

**Федеральное агентство по рыболовству
ФГБНУ «Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного
хозяйства и океанографии им. Н. М. Книповича» (ФГБНУ «ПИНРО»)**

А. В. Долгов

**СОСТАВ,
ФОРМИРОВАНИЕ
И ТРОФИЧЕСКАЯ
СТРУКТУРА
ИХТИОЦЕНОВ
БАРЕНЦЕВА МОРЯ**

**Мурманск
2016**

**Federal Agency for Fisheries
Knipovich Polar Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography (PINRO)**

A. V. Dolgov

**COMPOSITION,
FORMATION
AND TROPHIC
STRUCTURE
OF THE BARENTS SEA
FISH COMMUNITIES**

**Murmansk
2016**

УДК 597
Д 64

Долгов А. В.
Д 64 Состав, формирование и трофическая структура ихтиоценов Баренцева моря / А. В. Долгов; ПИНРО. – Мурманск: ПИНРО, 2016. – 336 с.

ISBN 978-5-86349-223-0

Приведены результаты исследований ихтиофауны Баренцева моря, выполненные ПИНРО в 1990-2010 гг. Рассмотрены видовой состав ихтиофауны, условия обитания различных видов рыб, состав и структура донных ихтиоценов, выделены несколько типов сообществ донных рыб, представлены данные о питании рыб Баренцева моря, выделены трофические группы видов со сходным характером питания, выполнена оценка экосистемы Баренцева моря для существования запаса северо-восточной арктической трески.

Редакционная коллегия:

К. М. Соколов (ответственный редактор), Э. Л. Орлова, Н. А. Ярагина, А. Л. Карсаков

ISBN 978-5-86349-223-0

© ФГБНУ «ПИНРО», 2016

Dolgov A. V.

Composition, formation and trophic structure of the Barents Sea fish communities / A. V. Dolgov; PINRO. – Murmansk: PINRO, 2016. – 336 p. – (in Russian).

The results of PINRO investigations on the Barents Sea ichthyofauna during 1990-2010 are considered. Species composition of the Barents Sea ichthyofauna, habitat conditions for most fish species as well as composition and structure of the demersal fish communities are considered. Some types of the bottom fish communities were revealed. Data on diet composition of the Barents Sea fishes are provided, trophic groups of fish with similar feeding are revealed. Estimation of the Barents Sea ecosystem for existence of the North-eastern Arctic cod stock was done.

Editorial board:

K. M. Sokolov (editor-in-chief), E. L. Orlova, N. A. Yaragina, A. L. Karsakov

ВВЕДЕНИЕ

Баренцево море (включая прилегающие районы Норвежского моря) является одним из наиболее продуктивных и изученных районов Мирового океана. Рыбохозяйственные исследования здесь проводятся с конца XIX в. В то же время ихтиофауна Баренцева моря до начала 2000-х годов оставалась недостаточно изученной как с точки зрения видового состава рыб, так и в отношении структуры и распределения ихтиоценов. Несмотря на ряд сводок, в которых наряду с другими районами Мирового океана рассматривается и Баренцево море (Андрияшев, 1954; Андрияшев, Чернова, 1994; *Fishes of the North-eastern Atlantic...*, 1984a, b, 1986; Pethon, 2005), вплоть до конца 1990-х – начала 2000-х годов полного списка рыб Баренцева моря не существовало. Это было обусловлено тем, что на протяжении практически всего XX в. объектами исследований в Баренцевом море в основном являлись промысловые виды рыб.

С 1980-х годов в практику управления морскими биологическими ресурсами стали внедрять экосистемный подход, при котором для оценки возможного изъятия промысловых гидробионтов учитывают не только состояние запаса и воспроизводство самого промыслового вида, но и его взаимоотношения с организмами других трофических уровней данной экосистемы (пищевые объекты, хищники, пищевые конкуренты). В связи с этим с середины 1980-х годов Полярным научно-исследовательским институтом морского рыбного хозяйства и океанографии (ПИНРО) совместно с Бергенским институтом морских исследований (БИМИ, Норвегия) была инициирована программа «Исследования взаимоотношений запасов промысловых гидробионтов в Баренцевом море», в рамках которой были начаты широкомасштабные исследования питания и трофических взаимоотношений рыб в Баренцевом море (Mehl, Yaragina, 1992; 20th anniversary of the PINRO-IMR..., 2008). Основное внимание при проведении совместных исследований уделялось треске. Одновременно (но в значительно меньших масштабах) изучали питание и других массовых видов донных и пелагических как промысловых, так и непромысловых рыб. Наиболее интенсивно такие исследования стали проводиться с середины 1990-х годов в связи с разработкой и внедрением в практику новых методов сбора и анализа данных по питанию (Долгов, 1996; Инструкции и методические рекомендации..., 2001).

С середины 1990-х годов в ПИНРО были начаты комплексные исследования рыб Баренцева моря, включающие в себя видовую идентификацию всех рыб, встречающихся в уловах, массовые промеры и в ряде случаев биологический анализ. Это дало возможность получить новые данные о видовом составе ихтиофауны Баренцева моря и ее пространственно-временном распределении, а также о биологии отдельных видов рыб.

Получение столь значительного массива данных совпало с новым периодом потепления в Северной Атлантике, в том числе в Баренцевом море. Повышение теплосодержания вод в Баренцевом море на фоне значительных флюктуаций запасов пелагических и донных рыб привело к значительным изменениям в составе и структуре всей экосистемы моря в целом и рыбных сообществ в частности, а также в структуре их трофических связей.

В связи с этим основной целью настоящей работы является оценка состояния сообществ рыб Баренцева моря и их трофических взаимоотношений в современный теплый климатический период для использования в регулировании многовидового

промысла в рамках экосистемного подхода к управлению морскими биологическими ресурсами.

Для достижения поставленной цели были сформулированы следующие задачи:

- обобщить данные по видовому составу ихтиофауны Баренцева моря, составить обновленный список видов с учетом литературных сведений и фактических данных последних лет;
- рассмотреть условия обитания рыб и их влияние на распределение отдельных видов и структуру ихтиоценов Баренцева моря;
- проанализировать пространственно-временную динамику состава и структуры ихтиоценов Баренцева моря;
- исследовать состав пищи рыб в экосистеме Баренцева моря, классифицировать виды рыб по типу питания;
- выявить особенности видовой и трофической структуры, а также пищевых взаимоотношений в ихтиоценох Баренцева моря и их значение для многовидового промысла в данном районе.

1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы данные о видовом составе, распределении и биологии рыб, собранные в 1984-2010 гг. в научно-исследовательских и научно-промысловых рейсах ПИНРО в Баренцевом море. Дополнительно привлекали аналогичные данные БИМИ.

Западная граница Баренцева моря проходит по линии, соединяющей мыс Нордкап на побережье Норвегии, о-в Медвежий и южную оконечность архипелага Шпицберген (Атлас океанов, 1980; Добровольский, Залогин, 1982). Однако большинство наиболее многочисленных и важных промысловых видов рыб экосистемы Баренцева моря в различные периоды своего жизненного цикла распределяется значительно западнее этой границы. Кроме того, естественной границей экосистемы Баренцева моря на севере и западе, на наш взгляд, является склон континентального шельфа.

ПИНРО (совместно с БИМИ) выполняет исследовательские съемки в географических границах Баренцева моря и прилегающих районов Гренландского и Норвежского морей, поэтому в настоящей работе под Баренцевым морем подразумевали акваторию, ограниченную на севере 84° с.ш., на юге – побережьями Скандинавского и Кольского п-овов (до 66° с.ш.), на востоке – архипелагами Новая Земля и Земля Франца-Иосифа, на западе – материковым склоном, глубины примерно до 800-900 м (рис. 1). В целом район наших исследований соответствует такому понятию, как «большая морская экосистема» (LME – large marine ecosystem), широко используемому в последнее время в рыбохозяйственной и академической науке (Sherman, Alexander, 1986; Hempel, Sherman, 2003).

В Баренцевом море наблюдается значительное разнообразие условий обитания рыб по глубинам, температуре и солености воды и водным массам в целом. Расположение Полярного фронта в центральной части разделяет Баренцево море на две крупные части – южную/юго-западную тепловодную, где условия определяют теплые атлантические водные массы, и северную/северо-восточную холодноводную, подверженную влиянию холодных арктических водных масс (The Barents Sea, 2011). По классификации А. Р. Лонгхерста (Longhurst, 2007), пелагиаль Баренцева моря

относится к трем провинциям: атлантическая субарктическая, атлантическая арктическая и бореальная полярная.

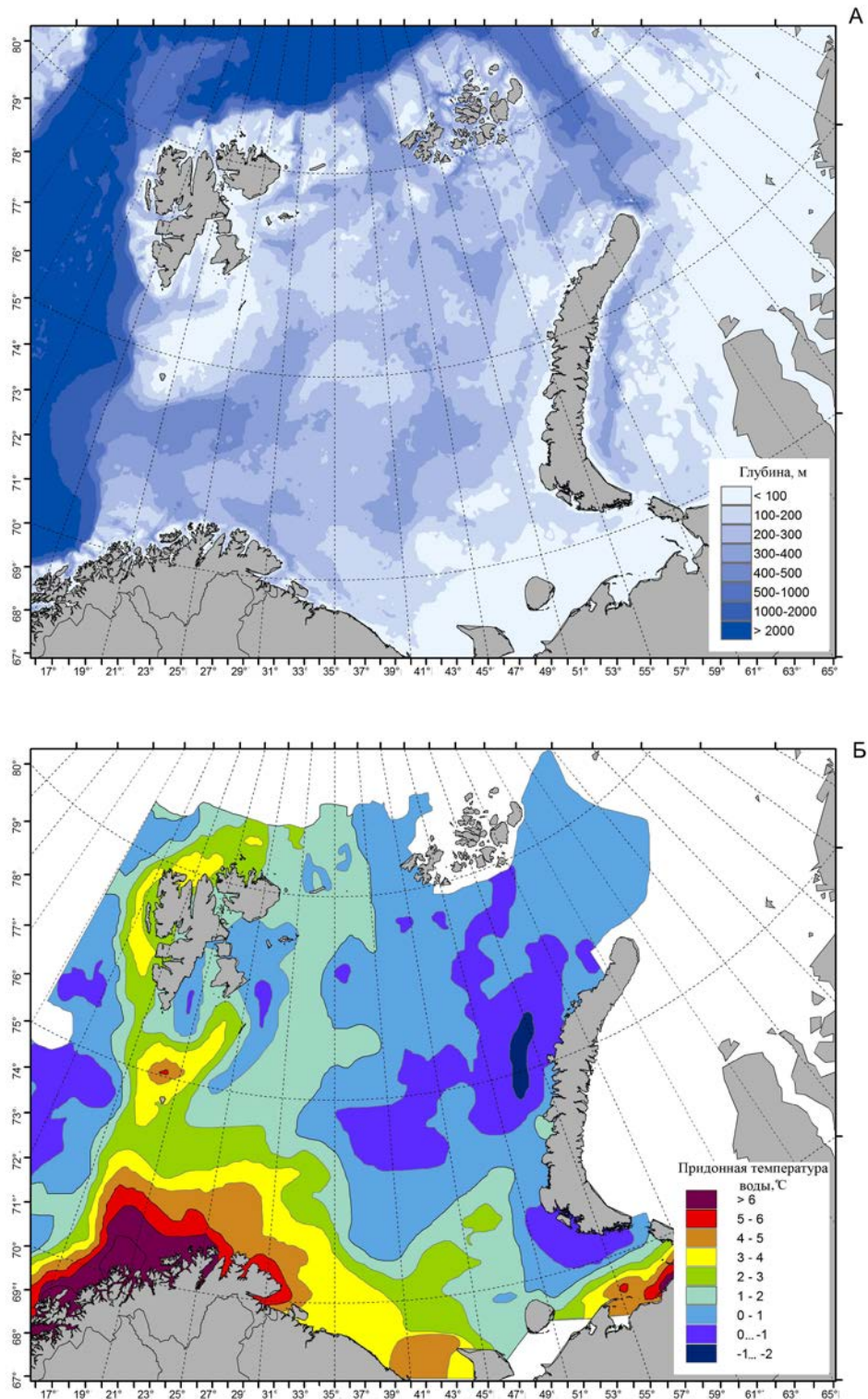


Рис. 1. Большая морская экосистема Баренцева моря.
А – батиметрическая карта, Б – распределение придонной температуры воды в августе –сентябре 2004-2009 гг. (Demersal fish assemblages..., 2012)

Термин «ихтиоцен», используемый в настоящей работе, соответствует трактовке Н. В. Парина, который дал следующее определение: «ихтиоцен – совокупность видов рыб как части единого сообщества, объединяемого общим биотопом» (Парин, 1968). В более широком смысле это понятие было введено в отечественную ихтиологическую литературу для обозначения совокупности рыб как части единого сообщества, объединяемого общим биотопом. Впоследствии в этом же биоценотическом смысле употреблялись такие термины, как «ихтиоценоз», «рыбная часть сообщества», «рыбное сообщество», «рыбное население» и «ихтиокомплекс», из которых первые четыре должны рассматриваться как полные синонимы «ихтиоцена», а последний лишен строго детерминированного смысла (Парин, 1988).

В связи с этим мы априори рассматриваем, что в Баренцевом море в рамках всего списка видов и подвидов рыб, встречающихся в этом районе (что входит в понятие «ихтиофауна»), существует несколько различных ихтиоценозов, которые ассоциируются с определенными районами моря, характеризующимися особенностями топографии дна и условиями окружающей среды, и которые должны различаться между собой как по видовому составу рыб, так и по доминированию тех или иных видов.

1.1. Оценка видового состава и структуры ихтиофауны Баренцева моря

Латинские названия и систематика рыб приведены в соответствии с работами У. Н. Эшмайера (Eschmeyer, 1990; Catalog of fishes, 1998) и Д. С. Нельсона (2009), а также электронными ресурсами Catalog of Fishes (URL: <http://research.calacademy.org>) и FishBase (URL: <http://www.fishbase.org>). Систематика высших таксономических единиц рыбообразных и рыб приведена в соответствии с работой Ю. С. Решетникова (2013).

При отнесении конкретных видов рыб к зоогеографическим и экологическим группам использовали работу А. П. Андрияшева и Н. В. Черновой (1994). При этом использовали нижеприведенную классификацию.

Зоогеографические группы:

- арктические: виды рыб, постоянно живущих и размножающихся в арктических водах;
- преимущественно арктические: виды рыб, обычных для арктических морей, но распространенных также в сопредельных бореальных водах;
- арктическо-бореальные: виды рыб, распространенных как в арктических, так и бореальных водах;
- преимущественно бореальные: виды рыб, характерных для бореальных вод, но обычных также для краевых районов арктических морей;
- бореальные: виды рыб, характерных для бореальных вод, но лишь редко или временно заходящих в краевые районы арктических морей;
- южно-бореальные: виды рыб, распространенных не только в бореальных водах, но и южнее, вплоть до субтропиков. В краевых районах арктических морей встречаются редко или временно;
- широко распространенные: виды рыб, обычных не только для бореальных и субтропических вод, но и теплых вод как минимум двух океанов или в южном полушарии.

Экологические группы:

- донные: виды рыб, живущих преимущественно в контакте с дном (включая зарывание в грунт);

- придонные: виды рыб, связанных не только с дном, но и активно плавающих в придонной толще воды;
- придонно-пелагические: виды рыб, активно плавающих в придонной толще воды;
- нерито-пелагические: виды рыб, постоянно живущих в пелагиали в основном в пределах шельфовых вод и лишь отчасти в открытых сопредельных акваториях;
- эпипелагические: виды рыб, обитающих в основном в верхнем слое пелагиали открытого океана (моря);
- батипелагические: виды рыб, живущих в основном в пелагиали на глубинах более 200-300 м.

1.1.1. Исследовательские съемки

В качестве основного источника информации о видовом составе и распределении ихтиофауны Баренцева моря использовали данные траловых и тралово-акустических съемок со стандартной сеткой станций, охватывающих различные по площади акватории с широким диапазоном глубин. Информация о съемках приведена в табл. 1.1.1.1.

Таблица 1.1.1.1

Информация об учетных съемках, выполненных ПИНРО в Баренцевом море в 1998-2010 гг.

Год	Судно, рейс	Период проведения	Кол-во учетных донных/пелагических тралений
<i>Многовидовая тралово-акустическая съемка по учету молоди и оценке запасов донных рыб</i>			
1998	МИ-776 «Фритьоф Нансен», рейс 40	31.11.1998-13.01.1999	291/0
	МИ-8339 «Олайне», рейс 8	29.12.1998-13.01.1999	79/0
	МБ-1202 «Персей-3», рейс 70	10.11.1998-15.11.1999	26/0
	МИ-0352 «Нерей», рейс 9	08.11.1998-18.02.1999	22/0
1999	МИ-776 «Фритьоф Нансен», рейс 42	19.10.1999-28.12.1999	207/0
	КИ-8391 «АтлантНИРО», рейс 26	07.10.1999-06.12.1999	156/0
	МИ-0352 «Нерей», рейс 11	15.10.1999-28.12.1999	30/0
2000	МИ-776 «Фритьоф Нансен», рейс 46	10.10.2000-27.12.2000	243/0
	КИ-8391 «АтлантНИРО», рейс 29	10.10.2000-04.11.2000	250/0
	МИ-0352 «Нерей», рейс 14	10.10.2000-28.10.2000	49/0
2001	МИ-776 «Фритьоф Нансен», рейс 49	08.10.2001-21.12.2001	422/0
	КИ-8391 «АтлантНИРО», рейс 33	08.10.2001-14.12.2001	199/0
	МИ-0352 «Нерей», рейс 19	22.10.2001-30.10.2001	30/0
2002	МИ-776 «Фритьоф Нансен», рейс 54	16.10.2002-29.12.2002	274/0
	МБ-1202 «Персей-3», рейс 86	16.11.2002-08.12.2002	87/0
	МИ-0352 «Нерей», рейс 24	24.10.2002-30.10.2002	29/0
2003	М-0662 «Фритьоф Нансен», рейс 55	05.11.2003-30.12.2003	196/0
	М-0103 «Смоленск», рейс 52	16.10.2003-30.12.2003	265/25
	МИ-0352 «Нерей», рейс 27	25.10.2003-06.11.2003	20/0
2004	М-0662 «Фритьоф Нансен», рейс 59	13.10.2004-28.12.2004	266/31
	М-0103 «Смоленск», рейс 55	14.10.2004-29.12.2004	334/30
2005	М-0662 «Фритьоф Нансен», рейс 63	22.10.2005-10.12.2005	185/4
	М-0103 «Смоленск», рейс 59	27.10.2005-12.12.2005	192/12
2006	М-0103 «Смоленск», рейс 61	26.10.2006-16.12.2006	199/14

Год	Судно, рейс	Период проведения	Кол-во учетных донных/пелагических тралений
2007	М-0103 «Смоленск», рейс 64	25.10.2007-13.12.2007	179/6
	М-0102 «Вильнюс», рейс 64	16.10.2007-05.12.2007	211/18
2008	М-0662 «Фритъоф Нансен», рейс 70	28.10.2008-13.12.2008	250/12
	М-0102 «Вильнюс», рейс 68	26.10.2008-10.12.2008	216/23
2009	М-0662 «Фритъоф Нансен», рейс 75	11.11.2009-05.12.2009	180/8
	М-0102 «Вильнюс», рейс 73	04.11.2009-08.12.2009	213/14
2010	М-0662 «Фритъоф Нансен», рейс 80	03.11.2010-27.12.2010	221/9
	М-0102 «Вильнюс», рейс 78	06.11.2010-15.12.2010	200/7
Всего			5721/213
	<i>Траловая съемка молоди черного палтуса*</i>		
2000	МИ-0617 «Персей-4», рейс 4	02.09.2000-14.09.2000	62/0
2001	МИ-0352 «Нерей», рейс 18	01.09.2001-24.09.2001	122/0
2002	МИ-0352 «Нерей», рейс 23	08.09.2002-24.09.2002	74/0
2003	М-0185 «Нерей», рейс 27	09.09.2003-01.10.2003	63/0
Всего			321/0
	<i>Зимняя тралово-акустическая съемка донных рыб (совместно с БИМИ)</i>		
2000	МБ-1202 «Персей-3», рейс 74	17.02.2000-04.02.2000	93/0
	«Andøybuen»	28.01.2000-28.02.2000	63/0
	«Johan Hjort»	02.02.2000-27.02.2000	108/9
	«G. O. Sars»	30.01.2000-23.02.2000	134/21
2001	МИ-0617 «Персей-4», рейс 6	02.02.2001-22.02.2001	107/0
	«Johan Hjort»	28.01.2001-06.03.2001	145/14
	«G. O. Sars»	20.01.2001-27.02.2001	177/10
2002	МБ-1202 «Персей-3», рейс 82	31.01.2002-05.02.2002	126/0
	«Johan Hjort»	30.01.2002-04.03.2002	147/11
	«G. O. Sars»	31.01.2002-03.03.2002	152/8
2003	МБ-1202 «Персей-3», рейс 88	03.02.2003-24.02.2003	131/0
	«Johan Hjort»	28.01.2003-04.03.2003	101/7
	«G. O. Sars»	28.01.2003-04.03.2003	102/2
2004	М-0103 «Смоленск», рейс 53	24.02.2004-13.03.2004	84/6
	«Johan Hjort»	02.02.2004-13.03.2004	177/11
	«G. O. Sars»	02.02.2004-08.03.2004	96/7
2005	М-0103 «Смоленск», рейс 56	08.02.2005-01.03.2005	106/6
	«Johan Hjort»	01.02.2005-14.03.2005	154/5
	«G. O. Sars»	01.02.2005-07.03.2005	111/10
2006	«Johan Hjort»	11.02.2006-13.03.2006	135/7
	«G. O. Sars»	12.02.2006-09.03.2006	130/10
2007	«Johan Hjort»	04.02.2007-11.03.2007	153/18
	«G. O. Sars»	12.02.2007-08.03.2007	122/22
2008	М-0662 «Фритъоф Нансен», рейс 66	05.02.2008-24.02.2008	88/1
	М-0102 «Смоленск», рейс 65	27.01.2008-11.02.2008	24/20
	9Н	27.01.2008-11.02.2008	24/20
	«Jan Mayen»	02.02.2008-05.03.2008	166/5
	«Johan Hjort»	02.02.2008-13.03.2008	117/7
2009	М-0662 «Фритъоф Нансен», рейс 71	26.02.2009-04.03.2009	32/0
	М-0102 «Вильнюс», рейс 69	26.02.2009-06.03.2009	25/0
	«Jan Mayen»	02.02.2009-06.03.2009	160/3
	«Johan Hjort»	08.02.2009-12.03.2009	118/6
2010	М-0662 «Фритъоф Нансен», рейс 76	27.02.2010-10.03.2010	56/7
	«Jan Mayen»	03.02.2010-04.03.2010	174/5
	«Johan Hjort»	07.02.2010-16.03.2010	147/9
Всего			3985/267

