s00300-012-1195-2>.
55. Macdonald, T. A., B. J. Burd, V. I. Macdonald, and A. van Roodeselaar, 2010: Taxonomic and feeding guild classification for the marine benthic macroinvertebrates of the Strait of Georgia, British Columbia. *Canad. Techn. Rep. Fish. Aquat. Sci.; Fish. Oceans Can.*, **2874**, 63.
56. McGovern, M., J. Berge, B. Szymczycha, J. Węśławski, and P. Renaud, 2018: Hyperbenthic food-web structure in an Arctic fjord. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **603**, 29–46, <https://doi.org/10.3354/meps12713>.

57. McMahon, K. W., W. G. Ambrose, M. J. Reynolds, B. J. Johnson, A. Whiting, and L. M. Clough, 2021: Arctic lagoon and nearshore food webs: Relative contributions of terrestrial organic matter, phytoplankton, and phytobenthos vary with consumer foraging dynamics. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **257**, 107388, <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2021.107388>.
58. McTigue, N. D. and K. H. Dunton, 2017: Trophodynamics of the Hanna shoal ecosystem (Chukchi Sea, Alaska): Connecting multiple end-members to a rich food web. *Deep Sea Res. II Top. Stud. Oceanogr.*, **144**, 175–189.
59. Minagawa, M. and E. Wada, 1984: Stepwise enrichment of ^{15}N along foodchains—Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochim. Cosmochim. Acta.*, **48**, 1135–1140.
60. Mohan, S. D., T. L. Connelly, C. M. Harris, K. H. Dunton, and J. W. McClelland, 2016: Seasonal trophic linkages in Arctic marine invertebrates assessed via fatty acids and compound-specific stable isotopes. *Ecosphere*, **7**, P. e01429.
61. Morata, N. and E. Michaud, 2013: Impact of early food input on the Arctic benthos activities during the polar night. *Pol. Biol.*, **38**, 99–114.
62. Mullaney, D., C. Morris, E. Dawe, I. Zagorsky, and S. Goryanina, 2018: Dynamics of snow crab (*Chionoecetes opilio*) movement and migration along the Newfoundland and Labrador and Eastern Barents Sea continental shelves. *Rev. Fish. Biol. Fish.*, **28** (2), 435–459.
63. Naumov, A. D., O. A. Skarlato, and V. V. Fedyakov, 1987: Klass Bivalvia. Mollyuski Belogo morya. *Opredeliteli po faune SSSR, izdavayemyye Zoologicheskim institutom*, **151**, 205–258.
64. North, C. A., J. R. Lovvorn, J. M. Kolts, M. L. Brooks, L. W. Cooper, and J. M. Grebmeier, 2014: Deposit-feeder diets in the Bering Sea: Potential effects of climatic loss of sea ice-related microalgal blooms. *Ecol. Appl.*, **24**, 1525–1542.
65. Nosova, T. B., 2016: Pitaniye kraba-striguna opilio *Chionoecetes opilio* v Karskom more v letniy period 2014 g. *Morsk. biol. issled. dostizh. persp.*, 227–230.
66. Oh, C., R. Hartnoll, and R. Nash, 2001: Feeding ecology of the common shrimp Crangon crangon in Port Erin Bay, Isle of Man, Irish Sea. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **214**, 211–223, <https://doi.org/10.3354/meps214211>.
67. Parrish, C. C., Z. Yang, A. Lau, and R. J. Thompson, 1996: Lipid composition of *Yoldia hyperborea* (Protobranchia), *Nephtys ciliata* (Nephtyidae) and *Artacama proboscidea* (Terebellidae) living at sub-zero temperatures. *Compar. Biochem. Physiol. Part B: Biochem. Molec. Biol.*, **114** (1), 59–67.
68. Pavlov, V. A., 2007: Pitaniye kraba-striguna opilio *Chionoecetes opilio* (Fabricius, 1788) v Barentsevom more. *Trudy VNIRO*, **147**, 99–107.
69. Peterson, B. J. and B. Fry, 1987: Stable isotopes in ecosystem studies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **18**, 293–320.
70. Post, D. M., 2002: Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions. *Ecol.*, **83**, 703–718.
71. Post, D. M., C. A. Layman, D. A. Arrington, G. Takimoto, J. Quattrochi, and C. G. Montana, 2007: Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecol.*, **152**, 179–189.
72. Prokopchuk, I. P., 2017: Pitaniye sayki *Boreogadus saida* v Karskom more. *Voprosy ikhtiologii*, **57** (4), 445–456.
73. Reid, R. G. B. and A. Reid, 1969: Feeding processes of members of the genus *Macoma* (Mollusca: Bivalvia). *Canad. J. Zool.*, **47** (4), 649–657.
74. Renz, J., M. Powilleit, M. Gogina, M. Zettler, C. Morys, and S. Forster, 2018: Community bioirrigation potential (BIPc), an index to quantify the potential for solute exchange at the sediment-water interface. *Mar. Envir. Res.*, **141**, 214–224.

