

УДК 597–153 (268.52)

Питание непромысловых рыб и их роль в продуктивности экосистемы Карского моря

А. В. Долгов, А. Н. Бензик, О. Ю. Четыркина

Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии им.
Н. М. Книповича (ПИНРО, г. Мурманск)
e-mail: dolgov@pinro.ru

В работе приведены сведения о составе пищи и особенностях питания 16 непромысловых видов рыб в Карском море в 2007–2011 гг. Было рассмотрено сходство питания изученных видов между собой и в северной части Баренцева моря и Карском море. На основе данных по питанию были выделены 3 трофические группы рыб — большинство видов (10) относится к бентофагам, по 3 вида — к планктофагам и хищникам. Для промысловых видов (чёрный палтус и сайка) были выявлены возможные пищевые конкуренты. В целом для трофической структуры сообщества рыб в Карском море характерно доминирование бентофагов (по числу видов) и крайне низкая доля хищных видов, однако наиболее массовые виды относятся к планктофагам.

Ключевые слова: Карское море, рыбы, питание, трофические группы.

ВВЕДЕНИЕ

Ихтиофауна арктических морей России довольно длительное время оставалась малоизученной. В последнее время ихтиологические исследования этих морей значительно активизировались, но основное внимание уделялось изучению видового состава ихтиофауны отдельных регионов и систематике и распределению отдельных таксонов (например, [Боркин, 1983; Чернова, 1991; Андрияшев, Чернова, 1994; Боркин, 1994; Смирнов и др., 2000; Исследования ПИНРО..., 2004]). Изучение особенностей биологии и главным образом питания и трофических взаимоотношений рыб арктических морей было затруднительным в связи с отсутствием широкомасштабных съёмов, при которых возможен сбор большого ко-

личества биологических данных. К таким малоизученным морям относится и Карское море.

В Карском море после капитальных работ В. К. Есипова [1952] и А. П. Андрияшева [1954], в которых были обобщены сведения о рыбах Карского моря, в том числе по биологии и питанию, новые экспедиции были выполнены только начиная с 1970–1980-х гг., в том числе ПИНРО. В этих экспедициях были получены новые сведения об особенностях ихтиофауны в целом и о биологии рыб этого района [Норвилло и др., 1982; Астафьева и др., 1983; Экология и биоресурсы Карского моря..., 1989]. При этом до настоящего времени количественные данные по питанию рыб, особенно непромысловых, практически отсутствуют.

С 2007 г. ПИНРО стал проводить ресурсные исследования в северной части Карского моря и прилегающих районах Баренцева моря и Арктического бассейна [Экосистема Карского моря, 2008; Долгов и др., 2011]. В ходе этих экспедиций был собран значительный материал, в том числе по питанию большого числа видов рыб Карского моря. В связи с этим основной целью настоящей работы стало рассмотрение особенностей питания рыб Карского моря, изучение трофической структуры сообществ рыб и их роли в биологической продуктивности этого моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Данные по питанию рыб собирали в морских экспедициях, выполненных ПИНРО в Карском море в 2007–2011 гг. В августе–сентябре 2007–2008 гг. сборы выполнялись на большей части акватории Карского моря в ходе специальных съёмок [Боркин и др., 2008; Долгов и др., 2011], в августе–сентябре 2009–2011 г. — только в северной части моря в ходе совместной российско-норвежской экосистемной съёмки Баренцева моря [Методическое пособие..., 2006].

Рыб замораживали целиком и доставляли на берег. Некоторые виды рыб (мойву, сайку, а также рыб с желеобразным телом (липарицы, карепрокты)) фиксировали в формалине. В лабораторных условиях проводили анализ содержимого желудков рыб с использованием стандартного количественно-весаого метода [Методическое пособие..., 1974; Инструкции..., 2004].

В качестве показателя интенсивности питания использовали индекс наполнения желудка — отношение общей массы пищевого комка к общей массе тела рыбы, выраженное в процентах (%) или продецимиле ($^0/_{000}$). Для оценки значения пищевых объектов использовали массовую долю (% m), рассчитываемую как процент массы пищевого компонента от общей массы пищевого комка, и частоту встречаемости (% f), рассчитываемую как процент желудков с данным пищевым компонентом от общего количества желудков с пищей.

Для оценки сходства питания рыб применяли индекс пищевого сходства (ИПС), пред-

ложенный А. А. Шорыгиным [1952]. Этот индекс показывает только сходство состава пищи, но не учитывает различия в интенсивности питания сравниваемых видов. В связи с этим ИПС показывает потенциальную возможность пищевой конкуренции сравниваемых видов, но не её фактический уровень.

Поскольку анализ особенностей питания ряда промысловых видов (сайка, чёрный палтус) будет выполнен в специальных работах, в настоящей статье рассматривается питание только непромысловых видов рыб, а данные по питанию промысловых видов использованы только для рассмотрения общей трофической структуры ихтиоценов Карского моря. Для сравнения особенностей питания непромысловых рыб в Карском море использовали наши данные по питанию этих же видов в северной части Баренцева моря [Долгов, в печати].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

ПИТАНИЕ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ. Атлантический крючкорог *Arctediellus atlanticus* (Jordan et Evermann, 1898). В 2007–2011 гг. в желудках атлантического крючкороба в Карском море были обнаружены представители 25 таксонов (табл. 1). Основу питания этого вида составляли бентосные организмы (суммарно 92% m) — донные гаммариды (42% m) и полихеты (24% m), а также моллюски (14% m). Размеры потребляемых жертв были малы и не превышали 28–35 мм.

По сравнению с северной частью Баренцева моря [Долгов, в печати] питание атлантического крючкороба в Карском море было разнообразнее (25 таксонов против 19), интенсивность питания была значительно ниже и не превышала $42^0/_{000}$ (против $109^0/_{000}$ в Баренцевом море). В питании этого вида в Карском море большее значение имели гаммариды (36 против 10% m) и брюхоногие моллюски (9 против 2% m) при меньшем значении полихет (25 против 36% m) и практически полном отсутствии рыб, в том числе мойвы, составлявшей до 14% m в его питании на севере Баренцева моря.

Таким образом, в Карском море атлантический крючкорог является типичным бентофагом.

Арктический ицел *Icelus bicornis* (Reinhardt, 1840). В 2007–2011 гг. в желудках арктического ицела в Карском море были обнаружены представители 12 таксонов (табл. 1). Основу питания этого вида составляли гиперииды, в основном *Themisto libellula* (70% m). Кроме того, в питании также отмечены рыбы, преимущественно сайка (7% m), а также бентосные организмы (суммарно 14% m) — донные гаммариды (7% m) и полихеты (4% m). Питание арктического ицела пелагическими гипериидами, а также рыбой (особенно сайкой) достаточно необычно и ранее не отмечалось для этого вида [Андрияшев, 1954; Atkinson, Percy, 1992]. Высокая доля гипериид в питании была обусловлена их интенсивным выеданием в 2011 г., тогда как в 2007 г. ицел потреблял преимущественно гаммарид и полихет. Сайка, вероятно, поедалась уже погибшей после её прохождения через трал. Косвенно это также подтверждается отсутствием рыбы в питании близкого вида — восточного ицела.