Год	Судно, рейс	Период проведения	Кол-во учетных донных/пелагических тралений
<i>Экосистемная тралово-акустическая съемка Баренцева моря (совместно с БИМИ)</i>			
2003	М-0101 «Цивильск», рейс 58	08.09.2003-30.09.2003	37/37
	М-0103 «Смоленск», рейс 54	25.08.2003-30.09.2003	60/124
2004	М-0662 «Фритъоф Нансен», рейс 58	07.08.2004-03.10.2004	54/63
	М-0103 «Смоленск», рейс 54	06.08.2004-03.10.2004	223/102
	«Johan Hjort»	01.08.2004-04.10.2004	208/123
	«Jan Mayen»	04.08.2004-01.10.2004	107/29
2005	М-0662 «Фритъоф Нансен», рейс 62	17.08.2005-05.10.2010	98/35
	М-0103 «Смоленск», рейс 58	10.08.2005-26.09.2010	154/117
	«G. O. Sars»	07.07.2005-06.09.2005	141/112
	«Johan Hjort»	04.08.2005-06.09.2005	83/87
	«Jan Mayen»	04.08.2005-02.09.2005	146/72
2006	М-0662 «Фритъоф Нансен», рейс 64	11.08.2006-05.10.2006	67/60
	М-0103 «Смоленск», рейс 60	16.08.2006-29.09.2006	100/77
	«G. O. Sars»	18.08.2006-28.09.2006	102/74
	«Johan Hjort»	14.08.2006-20.09.2006	113/64
	«Jan Mayen»	08.08.2006-29.09.2006	152/50
2007	М-0103 «Смоленск», рейс 63	07.08.2007-28.09.2007	160/75
	М-0102 «Вильнюс», рейс 63	06.08.2007-23.09.2007	126/87
	«G. O. Sars»	15.08.2007-26.09.2007	111/78
	«Johan Hjort»	02.08.2007-23.09.2007	94/74
	«Jan Mayen»	10.09.2007-25.09.2007	95/31
2008	М-0102 «Вильнюс», рейс 67	08.08.2008-26.09.2008	173/130
	«G. O. Sars»	19.08.2008-30.09.2008	105/87
	«Johan Hjort»	01.09.2008-16.09.2008	40/42
	«Jan Mayen»	08.09.2008-03.10.2008	112/37
	«Atlantic Star»	01.08.2008-10.08.2008	
2009	М-0102 «Вильнюс», рейс 72	07.08.2009-09.09.2009	179/112
	«G. O. Sars»	20.08.2009-05.09.2009	32/55
	«Johan Hjort»	23.08.2009-03.10.2009	87/126
	«Jan Mayen»	10.09.2009-27.09.2009	55/59
2010	М-0662 «Фритъоф Нансен», рейс 77	14.08.2010-22.08.2010	18/20
	М-0102 «Вильнюс», рейс 77	13.08.2010-26.09.2010	157/81
	«Johan Hjort»	29.08.2010-22.09.2010	54/92
	«G. O. Sars»	24.08.2010-11.09.2010	49/63
	«Jan Mayen»	26.08.2010-12.09.2010	42/67
Всего			3437/2381
<i>Тралово-акустическая съемка неполовозрелой части промыслового запаса пикши</i>			
2000	МБ-1202 «Персей-3», рейс 75	21.05.2000-15.06.2000	88/0
2001	МБ-1202 «Персей-3», рейс 79	20.04.2001-18.06.2001	184/0
2002	МИ-0617 «Персей-4», рейс 11	16.05.2002-01.06.2002	115/0
2005	М-0103 «Смоленск», рейс 57	25.05.2005-02.06.2005	79/0
Всего			466/0

*С 2004 г. вошла как составная часть в совместную российско-норвежскую экосистемную съемку.

Многовидовая тралово-акустическая съемка по учету молоди и оценке запасов донных рыб. В современном виде ежегодно выполняется ПИНРО 2-3 судами в осенне-зимний период (октябрь – декабрь) с 1984 г. (Методическое пособие по проведению..., 2006). Акватория съемки охватывает значительную часть Баренцева моря: от побережья Норвегии и Мурмана на юге, склона континентального шельфа до глубин 800 м на западе, архипелага Шпицберген на севере, южной части архипелага

Новая Земля на востоке моря (рис. 1.1.1.1). В период съемки выполняется 450-500 учетных тралений. Продолжительность тралений при скорости 3,2 уз составляет 1 ч. В качестве орудия лова используют донный трал (чертеж 2283-02 ЦПКТБ) с ячеей в кутке 125 мм и мелкочечной вставкой 16 мм. Горизонтальное раскрытие трала (между крыльями) – 24,6-25,0 м, вертикальное – 6,5-7,0 м.

Основными задачами этой съемки являются оценка урожайности поколений трески и пикши на стадии донной молоди в возрасте 0+, 1+ и 2+, а также оценка запасов донных рыб Баренцева моря (треска, пикша, окунь-клювач, морской окунь, черный палтус, синяя, пятнистая и полосатая зубатки, камбала-ерш). В связи с этим основное внимание при проведении съемки уделяли промысловым видам рыб и некоторым непромысловым (аргентина, скаты и пр.). Полный учет всех видов рыб начали выполнять только с 1996-1997 гг., однако надежные данные по ихтиоцену имеются с 1998 г.

При проведении съемки после каждого траления проводили сортировку улова, для каждого вида рыб определяли численность, а также проводили массовые измерения (как правило, 200-300 экз. рыб каждого вида). При уловах более 500 кг или большом количестве особей какого-либо вида выполняли анализ по части улова с последующим пересчетом на весь улов. Массу улова рассчитывали на основе ежегодно обновляемых размерно-весовых ключей и фактического размерного состава рыб в улове.

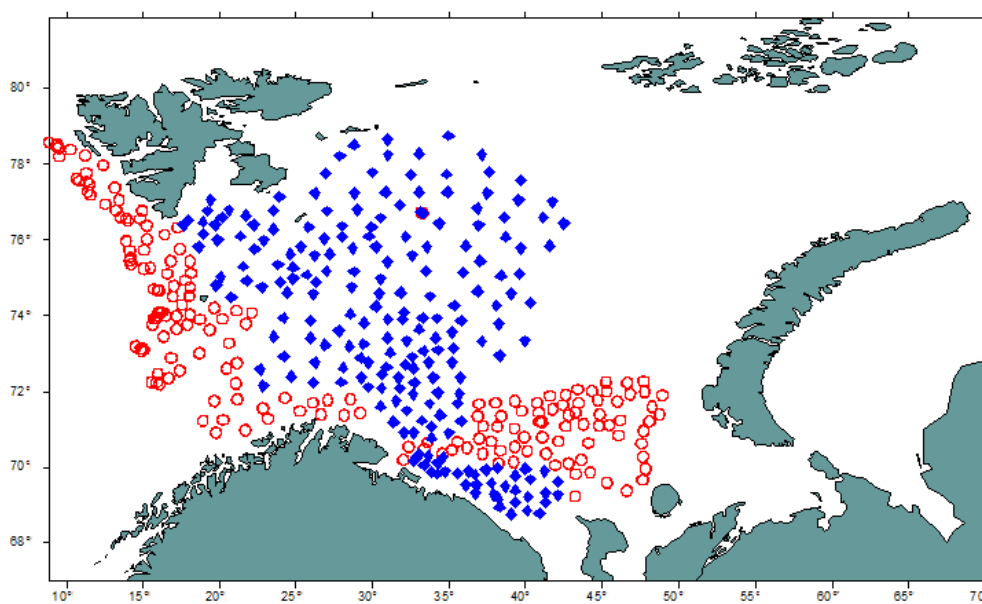


Рис. 1.1.1.1. Расположение траловых станций в период проведения осенне-зимней съемки (геометрические символы разных цветов соответствуют тралениям, выполненным разными судами, участвовавшими в съемке)

Ихтиопланктонная съемка. Ежегодно выполнялась 2-3 судами ПИНРО и других организаций в два этапа в весенне-летний период (апрель – май и июнь – июль) в течение 1959-1993 гг. (Мухина, 2005б; Методическое пособие по проведению..., 2006). Съемка охватывала акваторию северо-восточной части Норвежского и юго-западной части Баренцева морей (рис. 1.1.1.2). Для икры и мелких личинок в апреле – мае орудиями лова служили сеть икорная ИКС-80, (диаметр входного отверстия – 80 см, газ с ячейей размером 0,505 мм), для поимки личинок в июне – июле – сеть ИКС-80 и

ринг-трал (длина – 3 м, диаметр входного отверстия – 160 см, дель с ячейей размером 3 мм). Облавливали горизонты 0, 25, 50 м и слой 0-дно (или 0-500 м на больших глубинах). В период съемки выполняли 600-1300 учетных ловов икорной сетью и 160-450 ловов ринг-тралом.

Основной задачей этой съемки являлась оценка урожайности поколений пелагических и донных рыб Баренцева моря на стадиях икры и личинок.

Ихтиопланктонные работы выполняли по методике, предложенной А. С. Бараненковой (1961). Уловы планктона фиксировали 4 %-ным раствором формальдегида и из них впоследствии выбирали икру и личинок рыб, идентификацию которых определяли с помощью микроскопа под 16-кратным увеличением, в соответствии с номенклатурой стадий развития по Т. С. Рассу (1946) и Ф. С. Расселу (Russel, 1976).

Показатели численности икринок и личинок рассчитывали отдельно по каждому орудию лова за апрель – май, июнь – июль на каждой станции и в целом за съемку. Поскольку икорные сети и ринг-трал не были оснащены счетчиками объема профильтрованной воды, численность икринок и личинок рассчитывали на один 10-минутный горизонтальный лов. За индекс численности икры и личинок на станции и в целом за съемку принимали среднее арифметическое значение по всем горизонтам на одно орудие лова.

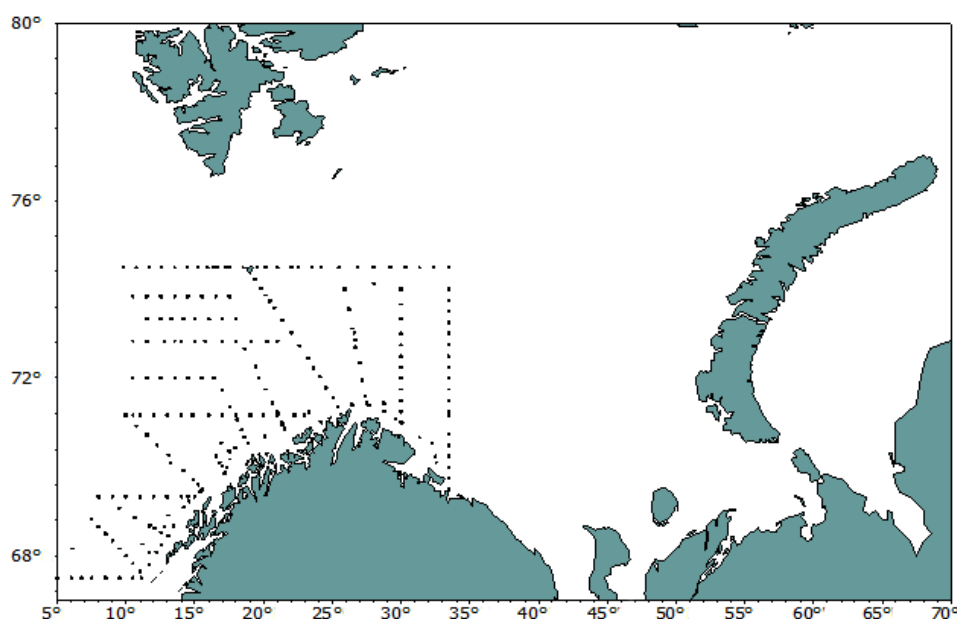


Рис. 1.1.1.2. Стандартное расположение станций в период проведения ихтиопланктонной съемки в 1959-1993 гг.

Российско-норвежская зимняя тралово-акустическая съемка трески и пикши. Была начата БИМИ в зимний период (конец января – февраль) с 1981 г. (Методическое пособие по проведению..., 2006). С 2000 г. к этой съемке присоединился ПИНРО. В съемке принимают участие 1 российское и 2-3 норвежских судна. Акватория съемки охватывает южную часть Баренцева моря: от побережья Норвегии и Мурмана на юге, склона континентального шельфа до глубин 800 м на западе, о-ва Медвежий и архипелагов Шпицберген и Земля Франца-Иосифа на севере,

архипелага Новая Земля на востоке моря (рис. 1.1.1.3). В период съемки российским судном выполняется около 110 учетных тралений, норвежскими судами – 250-300 тралений. Продолжительность тралений при скорости 3 уз составляла до 2007 г., а с 2008 г. – 15 мин. Орудием лова служит норвежский донный трал «Sampele 1800/96» с ячейей кутка 140 мм и мелкочейной вставкой 22 мм. Горизонтальное раскрытие трала (между крыльями) – 20 м, вертикальное – 6 м.

Основной задачей этой съемки является оценка величины запаса трески и пикши, а также других донных рыб Баренцева моря. В съемке проводится полный учет всех видов рыб. При этом в каждом тралении определяется количество экземпляров и общая масса рыб каждого вида в улове.

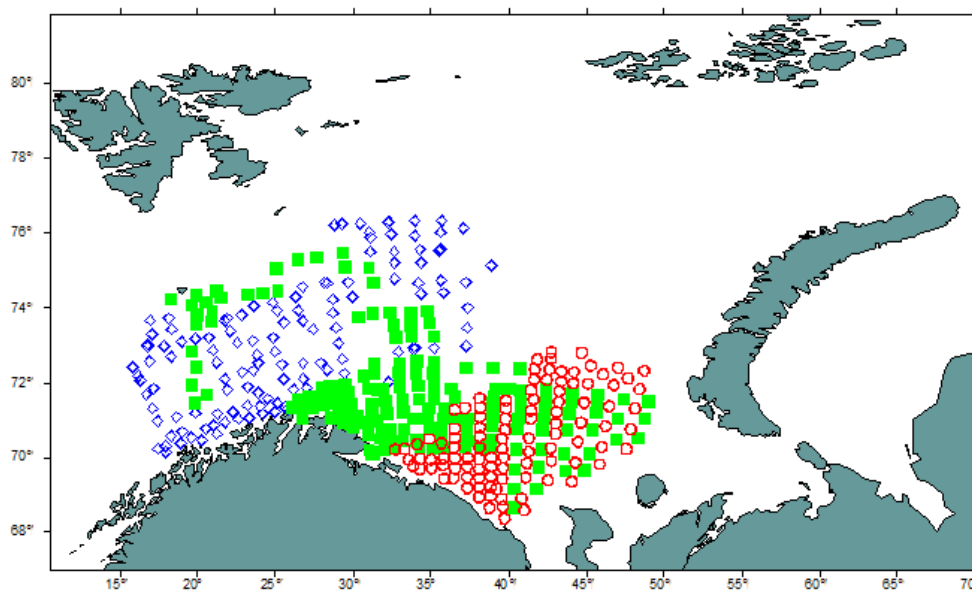


Рис. 1.1.1.3. Стандартное расположение траловых станций в период проведения зимней съемки (геометрические символы разных цветов соответствуют тралениям, выполненным разными судами, участвовавшими в съемке)

Экосистемная съемка Баренцева моря. В современном виде выполняется ПИНРО совместно с БИМИ в летне-осенний период (август – сентябрь) с 2004 г. (Методическое пособие по проведению..., 2006). В съемке принимают участие 2 российских и 2-3 норвежских судна. Акватория съемки охватывает практически всю площадь Баренцева моря: от берегов Норвегии и России на юге до склона континентального шельфа (до глубин 800 м) на западе, архипелагов Шпицберген и Земля Франца-Иосифа на севере и архипелага Новая Земля на востоке моря (рис. 1.1.1.4). В период проведения съемки выполняется от 600 до 900 учетных тралений, из них 350-600 донных и 300-400 пелагических. Продолжительность донных и пелагических тралений при скорости 3 уз составляет 30 мин. Орудием лова служит донный трал «Sampele 1800» с ячейей кутка 135 мм и мелкочейной вставкой 22 мм. Горизонтальное раскрытие трала – 15 м, вертикальное – 5 м. Пелагические траления выполняют разноглубинным тралом А8-623-000 с рубашкой с ячейей 16 мм и дополнительной мелкочейной вставкой в кутке с ячейей 4 мм. Вертикальное и горизонтальное раскрытие трала составляет 20 м.

Основными задачами этой съемки являются оценка урожайности поколений пелагических и донных рыб на стадии 0-группы (пелагическая молодежь), а также оценка

запасов пелагических и донных рыб Баренцева моря. Экосистемная съемка стала продолжением совместной российско-норвежской (раннее – советско-норвежской) траловой съемки донных и пелагических рыб 0-группы (1965-2003 гг.) и многовидовой тралово-акустической съемки пелагических рыб (1971-2003 гг.). При выполнении съемки проводится учет всех видов рыб, встретившихся в уловах. При этом в каждом тралении определяется количество экземпляров и общая масса каждого вида рыб в улове. Следует отметить, что экосистемная съемка позволила обследовать малоизученную северо-восточную часть Баренцева моря, где ранее донные траления практически не выполнялись.

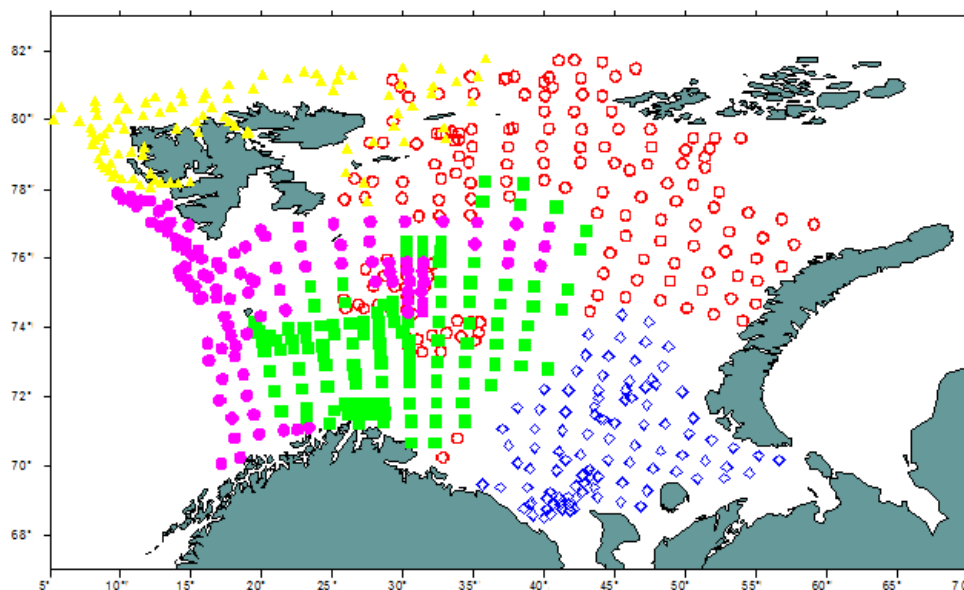


Рис. 1.1.1.4. Стандартное расположение траловых станций в период проведения экосистемной съемки (геометрические символы разных цветов соответствуют тралениям, выполненным разными судами, участвовавшими в съемке)

Прочие съемки. Дополнительно использовали данные ряда других съемок, ограниченных по акватории исследований:

- тралово-акустическая съемка запасов окуня-клювача норвежско-баренцевоморской популяции – выполнялась в апреле – мае 1992-2000 гг. в экономической зоне Норвегии и Медвежинско-Шпицбергенском районе;

- тралово-акустическая съемка неполовозрелой части промыслового запаса пикши, а также сайды в южной части Баренцева моря – выполнялась в мае – июне с середины 1960-х годов по 2005 г. в южной части Баренцева моря;

- съемка по оценке молоди черного палтуса – выполнялась совместно с БИМИ в августе – сентябре 1996-2003 гг. в северной части Баренцева моря между архипелагами Шпицберген и Земля Франца-Иосифа, к северу от 76° с.ш., вплоть до кромки плавучих льдов.