75. Rooney, N., K. S. McCann, and J. C. Moore, 2008: A landscape theory for food web architecture. *Ecol. Lett.*, **11**, 867–881.
76. Roy, V., K. Iken, M. Gosselin, J.-É. Tremblay, S. Bélanger, and P. Archambault, 2015: Benthic faunal assimilation pathways and depth-related changes in food-web structure across the Canadian Arctic. *Deep Sea Res. Part I: Oceanogr. Res. Pap.*, **102**, 55–71, <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2015.04.009>.
77. Saint-Béat, B., D. Baird, H. Asmus, R. Asmus, C. Bacher, S. R. Pacella, G. A. Johnson, V. David, A. F. Vézina, and N. Niquil, 2015: Trophic networks: How do theories link ecosystem structure and functioning to stability properties? *A rev. Ecol. Indic.*, **52**, 458–471.
78. Saleuddin, A. S. M., 1965: The mode of life and functional anatomy of *Astarte* spp. (Eulamellibranchia). *Proc. Malacol. Soc.*, **36**, 229.
79. Semenova, V. S., A. N. Boltunov, and V. V. Nikiforov, 2015: *Izucheniye i sokhraneniye atlanticheskogo morzha v yugo-vostochnoy chasti Barentseva morya i sopedel'nykh rayonakh Karskogo moray. Rezul'taty issledovaniy 2011–2014 gg.* Murmansk, WWF, 82 p.
80. Semenova, V., A. Boltunov, and V. Nikiforov, 2019: Key habitats and movement patterns of Pechora Sea walrus studied using satellite telemetry. *Pol. Biol.* **42**, 1763–1774.
81. Serratos, C., 2015: *Spatial and temporal patterns of epibenthic community and food web structure in the Chukchi Sea between 2004–2012*. Master thesis, University of Alaska Fairbanks.
82. Shojaei, M., 2016: *Developments in German Bight benthic ecology driven by climate change and anthropogenic utilization*. PhD Thesis. University Bremen, Germany.
83. Smith, B., E. Cabot, and R. Foreman, 1985: Seaweed detritus versus benthic diatoms as important food resources for two dominant subtidal gastropods. *J. Exper. Mar. Biol. Ecol.*, **92**, 143–156.
84. Sokolova, M. N., 1972: Trophic structure of deep-sea macrobenthos. *Mar. Biol.*, **16**, 1–12.
85. Sokolov, K. M., V. A. Pavlov, and N. A. Strelkova et al., 2016: *Krab-strigun opilio Chionoecetes opilio v Barentsevom i Karskom moryakh*. Moscow, Izd-vo PINRO, 242 p.
86. Sokołowski, A., A. Szczepańska, P. Richard, M. Kędra, M. Wołowicz, and J. M. Węśławski, 2014: Trophic structure of the macrobenthic community of Hornsund, Spitsbergen, based on the determination of stable carbon and nitrogen isotopic signatures. *Pol. Biol.*, **37**, 1247–1260.
87. Stead, R. and R. Thompson, 2006: The influence of an intermittent food supply on the feeding behaviour of *Yoldia hyperborea* (Bivalvia: Nuculanidae). *J. Exper. Mar. Biol. Ecol.*, **332**, 37–48.
88. Stoker, S. W., 1978: *Benthic invertebrate macrofauna of the Eastern continental shelf of the Bering and Chukchi Seas*. Doctoral thesis, University of Alaska, 259 p.
89. Sukhotin, A. A., Y. V. Krasnov, and K. V. Galaktionov, 2008: Subtidal populations of the blue mussel *Mytilus edulis* as key determinants of waterfowl flocks in the southeastern Barents Sea. *Polar Biol.*, **31** (11), 1357–1363.
90. Sun, M., L. M. Clough, M. L. Carroll, J. Dai, W. G. Ambrose, and G. R. Lopez, 2009: Different responses of two common Arctic macrobenthic species (*Macoma balthica* and *Monoporeia affinis*) to phytoplankton and ice algae: Will climate change impacts be species specific? *J. Exper. Mar. Biol. Ecol.*, **376**, 110–121.
91. Tamelander, T., P. Renaud, H. Hop, M. Carroll, Jr W. G. Ambrose, and K. Hobson, 2006: Trophic relationships and pelagic-benthic coupling during summer in the Barents Sea Marginal Ice Zone, revealed by stable carbon and nitrogen isotope measurements. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **310**, 33–46.
92. Tarverdiyeva, M. I., 1976: Pitaniye kamchatskogo kraba *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) i krabov-strigunov *Chionoecetes bairdi* Rathbum i *C. opilio* (Fabricius) v yugo-vostochnoy chasti Beringova moray. *Biol. morya*, **1**, 41–48.
93. Udalov, A. A., I. M. Anisimov, A. B. Basin, G. V. Borisenko, S. V. Galkin, V. L. Syomin, S. A. Shchuka, M. I. Simakov, A. K. Zalota, and M. V. Chikina, 2024: Changes in benthic