По сравнению с северной частью Баренцева моря питание арктического ицела в Карском море было разнообразнее (12 таксонов против 5), интенсивность питания была значительно выше и достигала $370^{0}/_{000}$ (против $217^{0}/_{000}$ в Баренцевом море). В северной части Баренцева моря основу питания этого вида составляли гаммариды (72 против 7% m), а также молодь триглопсов и крылоногие моллюски (14 и 9% m соответственно) при очень низкой доли гипериид в его питании.

Таким образом, атлантический ицел, несмотря на противоположные данные о питании этого вида в других морях, в Карском море должен быть отнесён к планктофагам.

Восточный ицел *Icelus spatula* (Gilbert et Burke, 1912). В 2007–2010 гг. в желудках восточного ицела в Карском море были обнаружены представители 5 таксонов (табл. 1). Основу питания этого вида составляли бентосные организмы (суммарно 93% m) — донные гаммариды и полихеты (50 и 33% m соответственно).

По сравнению с северной частью Баренцева моря питание восточного ицела в Карском море было несколько беднее (5 таксонов против 7), интенсивность питания была сходной

(478 против $454^{0}/_{000}$ в Баренцевом море). В отличие от Карского моря на севере Баренцева моря в питании этого вида доминировали рыбы (66% m), в том числе молодь триглопсов и липарисов, а также гаммариды и гиперииды (16 и 11% m соответственно).

Таким образом, в Карском море восточный ицел является типичным бентофагом.

Коттункул Садко *Cottunculus sadko* (Essipov, 1937). В 2007 г. в желудках коттункула Садко в Карском море были обнаружены представители 7 таксонов (табл. 2). Основу питания этого вида составляли бентосные организмы (суммарно 99% m) — морские пауки (59% m), а также креветки и гаммариды (26 и 14% m соответственно).

По сравнению с северной частью Баренцева моря питание атлантического крючкорога в Карском море было более бедным (7 таксонов против 20), интенсивность питания была значительно выше и достигала $264^{0}/_{000}$ (против $183^{0}/_{000}$ в Баренцевом море). В питании этого вида в Карском море большее значение имели морские пауки (59 против 22% m) и креветки (25 против 10% m), а на севере Баренцева моря в значительных количествах в питании встречались также изоподы и эвфаузииды (21 и 17% m соответственно).

Таким образом, в Карском море коттункул Садко является типичным бентофагом.

Атлантическая лисичка *Leptagonus decagonus* (Bloch et Schneider, 1801). В 2007–2011 гг. в желудках атлантической лисички в Карском море были обнаружены представители 11 таксонов (табл. 2). Основу питания этого вида составляли бентосные организмы (суммарно 80% m) — преимущественно гаммариды и полихеты (47 и 22% m соответственно). Следует отметить также присутствие в питании этого вида типичных планктонных организмов (копеподы, гиперииды *Themisto libellula*), а также переваренных остатков рыб, однако их значение было невелико.

По сравнению с северной частью Баренцева моря разнообразие питания атлантической лисички в Карском море было ниже (11 против 18 таксонов), интенсивность питания была несколько выше (131 против $108^{0}/_{000}$ в Баренцевом море). Состав пищи этого вида в целом

Таблица 1. Состав пищи атлантического крочорога и иделов в Карском море в 2007–2011 гг.

Пищевые органи- мы	Атлантический крочорог				Арктический идел				Восточный идел			
	Карское море		Сев. часть Барен- цева моря*		Карское море		Сев. часть Барен- цева моря*		Карское море		Сев. часть Барен- цева моря*	
	% m	% f	% m	% f	% m	% f	% m	% f	% m	% f	% m	% f
Hydrozoa	0,03	1,9	0,31	5,9								
Anthozoa	0,17	1,9										
Polychaeta	25,14	22,6	31,63	49,0	3,57	21,8	1,76	4,8	33,80	33,3	1,99	8,3
Mollusca	0,38	1,9			+	1,3						
Gastropoda	8,72	5,7	2,06	4,9								
Bivalvia	0,20	1,9	5,35	15,6								
Portlandia sp.	4,29	1,9	1,01	6,9								
Pteropoda	0,01	1,9					9,84	14,3				
Limacina sp.	0,21	1,9										
Cephalopoda	0,05	3,8	0,01	1,0								
Crustacea	5,01	22,6	2,69	11,8	2,48	30,8			6,08	33,3		
Copepoda	0,03	1,9			0,07	5,1					3,31	8,3
Themisto sp.	0,10	1,9	0,47	1,0	6,72	9,0					11,26	16,7
Themisto libellula	0,17	1,9			63,28	26,9	1,61	4,8			16–38	
Gammaridea	36,55	49,1	10,55	23,5	6,98	23,1	72,74	85,7	50,82	83,3	16,56	33,3
Dysastilus sp.	0,04	3,8										
Liljeborgia sp.	4,69	3,8										
Mysidacea	0,21	1,9	0,05	1,0								
Isopoda	0,45	3,8			0,53	5,1			0,04	16,7		
Munnopsida	1,41	9,4										
Pandalus borealis	5,05	1,9	9,46	1,0	2,25	3,8						
Sclerocrangon sp.												
Appendicularia					2,80	11,5						
Pisces var.	3,20	1,9	8,21	2,9	2,78	1,3			8,87	16,7		

Табл. 1. Окончание

Пищевые организмы	Атлантический кряккорог				Арктический шед				Восточный шед				
	Карское море		Сев. часть Баренцева моря*		Карское море		Сев. часть Баренцева моря*		Карское море		Сев. часть Баренцева моря*		
	% m	% f	% m	% f	% m	% f	% m	% f	% m	% f	% m	% f	
Сайка													
Перевар. пища	3,90	13,2	2,83	13,7	7,89	2,6	0,64	10,3	0,38	16,7	0,66	8,3	
Количество исследованных желудков	87		237		97	30			7			17	
% пустых желудков	39,1		56,9		19,6	30,0			14,3			29,4	
Средний бал наполнения (СБН)	1,4		1,0		2,4	2,0			2,8			2,1	
Средний индекс наполнения (СИИ) ⁰ /000	42,44		109,14		370,27	218,76			478,15			454,14	

Примечание. * — массовая доля и частота встречаемости объектов питания в северной части Баренцева моря (севернее 76° с. ш.), данные из следующей работы [Долгов, в печати]. Сумма процентов для северной части Баренцева моря может составлять менее 100, т.к. не все объекты, встречающиеся в питании рыб в Карском море, были отмечены в северной части Баренцева моря; + — менее 0,01%.

был сходным в обоих районах при доминировании в питании гаммарид (36–47% m), лишь массовая доля полихет была значительно выше в Карском море (22 против 0,4% m).

В целом, в Карском море атлантическая лисичка относится к бентофагам.

Ледовитоморская лисичка *Ulcina olrikii* (Lütken, 1876). В 2007 г. в желудках ледовитоморской лисички в Карском море были обнаружены представители 4 таксонов (табл. 2). Основу питания этого вида составляли бентосные организмы — гаммариды (36% m) и, в меньшей степени, черви (немертины и полихеты) и изоподы (3 и 15% m соответственно).

Сходный состав пищи этого вида был выявлен в канадской Арктике, где на небольших глубинах основу питания этого вида составляли гаммариды и двустворчатые моллюски (60 и 24% m соответственно), а на большей глубине — доминировали двустворчатые моллюски (92% m) [Atkinson, Percy, 1992].