1.1.2. Данные наблюдателей ПИНРО на научно-промысловых судах

Кроме данных исследовательских съемок, в работе использовали данные, собранные наблюдателями ПИНРО в научно-промысловых рейсах. В связи с ограниченными возможностями таких рейсов (размер ячеи тралов – 125-135 мм, использование селективных решеток, работа на промысловых скоплениях рыб), эти данные использовали преимущественно для анализа распределения некоторых крупных видов рыб.

1.2. Условия обитания рыб

Для анализа условий обитания рыб различных видов использовали данные о глубине, придонной температуре и солености воды, собранные в период проведения трех ежегодных съемок: российско-норвежской тралово-акустической съемки донных рыб (февраль), российско-норвежской экосистемной съемки (август – сентябрь) и российской многовидовой тралово-акустической съемки по учету молоди и оценке запасов донных рыб (октябрь – декабрь). Эти три съемки охватывают значительные по площади акватории в различные сезоны года и могут быть использованы для анализа сезонной динамики условий обитания рыб.

Для каждой траловой станции отмечали глубины моря в месте лова. В большинстве случаев до или после выполнения траловой станции выполняли океанографическую станцию, на которой проводили определение температуры и солености воды с использованием океанографических зондов различных типов.

Общее количество донных тралений, для которых имеются данные по глубине, придонной температуре и солености воды, приведено в табл. 1.2.1.

Таблица 1.2.1

Количество тралений с данными о глубине, придонной температуре, солености воды и диапазоны их характеристик в различных исследовательских съемках

Тип и период съемки	Кол-во тралений с данными о		
	глубине (мин.- макс., м)	придонной температуре (мин.- макс., °С)	придонной солености (мин.-макс.)
Зимняя 2000-2010 гг.	665 (64-421)	579 (-1,89...+5,44)	579 (33,90-35,25)
Экосистемная 2004-2010 гг.	3644 (17-1194)	3281 (-1,84...+9,39)	3282 (32,49-35,36)
Осенне-зимняя 1998-2010 гг.	5556 (36-830)	4579 (-1,79...+7,80)	4579 (33,35-35,94)

1.3. Показатели характеристик ихтиоцены

Поскольку данные об уловистости рыб большинства видов для используемых орудий лова, за исключением промысловых рыб, отсутствуют, в качестве показателей обильности использовали численность и биомассу данного вида рыб в улове, пересчитанные на 1 ч траления.

Для анализа и выделения различных типов устойчивых сообществ рыб использовали данные совместной российско-норвежской экосистемной съемки Баренцева моря, так как только она охватывала практически всю акваторию.

Основываясь на маршруте экосистемной съемки, данные были сгруппированы по квадратам 35x35 морских миль (всего 374 квадрата). Для каждого квадрата рассчитывали следующие характеристики: стандартизированная численность каждого вида в тралении (n_i , экз.), общее количество рыб всех видов в тралении (n , экз.), общая биомасса всех видов рыб в тралении (b , кг) и количество видов в тралении (s).

Для статистического анализа данных использовали несколько характеристик и программ.

Для выделения сообществ рыб был применен иерархический кластерный анализ (co-occurrence hierarchical cluster analysis [Field, Clarke, Warwick 1982; Clarke, Gorley, 2006]) с использованием программы «PRIMER» (Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research) версии 6.1.6 для ОС «MS Windows» (2006). Все матрицы сходства для выбранных квадратов были созданы с использованием индекса сходства Брэй-Кертиса (the Bray-Curtis similarity index), для этого использовали метод осредненных связей (average linkage).

Первоначально для сетки квадратов выполняли иерархический кластерный анализ для данных о наличии или отсутствии видов, численности и биомассе рыб каждого вида. Анализ численности и биомассы часто мог быть затруднен доминированием небольшого количества видов с очень высокой численностью или биомассой, что впоследствии не давало возможности выявить сходство общего состава сообществ рыб (Field, Clarke, Warwick, 1982; Smith, Mather, 2012). Такой анализ при использовании матриц по численности или биомассе показывал результаты, которые сильно зависели от наличия или отсутствия наиболее многочисленных видов, что в свою очередь вновь влияло на сходство состава сообществ рыб. Использование только данных о наличии или отсутствии отдельных видов приводило к возрастанию важности роли редких видов, значение которых для сообществ становилось таким же, как и у обычных видов.

Для проверки общих различий и парного сравнения между выделенными сообществами рыб использовали процедуру анализа сходства (Analyses of Similarities [ANOSIM]), реализованную в программе «PRIMER» версии 6 (Clarke, Gorley, 2006).

Для оценки видового богатства (species richness) и распределения численности видов в различных сообществах рыб использовали приложение «Vegan» программы «R» (Oksanen, 2011). Это же приложение использовали для оценки связи структурных изменений в сообществах донных рыб с глубиной и температурой их обитания с помощью канонического корреспондентного анализа (Canonical Correspondence Analysis [CCA]).

1.4. Изучение питания и пищевых взаимоотношений рыб Баренцева моря

При анализе содержимого желудков использовали два основных метода – количественно-весовой метод и метод полевого анализа питания.

Метод полевого анализа питания является наиболее простым и распространенным методом изучения питания рыб в естественных условиях (Методическое пособие по изучению..., 1974). В качестве показателей питания в этом методе используют:

- балл наполнения желудка (БН) – степень наполнения желудка пищей, оцениваемая визуально по 6-балльной шкале от 0 (пустой желудок) до 4 (желудок полностью заполнен пищей, его стенки растянуты);
- частота встречаемости (%f) – процент желудков с данным пищевым компонентом от общего количества желудков с пищей в выборке.

Этот метод регулярно использовали в ПИНРО с 1947 г. (Пономаренко, Ярагина, 1985, 1990а,б; Антипова, Ковцова, 1982; Антипова, Никифорова, 1990; Антипова, Пономаренко, Ярагина, 1990; Симачева, Глухов, 1990 и др.). При всей ограниченности метода полевого анализа питания (Желтенкова, 1955; Константинов, 1972) его до сих пор применяют в исследованиях ПИНРО, главным образом из-за его простоты и возможности получения большого массива данных.

Метод количественно-вещного анализа питания был предложен в 1930-е годы Л. А. Зенкевичем и В. А. Броцкой (1931). Основу метода составляет определение массы содержимого желудка и/или отдельных пищевых компонентов (Методическое пособие по изучению..., 1974). В качестве показателей питания в этом методе используют:

- индекс наполнения (ИН) – отношение общей массы пищевого комка к общей массе тела рыбы, выраженное в процентах (%) или продецимилле ($^{0}/_{000}$);
- массовая доля (%m) – процент массы пищевого компонента от общей массы пищевого комка.

В Баренцевом море этот метод применяли периодически. На первом этапе исследований метод использовали в 1920-30-е годы (Зенкевич, Броцкая, 1931; Зацепин, 1939; Зацепин, Петрова, 1939; Задульская, Смирнов, 1939; Комарова, 1939; Болдовский, 1941, 1944), а затем в 1950-60 годы (Гринкевич, 1957; Цееб, 1957, 1958, 1960, 1964; Жабрева, 1957, 1958; Новикова, 1962, 1965а и др.). Далее, в течение 20-30 лет, из-за трудоемкости данный метод в ПИНРО практически не использовали. Применение этого метода возобновили в ПИНРО и Мурманском морском биологическом институте (ММБИ) с 1984-1986 гг. В ПИНРО это было связано с разработкой российско-норвежского проекта «Исследования взаимоотношений запасов промысловых гидробионтов в Баренцевом море», осуществляемого учеными совместно с коллегами из БИМИ (Mehl, Yaragina, 1992; 20th anniversary of the PINRO-IMR..., 2007).

В 1990-е годы для использования на борту судов в морских условиях в ПИНРО был разработан упрощенный вариант вышеуказанного метода, получивший название «сокращенный вариант количественного анализа питания» – СКАП (Долгов, 1996). В этот вариант были внесены следующие изменения:

- в большинстве случаев определяли общую массу содержимого желудка, а соотношение массы (в процентах) отдельных жертв определяли визуально;
- видовую идентификацию жертв проводили в основном для промысловых или относительно легко определяемых видов (представителей таких таксонов, как полихеты, гаммариды и пр., в большинстве случаев не идентифицировали до вида);
- длину тела измеряли в основном у жертв, имеющих промысловое значение (северная креветка, крабы, промысловые рыбы).

СКАП стали использовать с 1995 г. Это позволило резко увеличить количество исследуемых видов и проанализированных желудков.

Занесение в базу данных, хранение и обработку сведений по содержимому желудков трески проводили с помощью программы «MAGE», разработанной в БИМИ (Westgard, 1982; Mehl, 1986). С 2004 г. для этих целей стали использовать пакет прикладных программ «BIOFOX», разработанный в ПИНРО (Рябов, 2004).

Сбор данных о питании рыб. Количественный метод анализа содержимого желудков использовали при проведении всех научно-исследовательских съемок и экспедиций, а также в научно-промысловых рейсах (235 рейсов за 2000-2010 гг.)

Всего для анализа питания и трофических взаимоотношений рыб Баренцева моря использовали данные о содержимом более 540 тыс. желудков свыше 60 видов рыб, обработанные стандартным количественно-весовым методом (табл. 1.4.1). В ряде случаев в качестве дополнительных использовали данные по полевому анализу питания отдельных видов рыб.

Оценка пищевых рационов рыб. Общие обзоры методов оценки пищевых рационов морских рыб на разных этапах развития подобных исследований выполняли отечественные (Краснопер, 1988; Цейтлин, 1991; Чучукало, 2006) и зарубежные исследователи (Elliott, Persson, 1978; Elliott, 1979; Jobling, 1981b; Pennington, 1985).

В Баренцевом море оценку пищевых рационов рыб в экспериментальных условиях проводили как в СССР/России в ММБИ (К вопросу об интенсивности..., 1989; Карамушко, Шатуновский, 1994; Карамушко, 2007), так и в Норвегии (Jobling, 1982, 1988; Santos, 1990; Santos, Jobling, 1995), причем большинство исследований было выполнено для баренцевоморской трески. Это позволило выполнить критический обзор методов расчетов суточных рационов применительно к треске и разработать ряд новых методических подходов для расчетов суточных рационов именно баренцевоморской трески (Орлова, 1989, 1991; Орлова, Антонов, 1991).

В связи с этим для трески использовали модель оценки суточного рациона, предложенную Дж. дос Сантосом (Santos, 1990), которая ранее применялась Б. Богстадом и С. Мелем (Богстад, Мель, 1992) и нами (Долгов, 1995а):

$$R_i = 24 \frac{\ln 2 \cdot S_i \cdot e^{cT}}{H_i(2S/W)^b},$$

где R_i – суточное потребление жертвы вида i , г; S_i – масса жертвы i в желудке, г; T – температура воды, °C; H_i – теоретический коэффициент, равный времени 50 %-ного переваривания порции жертвы вида i рыбой такой же массы, ч; S – общая масса пищи в желудке, г; W – масса рыбы, г.

Значения H_i были следующие: 205 (эвфаузииды), 533 (креветка), 452 (сельдь) и 283 (мойва). Значения коэффициентов составили: $b = 0,54$, $c = 0,11$ (Santos, 1990).

Применение модели Дж. дос Сантоса для расчетов потребления пищи треской является наиболее целесообразным, так как она учитывает сразу несколько важных параметров (температура воды, масса хищника, масса пищевого комка и скорость переваривания различных жертв) и имеет надежные значения параметра H_i , определенные для большинства промысловых видов жертв в экспериментальных условиях. Кроме того, данная модель была проверена в лабораторных условиях на соответствие реальным процессам питания и пищеварения. При этом были приняты следующие значения H_i : для гиперIID и камбалы-ерша – как для мойвы, для трески, пикши, окуня, сайки и категории «прочая рыба» – как для сельди, для категории «прочая пища» – как для эвфаузиид.

Таблица 1.4.1

Количество желудков рыб различных видов, проанализированных в Баренцевом море с использованием количественно-весаого метода в 1980-2010 гг.

Вид рыбы	Период исследования	Общее количество желудков	Размер исследованной рыбы, см	Сезон сбора
Шипохвостый скат	1996-2010	59	27-165	Март – май, октябрь – декабрь
Гладкий скат	1995-2009	86	28-163	Апрель – июнь, октябрь – декабрь
Круглый скат	1996-2009	148	13-57	Февраль – июнь, август – декабрь
Северный скат	1998-2010	428	15-88	Февраль – декабрь
Звездчатый скат	1987-2010	4819	7-64	Январь – декабрь
Парусный скат	1998-2004	5	22-94	Май, октябрь – ноябрь
Атлантическая сельдь	1984-2010	5278	5-38	Январь – июнь, август – декабрь
Североатлантическая аргентина	1998-2005	63	11-49	Апрель, ноябрь – декабрь
Корюшка	2010	34	15,1-24,5	Август
Мойва	1980-2010	20176	5,0-21,0	Январь – декабрь
Северный веретенник	1998-2010	113	11-30	Февраль – март, май, август – декабрь
Северный макрурус	1998-2007	444	13-82	Апрель – май, август – ноябрь
Сайка	1986-2010	11097	5,1-29,9	Январь – февраль, апрель – июнь, август – декабрь
Навага	2010	200	12-29	Август
Треска	1984-2010	305274	5-125	Январь – декабрь
Пикша	1980-2009	80884	9-85	Январь – декабрь
Мерланг	1998-2009	70	17-48	Февраль, август, октябрь – декабрь
Путассу	1998-2008	7440	13-45	Февраль, апрель – декабрь
Сайда	1995-2008	6881	8-102	Январь – декабрь
Тресочка Эсмарка	1998-2010	568	7,9-24,8	Май, август – декабрь
Четырехусый налим	1993-2008	14	11-34	Август, октябрь – декабрь
Полярный налим	1988-2008	62	11-42	Май, сентябрь – ноябрь
Окунь-клювач	1991-2008	15836	5-48	Февраль – декабрь
Золотистый окунь	1988-2010	1491	16-68	Февраль – декабрь
Окунь вивипарус		349		
Атлантический крючкорог	1989-2008	710	3-14	Январь – февраль, май, август – декабрь
Арктический шлемоносный бычок	1990-2010	307	3,9-20,5	Июль – декабрь
Арктический ицел	1988-2008	48	3,0-12,8	Январь, сентябрь – декабрь
Восточный ицел	1987-2008	25	3,9-14,9	Август – ноябрь
Европейский керчак	1987-2009	196	2,7-38,0	Январь, май, июль – август, октябрь – декабрь
Атлантический триглопс	1990-2010	552	5,3-17,2	Январь, март, май, август – декабрь
Полярный триглопс	1998-2010	773	4,3-14,5	Август – декабрь
Остроносый триглопс	1998-2010	92	5,6-17,0	Август – ноябрь
Малоглазый коттункул	1988-2008	367	5,0-32,0	Январь – февраль, апрель – июнь, август – декабрь

Вид рыбы	Период исследования	Общее кол-во желудков	Размер исследованной рыбы, см	Сезон сбора
Коттункул Садко	1998-2008	145	5,5-29,0	Март – апрель, август – ноябрь
Морская лисичка	1994-2010	667	4,6-21,1	Январь, март, май, август – ноябрь
Пинагор	2004-2009	121	22-54	Февраль – март, август – декабрь
Круглопер Дерюгина	1999-2008	21	4,3-11,3	Сентябрь, ноябрь
Шиповатый круглопер	1988-2008	240	4,2-14,0	Май, июль – ноябрь
Карепрокт Рейнгардта		632	5-25	Январь – февраль, апрель – май, август – декабрь
Горбатый липарис	1998-2010	248	3,8-31,8	Январь, август – декабрь
Чернобрюхий липарис	1988-2010	385	4,4-21,0	Январь, сентябрь – декабрь
Узорчатый ликод	1991-2009	315	8,3-70,0	Март – июнь, август, октябрь – декабрь
Двуперый ликод	1998-2008	91	11,8-42,0	Май, сентябрь – ноябрь
Бледный ликод	1999-2008	112	10-38	Январь, август – сентябрь, декабрь
Полярный ликод	1999-2010	27	8,0-28,2	Январь, сентябрь, декабрь
Сетчатый ликод	1994-2010	426	8-70	Январь – февраль, май, август – декабрь
Ликод Росса	1994-2008	100	7,8-32,8	Январь, август – декабрь
Полуголый ликод	1994-2010	186	8-56	Январь – февраль, май, сентябрь – декабрь
Тонкий ликод	1993-2010	597	9,4-38,6	Январь-февраль, апрель – май, август – декабрь
Пятнистый лептоклин	1988-2002	130	7,0-17,5	Июль – август, сентябрь – декабрь
Миноговидный люмпен	1990-2002	106	10,2-36,4	Апрель, август – декабрь
Синяя зубатка	1993-2010	725	52-135	Март – декабрь
Пятнистая зубатка	1996-2010	1917	19-123	Февраль, апрель – декабрь
Полосатая зубатка	1996-2010	995	11-89	Март, июнь – декабрь
Черный палтус	1991-2010	40281	7- 108	Январь – декабрь
Камбала-ерш	1991-2010	23669	7-51	Январь – декабрь
Морская камбала	1990-2008	4298	19-70	Февраль – март, май – август, октябрь – декабрь
Лиманда	2002-2008	263	17-42	Февраль, май, июль – август, ноябрь – декабрь
Белокорый палтус	2000-2010	85	44-169	Апрель – май, июль, сентябрь – декабрь
Всего		541671		

Помимо того, сходные исследования в экспериментальных условиях были выполнены и для некоторых других видов баренцевоморских рыб: мойва (Карамушко, Христиансен, 2006), сайка (Карамушко, 2007), звездчатый скат (Чинарина, Трошичева, 1980а,б; Перспективные объекты..., 1997), морская и речная камбалы (Карамушко, Орлова, 1990; Карамушко, Шатуновский, 1994; Карамушко, 2007; Jobling, 1980, 1981а;), камбала-ерш (Перспективные объекты..., 1997), полосатая и пятнистая зубатки (Карамушко, Орлова, Петров, 1988; Исследования питания..., 1989; Карамушко, Шатуновский, 1994; Карамушко, 2007). Для некоторых из этих видов были определены величины суточных рационов, однако специальных методов расчета рационов для

большинства видов разработано не было. Поэтому для расчетов потребления пищи рыбами этих видов использовали среднегодовые величины суточных рационов в размере 1 % от массы тела. В целом это соответствует величинам средних рационов для этих видов, полученным в экспериментальных условиях (Берестовский, 1996; Jones, 1978; Jones, Hislop, 1978; Hall, 1987; The diet and food..., 1991) или расчетными методами (Подражанская, Чумаков, 1989; Edwards, Bowman, 1979; Cohen, Grosslein 1981; Flintegaard, 1981; Yang, Livingston, 1988). Для звездчатого ската было принято значение величины суточного рациона в размере 0,8 % от массы тела (Берестовский, 1989в). Эти значения рационов вполне приемлемы, несмотря на то что для рыб-бентофагов (морская камбала, лиманда) величины суточных рационов могут быть значительно выше – до 6-9 % от массы тела (Rafail, 1968; Pandian, 1970).

Расчеты потребления пищи промысловыми рыбами. Оценку потребления пищи рыбами различных промысловых видов выполняли на основе фактических данных, собранных в 1984-2010 гг. В зависимости от количества и качества собранной информации расчеты потребления проводили разными методами.

Треска. Наиболее полная и надежная информация по питанию в 1984-2010 гг. была собрана для трески. В этот период ежегодно анализировали состав и интенсивность питания 3-8 тыс. рыб в 1984-1994 гг. и 10-18 тыс. в 1995-2010 гг.