- communities in Blagopoluchiya Bay (Novaya Zemlya, Kara Sea): The influence of the snow crab. *Biol. Inv.*, **26**, 3455–3473.
94. Vander Zanden, M. J. and J. B. Rasmussen, 1996: A trophic position model of pelagic food webs: Impact on contaminant biomagnification in lake trout. *Ecol. Monogr.*, **66**, 451–477.
 95. Walker, K. R. and R. K. Bambach, 1974: Feeding by benthic invertebrates: Classification and terminology for paleoecological analysis. *Lethaia*, **7**, 67–78.
 96. Weslawski, J. M., S. Kwasniewski, L. Stempniewicz, and K. Blachowiak-Samolyk, 2006: Biodiversity and energy transfer to top trophic levels in two contrasting Arctic fjords. *Pol. Pol. Res.*, **27**, 259–278.
 97. Wiig, Ø., E. W. Born, and R. E. A. Stewart, 2014: Management of Atlantic walrus (*Odobenus rosmarus rosmarus*) in the arctic Atlantic. *NAMMCO Scient. Public*, **9**, 315–341, <https://doi.org/10.7557/3.2855>.
 98. Whitehead, P. J. P., 1985: FAO Species Catalogue. Vol. 7. Clupeoid fishes of the world (suborder Clupeoidei). An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, shads, anchovies and wolf-herrings. *FAO Fish. Synop.*, **125** (7/1), 1–303.
 99. Włodarska-Kowalczyk, M., M. Aune, L. N. Michel, A. Zaborska, and J. Legeżyńska, 2019: Is the trophic diversity of marine benthic consumers decoupled from taxonomic and functional trait diversity? Isotopic niches of Arctic communities. *Limnol. Oceanogr.*, **64**, 2140–2151, <https://doi.org/10.1002/lno.11174>.
 100. Zakharov, D. V., I. E. Manushin, T. B. Nosova, N. A. Strelkova, and V. A. Pavlov, 2021: Diet of snow crab in the Barents Sea and macrozoobenthic communities in its area of distribution. *ICES J. Mar. Sci.*, **78** (2), 545–556, <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsaa132>.
 101. Zalota, A. K., P. Yu. Dgebuadze, A. D. Kiselev, M. V. Chikina, A. A. Udalov, D. V. Kondar, A. V. Mishin, and S. M. Tsurikov, 2024: Trophic position stability of benthic organisms in a changing food web of an Arctic fjord under the pressure of an invasive predatory snow crab, *Chionoecetes opilio*. *Biology*, **13** (11), 874, <https://doi.org/10.3390/biology13110874>.
 102. Zinkann, A.-C., M. J. Wooller, D. O'Brien, and K. Iken, 2021: Does feeding type matter? Contribution of organic matter sources to benthic invertebrates on the Arctic Chukchi Sea shelf. *Food Webs*, **29**, P. e00205, <https://doi.org/10.1016/j.fooweb>.

Submitted 10.12.2024, accepted 04.03.2025.

For citation: Zalota, A. K., P. Yu. Dgebuadze, A. A. Gebruk, O. P. Konovalova, and N. V. Shabalin, 2025: Comparison of the Pechora Sea benthic communities' trophic structure on clay-silt and sandy-shell substrate. *Journal of Oceanological Research*, **53** (1), 119–147, [https://doi.ocean.ru/10.29006/1564-2291.JOR-2025.53\(1\).6](https://doi.ocean.ru/10.29006/1564-2291.JOR-2025.53(1).6).