Таким образом, в Карском море ледовитоморская лисичка относится к типичным бентофагам.

Полярный триглопс *Triglops nybelini* (Jensen, 1944). В 2007–2011 гг. в желудках полярного триглопса в Карском море были обнаружены представители 10 таксонов (табл. 3). Основу питания этого вида составляли планктонные организмы (суммарно 98% m) — гипериды (преимущественно *Themisto libellula*) и, в меньшей степени, эвфаузииды (93 и 4% m соответственно).

По сравнению с северной частью Баренцева моря состав пищи полярного триглопса в Карском море был несколько беднее (10 таксонов против 16), интенсивность питания была значительно выше и достигала 297⁰/000 (против 230⁰/000 в Баренцевом море). В то же время в питании этого вида в Карском море большее значение имели гипериды (93 против 58% m) при меньшей массовой доле эвфаузиид (4 против 27% m) и отсутствии рыб, в том числе сайки.

Таким образом, в Карском море полярный триглопс является типичным планктофагом.

Карепрокт Рейнгардта *Careproctus cf. reinhardti* (в связи с трудностями в определении видов карепроктов, в настоящей работе мы рассматриваем под этим названием всех

Таблица 2. Состав пищи котлункула Садко и лисичек в Карском море в 2007–2011 гг.

Пищевые организмы	Котлункула Садко						Атлантическая лисичка						Ледовитоморская лисичка						
	Карское море			Сев. часть Баренцева моря			Карское море			Сев. часть Баренцева моря			Карское море			Сев. часть Баренцева моря			
	% m	% f	% m	% f	% m	% f	% m	% f	% m	% f	% m	% f	% m	% f	% m	% f	% m	% f	
Hydrozoa	0,09		20,0																
Polychaeta	0,03		20,0				22,95	26,9	0,38	0,7					3,10		21,7		
Nemertini															30,94		26,1		
Cephalopoda	0,03		20,0																
Crustacea							15,14	49,3	15,09	17,0					6,98		39,1		
Copepoda					0,61	2,5	0,13	11,9	0,95	6,1					0,06		4,3		
Euphausiidae					17,29	10,0	2,26	3,0	15,58	15,0									
<i>Themisto libellula</i>							0,71	1,5	7,78	6,8									
Gammaridea	14,12	80,0	8,38	37,5	22	47,55	58,2	47,64	61,2	10	36,52	76,5	1–9						
Mysida							2,89	4,5											
Isopoda					21,15	15,0	2,53	14,9	0,36	4,1	15,66	8,7	2						
Decapoda							2,28	7,5	0,09	0,7									
<i>Sabinea sp.</i>	8,57	20,0					2,23	6,0		13									
<i>Sabinea septemcarinata</i>	17,41	20,0																	
Pisogonida	59,63	60,0	22,50	22,5															
Pisces var.					4,89	5,0	1,12	3,0											
Перевар. пища	0,12	20,0	1,56	5,0			0,21	3,0			6,75	8,7							
Количество исследованных желудков	5		42				78	206			24								
% пустых желудков	0,0		4,8				14,1	28,7			4,2								
Средний балл наполнения (СБН)	3,4		2,5				2,4	1,9			2,5								
Средний индекс наполнения (СИИ), ⁰ /000	264,09		183,22				131,72	108,50			63,78								

Примечание. Массовая доля и частота встречаемости объектов питания в северной части Баренцева моря (севернее 76° с.ш.), данные из следующей работы [Долгов, в печати]. Сумма процентов для северной части Баренцева моря может составлять менее 100, т.к. не все объекты, встречавшиеся в питании рыб в Карском море, были отмечены в северной части Баренцева моря.

Таблица 3. Состав пищи полярного триглопса и карепрокта Рейнгадта в Карском море в 2007–2011 гг.

Пищевые организмы	Полярный триглопс				Карепрокт Рейнгадта			
	Карское море		Сев. часть Баренцева моря		Карское море		Сев. часть Баренцева моря	
	% m	% f	% m	% f	% m	% f	% m	% f
Hydromedusae					0,78	6,7		
Polychaeta	0,07	1,2	0,88	2,7			0,62	1,6
<i>Litacina</i> sp.	0,30	0,6	0,52	0,7				
Crustacea	0,30	6,1	2,66	8,5	6,27	13,3	4,25	5,3
Copepoda			0,01	0,5	1,57	20,0		5–9
<i>Themisto</i> sp.	23,05	27,0	37,69	45,5			0,60	2,1
<i>Themisto libellula</i>	70,10	68,1	19,64	25,3	23,63	53,3	0,47	1,1
Euphausiidae	3,66	4,9	27,42	14,5			3,88	5,8
<i>Meganucifurphanes norvegica</i>	0,55	0,6						28
<i>Thysanoessa inermis</i>	0,16	0,6		20				
Gammaridea	1,06	3,7	2,50	3,5	47,03	26,7	49,60	75,8
<i>Stegocerphalus</i> sp.					3,81	13,3		12–21
Canidea	0,06	0,6						
Pisces var.			0,46	0,7	15,79	13,3	29,87	11,7
Перевар. пища	0,12	1,2	4,83	11,3	1,12	6,7	4,60	1,6
Количество исследованных желудков	179		686		16		208	
% пустых желудков	8,9		17,6		6,2		8,6	
Средний балл наполнения (СБН)	2,87		2,3		3,0		2,5	
Средний индекс наполнения (СИИ), 0/000	297,49		230,38		348,04		287,33	

Примечание. Массовая доля и частота встречаемости объектов питания в северной части Баренцева моря (севернее 76° с.ш.), данные из следующей работы [Долгов, в печати]. Сумма процентов для северной части Баренцева моря может составлять менее 100, т.к. не все объекты, встречавшиеся в питании рыб в Карском море, были отмечены в северной части Баренцева моря.

длиннопёрых карепроктов (с длинными лучами грудных плавников), пойманных в Карском море). В 2009–2011 гг. в желудках карепрокта Рейнгадта в Карском море были обнаружены представители 7 таксонов (табл. 3). В питании доминировали донные гаммариды (50% т), кроме того, значительную долю пищевого комка составляли гиперииды и переваренная рыба (23 и 15% т соответственно).

По сравнению с северной частью Баренцева моря состав пищи карепрокта в Карском море был беднее (7 таксонов против 26), интенсивность питания была значительно выше и достигала 348⁰/₀₀₀ (против 287⁰/₀₀₀ в Баренцевом море). Состав пищи этого вида в целом был сходным в обоих районах при доминировании в питании гаммарид (47–49% т), в то же время в Карском море была значительно выше массовая доля гипериид (23 против 1% т) и ниже значение рыб в питании (16 против 30% т).

В целом, в Карском море карепрокт Рейнгадта относится к бентофагам.

Горбатый липарис *Liparis bathyartcticus* (Parr, 1931). В 2007–2009 гг. в желудках горбатого липариса в Карском море были обнаружены представители 9 таксонов (табл. 4). В питании этого вида доминировали гаммариды (62% т), из которых наиболее интенсивно потреблялись *Eusirus holmi* и *Stegoccephalus sp.* Кроме того, в желудках довольно высока была доля мизид — до 20% т.