Для расчетов потребления пищи треской определяли среднюю общую массу пищи в желудке и массу жертв отдельных видов для каждого квартала, каждого года и каждой возрастной группы рыбы на основе первичной информации из совместной российско-норвежской базы данных о питании гидробионтов. При этом массу неопределенной или переваренной пищи распределяли на все виды жертв пропорционально их массовому соотношению в пищевом комке. Аналогичную процедуру выполняли также для неопределенных рыб и креветок и рыб, идентифицированных только до уровня семейств тресковых и камбаловых, на соответствующие виды жертв.

Расчеты проводили отдельно для возрастных групп трески в возрасте 1-9 лет. Рыбы более старшего возраста были объединены в группу 10+, которая включала в себя рыб в возрасте 10 лет и старше.

В связи со сбором желудков трески в различные сезоны и сезонной изменчивостью состава пищи трески, расчеты потребления выполняли по кварталам для всего моря без деления на районы.

Численность возрастных групп трески от 1 до 15 лет была взята из материалов Рабочей группы ИКЕС по арктическому рыболовству (Report of the Arctic Fisheries..., 2011) на 1 января каждого года. Среднеквартальную численность трески различных возрастов рассчитывали с использованием постоянных в течение года показателей смертности. Сначала рассчитывали среднеквартальные значения коэффициентов промысловой и естественной смертности путем деления годового коэффициента на 4. Затем, используя полученные среднеквартальные значения коэффициентов смертности, рассчитывали численность трески на начало каждого квартала:

$$N = N_0 \cdot e^{-(F+M)},$$

где N – численность трески в следующий временной шаг, экз.; N_0 – численность трески в предыдущий временной шаг, экз.; F – среднеквартальный коэффициент промысловой смертности; M – среднеквартальный коэффициент естественной смертности (для всех возрастных групп был принят равным 0,05).

Среднеквартальную численность трески принимали равной средней от численности трески на начало двух смежных кварталов.

В наших расчетах были использованы фактические ежеквартальные данные ПИНРО о средней массе трески различных возрастных групп по всему морю без разделения на районы. Предварительно производили оценку данных и при необходимости – коррекцию и экстраполяцию средних масс.

При расчетах потребления использовали ежеквартальные данные о придонной температуре воды в местах распределения трески различных возрастных групп, рассчитанные норвежскими учеными по методике, разработанной в БИМИ и основанной на климатологических данных (Ottersen, Adlandsvik, 1993), а также учитывающей данные о температуре воды на Кольском разрезе (Терещенко, 1995).

Расчет биомассы и численности жертв разного возраста, потребленных треской разного возраста, проводили в два этапа. Первоначально рассчитывали общее годовое потребление каждого промыслового вида жертв и всей пищи в целом отдельно по каждому кварталу. Затем по первичным данным определяли среднюю массу жертв различных размерных групп в желудках трески различных возрастов по кварталам. В связи с жесткими требованиями программы «MAGE» по обработке данных о содержимом желудков, были использованы следующие размерные группы жертв: 0,0-4,9, 5,0-6,9, 7,0-9,9, 10,0-14,9, 15,0-19,9, 20,0-29,9 и 30,0-39,9 см. Начиная с 1994 г. возможности программы «MAGE» были расширены, и в настоящее время применяют 5-см размерные группы. Затем с помощью размерно-возрастных ключей эти данные использовали для расчета средней массы возрастных групп жертв, после этого рассчитывали потребленную биомассу жертв особей этих возрастных групп. Численность жертв каждой возрастной группы определяли как результат деления потребленной биомассы на среднюю массу одного экземпляра жертвы в этой группе.

Общее потребление вида жертвы (В) треской рассчитывали следующим образом:

$$B = \sum R_i \cdot n_i \cdot k ,$$

где R_i – суточное потребление данного вида жертвы треской в возрасте i , рассчитанное по формуле Дж. дос Сантоса, г; n_i – численность трески данной возрастной группы, тыс. экз.; k – масштабный множитель.

По этой формуле рассчитывали потребление каждого вида жертвы для каждой возрастной группы трески в каждом квартале каждого года.

Пикша, черный палтус и камбала-ерш. Данные о питании были не столь многочисленны, как по треске. В год анализировали содержание 1-8 тыс. желудков пикши, 2-5 тыс. желудков палтуса и 0,5-1,0 тыс. желудков камбалы-ерша.

Расчеты потребления пищи выполняли для пикши за 1986-1991 и 1994-2010 гг. (в 1992-1993 гг. сборы желудков пикши не проводили), для черного палтуса и камбалы-ерша – за 1991-1996 гг. (в среднем), а затем, с 1997 г. – ежегодно.

Расчеты проводили для каждого квартала и каждой возрастной группы рыб этих видов. Величины суточных рационов для пикши и черного палтуса были приняты за 1 % от массы тела рыб данной возрастной группы. Для камбалы-ерша использовали данные о величине суточных рационов, которые учитывали сезонную динамику откорма рыбы этого вида (Берестовский, 1995, 1996).

Данные о численности возрастных групп пикши и черного палтуса были заимствованы из материалов Рабочей группы ИКЕС по арктическому рыболовству

(Report of the Arctic Fisheries..., 2011), о камбале-ерше определялись по информации осенне-зимней съёмки ПИНРО.

Прочие виды. Для рыб прочих видов, у которых объем ежегодно собираемой информации по питанию был относительно небольшой (звездчатый скат, другие виды скатов, сайда, морские окуни), оценки потребления пищи рассчитывали в целом за год на основе данных о биомассе общего запаса этих видов и величины суточного рациона в размере 1 % от массы тела.

Сходство состава пищи рыб различных видов оценивалось с использованием индекса пищевого сходства (ИПС) (Шорыгин, 1952), который рассчитывался следующим образом:

$$\text{ИПС} = \sum \%m_{i \min},$$

где $\%m_{i \min}$ – минимальное значение массового процента жертвы i у сравниваемых видов рыб. Соответственно, чем выше значения данного индекса, тем выше степень сходства питания рыб сравниваемых видов.

При сравнении с литературными данными использовали также коэффициент пищевого сходства (КПС) (Янулов, 1963), который рассчитывался по аналогичной формуле, но процент по массе жертвы заменяли на частоту ее встречаемости (%f).

Выделение трофических групп рыб Баренцева моря проводилось с использованием кластерного анализа на основе объединенных осредненных многолетних данных о составе пищи за весь период исследований.

2. СОСТАВ И СТРУКТУРА ИХТИОФАУНЫ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

Списки рыб, обитающих в Баренцевом море, стали публиковать с началом рыбохозяйственных исследований в этом районе. Первый список был выпущен Н. М. Книповичем уже в 1897 г. (Книпович, 1897). Позднее были подготовлены предварительные определительные таблицы (Книпович, 1920, 1926а) и, наконец, полноценный определитель рыб Баренцева моря (Книпович, 1926б), в которых рассматривалось 147 видов морских, пресноводных и проходных рыб.

А. П. Андрияшев (1954) в сводке, посвященной рыбам северных морей СССР, на основе материалов, собранных до 1950-х годов, включал в состав ихтиофауны Баренцева моря (Баренцево море, побережье Норвегии и архипелага Шпицберген) 149 видов, в том числе редко встречающиеся виды и виды, о которых не было достоверных данных об их присутствии в этом районе.

Длительное время после публикации работы А. П. Андрияшева (1954) список видов рыб, обитающих в Баренцевом море, не обновлялся, к началу 1990-х годов был неполон и не отражал современных знаний об ихтиофауне данного района. Для ревизии этой работы в 1990-х годах был подготовлен новый предварительный список рыб морей Арктики (Андрияшев, Чернова, 1994), в котором, однако, нет указания на точное распространение каждого вида рыб.

В других ихтиологических сводках, в частности в работах П. Дж. П. Уайтхеда с соавторами (Fishes of the North-eastern Atlantic..., 1984a,b, 1986), большинство данных о встречаемости и распределении рыб, особенно по промысловым видам, заимствовано из работы А. П. Андрияшева (1954).

Значительно обновленный после существенного перерыва список видов морских рыб Баренцева моря, с учетом новых фактических данных, полученных в морских экспедициях ПИНРО в 1994-2003 гг., был подготовлен нами в 2000-2004 г. (Долгов, 2004а; Dolgov, 2000).

Кроме того, в 1970-2007 гг. был опубликован ряд работ со списками видов рыб отдельных частей или районов Баренцева моря.

П. Т. Хогнестада и В. Вадера (Hognestad, Vader, 1979) приводят список для Северной Норвегии из 166 видов, некоторые из них встречались лишь единично, в отдельных случаях – несколько десятилетий назад или даже в прошлом веке.

В сводке П. Петона (2005) приводится список из 176 видов, но при этом в ней рассматривается только юго-западная часть Баренцева моря, вдоль побережья северной Норвегии. Следует отметить, что, по сравнению с предыдущим изданием этой работы (Pethon, 1985), список увеличился примерно на 10-15 видов, большей частью за счет мезопелагических видов. Однако даже в новом издании остается ряд неточностей как по видовому составу рыб (в частности нет описания *Triglops nybelini*, *Icelus spatula*, *Lycodes polaris*), так и по границам их распределения.

В последней сводке по промысловым рыбам России (Промысловые рыбы России, 2006) рассмотрена встречаемость в Баренцевом море рыб, имеющих промысловое значение. В то же время эта сводка не лишена некоторых неточностей, в частности ряд видов (например, морская минога, пятнистый миктоф, мегрим) не указан для Баренцева моря.

Отечественными исследователями также были получены данные о видовом составе рыб отдельных частей Баренцева моря: Кольского залива, вод архипелагов Шпицберген, Земля Франца-Иосифа, Новая Земля, а также некоторых других районов (Боркин, 1983; Боркин, Чернова, 1994; Карамушко Л., Черницкий, Карамушко О., 1996; Карамушко О., Берестовский, Карамушко Л., 1997; Новые данные..., 2000; Мухина, 2004а, 2005а,б; Неелов, Чернова, 2005; Чернова, 2007; Семушин, Шерстков, Рухлова, 2011).

Последний по времени список рыб, составленный О. В. Карамушко (2007, 2008), включает 182 вида и подвида рыб (в том числе пресноводных), но этот список приведен для Баренцева моря в его географических границах. Подобное районирование Баренцева моря, на наш взгляд, не вполне корректно, так как западная часть моря является неотъемлемой частью всего Баренцева моря, в которой встречается довольно много видов рыб, отсутствующих в других районах по причине активных миграций, свойственных рыбам многих видов данного района, или активного заноса многих тепловодных видов рыб из Норвежского моря.

Следует также отметить, что публикации обновленных списков ихтиофауны для других российских морей тоже появились только в конце 1990-х – начале 2000-х годов (для дальневосточных морей России) (Соколовская, Соколовский, Соболевский, 1998; Борец, 2000; Шейко, Федоров, 2000; Федоров, Черешнев, Назаркин, 2003 и др.), Балтийского моря (Checklist and status..., 2000) и морей России в целом (Parin, 2001, 2003; Parin, Fedorov, Sheiko, 2002).

2.1. Видовой состав ихтиофауны Баренцева моря

Новые данные о ихтиофауне, полученные в научных и научно-промысловых рейсах ПИНРО в 1993-2010 гг., с учетом литературных данных за предшествующий период, позволили составить новый список рыбообразных и рыб Баренцева моря,

который включает 222 вида и подвида морских рыб из 70 семейств 28 отрядов 5 классов (табл. 2.1.1.).

Видовой состав уловов рыб существенно различался в разных исследовательских съемках, выполненных в Баренцевом море.

По данным ихтиопланктонных съемок в 1959-1993 гг. (Мухина, 1992, 2005б), в уловах встречались икринки 23 видов из 10 семейств и личинки 42 видов из 17 семейств. Следует отметить, что в начале лета количество видов в ихтиопланктоне (как среди икры, так и среди личинок) несколько возрастало. Так, на первом этапе этой съемки (май – июнь) в уловах отмечались 19 видов на стадии икры и 34 вида на стадии личинки, в то время как на втором этапе (июнь – июль) в уловах встречались уже 22 вида на стадии икры и 39 – на стадии личинки. Некоторые виды (*Argentina sphyraena*, *Trisopterus luscus*, *T. minutus*, *Phycis blennoides*, *Callionymus lyra* и *Phrynorhombus norvegicus*) встречались в уловах только в ихтиопланктонной съемке и отсутствовали в других съемках.

Таблица 2.1.1

Список морских видов рыб Баренцева моря

№	Вид	Ихтиопланктонная съемка (1959-1993)*	Пелагические траления (1997-2010)*	Донные траления (1997-2010)*	Литературные данные*
НАДКЛАСС AGNATHA – БЕСЧЕЛЮСТНЫЕ					
КЛАСС МУХИНИ – МИКСИНЫ					
Отряд Muxiniformes – миксинообразные					
Семейство Muxinidae – миксиновые					
1	Миксина <i>Muxine glutinosa</i> Linnaeus, 1758				+
КЛАСС PETROMYZONTIDA – МИНОГИ					
Отряд Petromyzontiformes – миногообразные					
Семейство Petromyzontidae – миноговые					
2	Морская минога <i>Petromyzon marinus</i> Linnaeus, 1758	+	+		+
3	Речная минога <i>Lampetra fluviatilis</i> (Linnaeus, 1758)				+
4	Японская минога <i>Lethenteron camtschaticum</i> (Tilesius, 1811)		+	+	+
НАДКЛАСС GNATHOSTOMATA – ЧЕЛЮСТНОРОТЫЕ					
КЛАСС ELASMOBRANCHII – ХРЯЦЕВЫЕ РЫБЫ					
Подотдел Selachii – акулы					
Отряд Lamniformes – ламнообразные					
Семейство Lamnidae – ламновые					
5	Сельдевая акула <i>Lamna nasus</i> (Bonnaterre, 1788)				+
Семейство Cetorhinidae – гигантские акулы					
6	Гигантская акула <i>Cetorhinus maximus</i> (Gunnerus, 1765)				+
Семейство Alopiidae – акулы-лисицы					
7	Акула-лисица <i>Alopias vulpinus</i> (Bonnaterre, 1788)				+
Отряд Spharbarhiniformes – кархаринообразные					
Семейство Scyliorhinidae – кошачьи акулы					
8	Черноротая акула <i>Galeus melastomus</i> Rafinesque, 1810				+
9	Кошачья акула <i>Scyliorhinus canicula</i> (Linnaeus, 1758)				+
Семейство Triakidae – куньи акулы					
10	Суповая акула <i>Galeorhinus galeus</i> (Linnaeus, 1758)				+
11	Голубая акула <i>Prionace glauca</i> (Linnaeus, 1758)				+

№	Вид	Ихтиопланктонная съемка (1959-1993)*	Пелагические траления (1997-2010)*	Донные траления (1997-2010)*	Литературные данные*
Отряд Hexanchiformes – шестижаберниковообразные					
Семейство Chlamidoselachidae – плащеносные акулы					
12	Плащеносная акула <i>Chlamydoselachus anguineus</i> Garman, 1884			+	+
Отряд Squaliformes – катранообразные					
Семейство Squalidae – катрановые акулы					
13	Черная колючая акула <i>Etmopterus spinax</i> (Linnaeus, 1758)			+	+
14	Полярная акула <i>Somniosus microcephalus</i> (Bloch et Schneider, 1801)	+		+	+
15	Катран <i>Squalus acanthias</i> Linnaeus, 1758			+	+
Семейство Centrophoridae – короткошипые акулы					
16	Длиннорылая акула <i>Deania calcea</i> (Lowe, 1839)				+
Подотдел Batoidea – скаты					
Отряд Rajiformes – скатообразные					
Семейство Rajidae – ромбовые скаты					
17	Северный скат <i>Amblyraja hyperborea</i> (Collett, 1879)			+	+
18	Звездчатый скат <i>Amblyraja radiata</i> (Donovan, 1808)			+	+
19	Шипохвостый скат <i>Bathyraja spinicauda</i> (Jensen, 1914)			+	+
20	Гладкий скат <i>Dipturus batis</i> (Linnaeus, 1758)			+	+
21	Парусный скат <i>Dipturus linteus</i> (Fries, 1838)			+	+
22	Длиннорылый скат <i>Dipturus oxyrinchus</i> (Linnaeus, 1758)			+	+
23	Шагреньевый скат <i>Leucoraja fullonica</i> (Linnaeus, 1758)			+	+
24	Колочий скат <i>Raja clavata</i> Linnaeus, 1758				+
25	Круглый скат <i>Rajella fyllae</i> Lütken, 1887			+	+
Отряд Myliobatiformes – хвостоколообразные					
Семейство Dasyatidae – хвостоколовые					
26	Хвостокол <i>Dasyatis pastinaca</i> (Linnaeus, 1758)				+
КЛАСС HOLOSERNALI – ЦЕЛЬНОГОЛОВЫЕ					
Отряд Chimaeriformes – химерообразные					
Семейство Chimaeridae – химеровые					
27	Европейская химера <i>Chimaera monstrosa</i> Linnaeus, 1758			+	+
КЛАСС ACTINOPERYGII – ЛУЧЕПЕРЫЕ					
ПОДКЛАСС HONDROSTEI – ХРЯЩЕВЫЕ ГАНОИДЫ					
Отряд Acipenseriformes – осетрообразные					
Семейство Acipenseridae – осетровые					
28	Атлантический осетр <i>Acipenser sturio</i> Linnaeus, 1758				+
ПОДКЛАСС NEOPTERYGII – НОВОПЕРЫЕ РЫБЫ					
Отдел Teleostei – костистые рыбы					
Отряд Notacanthiformes – спиношипообразные					
Семейство Notacanthidae – спиношиповые					
29	Нотакант Хемница <i>Notacanthus chemnitzii</i> Bloch, 1788			+	+
Отряд Anguilliformes – угреобразные					
Семейство Anguillidae – речные угри					
30	Речной угорь <i>Anguilla anguilla</i> (Linnaeus, 1758)				+
Семейство Congridae – морские угри					
31	Морской угорь <i>Conger conger</i> (Linnaeus, 1758)				+
Семейство Synbranchidae – слитножаберные угри					
32	Слитножаберниковый угорь <i>Diastobranchius capensis</i> Barnard, 1923			+	
Отряд Clupeiformes – сельдеобразные					

№	Вид	Ихтиопланктонная съемка (1959-1993)*	Пелагические траления (1997-2010)*	Донные траления (1997-2010)*	Литературные данные*
Семейство Clupeidae – сельдевые					
33	Европейская алоза <i>Alosa alosa</i> (Linnaeus, 1758)				+
34	Атлантическая сельдь <i>Clupea harengus</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	+
35	Беломорская сельдь <i>Clupea pallasii marisalbi</i> Berg, 1923		+	+	+
36	Чёшско-печорская сельдь <i>Clupea pallasii suworowi</i> Rabinerson, 1927		+	+	+
37	Шпрот <i>Sprattus sprattus</i> (Linnaeus, 1758)				+
Отряд Argentiniformes – аргентинообразные					
Семейство Argentinidae – серебрянковые					
38	Североатлантическая аргентина <i>Argentina silus</i> (Ascanius, 1775)	+		+	+
39	Аргентина <i>Argentina sphyraena</i> Linnaeus, 1758	+			+
Семейство Microstomatidae – малоротовые					
40	Нансеня <i>Nansenia groenlandica</i> (Reinhardt, 1840)			+	+
Отряд Osmeriformes – корюшкообразные					
Семейство Osmeridae – корюшковые					
41	Европейская корюшка <i>Osmerus eperlanus</i> Linnaeus, 1758			+	+
42	Азиатская зубатая корюшка <i>Osmerus mordax</i> (Mitchill, 1815)				+
43	Мойва <i>Mallotus villosus</i> (Müller, 1776)	+	+	+	+
Отряд Salmoniformes – лососеобразные					
Семейство Salmonidae – лососевые					
44	Горбуша <i>Oncorhynchus gorbuscha</i> (Walbaum, 1792)				+
45	Кета <i>Oncorhynchus keta</i> (Walbaum, 1792)				+
46	Радужная форель <i>Oncorhynchus mykiss</i> (Walbaum, 1792)				+
47	Атлантический лосось (семга) <i>Salmo salar</i> Linnaeus, 1758		+	+	+
48	Кумжа <i>Salmo trutta</i> Linnaeus, 1758				+
49	Арктический голец <i>Salvelinus alpinus</i> (Linnaeus, 1758)				+
Отряд Stomiiformes – стомиеобразные					
Семейство Gonostomatidae – гоностомовые					
50	Белая циклотона <i>Cyclothone alba</i> Brauer, 1906				+
Семейство Sternopychidae – топориковые					
51	Малый топорик <i>Argyropelecus hemigymnus</i> Cocco, 1829				+
52	Топорик Олферса <i>Argyropelecus olfersi</i> (Cuvier, 1829)		+		+
53	Мавролик <i>Maurolicus muelleri</i> (Gmelin, 1789)	+	+	+	+
Семейство Stomiidae – стомиевые					
54	Стомия <i>Stomias boa ferox</i> Reinhardt, 1842				+
55	Хаулиод <i>Chauliodus sloani</i> Bloch et Schneider, 1801			+	
Отряд Aulopiformes – аулопообразные					
Семейство Paralepididae – веретенниковые					
56	Северный веретенник <i>Arctozenus risso</i> (Bonaparte, 1840)		+	+	+
Отряд Mystophiformes – миктофообразные					
Семейство Mystophidae – миктофовые					
57	Бентозема <i>Benthoosema glaciale</i> (Reinhardt, 1838)	+	+	+	+
58	Лампаникт Макдональда <i>Lampanyctus macdonaldi</i> (Good et Bean, 1896)		+		+
59	Крапчатый миктоф <i>Mystophum punctatum</i> Rafinesque, 1810		+		+
60	Северный нотоскопел <i>Notoscopelus kroyeri</i> Malmgren, 1861		+		+
61	Телескопоглазый протомиктоф <i>Protomystophum arcticum</i> (Lütken, 1892)				+