По сравнению с северной частью Баренцева моря разнообразие питания горбатого липариса в Карском море было ниже (9 против 21 таксона), интенсивность питания была значительно выше (387⁰/₀₀₀ против 252⁰/₀₀₀ в Баренцевом море). В отличие от Карского моря основу питания этого вида на севере Баренцева моря составляли рыбы (суммарно 47% т), совершенно отсутствовавшие в его питании в Карском море, а массовая доля гаммарид не превышала 9% т.

В целом, в Карском море горбатый липарис относится к бентофагам.

Чернобрюхий липарис *Liparis fabricii* (Kröyer, 1847). В 2007–2009 гг. в желудках чернобрюхого липариса в Карском море были обнаружены представители 32 таксонов (табл. 4). Основу питания этого вида

Таблица 4. Состав пищи горбатого и чернобрюхого липарисов в Карском море в 2007–2011 гг.

Пищевые организмы	Горбатый липарис			Чернобрюхий липарис			Длина, мм	
	Карское море		Сев. часть Баренцева моря	Карское море		Сев. часть Баренцева моря		
	% т	% ф	% т	% ф	% т	% ф		
Stenophora					7,74	1,2	3,38	7,6
Hydromedusae	0,42	10,0	0,44	0,9	0,18	1,8		
Polychaeta	1,06	10,0	0,44	0,9	2,85	4,5	0,45	1,4
Bivalvia					0,02	0,6		2–3
Clonidae					3,07	1,2		
<i>Limacina sp.</i>					3,04	3,9	23,56	12,4
<i>Limacina helicina</i>					21,82	12,8		3–38
Cephalopoda					0,09	0,9		
Theutida					0,01	0,3		
Crustacea	13,32	60,0			6,63	24,8		
Ostracoda					0,12	2,1		3

Табл. 4. Окончание

Плывучие организмы	Горбатый липарис				Чернобрюхий липарис					
	Карское море		Сев. часть Баренцева моря		Карское море		Сев. часть Баренцева моря			
	% m	% f	% m	% f	% m	% f	% m	% f		
<i>Seropoda</i>			0,36	2,8			0,05	4,2	1,23	4,1
<i>Calanus glacialis</i>							0,02	0,6		2-7
<i>Calanus hyperboreus</i>							0,04	0,9		3-4
<i>Pareuchaeta norvegica</i>							0,10	1,5		6-11
<i>Themisto sp.</i>			3,87	5,6			2,33	1,5	31,81	40,0
<i>Themisto libellula</i>			0,94	7,5			33,98	48,7	2,14	4,1
Euphausiidae			5,22	21,5			1,19	0,9	4,16	8,3
Gammaridea	26,43	50,0	9,63	34,6			6,09	17,0	14,06	29,9
<i>Eusirus holmi</i>	16,97	10,0					0,67	0,3		
<i>Rachotropis aculeatus</i>							0,39	0,3		30
Podoceridae spp.							0,01	0,3		
<i>Stegosiphialis sp.</i>	18,61	10,0								
Mysida	20,06	20,0	0,38	0,38			2,95	6,9		14-21
<i>Amblyops abbreviata</i>							0,21	0,3		10-16
Isopoda	1,12	30,0					0,71	3,0		5-17
Cumacea							0,01	0,3		8
Decapoda			1,74	4,7			0,58	2,4		
<i>ScIROCRANGON sp.</i>	2,01	20,0	0,83	0,9			0,04	0,3		
<i>Sergestes arcticus</i>							0,02	0,6		9-17
Otocopleura							1,22	2,1		
Pisces var.			8,84	9,3			0,54	0,3	1,23	2,1
<i>Liparis sp.</i>							2,22	0,6	14,98	2,1
Икра <i>Liparis sp.</i>							+	0,3		
Перевар. пища			0,04	0,9			1,03	5,7	2,88	4,8
Количество исследованных желудков	10		155				355		234	
% пустых желудков	0,0		31,0				5,6		38,0	
Средний балл наполнения (СБН)	3,1		2,0				2,4		1,8	
Средний индекс наполнения (СИН), / ₀₀₀	387,40		252,84				209,71		88,77	

Примечание. Массовая доля и частота встречаемости объектов питания в северной части Баренцева моря (севернее 76° с.ш.), данные из следующей работы [Долгов, в печати]. Сумма процентов для северной части Баренцева моря может составлять менее 100, т.к. не все объекты, встречавшиеся в питании рыб в Карском море, были отмечены в северной части Баренцева моря; + — менее 0,01%.

Таблица 5. Состав пищи сетчатого, полууголого ликода и ликода Росса в Карском море в 2007 – 2011 гг.

Пищевые организмы	Сетчатый ликод				Ликод Росса				Полууголый ликод			
	Карское море		Сев. часть Баренцева моря		Карское море		Сев. часть Баренцева моря		Карское море		Сев. часть Баренцева моря	
	% m	% f	% m	% f	% m	% f	% m	% f	% m	% f	% m	% f
Foraminiferida					0,10	4,8					+	1,7
Polychaeta	1,29	11,8	1,50	18,8	69,54	42,9	76,66	55,5	10,17	28,1	8,77	41,3
Bivalvia	0,01	2,9							0,52	5,0	0,37	1,6
Crustacea var.	0,05	5,9			2,97	14,3	12,22	22,2	0,79	8,3		
Copepoda									0,01	1,7		
Gaidius sp.									0,01	2,5		4
Pareuchaeta sp.									0,02	1,7		8–12
Themisto sp.	0,09	2,9	0,07	3,5					0,03	0,8	3,09	3,2
Themisto libellula									0,55	2,5		37
Megacyclophanes norvegica									0,17	0,8		
Gammaridea	3,14	38,2	2,06	20,0	13,37	23,8	9,78	22,2	4	1,55	17,4	17,5
Anonyx nugax			0,20	1,2	9,30	4,8			0,06	0,8		
Caridea			2,42	3,5					0,05	0,8		
Pandalus borealis			0,28	1,2			1,35	11,1	4,42	0,8	0,76	3,2
Sabinea sp.	1,48	2,9	0,30	2,4							1,81	1,6
Sabinea septemcarinata									0,64	0,8		50
Crangonidae spp.									0,98	2,5		30
Hyas sp.	0,18	2,9										
Cumacea									+	0,8		
Isopoda					0,08	4,8			0,23	4,1		3–10
Saduria sp.									0,82	2,5		
Saduria sabini									0,89	0,8		45
Echinodermata var.									0,07	0,8	0,02	1,6
Ophiuroidea	0,04	2,9							3,22	29,8	0,38	6,3
Priapulus sp.	0,53	2,9										

Табл. 5. Окончание

Пищевые организмы	Сетчатый ликод				Ликод, Россия				Полуголый ликод				
	Карское море		Сев. часть Баренцева моря		Карское море		Сев. часть Баренцева моря		Карское море		Сев. часть Баренцева моря		
	% m	% f	% m	% f	% m	% f	% m	% f	% m	% f	% m	% f	
Rantopoda													
Pisces var.	1,10	2,9	0,27	2,4									
Сайка	58,09	23,5	39,33	22,4	130								
Cottidae var.	8,02	2,9	0,06	1,2									
Triglops sp.	0,91	2,9	1,27	2,4	75								
Agonidae spp.			0,12	1,2									
<i>Lerptagonus decagonus</i>													
<i>Lycodes sp.</i>	8,94	5,9	5,02	2,4	150								
<i>Liparis fabricei</i>	16,04	2,9	9,41	4,7									
Перевар. пища	0,08	11,8				4,64	38,1				1,40	14,0	
Отходы промысла			7,66	1,2							0,88	0,8	
Количество исследованных желудков	35		281			24	28				138	131	
% пустых желудков	2,8		69,8			12,5	67,9				12,3	51,9	
Средний балл наполнения (СБН)	2,6		0,8			1,8	0,6				2,1	1,3	
Средний индекс наполнения (СИН), 0/1000	399,30		160,93			268,24	26,80				225,94	165,38	

Примечание. Массовая доля и частота встречаемости объектов питания в северной части Баренцева моря (севернее 76° с.ш.), данные из следующей работы [Долгов, в печати]. Сумма процентов для северной части Баренцева моря может составлять менее 100, т.к. не все объекты, встречавшиеся в питании рыб в Карском море, были отмечены в северной части Баренцева моря; + — менее 0,01%.

составляли планктонные организмы (суммарно 3% т), из которых доминировали 2 группы — гиперииды (36% т) и крылоногие моллюски (27% т). В то же время в желудках этого вида отмечались бентос (полихеты, гаммариды) и рыбы (в том числе собственная молодь и икра), но массовая доля этих групп не превышала 10 и 6% соответственно.

По сравнению с северной частью Баренцева моря разнообразие питания чернобрюхого липариса в Карском море значительно выше (32 против 19 таксонов), интенсивность питания липариса в Карском море также была значительно выше (209 против 88⁰/₀₀₀ в Баренцевом море). Состав пищи этого вида в целом был сходным в обоих районах при доминировании в питании гипериид и крылоногих моллюсков (34–36 и 23–24% т соответственно), в то же время в питании этого вида в Карском море массовая доля рыб (в том числе собственной молоди) было значительно меньше (6 против 20% т).

Таким образом, в Карском море чернобрюхий липарис является типичным планктофагом.

Сетчатый ликод *Lycodes reticulatus* (Reinhardt, 1835). В 2007–2010 гг. в желудках сетчатого ликода в Карском море были обнаружены представители 15 таксонов (табл. 5). Основу питания этого вида составляли рыбы (суммарно 93% т), среди которых доминировала сайка, которая составляла более половины массы содержимого желудка, а также непромысловые рыбы (чернобрюхий липарис, бычки и молодь ликодов).

По сравнению с северной частью Баренцева моря разнообразие питания сетчатого ликода в Карском море ниже (15 против 29 таксонов), интенсивность питания в Карском море также была значительно выше (399 против 160⁰/₀₀₀ в Баренцевом море). Состав пищи этого вида в целом был сходным в обоих районах при доминировании в питании рыб (суммарно 92 и 88% т соответственно), в то же время в питании этого вида в Карском море была значительно выше массовая доля сайки и липарисов (58 и 16% т против 39 и 11% т соответственно).

Таким образом, сетчатый ликод относится к хищным видам.

Ликод Росса *Lycodes rossi* (Malmgren, 1864). В 2007–2011 гг. в желудках ликода Росса в Карском море были обнаружены представители 6 таксонов (табл. 5). Основу питания этого вида составляли бентосные организмы (суммарно 92% т) — преимущественно полихеты и гаммариды (69 и 22% т соответственно).

По сравнению с северной частью Баренцева моря разнообразие питания ликода Росса в Карском море довольно сходно (6 против 4 таксонов), интенсивность питания в Карском море была значительно выше (268 против 26⁰/₀₀₀ в Баренцевом море). Состав пищи этого вида был сходным в обоих районах при доминировании в питании полихет (69 и 77% т соответственно).

Таким образом, ликод Росса относится к типичным бентофагам.

Полуголый ликод *Lycodes seminudis* (Reinhardt, 1837). В 2007–2011 гг. в желудках полуголого ликода в Карском море были обнаружены представители 30 таксонов (табл. 5). Основу питания этого вида составляли рыбы (суммарно 72% т), из которых доминировала сайка (61% т) и, в меньшей степени, молодь триглопсов (4% т). Относительно большое количество видов рыб в желудках полуголого ликода (по крайней мере, 4 вида), вероятно, свидетельствует об активном хищничестве этого вида, а не о питании погибшими особями. Бентосные организмы имели меньшее значение в питании этого вида (суммарно 10% т), среди них преобладали полихеты (14% т), креветки (в основном *Pandalus borealis*) (6% т) и офиуры (3% т). В то же время в желудках этого вида также отмечались планктонные организмы — копеподы (*Pareuchaeta sp.* и *Gaidius sp.*), гиперииды *Themisto libellula* и эвфаузииды *Meganocythphanes norvegica*, но их роль в питании этого вида была крайне мала (суммарно менее 1% т).

По сравнению с северной частью Баренцева моря разнообразие питания полуголого ликода в Карском море значительно выше (30 против 21 таксона), интенсивность питания в Карском море также была значительно выше (225 против 165⁰/₀₀₀ в Баренцевом море). Состав пищи этого вида в целом был сходным в обоих районах при доминировании

Таблица 6. Состав пищи бледного, двупёрого и полярного ликоидов в Карском море в 2007–2011 гг.

Пищевые организмы	Бледный ликоид			Двупёрый ликоид			Полярный ликоид					
	Карское море		Сев. часть Баренцева моря	Карское море		Сев. часть Баренцева моря	Карское море		Сев. часть Баренцева моря			
	% m	% f	% f	% m	% f	% m	% f	% m	% f			
<i>Polychaeta</i>	8,26	17,8	23,00	12,1	15,68	7,4	43,52	44,4	41,37	47,5	34,54	33,3
<i>Nerptidae</i>	1,47	1,1										
<i>Phyllocoidae</i>									14,65	6,6		
<i>Bivalvia</i>	1,37	10,0	0,18	3,0	0,12	3,7						
<i>Arctinula groenlandica</i>	0,49	3,3										
<i>Castropoda</i> (икра)	3,85	1,1										
<i>Sephalopoda</i>	0,04	1,1										
<i>Crustacea</i> var.	1,88	5,6		1,69	14,8				7,60	39,3		
<i>Copepoda</i>	+	1,1										
<i>Pareuchaeta</i> sp.	0,01	1,1		0,75	7,4							
<i>Themisto</i> sp.	0,36	1,1	10,80	9,1					0,20	1,6		
<i>Themisto libellula</i>							0,95	7,4	0,32	3,3		
<i>Gammaridea</i>	17,10	34,4	10,54	18,2	49,09	18,5	2,77	22,2	12,10	32,8	22,86	50,0
<i>Anonyx pigax</i>									12,60	1,6		24
<i>Dyastilus</i> sp.									0,15	4,9		6
<i>Isopoda</i>	0,45	3,3							1,42	6,6		5–7
<i>Decapoda</i>					0,79	3,7						
<i>Caridea</i>					13,86	7,4			0,19	1,6		
<i>Rasbophaea</i> sp.	1,10	1,1										
<i>Orhuroidea</i>	44,23	35,6	32,13	48,5	3,61	7,4	5,48	25,9			1,39	3,3
<i>Pantopoda</i>											3,87	1,6
<i>Pisces</i> var.	12,18	3,3							4,15	18,0		
Перевар. пища	7,80	34,4		14,41	48,1	2,48	7,4		72			21
Количество исследованных желудков	116		104	41	56				15,3			
% пустых желудков	22,4		68,3	34,1	51,8				57,1			
Средний балл наполнения (СБН)	1,5		0,8	1,2	1,2				2,2			1,7
Средний индекс наполнения (СИН), ⁰ / ₀₀₀	69,55		53,62	32,71	72,68				127,11			172,13

Примечание. Массовая доля и частота встречаемости объектов питания в северной части Баренцева моря (севернее 76° с.ш.), данные из следующей работы [Долгов, в печати]. Сумма процентов для северной части Баренцева моря может составлять менее 100, т.к. не все объекты, встречавшиеся в питании рыб в Карском море, были отмечены в северной части Баренцева моря; + — менее 0,01%.