№	Вид	Ихтиопланктонная съемка (1959-1993)*	Пелагические траления (1997-2010)*	Донные траления (1997-2010)*	Литературные данные*
Отряд Lampriformes – опахообразные					
Семейство Lampridae – опаховые					
62	Красноперый опох <i>Lampris guttatus</i> (Brünnich, 1771)				+
Семейство Trachipteridae – вогмеровые					
63	Вогмер <i>Trachipterus arcticus</i> (Brünnich, 1771)		+		+
Семейство Regalecidae – ремнетелые					
64	Сельдяной король <i>Regaleiscus glesne</i> Ascanius, 1772				+
Отряд Gadiformes – трескообразные					
Семейство Macrouridae – долгохвостые					
65	Тупорылый макрурус <i>Coryphaenoides rupestris</i> Gunnerus, 1765			+	+
66	Северный макрурус <i>Macrourus berglax</i> Lacepede, 1810	+		+	+
67	Обыкновенный малакоцефал <i>Malacocephalus laevis</i> (Lowe, 1843)				+
68	Полорыл <i>Coelorinchus labiatus</i> (Köhler, 1896)			+	
Семейство Gadidae – тресковые					
69	Черная (ледовая) треска <i>Arctogadus glacialis</i> (Peters, 1874)			+	+
70	Сайка <i>Boreogadus saida</i> (Lepechin, 1774)	+	+	+	+
71	Навага <i>Eleginus navaga</i> (Pallas, 1811)			+	+
72	Большеглазая тресочка <i>Gadiculus argenteus thori</i> Schmidt, 1914	+	+	+	+
73	Треска <i>Gadus morhua</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	+
74	Пикша <i>Melanogrammus aeglefinus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+
75	Мерланг <i>Merlangius merlangus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+
76	Путассу <i>Micromesistius poutassou</i> (Risso, 1826)	+	+	+	+
77	Серебристая сайда <i>Pollachius pollachius</i> (Linnaeus, 1758)	+		+	+
78	Сайда <i>Pollachius virens</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+
79	Финмаркенский минтай <i>Theragra finnmarchica</i> Koefoed, 1956				+
80	Тресочка Эсмарка <i>Trisopterus esmarkii</i> (Nilsson, 1855)	+	+	+	+
81	Люска <i>Trisopterus luscus</i> (Linnaeus, 1758)	+			+
82	Сипика <i>Trisopterus minutus</i> (Linnaeus, 1758)				+
Семейство Lotidae – налимовые					
83	Менек <i>Brosme brosme</i> (Ascanius, 1772)	+		+	+
84	Пятиусый налим <i>Ciliata mustela</i> (Linnaeus, 1758)				+
85	Северный пятиусый налим <i>Ciliata septentrionalis</i> (Collett, 1875)				+
86	Четырехусый налим <i>Enchelyopus cimbrius</i> (Linnaeus, 1766)	+		+	+
87	Полярный налим <i>Gaidropsarus argentatus</i> (Reinhardt, 1838)			+	+
88	Трехусый налим <i>Gaidropsarus ensis</i> (Reinhardt, 1837)				+
89	Голубая мольва <i>Molva dypterygia</i> (Pennant, 1784)	+			+
90	Мольва <i>Molva molva</i> (Linnaeus, 1758)			+	+
91	Налим-лягушка <i>Raniceps raninus</i> (Linnaeus, 1758)				+
Семейство Phycidae – нитепёрые налимы					
92	Большеглазый фицис <i>Phycis blennoides</i> (Brünnich, 1768)	+		+	+
Семейство Merluccidae – мерлузовые					
93	Европейская мерлуза <i>Merluccius merluccius</i> (Linnaeus, 1758)	+		+	+
Отряд Lophiiformes – удильщикообразные					
Семейство Lophiidae – удильщиковые					
94	Морской черт <i>Lophius piscatorius</i> Linnaeus, 1758			+	+
Семейство Antennariidae – клоуновые					
95	Саргассовая лягушка-рыба <i>Histrion histrio</i> (Linnaeus, 1758)				+

№	Вид	Ихтиопланктонная съемка (1959-1993)*	Пелагические траления (1997-2010)*	Донные траления (1997-2010)*	Литературные данные*
Отряд Beloniformes – сарганообразные					
Семейство Scomberesocidae – макрелешуковые					
96	Макрелешука <i>Scomberesox saurus saurus</i> (Walbaum, 1792)				+
Семейство Belonidae – саргановые					
97	Сарган <i>Belone belone belone</i> (Linnaeus, 1761)		+		+
Отряд Beryciformes – бериксообразные					
Семейство Berycidae – бериксовые					
98	Красный берикс <i>Beryx decadactylus</i> Cuvier, 1829				+
Отряд Gasterosteiformes – колюшкообразные					
Семейство Gasterosteidae – колюшковые					
99	Трехиглая колюшка <i>Gasterosteus aculeatus</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	+
100	Девятииглая колюшка <i>Pungitius pungitius pungitius</i> (Linnaeus, 1758)			+	+
101	Длиннорылая колюшка <i>Spinachia spinachia</i> (Linnaeus, 1758)				+
Отряд Syngnathiformes – иглообразные					
Семейство Syngnathidae – игловые					
102	Змеевидная рыба-игла <i>Entelurus aequoreus</i> (Linnaeus, 1758)		+	+	+
103	Морская рыба-игла <i>Nerophis lumbriciformis</i> (Jenyns, 1835)				+
104	Обыкновенная рыба-игла <i>Syngnathus acus</i> Linnaeus, 1758				+
105	Длиннорылая рыба-игла <i>Syngnathus typhle</i> Linnaeus, 1758				+
Отряд Scorpaeniformes – скорпенообразные					
Семейство Sebastidae – себастовые					
106	Синеротый окунь <i>Helicolenus dactylopterus</i> (Delaroche, 1809)	+			+
107	Золотистый окунь <i>Sebastes marinus</i> (Linnaeus, 1758)		+	+	+
108	Окунь-клявач <i>Sebastes mentella</i> (Travin, 1951)		+	+	+
109	Окунь вивипарус <i>Sebastes viviparus</i> (Kröyer, 1844)			+	+
Семейство Triglidae – тригловые					
110	Серая тригла <i>Eutrigla gurnardus</i> (Linnaeus, 1758)		+	+	+
111	Желтая тригла <i>Chelidonichthys lucerna</i> (Linnaeus, 1758)				+
Семейство Cottidae – рогатковые					
112	Атлантический крючкорог <i>Artediellus atlanticus atlanticus</i> Jordan et Evermann, 1898	+	+	+	+
113	Европейский крючкорог <i>Artediellus atlanticus europeus</i> Knipowitsch, 1907			+	+
114	Шероховатый крючкорогий бычок <i>Artediellus scaber</i> Knipowitsch, 1907			+	+
115	Арктический шлемоносец <i>Gymnocanthus tricuspis</i> (Reinhardt, 1830)	+		+	+
116	Арктический двурогий ицел <i>Icelus bicornis</i> (Reinhardt, 1840)	+		+	+
117	Восточный двурогий ицел <i>Icelus spatula</i> Gilbert et Burke, 1912			+	+
118	Европейский керчак <i>Myoxocephalus scorpius</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+
119	Европейский бычок-буйвол <i>Taurulus bubalis</i> (Euphrasen, 1786)				+
120	Бычок Лильеборга <i>Taurulus lilljeborgi</i> (Collett, 1875)				+
121	Ледовитоморская рогатка <i>Triglopsis quadricornis</i> (Linnaeus, 1758)				+
122	Атлантический триглопс <i>Triglops murrayi</i> Günther, 1888	+	+	+	+
123	Полярный триглопс <i>Triglops nybelini</i> Jensen, 1944			+	+
124	Остроносый триглопс <i>Triglops pingelii</i> Reinhardt, 1837			+	+
Семейство Psychrolutidae – психролотовые					
125	Малоглазый коттункул <i>Cottunculus microps</i> Collett, 1875			+	+

№	Вид	Ихтиопланктонная съемка (1959-1993)*	Пелагические траления (1997-2010)*	Донные траления (1997-2010)*	Литературные данные*
126	Котгункул Садко <i>Cottunculus sadko</i> Essipov, 1937 Семейство Agonidae – агоновые			+	+
127	Европейская лисичка <i>Agonus cataphractus</i> (Linnaeus, 1758)			+	+
128	Морская лисичка <i>Leptagonus decagonus</i> (Bloch et Schneider, 1801)	+	+	+	+
129	Ледовитоморская лисичка <i>Ulcina olrikii</i> (Lütken, 1876) Семейство Cyclopteridae – круглоперые	+		+	+
130	Гладкий круглопер Джордена <i>Cyclopteropsis jordani</i> Soldatov, 1929				+
131	Гладкий круглопер Макальпина <i>Cyclopteropsis macalpini</i> (Fowler, 1914)				+
132	Пинагор <i>Cyclopterus lumpus</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	+
133	Круглопер Дерюгина <i>Eumicrotremus derjugini</i> Popov, 1926			+	+
134	Шиповатый круглопер <i>Eumicrotremus spinosus</i> (Müller, 1777) Семейство Liparidae – липаровые	+		+	+
135	Карепрокт Дерюгина <i>Careproctus derjugini</i> Chernova, 2005				+
136	Шершавый карепрокт <i>Careproctus dubius</i> Zugmayer, 1911				+
137	Карепрокт Книповича <i>Careproctus knipowitschi</i> Chernova, 2005				+
138	Большеглазый карепрокт <i>Careproctus macrophthalmus</i> Chernova, 2005				+
139	Карепрокт-тапир <i>Careproctus tapirus</i> Chernova, 2005				+
140	Карепрокт-телескоп <i>Careproctus telescopus</i> Chernova, 2005				+
141	Чернобрюхий липарис <i>Liparis fabricii</i> Kröyer, 1847	+		+	+
142	Горбатый липарис <i>Liparis bathyarticus</i> Parr, 1931			+	+
143	Европейский липарис <i>Liparis liparis</i> (Linnaeus, 1766)				+
144	Липарис Монтэгу <i>Liparis montagui</i> (Donovan, 1805)			+	+
145	Арктический липарис <i>Liparis tunicatus</i> Reinhardt, 1837			+	+
146	Полярный паралипарис <i>Paraliparis bathybius</i> (Collett, 1879)			+	+
147	Королевский родихт <i>Rodichthys regina</i> Collett, 1879 Отряд Mugiliformes – кефалеобразные Семейство Mugilidae – кефалевые			+	+
148	Толстогубая кефаль <i>Chelon labrosus</i> (Risso, 1826) Отряд Perciformes – окунеобразные Семейство Bramidae – морские лещи				+
149	Атлантический морской лещ <i>Brama brama</i> (Bonnaterre, 1788)				+
150	Серебристый морской лещ <i>Pterycombus brama</i> Fries, 1837				+
151	Длинноперый морской лещ <i>Taractes asper</i> Lowe, 1843 Семейство Callionymidae – лировые				+
152	Большая пескарка <i>Callionymus lyra</i> Linnaeus, 1758 Семейство Carangidae – ставридовые	+			+
153	Обыкновенная ставрида <i>Trachurus trachurus</i> (Linnaeus, 1758) Семейство Gempylidae – гемпиловые				+
154	Носатый незиарх <i>Nesiarchus nasutus</i> Johnson, 1862 Семейство Zoarcidae – бельдюговые	+			+
155	Гимнел Андерсона <i>Gymnelus andersoni</i> Chernova, 1998				+
156	Гимнел Есипова <i>Gymnelus esipovi</i> Chernova, 1999				+
157	Гимнел Книповича <i>Gymnelus knipowitschi</i> Chernova, 1999				+
158	Тонкорукий гимнел <i>Gymnelus retrodorsalis</i> Le Danois, 1913				+
159	Лентотельный гимнел <i>Gymnelus taeniatus</i> Chernova, 1999				+
160	Пятнистый лиценхел <i>Lycenchelys kolthoffi</i> Jensen, 1903			+	+
161	Муреновидный лиценхел <i>Lycenchelys muraena</i> (Collett, 1878)			+	+

№	Вид	Ихтиопланктонная съемка (1959-1993)*	Пелагические траления (1997-2010)*	Донные траления (1997-2010)*	Литературные данные*
162	Голый лиценхел <i>Lycenchelys platyrhinus</i> (Jensen, 1901)				+
163	Лиценхел Сарса <i>Lycenchelys sarsii</i> (Collett, 1871)			+	+
164	Ликод Адольфа <i>Lycodes adolfi</i> Nielsen and Fosså, 1993			+	
165	Узорчатый ликод <i>Lycodes esmarki</i> Collett, 1875			+	+
166	Двуперый ликод <i>Lycodes eudipleurostictus</i> Jensen, 1901			+	+
167	Абиссальный ликод <i>Lycodes frigidus</i> Collett, 1878			+	+
168	Тонкий ликод <i>Lycodes gracilis</i> Sars, 1867			+	+
169	Югорский ликод <i>Lycodes jugoricus</i> Knipowitch, 1906				+
170	Ликод Люткена <i>Lycodes luetkeni</i> Collett, 1880			+	+
171	Гренландский ликод <i>Lycodes paamiuti</i> Møller, 2001			+	
172	Бледный ликод <i>Lycodes pallidus</i> Collett, 1878			+	+
173	Полярный ликод <i>Lycodes polaris</i> (Sabine, 1824)			+	+
174	Сетчатый ликод <i>Lycodes reticulatus</i> Reinhardt, 1835			+	+
175	Ликод Росса <i>Lycodes rossi</i> Malmgren, 1864			+	+
176	Полуголый ликод <i>Lycodes seminudis</i> Reinhardt, 1837			+	+
177	Чешуебрюхий ликод <i>Lycodes squamiventer</i> Jensen, 1904			+	+
178	Тонкохвостый ликодон <i>Lycodon flagellicauda</i> (Jensen, 1901)			+	+
179	Европейская бельдюга <i>Zoarces viviparus</i> (Linnaeus, 1758)				+
	Семейство Stichaeidae – стихеевые	+	+		
180	Европейская мохоголовая собачка <i>Chirolophis ascanii</i> (Walbaum, 1792)	+			+
181	Средний люмпен <i>Anisarchus medius</i> (Reinhardt, 1837)			+	+
182	Люмпен Фабрициуса <i>Lumpenus fabricii</i> (Valenciennes, 1836)			+	+
183	Миноговидный люмпен <i>Lumpenus lampretaeformis</i> (Walbaum, 1792)		+	+	+
184	Пятнистый лептоклин <i>Leptoclinus maculatus</i> (Fries, 1837)	+	+	+	+
	Семейство Pholidae – маслюковые				
185	Атлантический маслюк <i>Pholis gunnellus</i> (Linnaeus, 1758)	+		+	+
	Семейство Anarhichadidae – зубатковые				
186	Синяя зубатка <i>Anarhichas denticulatus</i> Kröyer, 1845	+	+	+	+
187	Полосатая зубатка <i>Anarhichas lupus</i> Linnaeus, 1758	+		+	+
188	Пятнистая зубатка <i>Anarhichas minor</i> Olafsen, 1772	+		+	+
	Семейство Ammodytidae – песчанковые	+			
189	Европейская многопозвонковая песчанка <i>Ammodytes marinus</i> Raitt, 1934			+	+
190	Европейская малопозвонковая песчанка <i>Ammodytes tobianus</i> Linnaeus, 1758			+	+
191	Большая песчанка <i>Hyperoplus lanceolatus</i> (Sauvage, 1824)			+	+
	Семейство Trichiuridae – волосохвостые				
192	Угольная рыба-сабля <i>Aphanopus carbo</i> Lowe, 1893				+
193	Бентодесма <i>Bentodesmus elongatus</i> (Clarke, 1879)				+
	Семейство Xiphiidae – меч-рыбы				
194	Рыба-меч <i>Xiphias gladius</i> Linnaeus, 1758				+
	Семейство Scombridae – скумбриевые				
195	Атлантическая скумбрия <i>Scomber scombrus</i> Linnaeus, 1758		+		+
196	Синий тунец <i>Thunnus thynnus</i> (Linnaeus, 1758)				+
	Семейство Sparidae – морские караси				
197	Красноперый пагель <i>Pagellus bogarevo</i> (Brünnich, 1768)				+
198	Кантарус <i>Spondyliosoma cantharus</i> (Linnaeus, 1758)				+

№	Вид	Ихтиопланктонная съемка (1959-1993)*	Пелагические траления (1997-2010)*	Донные траления (1997-2010)*	Литературные данные*
Семейство Centrolophidae – центролофовые					
199	Черный центролоф <i>Centrolophus niger</i> (Gmelin, 1788)				+
200	Исландский шедоф <i>Schedophilus medusophagus</i> Cocco, 1839		+	+	+
Семейство Gobiidae – бычковые					
201	Кристаллогобиус <i>Crystallogobius linearis</i> (Dueben, 1845)				+
202	Бычок гобиускул <i>Gobiusculus flavescens</i> (Fabricius, 1779)				+
203	Малый бычок <i>Pomatoschistus minutus</i> (Pallas, 1770)				+
204	Норвежский бычок <i>Pomatoschistus norvegicus</i> (Collett, 1902)				+
Семейство Labridae – губановые					
205	Гребенчатый губан <i>Stenolabrus rupestris</i> (Linnaeus, 1758)				+
Семейство Moronidae – мороновые					
206	Лаврак <i>Dicentrarchus labrax</i> (Linnaeus, 1758)				+
207	Бурый каменный окунь <i>Polyprion americanus</i> (Bloch et Schneider, 1801)				+
Отряд Pleuronectiformes – камбалообразные					
Семейство Scophthalmidae – ромбовые					
208	Мегрим <i>Lepidorhombus whiffiagonis</i> (Walbaum, 1792)			+	+
209	Норвежская карликовая камбала <i>Phrynorhombus norvegicus</i> (Günther, 1862)	+		+	+
210	Тюрбо <i>Psetta maxima</i> (Linnaeus, 1758)				+
211	Гладкий ромб <i>Scophthalmus rhombus</i> (Linnaeus, 1758)				+
212	Топкнот <i>Zeugopterus punctatus</i> (Bloch, 1787)				+
Семейство Pleuronectidae – камбаловые					
213	Длинная (красная) камбала <i>Glyptocephalus cynoglossus</i> (Linnaeus, 1758)	+		+	+
214	Камбала-ерш <i>Hippoglossoides platessoides</i> (Fabricius, 1780)	+	+	+	+
215	Атлантический белокорый палтус <i>Hippoglossus hippoglossus</i> (Linnaeus, 1758)	+		+	+
216	Лиманда <i>Limanda limanda</i> (Linnaeus, 1758)	+		+	+
217	Полярная камбала <i>Pleuronectes glacialis</i> Pallas, 1776			+	+
218	Малоротая камбала <i>Microstomus kitt</i> (Walbaum, 1792)	+		+	+
219	Речная камбала <i>Platichthys flesus</i> (Linnaeus, 1758)	+		+	+
220	Морская камбала <i>Pleuronectes platessa</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	+
221	Синекорый палтус <i>Reinhardtius hippoglossoides</i> (Walbaum, 1792)	+	+	+	+
Отряд Tetraodontiformes – иглобрюхообразные					
Семейство Molidae – луны-рыбы					
222	Рыба-луна <i>Mola mola</i> (Linnaeus, 1758)				+

* Плюсом отмечено присутствие в источнике.

При проведении зимней съемки в донных тралениях встречались всего 85 видов (в среднем 77 видов за съемку [61-81 вид]) из 24 семейств 13 отрядов.

При проведении экосистемной съемки в донных тралениях в уловах встречались всего 106 видов (в среднем 94 вида за съемку [91-98 видов]) из 34 семейств 18 отрядов. В этой же съемке в пелагических тралениях отмечались в среднем 53 (50-56 видов) вида из 31 семейства 18 отрядов.

При проведении осенне-зимней съемки в донных тралениях в уловах встречались всего 113 видов (в среднем 71 вид за съемку [56-83 вида]) из 31 семейства 16 отрядов.

Всего в донных тралениях при проведении всех видов съемок встречались 120 видов из 38 семейств 20 отрядов. Наличие в донных тралениях в ряде случаев значительного количества пелагических видов рыб, вероятно, связано с их обловом при спуске и подъеме тралов, а также вполне возможного (в различное время суток) нахождения пелагических рыб в придонных слоях воды.