в питании рыб (суммарно 74 и 83% т соответственно). В то же время в питании этого вида в Карском море была значительно выше массовая доля сайки и липарисов (61 и 33% т против 39 и 11% т соответственно) и совершенно отсутствовала мойва, составлявшая в питании до 25% т на севере Баренцева моря.

Таким образом, полуголый ликод относится к хищным видам.

Бледный ликод *Lycodes pallidus* (Collett, 1878). В 2007–2011 гг. в желудках бледного ликода в Карском море были обнаружены представители 15 таксонов (табл. 6). Основу питания этого вида составляли бентосные организмы (суммарно 77% т) — преимущественно офиуры (44% т), гаммариды (17% т) и полихеты (8% т). В то же время в желудках ликода отмечались переваренные остатки рыб, массовая доля которых достигала 11% т, и планктонные организмы — копеподы и гиперииды, значение которых было крайне невелико.

По сравнению с северной частью Баренцева моря разнообразие питания бледного ликода в Карском море было выше (15 против 9 таксонов), интенсивность питания (69 и 53⁰/₀₀₀) и состав пищи (доминирование бентосных организмов) этого вида были сходными в обоих районах.

Таким образом, бледный ликод относится к типичным бентофагам.

Двупёрый ликод *Lycodes eudipleurostictus* (Jensen, 1901). В 2007–2011 гг. в желудках двупёрого ликода в Карском море были обнаружены представители 8 таксонов (табл. 6). Основу питания этого вида составляли бентосные организмы (суммарно 83% т) — гаммариды (49% т), полихеты (15% т) и креветки (14% т).

По сравнению с северной частью Баренцева моря разнообразие питания двупёрого ликода в Карском море было сходным (8 против 10 таксонов), интенсивность питания в Карском море была значительно ниже (32 против 72⁰/₀₀₀ в Баренцевом море). Состав пищи этого вида в целом был сходным в обоих районах при доминировании в питании полихет (суммарно 41 и 43% т соответственно), в то же время в питании этого вида в Карском море была значительно выше массовая доля гамма-

рид (24 против 3% т) и ниже значение креветок и приапулид (14 и 0% т против 24 и 15% т соответственно).

Таким образом, двупёрый ликод является типичным бентофагом.

Полярный ликод *Lycodes polaris* (Sabine, 1824). В 2007–2010 гг. в желудках полярного ликода в Карском море были обнаружены представители 12 таксонов (табл. 6). Основу питания этого вида составляли бентосные организмы (суммарно 83% т), из которых полностью доминировали полихеты (56% т). Кроме того, в питании полярного ликода большое значение имели гаммариды (24% т). Следует также отметить встречаемость в желудках этого вида пелагических гипериид (в том числе *Themisto libellula*) и переваренных остатков рыб, но их массовая доля не превышала 0,5 и 4% соответственно.

По сравнению с северной частью Баренцева моря разнообразие питания полярного ликода в Карском море значительно выше (12 против 6 таксонов), интенсивность питания в Карском море была ниже (127 против 172⁰/₀₀₀ в Баренцевом море). Состав пищи этого вида в целом был сходным в обоих районах при доминировании в питании полихет и гаммарид (суммарно 41–37 и 25–22% т соответственно), в то же время в питании этого вида в Карском море была значительно ниже массовая доля креветок (61 против 34% т).

Таким образом, полярный ликод относится к типичным бентофагам.

СХОДСТВО ПИТАНИЯ И ТРОФИЧЕСКИЕ ГРУППЫ. Сравнение состава пищи исследованных видов рыб и анализ его сходства показали значительные различия в характере питания у различных видов рыб (табл. 7).

У планктоядных видов величины ИПС были максимальным между сайкой и полярным триглопсом (73%), в то время как сходство состава пищи между этими двумя видами и черноморским липарисом было выражено в меньшей степени (36–39%). Кроме того, высокая степень сходства пищевого сходства отмечалось между этими тремя видами и арктическим ицелом (51–72%) за счёт питания последнего вида гипериидами.

У бентоядных видов максимальные значения индекса пищевого сходства (ИПС) отме-

Таблица 7. Индексы сходства состава пищи непромысловых рыб Карского моря

Виды рыб	<i>Boreogadus saida</i>	<i>Artediiellus atlanticus</i>	<i>Icelandus bicornis</i>	<i>Icelandus spatula</i>	<i>Triglops nybelini</i>	<i>Cottunculus sadko</i>	<i>Leptagonus decagonus</i>	<i>Ulcina olrki</i>	<i>Liparis fabricii</i>	<i>Liparis bathyarcicus</i>	<i>Careproctus cf. reinhardtii</i>	<i>Lycodes polaris</i>	<i>Lycodes eudipleurostictus</i>	<i>Lycodes rossi</i>	<i>Lycodes seminudus</i>	<i>Lycodes pallidus</i>	<i>Lycodes reticulatus</i>	<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>
<i>Boreogadus saida</i>	66,4	19,5	1,3	67,1	13,4	73,5	2,7	72,1	1,8	0,2	14,4	7,2	14,4	1,3	0,2	14,4	7,2	14,4
<i>Artediiellus atlanticus</i>	4,9																	
<i>Icelandus bicornis</i>	0,3	49,0	13,8	46,1	2,1	14,4	49,4											
<i>Icelandus spatula</i>	36,8	18,1	51,2	16,1	39,9	6,9	22,9	17,8										
<i>Triglops nybelini</i>	0,2	28,3	5,8	37,2	0,7	7,6	46,4	29,6	10,1									
<i>Cottunculus sadko</i>	22,8	29,9	22,4	40,1	14,7	7,7	38,9	28,2	24,2	34,5								
<i>Leptagonus decagonus</i>	4,5	50,5	17,7	52,6	2,7	13,9	46,2	28,0	18,8	12,5	13,6							
<i>Ulcina olrki</i>	1,3	15,6	5,6	7,6	2,1	1,4	11,3	14,9	9,6	4,9	4,5	13,3						
<i>Liparis fabricii</i>	0,2	45,5	13,8	50,6	2,1	13,6	39,6	24,2	13,6	9,6	9,6	69,3	8,8					
<i>Liparis bathyarcicus</i>	7,2	23,4	20,3	13,9	2,9	2,7	15,4	7,9	8,6	2,6	5,4	19,8	9,2	14,9				
<i>Careproctus cf. reinhardtii</i>	11,9	48,4	15,8	40,5	2,4	14,4	42,2	39,2	13,0	19,4	29,5	33,9	31,8	30,6	25,0			
<i>Lycodes polaris</i>	2,6	5,9	13,9	3,5	1,0	0,7	4,6	3,5	4,2	0,8	1,6	6,0	0,8	3,5	69,3	6,1		
<i>Lycodes eudipleurostictus</i>	6,2	3,1	7,3	0,4	1,1	0,3	1,5	0,7	2,7	0,2	6,7	3,1	1,2	0,7	55,4	6,7	54,8	

чались между атлантической лисичкой и восточным ицелом и атлантическим крючкорогом (76 и 69% соответственно). Значительное сходство состава пищи (более 50%) также было характерно для атлантического крючкорогого и восточного ицела, восточного ицела и полярного ликода, восточного ицела и ликода Росса, а также ликода Росса и полярного ликода.

У хищных видов высокая степень пищевого сходства отмечалась между чёрным палтусом и полуголым и сетчатым ликодами (54–55%), а ИПС у этих двух видов ликодов был ещё выше и достигал 69%.

Минимальные значения ИПС отмечались у видов с разным типом питания — например, между сайкой и ледовитоморской лисичкой Садко или сетчатым и двупёрым ликодами (0,3–0,8%), а в ряде случаев и внутри группы видов-бентофагов — двупёрый ликод и коттункул Садко (1,4%) .

Такие различия в составе пищи обусловили тот факт, что по данным количественного анализа питания рыб Карского моря были выде-

лены несколько групп, чётко различающихся между собой составом пищи (рис. 1) .

Планктоядные рыбы (4 вида) питались в основном планктонными организмами с доминированием в их питании гипериид. Наиболее близкими по составу пищи оказались сайка, атлантический ицел и полярный триглопс. Чернобрюхий липарис несколько отличался от этих видов за счёт меньшей доли гипериид и значительной доли крылоногих моллюсков в его питании. Следует отметить довольно неожиданное присутствие арктического ицела в этой группе (которое, однако, не могло быть обусловлено небольшим количеством исследованных желудков этого вида), поскольку в Баренцевом море в питании этого вида доминировали гаммариды, молодь триглопсов и крылоногие моллюски [Долгов, в печати].

Бентоядные рыбы питались различными видами бентосных организмов и рыб, что привело к наличию нескольких обособленных групп внутри этой большой группы видов. Ликод Росса и полярный ликод питались преимущественно полихетами и гаммаридами (в том

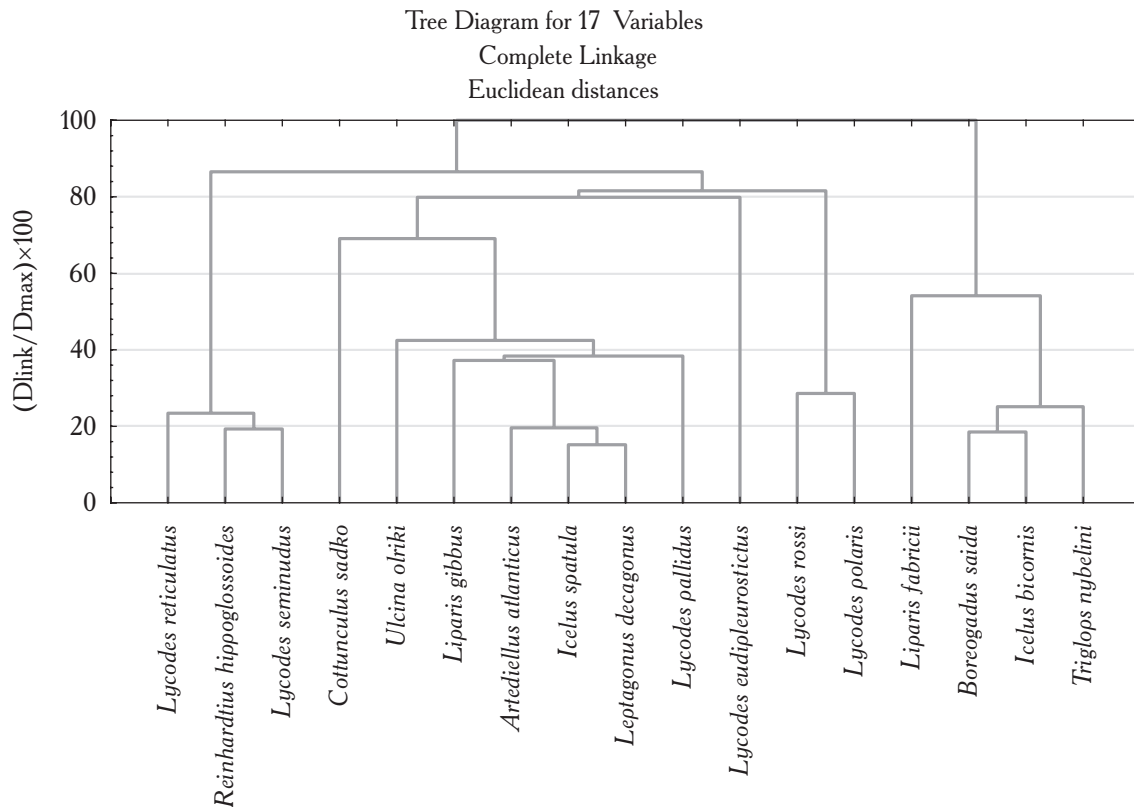


Рис. 1. Дендрограмма кластерного анализа состава пищи рыб Карского моря

числе *Aponyx nugax*). В питании атлантической и ледовитоморской лисички, восточного ицела, атлантического крючкороба, горбатого липариса и бледного ликода доминировали гаммариды и, в меньшей степени, полихеты. Кроме того, отдельно обособлялись коттункул Садко, питание которого состояло в основном из морских пауков (60% m), и двупёрый ликод, у которого более 66% составляла переваренная пища.

К хищным рыбам были отнесены только 3 вида — чёрный палтус, а также полуголый и сетчатый ликоды. В питании этих видов доминировала сайка.

Наши данные соответствуют современным представлениям о трофической и экологической структуре ихтиофауны северных морей России в целом и Карского моря в частности [Karamushko, 2012].

ОБЩАЯ СХЕМА ТРОФИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ РЫБ В ЭКОСИСТЕМЕ КАРСКОГО МОРЯ. Анализ сходства питания исследованных видов рыб показал, что у большинства видов (11 из 16 исследованных видов) интенсивность питания в Карском море выше, чем в северной части Баренцева моря. У 2 видов (атлантический крючкороб и двупёрый ликод, оба вида относятся к относительно тепловодным рыбам) интенсивность питания в Карском море была ниже, а у восточного ицела и бледного ликода подобных различий выявлено не было. Это может свидетельствовать о том, что для некоторых непромысловых видов, преимущественно холодноводных, в Карском море существуют благоприятные условия для откорма.

Как было выявлено ранее, для размерной структуры Карского моря характерно доминирование мелких и среднеразмерных видов рыб [Долгов и др., 2011], что означает наличие в этом районе очень небольшого количества хищных рыб и, соответственно, отсутствие значительного пресса хищников на непромысловых рыб, большинство которых имеют небольшие размеры тела.