Количество видов в пелагических тралениях было значительно ниже: всего во всех вышеупомянутых съемках встречались 42 вида из 22 семейств 13 отрядов.

Количество видов в донных тралениях, по сравнению с пелагическими, было значительно выше за счет большого количества донных видов рыб, которые в пелагиали встречаются только на стадии сеголеток или в виде случайных уловов. Не исключена также вероятность (хотя и крайне невысокая) плохой очистки тралов после донных тралений, в результате чего донные рыбы могли остаться в орудии лова и регистрироваться как пойманные в пелагических тралениях.

Некоторые виды могли отсутствовать в наших данных. Так как практически все съемки ПИПРО проводятся в открытом море достаточно удаленно от берегов (на глубинах 50 м и более), некоторые прибрежные виды (европейская мохоголовая собачка *Chirolophis ascanii*, маслюк *Pholis gunnellus*) в уловах встречались крайне редко или отсутствовали.

2.1.1. Новые для Баренцева моря виды

Список видов рыб, обитающих в Баренцевом море, в последние годы значительно увеличился по сравнению с данными А. П. Андрияшева (1954) и А. П. Андрияшева и Н. В. Черновой (1994). Необходимо отметить, что увеличение количества обнаруженных видов, по сравнению с данными 1900-50-х годов, во многом произошло за счет расширения акватории и интенсивности ихтиологических исследований, а также уделения большего внимания видовой идентификации рыб в уловах. При этом можно выделить три основных источника увеличения количества видов, встречающихся в Баренцевом море.

Виды, включенные в список после таксономических ревизий. Начиная с 1980-х годов в Баренцевом море был выполнен целый ряд работ по таксономии рыб из различных семейств.

В 1991-2006 гг. Н. В. Черновой была проведена ревизия нескольких сложных в таксономическом отношении семейств, представители которых встречаются в Баренцевом море.

Так, в начале 1990-х годов был полностью пересмотрен видовой состав семейства Liparidae в Баренцевом море (Чернова, 1988, 1991). При этом было выявлено обитание в этом районе нескольких видов липаровых, которые ранее считались встречающимися только в других районах Северной Атлантики (горбатый и арктический липарисы, липарис Монтэгю, малоголовый и малоглазый карепрокты), в результате чего общее количество видов этого семейства возросло с трех (Андрияшев, 1954) до девяти (Чернова, 1991). Однако позднее, при более детальном анализе литературных источников и музейных экземпляров, было выявлено, что видовой состав рода *Careproctus* в Баренцевом море кардинально иной, чем представлялось ранее. Большинство видов этого рода (*C. reinhardtii*, *C. micropus* и *C. ranula*), ранее

считавшихся встречающимися в Баренцевом море, фактически обитают в других районах Арктики и Северной Атлантики, а в Баренцевом море встречаются новые виды, которые были впервые описаны Н. В. Черновой только в 2005 г.: *C. macrophtalmus*, *C. knipowitschi*, *C. tapirus* и *C. telescopus*, а также *C. dubius* (Чернова, 2005; Chernova, Stein, Andriashev, 2004; Chernova, 2005). Таким образом, в настоящее время для Баренцева моря отмечены шесть видов карепроктов. Однако в связи с тем, что в съемках, выполненных ПИНРО в 1998-2007 гг., использовались более старые описания видов и определительные таблицы (Чернова, 1991), в главе, посвященной анализу структуры ихтиоцены, будут использованы старые латинские названия карепроктов: *C. cf. reinhardti*, *C. cf. micropus* и *C. cf. ranula*.

В этот же период была проведена ревизия рода *Gymnelus* (семейство Zoarcidae), в ходе которой были описаны несколько новых видов: гимнелы Андерсона, Книповича, Есипова и лентотелый гимнел (Чернова, 1998, 1999а,б). В результате общее количество видов этого рода возросло с двух до пяти. Однако некоторые авторы (Anderson, Fedorov, 2004) считают выделение указанных видов не вполне обоснованным и рассматривают их как экофенотипы трех других видов: *Gymnelus hemifasciatus*, *G. viridis* и *G. retrodorsalis*.

Таксономические изменения коснулись также видового состава рода *Liparis* (Чернова, 2008). По мнению Н. В. Черновой, чернобрюхий липарис *Liparis fabricii* Krøyer, 1847 представляет собой комплекс видов, включающих *L. koefoedi* Parr, 1931 и несколько еще не описанных видов. Ею также был восстановлен вид *L. bathyartcticus* Parr, 1931. Аналогично систематике карепроктов, в связи с невозможностью достоверно отнести исследованных в полевых и лабораторных условиях рыб ко вновь описанным видам, в настоящей работе будут использованы старые латинские названия липарисов: *L. cf. fabricii*, *L. cf. gibbus*, *L. cf. tunicatus* и *L. cf. montagui*.

Редкие виды. Данные исследовательских съемок ПИНРО в 1997-2010 гг. позволили выявить виды, которые ранее отмечались как редкие и известные только по небольшому количеству особей как в Баренцевом море, так и в других районах Северной Атлантики.

В последние 30 лет было подтверждено присутствие в Баренцевом море редкого вида – финмаркенского минтая *Theragra finnmarchica* (Привалихин, Норвилло, 2010; Christiansen, Fevolden, Byrkjedal, 2005) Ранее он уже указывался для этого района (Низовцев, 1977; Koefoed, 1956; Hognestad, 1972), хотя его статус до сих пор остается неясным (The taxonomic status..., 2008; Fevolden, Praebel, Christiansen, 2008).

Ликод Люткена *Lycodes luetkeni* после типового экземпляра, описанного Р. Коллеттом в 1880 г., в течение долгого времени не отмечался в Баренцевом море. П. Р. Мёллер и Э. Петерсен (Møller, Petersen, 1997) и П. Р. Мёллер и О. А. Йоргенсен (Møller, Jørgensen, 2000) обнаружили этот вид в водах Западной Гренландии. В дальнейшем в Баренцевом море стали отмечаться немногочисленные, но регулярные поимки рыбы этого вида (Долгов, 2004б). В ноябре 1998 г. экземпляр длиной 51 см (ЗИН № 51911) был пойман в Западном желобе. В июне 1999 г. второй экземпляр был пойман в районе Западного Шпицбергена. В апреле – мае 2000 г. еще три особи были пойманы на стыке Западного склона Медвежинской банки и района Копытова. В дальнейшем отдельные экземпляры регулярно отмечались при проведении съемок в районе архипелага Земля Франца-Иосифа. Это позволило выявить, что в Баренцевом море крупные взрослые особи длиной до 51 см встречались преимущественно вдоль склона континентального шельфа на больших глубинах, а молодь длиной 13-20 см – в основном на акватории между архипелагами Шпицберген и Земля Франца-Иосифа на

меньших глубинах (Долгов, 2004б). В целом в Баренцевом море ликод Люткена встречается вдоль склона континентального шельфа от о-ва Медвежий до архипелага Шпицберген и восточнее, до архипелага Земля Франца-Иосифа (рис. 2.1.1.1).

Пятнистый лиценхел *Lycenchelys kolthoffi*, который до середины 1990-х годов был известен в Баренцевом море лишь по нескольким экземплярам (Андрияшев, 1954), был снова отмечен у архипелага Шпицберген (Долгов, 1995б; Møller, 1995). Позднее этот вид регулярно, хотя и в небольших количествах, отмечался в период проведения осенне-зимней и экосистемной съемок (Долгов, 2004б). При этом пятнистый лиценхел встречался вокруг архипелага Шпицберген, а также около архипелага Земля Франца-Иосифа, у северного побережья архипелага Новая Земля (рис. 2.1.1.2).

В последние годы были также обнаружены несколько новых для Баренцева моря видов ликодов, которые, однако, могли встречаться в Баренцевом море и ранее. Ликод Адольфа *Lycodes adolfi*, ранее встречавшийся только у Гренландии, о-ва Ян-Майен и в Норвежском море (Nielsen, Fosså, 1993; Byrkjedal, Brattegard, Møller, 2009), был пойман у северного побережья архипелага Шпицберген (*Lycodes adolfi*..., 2010; Atlas of the Barents Sea..., 2011) и на границе Баренцева и Карского морей (Dolgov, 2013). Гренландский ликод *Lycodes paamiuti* был найден у северного побережья архипелага Шпицберген (Atlas of the Barents Sea..., 2011), в то время как ранее этот вид отмечался только у Канады, Гренландии и в Норвежском море (Møller, 2001).

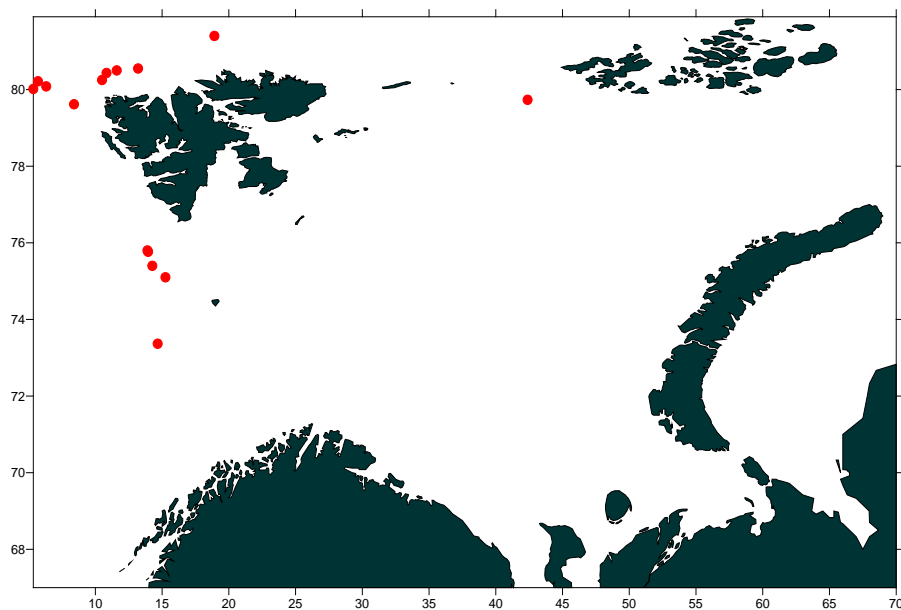


Рис. 2.1.1.1. Места поимки ликода Люткена в Баренцевом море в 1999-2010 гг., по данным исследовательских съемок ПИНРО

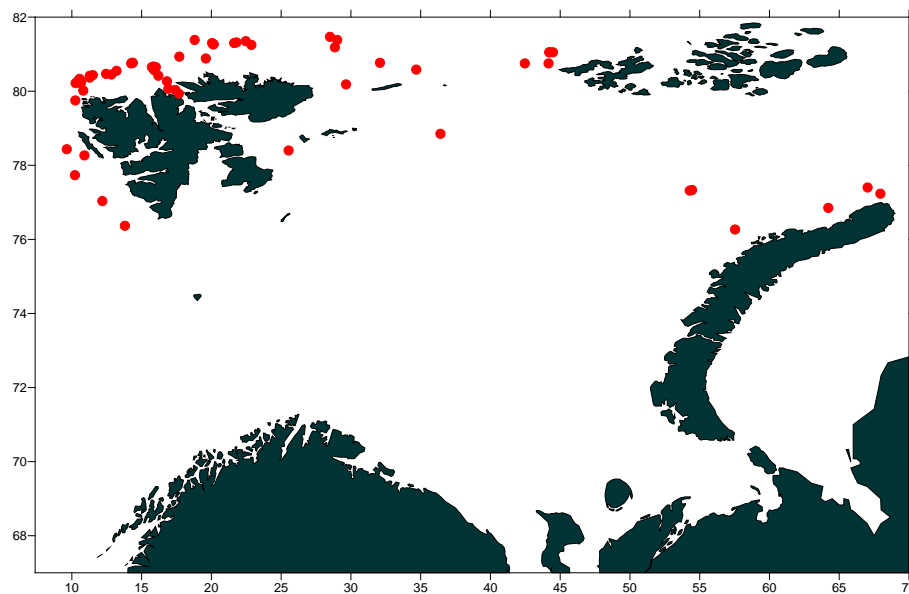


Рис. 2.1.1.2. Места поимки пятнистого лиценхела в Баренцевом море в 1999-2010 гг., по данным исследовательских съемок ПИНРО

Виды рыб, проникших в Баренцево море в результате потепления. В связи с периодом потепления, начавшимся в Баренцевом море в конце 1980-х годов (The Barents Sea, 2011), которое совпало с началом интенсивных исследований ПИНРО ихтиофауны моря, было выявлено появление в этом районе нескольких тепловодных видов, которые ранее не отмечались или отмечались эпизодически в теплые годы.

Парусный скат *Dipturus linteus*, широко распространенный в Северо-Восточной (от Исландии и Фарерских о-вов до побережья Норвегии и пролива Скагеррака) и Северо-Западной (Западная Гренландия) Атлантике (Stehmann, Burkel, 1984), до конца 1990-х годов в Баренцевом и Норвежском морях отмечался лишь в виде отдельных особей (Пономаренко В., 1961; Полетаев, Шибанов, 1982). В 1997-1998 гг. были зарегистрированы несколько случаев поимки парусного ската, а с 1998 г. этот вид регулярно, хотя и в небольших количествах, встречается в исследовательских съемках и промысловых уловах (Долгов, Игашов, 2001; Dolgov, Drevetnyak, Gusev, 2005).

Змеевидная рыба-игла *Entelurus aequoreus* обитает в районе от прибрежных вод Пиренейского п-ова на юге до побережья Норвегии и до Тромсё и о-ва Сёрёйя на севере (Андрияшев, 1954; Hognestad, Vader, 1979; Fishes of the North-eastern Atlantic..., 1986; Pethon, 2005). С 2005 г. уловы этой рыбы в Баренцевом море резко возросли (Русяев, Долгов, Карамушко, 2007; Fleischer, Schaber, Piepenburg, 2007). Все поимки рыбы-иглы были приурочены к Основной ветви Шпицбергенского и Прибрежной ветви Нордкапского течений, что свидетельствует о ее заносе в эти районы из Норвежского моря, в которое она могла попасть из более южных акваторий. Вероятно, проникновение змеевидной рыбы-иглы в Баренцево море связано с высокой температурой воды, которая в открытых районах, непосредственно в местах поимки, варьировала от 4,9 до 7,8 °С в Медвежинско-Шпицбергенском районе и от 5,2 до 8,8 °С – в южной части моря. Другой возможной причиной увеличения численности этого вида в Баренцевом море стала его высокая же численность в Северной Атлантике. Так, по данным ПИНРО, к западу от Британских о-вов, при проведении съемок пугассу на нерестилищах, средний улов рыбы-иглы вырос с 11 экз. на 1 ч траления в 2003 г. до 636 экз. на 1 ч траления в 2005 г. На это же указывает и резко возросшая в 2002-2005 гг.

в этих районах встречаемость личинок этой рыбы (Exceptional abundance..., 2006; Kirby, Johns, Lindley, 2006; Kloppmann, Ulleweit, 2007; A major increase..., 2007). По данным ПИПРО, сходная динамика отмечалась и в море Ирмингера – при проведении съемок окуня-клювача средний улов иглы-рыбы с 2003 по 2005 г. вырос в 17 раз.

Серая тригла *Eutrigla gurnardus* ранее встречалась до побережья северной Норвегии и крайне редко отмечалась на Мурмане (Андрияшев, 1954). Позднее К. Г. Константинов (1963) отмечал поимку серой триглы (текущую самку с икрой) в 1962 г. у п-ова Рыбачий. С середины 1990-х годов этот вид стали регулярно отмечать в Баренцевом море (Русяев, Шацкий, 2001).

Практически все поимки указанных рыб тепловодных видов были приурочены к районам действия теплых течений – вдоль побережья Норвегии и Мурмана и на север, до архипелага Шпицберген (рис. 2.1.1.3).

Из других тепловодных видов можно также отметить появление в Баренцевом море таких рыб, как мегрим *Lepidorhombus whiffiagonis* и мерланг *Merlangius merlangus*, которые ранее в Баренцевом море не отмечались или были очень редкими.

Отдельно следует отметить появление в последние годы целого ряда мезопелагических видов рыб, обычно в виде единичных особей. Например, в уловах вдоль склона континентального шельфа были отмечены такие виды, обычно обитающие на больших глубинах, как нансеня *Nansenia groenlandica* (Byrkjedal, Lemvig, 2002), хаулиод *Chauliodus sloani*, лампаникт Макдональда *Lampanictus macdonaldi*, слитножаберниковый угорь *Diastobranchius capensis* и др. Их появление случайно и, вероятно, связано с активным приносом вод из более южных районов Норвежского моря, для которых эти виды обычны.

В то же время проникновение рыб тепловодных видов в Баренцево море не есть необычное явление. Подобные случаи, несмотря на общую нацеленность рыбохозяйственных исследований в Баренцевом море преимущественно на промысловые виды рыб, отмечались и ранее. Так, Г. В. Болдовский (1939) отмечал проникновение тепловодных тресочки Эсмарка и путассу в юго-западной части моря в теплом 1938 г. и связывал появление этих рыб с их приносом из Норвежского моря струями Нордкапского течения при потеплении Баренцева моря. Л. С. Берг (1939) указывал на встречаемость в Баренцевом море в 1935-1937 гг. таких тепловодных видов, как макрелешука *Scomberesox saurus* и скумбрии *Scomber* у берегов архипелага Новая Земля, морского черта *Lophius piscatorius* и опаха *Lampris guttatus* в Мотовском заливе. М. С. Зернов (1950) отмечал появление у берегов Восточного Мурмана в 1935-1936 гг. (в период максимального потепления вод в Баренцевом море) скумбрии, саргана *Belone belone*, мохоголовой собачки и северного макруруса. По данным Е. В. Чумаевской-Световидовой (1955), в 1938-1939 гг. у берегов Восточного Мурмана были отмечены сарган, скумбрия, мохоголовая собачка и мерланг. В. П. Пономаренко (1960) отмечал появление морских лещей: *Brama brama* – у побережья Мурмана в конце 1950-х годов, *Pterycombus brama* – у побережья Северной Норвегии в 1947-1948 гг.

Таким образом, можно констатировать, что современный список видов рыб отражает состояние экосистемы Баренцева моря, характерное для теплого периода.

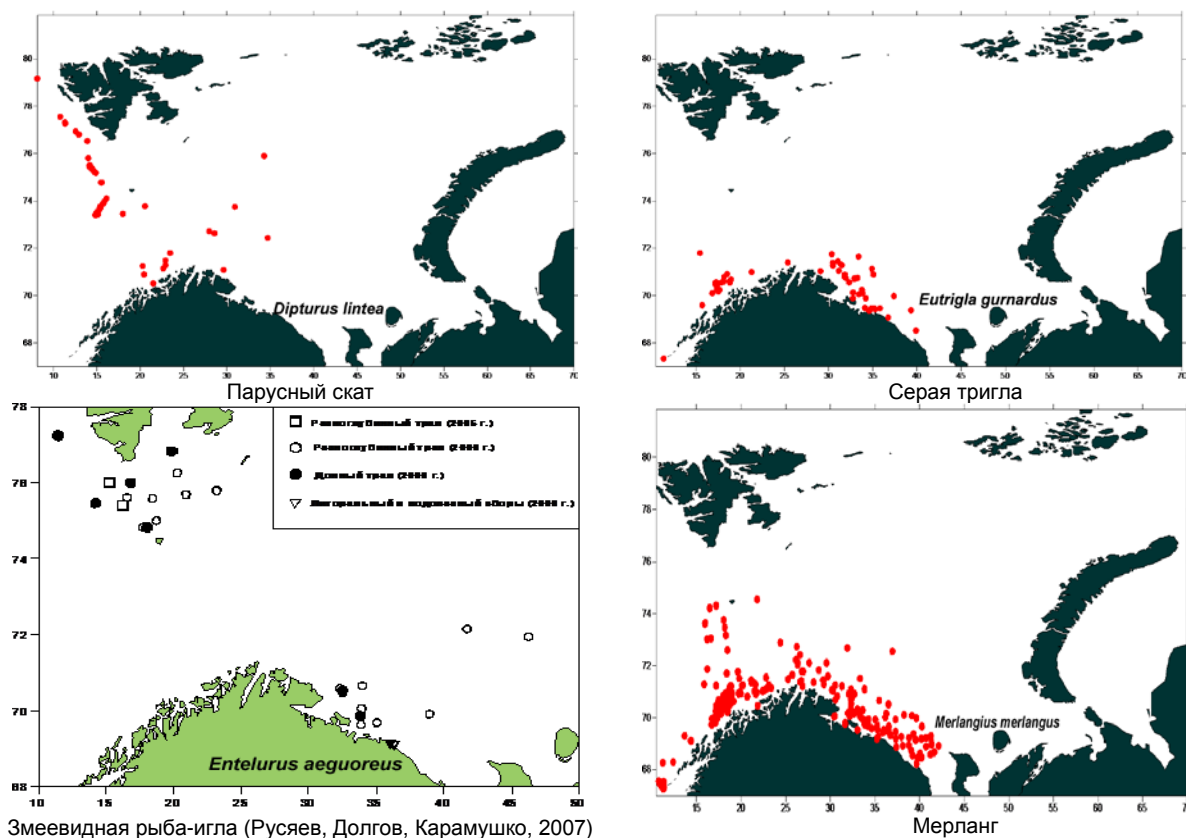


Рис. 2.1.1.3. Места поимок некоторых тепловодных видов рыб в Баренцевом море в 2000-2010 гг.