Исследования в Карском море показали наличие достаточно богатой кормовой базы, формируемой за счёт различных групп зоопланктона — копеподы, гиперииды, крылоногие моллюски и др. [Тимофеев, 1983; Нестерова, Орлова, 2008]. Это обуславливает доминиро-

вание (по численности и биомассе) в ихтиоценозе Карского моря сайки, одного из немногих видов-планктофагов в этом море [Боркин и др., 2008; Долгов и др., 2011], а также создаёт благоприятные условия для выживания и роста чёрного палтуса в северной части моря, молодь которого питается гипериидами и сайкой.

Несмотря на общую более низкую биологическую продуктивность Карского моря по сравнению с Баренцевым и низкое кормовое значение бентоса из-за доминирования иглокожих [Филатова, Зенкевич, 1957], большинство непромысловых видов рыб относится к бентофагам. Тем не менее, в питании ряда видов-бентофагов в различных количествах присутствуют макропланктонные организмы (гиперииды, копеподы, эвфаузииды) и планктонные рыбы (сайка, полярный триглопс, липарисы). Вероятно, это является адаптацией к условиям существования в низкопродуктивном высокоарктическом водоёме, направленной на получение дополнительного источника пищи.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, наши исследования показали, что трофическая структура ихтиоценоза Карского моря довольно специфична. Для структуры ихтиоценоза этого района характерны следующие особенности: значительное число донных видов рыб, доминирование по численности и биомассе криопелагического вида сайки, практически полное отсутствие или низкая численность крупных хищных рыб, доминирование в ихтиоценозе мелких рыб длиной до 20–25 см [Долгов и др., 2011].

В питании рыб-планктофагов (сайка, полярный триглопс, чернорюхий липарис) доминантной группой были гиперииды (преимущественно *Themisto libellula*). Большинство донных видов рыб являются типичными бентофагами. В то же время отмечается разделение кормовых ресурсов за счёт доминирования различных групп бентоса в питании разных видов рыб. Кроме того, в питании некоторых бентофагов довольно часто отмечались планктонные виды (гиперииды и копеподы). В питании непромысловых типично донных рыб, которые не встречаются в пелагиали, относительно высокое значение имели различные

виды рыб, в том числе сайка, доля которой иногда достигала 30–40% по массе.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда № 14-14-00808 «Структура и функционирование сообществ планктона и рыб Карского моря в период потепления Арктики».

ЛИТЕРАТУРА

- Андряшев А. П. 1954. Рыбы северных морей СССР. Определители по фауне СССР... Зоол. Ин-та АН СССР. № 53. М.— Л.: Изд-во АН СССР. 566 с.
- Андряшев А. П., Чернова Н. В. 1994. Аннотированный список рыбообразных и рыб морей Арктики и сопредельных вод // Вопросы ихтиологии. Т. 34. Вып. 4. С. 435–456.
- Астафьева А. В., Антонов С. Г., Петров А. А. 1983. Траловые работы в Карском море // Особенности биологии рыб северных морей. Сборник научных трудов под редакцией А. В. Астафьевой. Л.: Наука. С. 3–12.
- Боркин И. В. 1983. Результаты исследований ихтиофауны в районе Земли Франца-Иосифа и к северу от Шпицбергена // Исследования биологии, морфологии и физиологии гидробионтов. Апатиты: АН СССР. С. 34–42.
- Боркин И. В. 1994. Состав рыбного населения прибрежных вод // Среда обитания и экосистемы Земли Франца-Иосифа (архипелаг и шельф). Апатиты. С. 178–185.
- Долгов А. В., Смирнов О. В., Сентябов Е. В., Древетняк К. В., Четыркина О. Ю. 2011. Новые данные по ихтиофауне Карского моря (по результатам исследований ПИНРО в 2007–2008 гг.) // Наземные и морские экосистемы / Под ред. Г. Г. Матишова, А. А. Тишкова. М.: Paulsen. С. 112–128.
- Долгов А. В. (в печати) Питание непромысловых рыб в северной части Баренцева моря // Значение северных районов Баренцева моря в формировании биопродуктивности его вод при потеплении Арктики. Мурманск: Изд-во ПИНРО.
- Есипов В. К. 1952. Рыбы Карского моря. М.-Л.: Изд-во Академии наук СССР. 145 с.
- Инструкции и методические рекомендации по сбору и обработке биологической информации в морях Европейского севера и Северной Атлантики. 2004. 2-е изд. М.: Изд-во ВНИРО. 300 с.
- Исследования ПИНРО в районе архипелага Шпицберген. 2004. Мурманск: Изд-во ПИНРО. 414 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука. 254 с.
- Методическое пособие по проведению инструментальных съёмок запасов промысловых гидробионтов в районах исследований ПИНРО. 2006. Мурманск: Изд-во ПИНРО. 163 с.
- Нестерова В. Н., Орлова Э. Л. 2008. Зоопланктон // Экосистема Карского моря. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 106–123.
- Норвилло Г. Ф., Денисов С. Г., Петров А. А. 1982. Некоторые результаты ихтиопланктонных работ в Карском море // Комплексные исследования природы северных морей. Апатиты: Изд-во КФАН СССР. С. 47–52.
- Смирнов О. В., Долгов А. В., Гузенко В. В., Лепесевич Ю. М., Озеров Ю. Б. 2000. Новые данные о гидрологическом режиме и ихтиофауне архипелага Шпицберген и Земля Франца-Иосифа // Материалы отчётной сессии ПИНРО по итогам научно-исследовательских работ в 1998–1999 гг. Мурманск: Изд-во ПИНРО. Ч. 1. С. 79–92.
- Тимофеев С. Ф. 1983. Макропланктон Карского моря // Исследования биологии, морфологии и физиологии гидробионтов. Апатиты. С. 17–22.
- Филатова З. А., Зенкевич Л. А. 1957. Количественное распределение донной фауны Карского моря // Тр. Всесоюз. гидробиол. общества. Т. 5. С. 3–67.
- Чернова Н. В. 1991. Липаровые рыбы евроазиатской Арктики. Апатиты: Изд-во КНЦ АН СССР. 111 с.
- Шорыгин А. А. 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат. 268 с.
- Экология и биоресурсы Карского моря. 1989. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра АН СССР. 183 с.
- Экосистема Карского моря. 2008. Мурманск: Изд-во ПИНРО. 261 с.
- Atkinson E. G., Percy J. A. 1992. Diet Comparison among Demersal Marine Fish from the Canadian Arctic // Polar Biology. V. 11. P. 567–573.
- Karamushko O. V. 2012. Structure of Ichthyofauna in the Arctic Seas of Russia // Berichte zur Polar- und Meeresforschung. V. 640. P. 129–136.

Feeding Peculiarities of Non-Target Fish and Their Role in Productivity of the Kara Sea Ecosystem

A. V. Dolgov, A. N. Benzik, O. Yu. Chetyrkina

Polar Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography (PINRO, Murmansk)

The paper presents materials on diet composition and feeding peculiarities of 16 non-target fish species in the Kara Sea in 2007–2011. Diet similarity among studied species as well as among diet of fishes in the Kara Sea and the northern Barents Sea were considered. Three trophic groups were revealed — most species (10 species) were benthivorous, 3 species — planctivorous and 3 species — piscivorous. It was shown that there are potential feeding competitors for commercial fish (polar cod, Greenland halibut). Generally the trophic structure of the Kara Sea fish community is characterized by dominance of benthivorous species (by species number) and low portion of piscivorous species, but the most abundant species belong to planctivorous fish.

Key words: Kara Sea, fishes, diet, trophic groups.