2.2. Общая характеристика ихтиофауны

Систематический анализ ихтиофауны Баренцева моря показал доминирование относительно небольшого числа отрядов и семейств.

Максимальное количество семейств было представлено в отряде Perciformes (18 семейств), а также в отрядах Scorpaeniformes (7 семейств), Gadiformes (5 семейств) и Osmeriformes (3 семейства). Остальные отряды были представлены 1-2 семействами.

Наибольшее видовое разнообразие было отмечено в отрядах Perciformes (58 видов), Scorpaeniformes (45 видов) и Gadiformes (28 видов). Отряд Pleuronectiformes был представлен 14 видами. В остальных отрядах встречалось менее 10 видов.

Наибольшее количество видов встречалось в семействах Zoarcidae (23 вида), Gadidae (14 видов), Cottidae (12 видов), Liparidae (11 видов), Rajidae (9 видов), Pleuronectidae (9 видов) и Lotidae (9 видов). Представители этих семейств составляли 41,9 % от общего количества видов, встречающихся в Баренцевом море, и 80,3 % от видов, встречавшихся в исследовательских съемках. В остальных семействах встречались 3-5 видов, а более половины семейств (34) были представлены единственным видом.

Ихтиофауна Баренцева моря относительно богата в систематическом отношении по сравнению с ихтиофауной российских вод Арктики в целом. Здесь встречаются 100 % отрядов, 78 % семейств и 62 % видов из 28 отрядов 89 семейств и 354 морских видов, характерных для всей российской Арктики (Решетников, 2007).

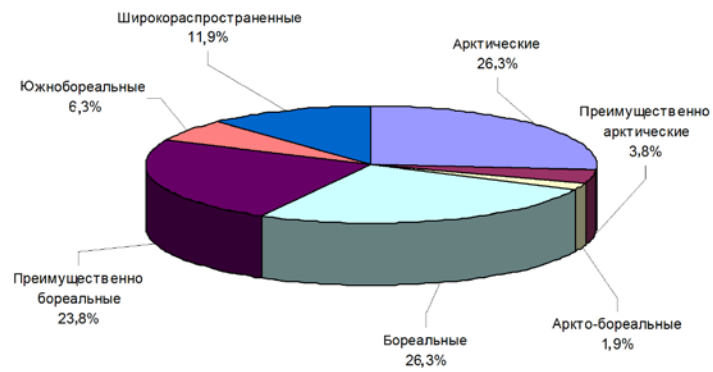


Рис. 2.2.1. Соотношение видов различных зоогеографических групп в ихтиофауне Баренцева моря

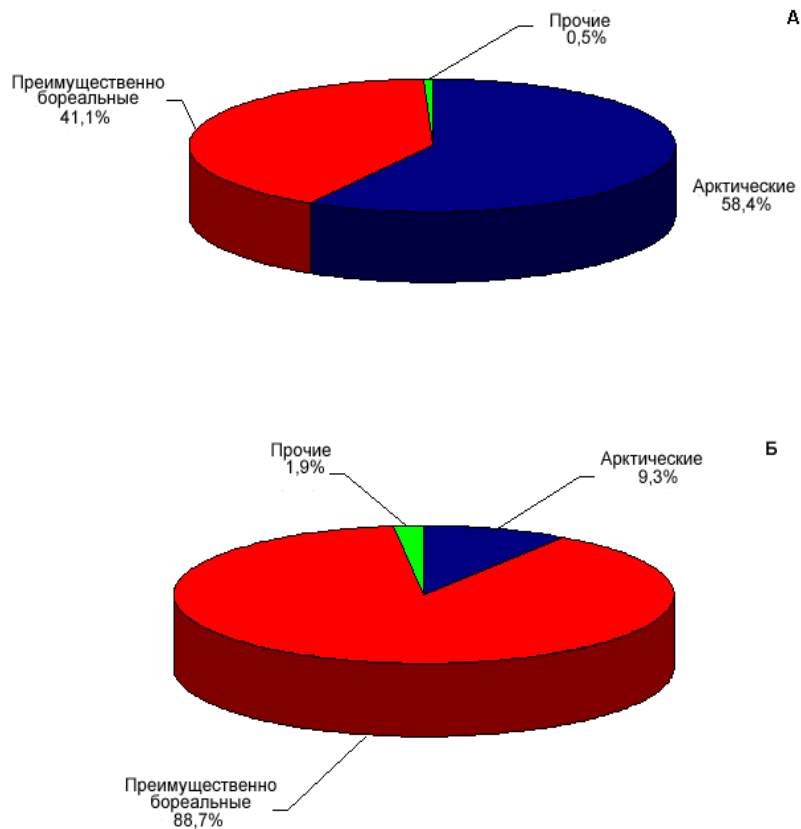


Рис. 2.2.2. Соотношение видов различных зоогеографических групп в северной (А) и южной (Б) частях Баренцева моря

По сравнению с ихтиофауной всей Арктики в целом, для которой указываются 242 вида из 45 семейств (Mecklenburg, Møller, Steinke, 2011), составленный нами список весьма велик и по количеству видов лишь немного уступает этому перечню. Однако

следует принимать во внимание, что в указанной работе тепловодная южная часть Баренцева моря была полностью исключена из состава Арктики.

В то же время макроструктура ихтиофауны Баренцева моря близка к структуре арктической ихтиофауны России в целом (Решетников, 2007), с преобладанием в ней рыб отрядов окунеообразных и скорпенообразных. Сходным образом, доминирующие по количеству видов семейства были в Баренцевом море те же, что и в Арктике (Mecklenburg, Møller, Steinke, 2011), хотя порядок их доминирования был несколько иным.

В ихтиофауне Баренцева моря встречаются представители семи зоогеографических групп рыб. В целом в ихтиофауне преобладают арктические, бореальные и преимущественно бореальные виды, которые составляют 26,3; 26,3 и 23,8 % от общего числа видов соответственно (рис. 2.2.1). Кроме того, достаточно велика доля широко распространенных видов рыб (11,9 %). Преимущественно арктические, аркто-бореальные и южнобореальные виды составляют от 1,9 до 6,3 % от общего числа видов соответственно.

Соотношение видов различного происхождения в значительной степени зависит от района моря (рис. 2.2.2.). В северной холодноводной его части доминируют арктические (58,4 %) и преимущественно бореальные (41,1 %) виды, в то время как представители других зоогеографических групп практически отсутствуют. В южной тепловодной части моря основу ихтиофауны составляют преимущественно бореальные виды (88,7 %), а доля арктических видов составляет всего 9,3 %, причем доля других зоогеографических групп также невелика (менее 2 %).

2.3. Экологическая характеристика ихтиофауны

В Баренцевом море встречаются представители девяти экологических групп рыб. Почти половина видов, встречающихся в Баренцевом море, относится к донным рыбам (48,8 % от общего числа видов) (рис. 2.3.1). Кроме того, велика доля придонных и придонно-пелагических видов – 14,6 и 9,8 % соответственно. Батипелагические, нерито-пелагические и эпипелагические виды составляют от 6,1 до 8,5 %. Доля остальных видов (криопелагические, анадромные, катадромные) очень мала (0,6-3,7 %).

Доминирование видов, чья среда обитания связана с дном, обусловлено относительно небольшими глубинами в Баренцевом море, средняя глубина которого оставляет всего 230 м. Батипелагические виды (северный веретенник, миктофовые, стомиевые) в основном заносятся течениями в Баренцево море из Норвежского и Гренландского морей.

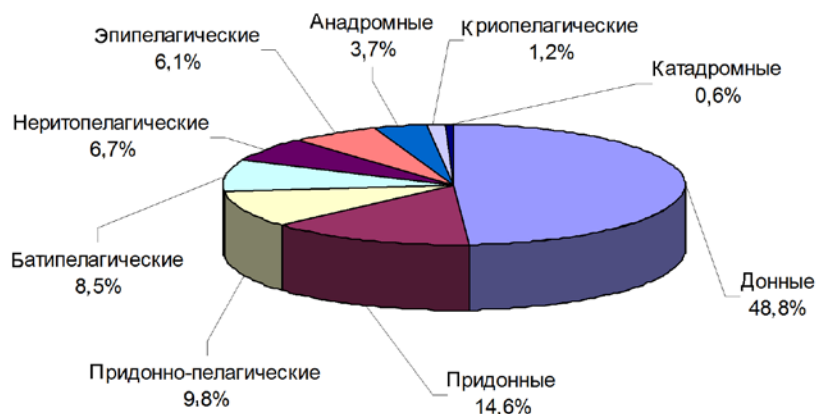


Рис. 2.3.1. Соотношение видов различных экологических групп в ихтиофауне Баренцева моря

2.4. Сравнение ихтиофауны Баренцева моря и морей Арктики и Северной Атлантики

Общее число видов рыб, отмеченных в Баренцевом море за последние два десятилетия, по нашим данным, достигает 222.

В целом такое число сравнимо с данными о составе ихтиофауны различных районов Северной Атлантики. Так, морская ихтиофауна Исландии включает 231 вид (Jónson, 1983), Гренландии – 219 видов (Nielsen, Bertelsen, Nystrøm, 1992), а Северного моря – 224 вида (Atlas of the North Sea..., 1993).

В ряде районов Северной Атлантики количество видов рыб несколько ниже, чем в Баренцевом море. Так, в районе залива Мэн (включая банку Джорджес и часть шельфа Скотии) было отмечено всего 143 вида (Four Regional Marine..., 2011), на Фарерском плато – 148 видов (Joensen, Tåning, 1970) или (по более современным данным) 179 (URL: <http://www.fishbase.org>), а у о-ва Ян-Майен – 71 вид (The marine fishes..., 2011).

На наш взгляд, это объясняется тем, что в период наших же исследований, который характеризовался как теплый и аномально теплый (The Barents Sea, 2011), произошло проникновение ряда южных тепловодных видов в Баренцево море. Одновременное присутствие арктических, бореальных и южных видов рыб и обеспечило их большое количество в Баренцевом море.

Эти данные не вполне соответствуют давно и широко известному в экологии явлению – снижению видового разнообразия в широтном направлении (latitudinal species diversity gradient [LSDG]) от экватора к полюсам (Pianka, 1966) как в целом для всех морских организмов (Stevens, 1989; Rex, Stuart, Coyne, 1993), так и для рыб (Macpherson, Duarte, 1994; Macpherson, 2002). В то же время аналогичное отсутствие снижения видового разнообразия с юга на север отмечалось и для макробентоса вдоль побережья Норвегии (Ellingsen, Gray, 2002).

Следует также отметить, что выявленный у морских беспозвоночных и рыб Северной Атлантики тренд к снижению видового разнообразия с увеличением глубины (Rex, Stuart, Coyne 1993; Macpherson, Duarte, 1994) для ихтиофауны Баренцева моря не

актуален и четко не выражен, вероятно, в связи с его относительной мелководностью (рис. 2.4.1).

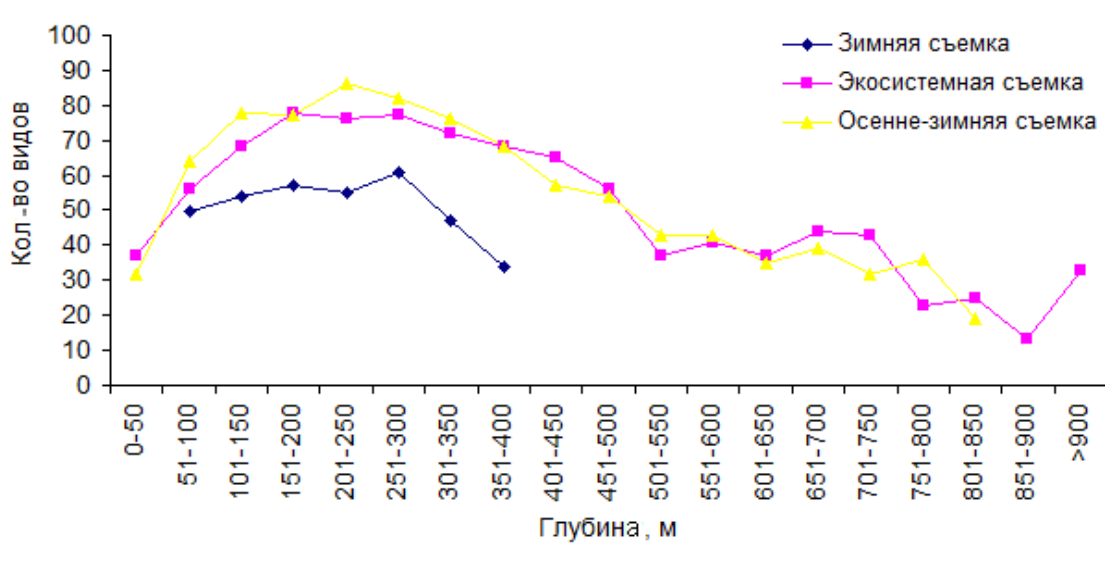


Рис. 2.4.1. Количество видов рыб в уловах исследовательских съемок в Баренцевом море на разных глубинах

Общее количество видов в Баренцевом море в несколько раз (от 3,5 до 8,0) превышает количество видов в арктических морях России (табл. 2.4.1). Так, даже в морях, граничащих с Баренцевым, количество видов не превышает 60-70: в Белом море – 67 видов, из них 15 пресноводных (Рыбы Белого моря, 1958; Расс, 1995), в Карском – 70 видов, из них 10 пресноводных (Боркин, Васильев, Четыркина, 2008; Новые данные по ихтиофауне..., 2011). В других, более суровых по температурным условиям морях (море Лаптевых, Восточно-Сибирское и Чукотское) количество морских видов рыб составляет менее 40. В то же время следует учитывать значительно меньшую изученность арктических морей по сравнению с Баренцевым, что может обуславливать несколько заниженное количество видов в них. Так, несмотря на присутствие в уловах рыб только 33 видов, К. В. Мекленбург с соавторами (Russian-american long-term census..., 2007) оценивали общее количество видов в Чукотском море как минимум в 83-85.

Последние изменения в количестве видов в ихтиофауне арктических морей практически не повлияли на выявленную в середине прошлого века закономерность снижения количества видов рыб от окраинных морей Атлантики (Баренцево море) и Тихого океана (Чукотское море) к Восточно-Сибирскому морю и морю Лаптевых (Андряшев, 1954; Зенкевич, 1963).

Таблица 2.4.1

Количество отрядов, семейств и видов рыб в Баренцевом море и различных районах Северной Атлантики и Арктики

Район	Кол-во			Источник
	отрядов	семейств	видов	
Шельф Лабрадора-Ньюфаундленда	28	73	171	Scott W., Scott M., 1988; Coad, Reist, 2004; URL: http://www.fishbase.org
Шельф Скотии	33	93	197	URL: http://www.fishbase.org
Исландия	29	74	213	Jónson, 1983; URL: http://www.fishbase.org
Гренландский шельф	28	83	279	Nielsen, Bertelsen, Nystrøm, 1992; A checklist of the fish..., 2010; URL: http://www.fishbase.org
Фарерское плато	32	81	178	Joensen, Tåning, 1970; Magnussen, 2002; URL: http://www.fishbase.org
Северное море	35	80	224	Atlas of the North Sea..., 1993; URL: http://www.fishbase.org
О-в Ян-Майен	15	29	71	The marine fishes..., 2011
Баренцево море	27	70	222	Андрияшев, 1954; Долгов, 2004а, 2006; Atlas of the Barents Sea..., 2011; наши данные
Белое море	15	25	52	Андрияшев, 1954; Рыбы Белого моря, 1958; Расс, 1995
Карское море	13	20	60	Есипов, 1952; Андрияшев, 1954; Боркин, Васильев, Четыркина, 2008; Новые данные по ихтиофауне..., 2011; Chernova, 2011
Море Лаптевых	8	13	39	Андрияшев, 1954; Тимофеев, 1998; URL: http://www.fishbase.org ; Chernova, 2011
Восточно-Сибирское море	7	11	25	Андрияшев, 1954; URL: http://www.fishbase.org ; Chernova, 2011
Чукотское море	7	11	38	Андрияшев, 1954; URL: http://www.fishbase.org ; Russian-american long-term census..., 2007; Chernova, 2011

Данные о видовом составе ихтиопланктона в различных районах Арктики и Северо-Восточной Атлантики также подтверждают выявленные закономерности. Общее количество видов в ихтиопланктоне Баренцева моря составляет 52 вида из 19 семейств (Бараненкова, 1974), что несколько больше, чем в более южных районах Северо-Восточной Атлантики, например, 28 видов из 15 семейств на Норвежском мелководье (Алдонов, Серебряков, 1983) и 31 вид из 15 семейств на Фарерском мелководье (Норвилло, Серебряков, 1983). Это вызвано наличием нерестилищ рыб многих видов на участках Норвежского моря, смежных с Баренцевым, и последующим заносом их икры и личинок. В то же время видовой состав ихтиопланктона в более восточных арктических морях значительно беднее, чем в Баренцевом море. Общее количество видов в ихтиопланктоне в Белом море не превышает 27 видов из

13 семейств (Бурыкин, Кублик, 1991), в Карском – 16-18 видов из 9-10 семейств (Пономарева, 1949; Норвилло, Антонов, Петров, 1982; Боркин, 2008), в Чукотском – 19 видов из 8 семейств (Demersal and larval..., 2010).

Экологическая структура ихтиофауны Баренцева моря несколько отличается от структуры других районов Северной Атлантики и Арктики (табл. 2.4.2, 2.4.3).

Таблица 2.4.2

Соотношение видов различных экологических групп в Баренцевом море и других районах Северной Атлантики, % от общего количества видов

Экологическая группа	Шельф Лабрадора-Ньюфаундленда	Шельф Скотии	Шельф Исландии	Гренландский шельф	Баренцево море	Фарерское плато	Северное море
Батидемерсальная	21,6	13,7	26,0	23,3	19,8	23,0	10,1
Батипелагическая	10,5	9,1	23,1	34,2	5,8	13,2	4,3
Придонно-пелагическая	16,4	12,7	13,2	11,4	15,0	16,1	14,4
Донная	35,1	31,0	24,0	25,6	44,4	31,6	49,5
Пелагическая	14,6	20,3	11,6	5,5	12,6	13,8	16,0
Рифовая	1,8	13,2	2,1	0,0	1,0	2,3	5,9
Общее кол-во видов	171	197	242	219	222	174	224

Таблица 2.4.3

Соотношение видов различных экологических групп в Баренцевом море и других районах Арктики, % от общего количества видов

Экологическая группа	Белое море	Баренцево море	Карское море	Море Лаптевых	Восточно-Сибирское море	Чукотское море
Батидемерсальная	-	19,8	18,3	23,1	4,0	2,7
Батипелагическая	1,9	5,8	6,7	-	-	-
Придонно-пелагическая	17,3	15,0	15,0	5,1	16,0	18,9
Донная	61,5	44,4	53,3	64,1	72,0	70,3
Пелагическая	19,2	12,6	6,7	7,7	8,0	8,1
Рифовая	-	1,0	-	-	-	-
Общее кол-во видов	52	222	60	39	25	37

3. УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ И ИХ ВЛИЯНИЕ НА РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ

Видовой состав, структура и распределение биологических сообществ в морских экосистемах, помимо биологических факторов (динамика численности, условия воспроизводства и т.д.), подвержены воздействию изменяющихся условий окружающей среды и во многом определяются ими. Наряду с морфологическими условиями (глубина, рельеф дна) значительное воздействие на биологические сообщества оказывают океанографические факторы (температура и соленость воды, система течений, водные массы и т.д.).

Каждый вид животных, в том числе морские рыбы, встречается в определенных условиях окружающей среды. У рыб на ранних стадиях развития (икра и личинки) диапазон оптимальных условий обитания уже, чем у молоди и взрослых рыб (Irvin, 1974). По мере роста рыб оптимальная температура воды снижается (The interaction between..., 1996; Ontogenetic changes..., 2005). Кроме того, для ряда видов отмечены сезонные изменения предпочитаемых температур воды в зависимости от биологического состояния рыб и других параметров (McCauley, Huggins, 1979; Clark, Green, 1991; Swain, Kramer, 1995). По мере роста рыб условия их обитания могут значительно изменяться при переходе рыб из одного биотопа в другой, например, при оседании пелагической молоди и ее переходе к донному образу жизни, что наиболее характерно для камбаловых (Ковцова, 1986а,б, 1990; Симачева, Берестовский, Мухина, 1986; Methratta, Link, 2007) и тресковых (треска, пикша) (Пономаренко, 2003; Сонина, 1969). Предпочитаемые условия обитания, в свою очередь, обуславливают ареалы различных видов рыб и их изменения под воздействием климатических флуктуаций.

Тесные связи между условиями окружающей среды и характеристиками сообществ в различных районах Мирового океана были найдены для фитопланктона (Li, Smith, Platt, 1984), зоопланктона (Roemmich, McGowan, 1995; Parallel structure among..., 2005) и бентоса (Bremner, Rogers, Frid, 2006). В Баренцевом море, для которого в результате наличия нескольких типов водных масс (атлантические теплые, арктические холодные, смешанные) и значительной широтной и долготной протяженности характерна крайне высокая пространственная неоднородность, такие связи также были выявлены для различных групп морских организмов – для фито- (Океанографические основы формирования..., 1992; Макаревич, Дружкова, 2010) и зоопланктона (Дробышева, 1994; Тимофеев, 2000; Бойцов, Орлова, 2004; Океанографические особенности формирования..., 2007) и бентоса (Денисенко, 2005).

Океанографические условия (температура и соленость воды, система течений, водные массы, фронты) определяют формирование и характеристики сообществ рыб. Такая связь была выявлена и для сообществ рыб в различных морях: в Северном море (Ecology of North Sea..., 1990; Greenstreet, Hall, 1996; Long-term trends..., 2002; Ehrich, Stelzenmüller, Adlerstein, 2009), других европейских морях (Ellis, Rogers, Freeman, 2000; Rogers, Millner, 1996), у берегов Америки (Anderson, Piatt, 1999; Groundfish species associations..., 2009), в дальневосточных морях России (Борец, 1997), а также и для ихтиопланктонных сообществ (Hsieh, Chiu, 2002). В качестве естественных границ для различных типов донных сообществ рыб указывались некоторые характеристики окружающей среды, например, для Северного моря в качестве таких характеристик

указывались глубина, температура, соленость, водные массы и тип грунта (Ecology of North Sea..., 1990; Greenstreet, Hall, 1996; Ehrich, Stelzenmüller, Adlerstein, 2009).

Было также выявлено, что основными факторами, оказывающими влияние на формирование структуры сообществ рыб, независимо от района исследований, являются температура воды и глубина (Gomes, Haedrich, Rice, 1992; Rogers, Millner, 1996; Long-term trends..., 2000; Magnussen, 2002) или соленость воды и глубина (Pierce, Mahmoudi, 2001). В то же время было выполнено довольно мало исследований, в которых бы изучалось влияние океанографических характеристик на сообщества донных рыб в долгосрочном пространственно-временном аспекте (Large spatial scale..., 2005).

Для многих видов рыб, особенно донных, большое значение имеет тип грунта, но, по сравнению с глубиной и океанографическими характеристиками, подобных исследований было выполнено значительно меньше (Methratta, Link, 2006).

В последние годы были получены данные из различных районов Арктики и Северной Атлантики об условиях обитания рыб ряда промысловых видов, которые встречаются в Баренцевом море: скаты, тресковые, ликоиды, рогатковые и др. (Morosova, 1982; Gordon, Duncan, 1985; Bergstad, 1990a; Haedrich, Fischer, Chernova, 1997; Bergstad, Bjelland, Gordon, 1999; Møller, Jørgensen, 2000).

В отличие от других районов Атлантики и Тихого океана, где исследования зависимости состава и структуры сообществ гидробионтов, в том числе рыб, от условий окружающей среды в последнее время развивались достаточно интенсивно, в Баренцевом море подобные исследования стали проводить только в последние два десятилетия.

Первые сведения об условиях обитания различных видов рыб Баренцева моря и прилегающих районов стали известны уже в самом начале ихтиологических исследований (Книпович, 1926б; Есипов, 1952; Андрияшев, 1954). Обычно при описании новых видов или видов, встречавшихся в уловах в Баренцевом море, приводились сведения о глубине и грунте в районах их поимки, а также, несколько реже, о температуре и солености воды.

В дальнейшем при изучении биологии и промысла основных промысловых рыб были рассмотрены различные аспекты зависимости распределения их промысловых скоплений и миграций от температуры воды как для донных видов: треска (Миронова, 1958; Татьянакин, 1972, 1974 и др.), пикша (Сони́на, 1969), черный палтус (Ковцова, 1986б) и др. (Океанологические условия воспроизводства..., 1992б), так и пелагических (Ожигин, Лука, 1992; Океанологические условия воспроизводства..., 1992а). В связи с появлением новых технических средств (океанографические зонды, метки с регистрацией температуры и глубины) в последние годы были выполнены исследования фактических предпочтений указанных характеристик рыбами некоторых видов в Баренцевом море (Ottersen, Michalsen, Nakken, 1998; Thermal niche of Atlantic cod..., 2010 и др.). В то же время условия обитания большого количества рыб промысловых видов практически не изучались, равно как и влияние условий окружающей среды на ихтиоценоз в целом.

3.1. Глубина обитания

В феврале 2000-2010 гг. донные траления на акватории Баренцева моря и сопредельных вод выполнялись на глубинах от 64 до 421 м (см. табл. 1.2.1).

В это время большинство видов рыб встречалось в широком диапазоне глубин (рис. 3.1.1). Для 7 видов из 62 (или 11,2 %) диапазон глубин между минимальной и максимальной глубиной, на которой отмечался данный вид, не превышал 100 м, однако большинство из этих видов было отмечено всего в 2-4 тралениях. Для большинства видов (36, или 58,1%) диапазон глубин составлял от 100 до 300 м, а для 19 видов (30,6 %) – превышал 300 м.

При анализе средневзвешенной по численности рыб глубины обитания четко выделялось несколько групп видов (см. рис. 3.1.1). Из 62 видов 12 (или 19,3 %) обитали на небольших глубинах (средневзвешенная глубина до 150 м), из них 5 (европейский керчак, шиповатый круглопер, ледовитоморская лисичка, полярный триглопс и арктический шлемоносец) – до 100 м. Для большинства видов (42, или 67,7 %) средневзвешенная глубина обитания составляла от 150 до 300 м. На больших глубинах встречалось относительно небольшое количество видов (7, или 11,3 %), для которых средневзвешенная глубина обитания превышала 300 м (северный веретенник, сайка, чернобрюхий липарис, сетчатый, полуголый и двуперый ликоды и путассу).

В августе – сентябре 2004-2010 гг. донные траления на акватории Баренцева моря и сопредельных вод выполнялись на глубинах от 17 до 1194 м (см. табл. 1.2.1).

В эти месяцы большинство видов встречалось в широком диапазоне глубин (рис. 3.1.2). Для 7 (7,1 %) видов из 99 диапазон глубин не превышал 100 м. Для большинства видов (73, или 73,4 %) диапазон глубин превышал 300 м, а для 35 видов (35,3%) – 700 м.

При анализе средневзвешенной по численности рыб глубине обитания четко выделялись несколько групп видов (см. рис. 3.1.2). Из 99 видов 17 (17,7 %) обитали на небольших глубинах (средневзвешенная глубина до 150 м), из них 7 (навага, чешско-печорская сельдь, шероховатый бычок, японская минога, лиманда, европейская лисичка и морская камбала) – до 100 м. Для большинства видов (64, или 64,6 %) средневзвешенная глубина обитания составляла от 150 до 400 м. Относительно большее количество видов (18, или 18,2 %) встречалось на больших глубинах. Для 5 видов (гладкий и шипохвостый скаты, северный веретенник, полярный паралипарис и тупорылый макрурус) средневзвешенная глубина обитания составила 407-580 м, для 4 видов (северный скат, двуперый ликод, северный макрурус, полярный налим и слитножаберниковый угорь) – 604-678 м, а для 8 видов (двуперый, чешуебрюхий и гренландский ликоды, ликоды Люткена и Адольфа, муреновидный лиценхел, королевский родихт и тонкохвостый ликодон) – более 700 м.

В октябре – декабре 1998-2008 гг. донные траления на акватории Баренцева моря и сопредельных вод выполнялись на глубинах от 36 до 830 м (см. табл. 1.2.1).

Большинство видов встречалось в уловах в широком диапазоне глубин (рис. 3.1.1). Только для 3 (4 %) видов (ледовитоморская лисичка, круглопер Дерюгина, тупорылый макрурус) из 77 диапазон глубин не превышал 100 м, причем для всех видов это было обусловлено относительно небольшим количеством тралений. Для большинства видов (55, или 72 %) диапазон глубин превышал 300 м, а для 15 видов (19,7 %), таких как звездчатый скат, камбала-ерш, черный палтус и др., достигал 700 м и более.

В то же время при анализе средневзвешенной по численности глубине обитания четко выделялись несколько групп видов (см. рис. 3.1.3). Только малое количество видов (11,8 %) встречалось на небольших глубинах, для 9 видов (арктический шлемоносец, арктический липарис, европейский керчак, ледовитоморская лисичка, лиманда, полярная камбала, круглопер Дерюгина, морская камбала и мерланг) средневзвешенная глубина обитания не превышала 150 м. У большей части видов (54, или 71,1 %) средневзвешенная глубина обитания составляла от 150 до 400 м. И только небольшое количество видов распределялось преимущественно на больших глубинах. Так, для 6 видов (коттункул Садко, узорчатый ликод, окунь-клювач, малоглазый коттункул, парусный и шипохвостый скаты) средневзвешенная глубина обитания составила 403-475 м, для 5 видов (двуперый ликод, гладкий и северный скаты, тупорылый макрурус и черный палтус) – 517-599 м, для 2 видов (полярный налим и северный макрурус) – более 600 м.

Полученные данные позволили выделить три группы видов рыб по отношению к глубинам обитания:

– мелководные: рыбы, которые обитают только на небольших глубинах (до 50-100 м). Могут встречаться как в прибрежной зоне, так и вдали от берегов, на мелководных банках. К этой группе относятся около 12 видов в феврале, 16 видов – в августе – сентябре, 6 видов – в октябре – декабре. Наиболее типичными представителями являются европейский керчак, арктический шлемоносный бычок, шиповатый круглопер, песчанки и лиманда (рис. 3.1.4);

– глубоководные: рыбы, которые обитают преимущественно на значительных глубинах (более 400-500 м). Встречаются в основном в западной и северной частях Баренцева моря, вдоль склона континентального шельфа. К этой группе относятся около 14 видов в августе – сентябре, 7 видов – в октябре – декабре. Наиболее типичными представителями являются северный макрурус, окунь-клювач, черный палтус и полярный налим (см. рис. 3.1.4);

– эврибатные: рыбы, которые обитают в широком диапазоне глубин. Распространены практически по всей акватории Баренцева моря. К этой группе относятся около 49 видов в феврале, 69 видов – в августе – сентябре. Наиболее типичными представителями являются треска, камбала-ерш и звездчатый скат (см. рис. 3.1.4).

Таким образом, наибольшее количество видов, из регулярно встречающихся в исследовательских съемках в Баренцевом море, относится к эврибатным (68-83 %). Доли мелководных и глубоководных видов значительно меньше и составляют 8-19 и 9-14 % соответственно.

Кластерный анализ данных по уловам рыб в различные сезоны показал существенные различия между видовым составом рыб в различных диапазонах глубин (рис. 3.1.5, 3.1.6, 3.1.7). В зимний период (февраль) обособлялись три группы: мелководная (глубина 51-100 м), основная (глубина 101-300 м) и более глубоководная (глубина 301-400 м). В летне-осенний период (август – сентябрь) также выделялись перечисленные группы. В осенне-зимний период (октябрь – декабрь) обособлялись четыре группы: мелководная (глубина до 50 м), основная (глубина 51-450 м), переходная (глубина 451-500 м) и глубоководная (глубина 501-850 м).

Таким образом, в феврале и октябре – декабре группы глубин по видовому составу уловов довольно сходны, в то время как в августе – сентябре данные группы несколько отличаются от этих двух сезонов. Такие различия обусловлены большим диапазоном глубин тралений, выполненных в августе – сентябре, сезонными различиям

в распределении отдельных видов рыб, а также тем, что в летний период рыбы многих видов совершают активные нагульные миграции в северном направлении, в ходе которых могут заплывать на глубины, где они обычно не встречаются в другие сезоны года.

В целом по отношению к глубине в Баренцевом море можно выделить три основных типа сообществ рыб:

- мелководный (глубина до 50-100 м): характерными видами этого сообщества являются европейский керчак, арктический шлемоносец, песчанки, шиповатый круглопер и ледовитоморская лисичка;

- основной (глубина 100-450 м): к этому сообществу принадлежит большинство наиболее массовых видов рыб Баренцева моря (треска, пикша, камбала-ерш, звездчатый скат и др.) и большое количество непромысловых видов рыб;

- глубоководный (глубина более 450-500 м): характерными видами этого сообщества являются черный палтус, окунь-клювач, путассу, северный макрурус и северный скат.

В то же время необходимо отметить, что ряд видов, обитающих в широком диапазоне глубин (треска, пикша, камбала-ерш, звездчатый скат и др.), могут встречаться и составлять основу уловов на разных глубинах во всех выделенных типах сообществ.

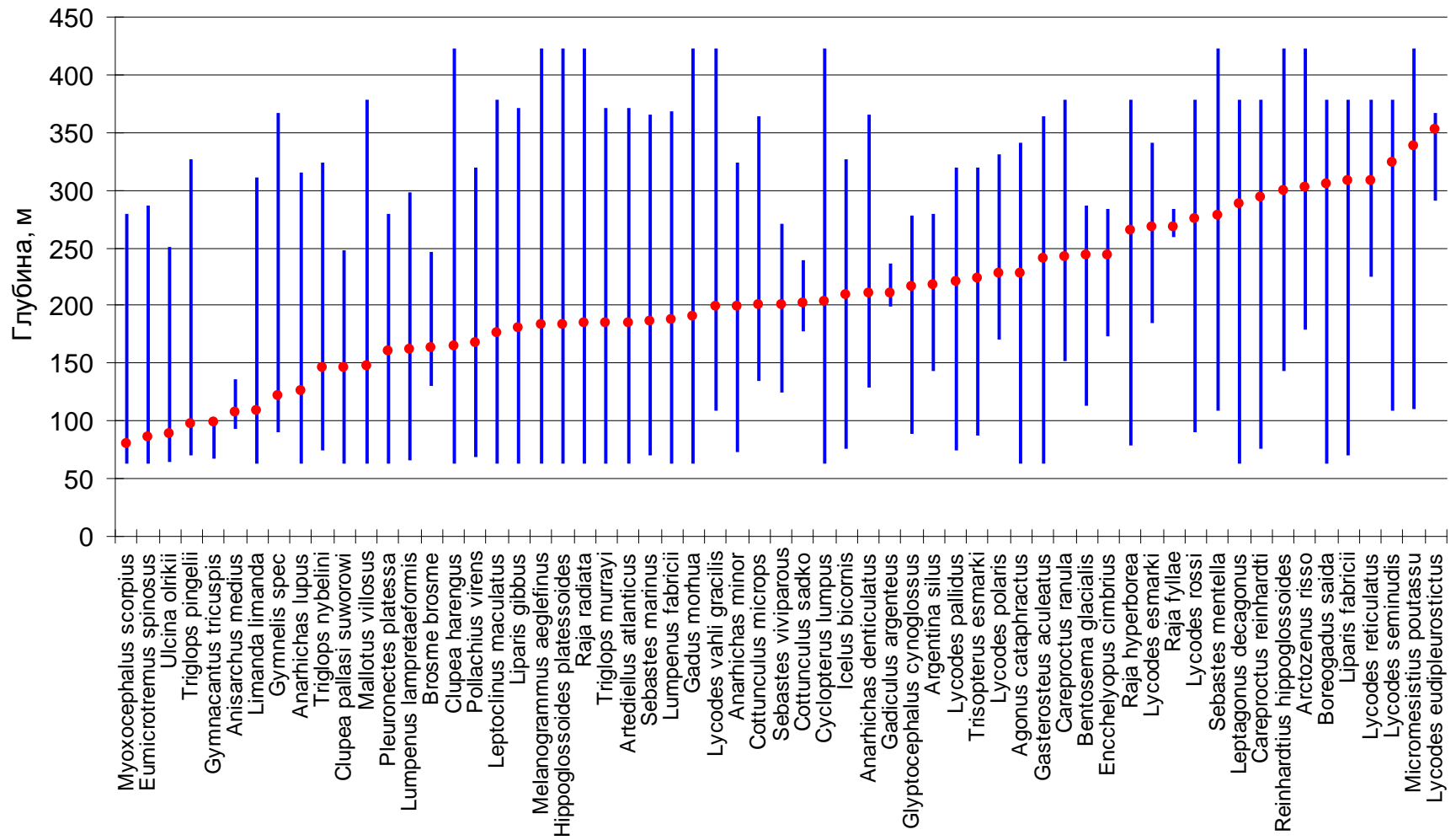


Рис. 3.1.1. Средняя глубина обитания и ее диапазон для рыб различных видов в Баренцевом море и сопредельных водах в феврале 2000-2010 гг.

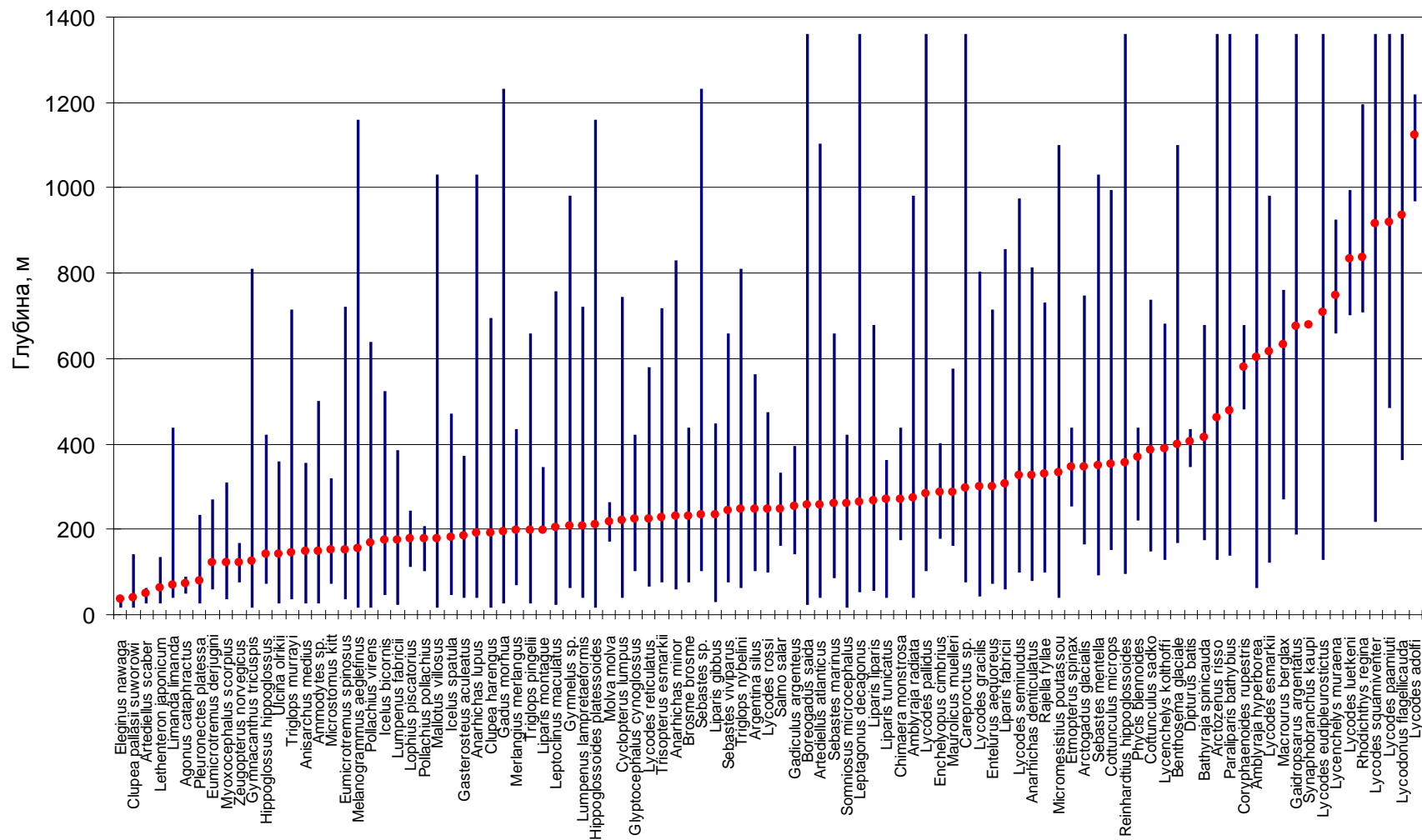


Рис. 3.1.2. Средняя глубина обитания и ее диапазон для различных видов рыб в Баренцевом море и сопредельных водах в августе – сентябре 2004-2010 гг.

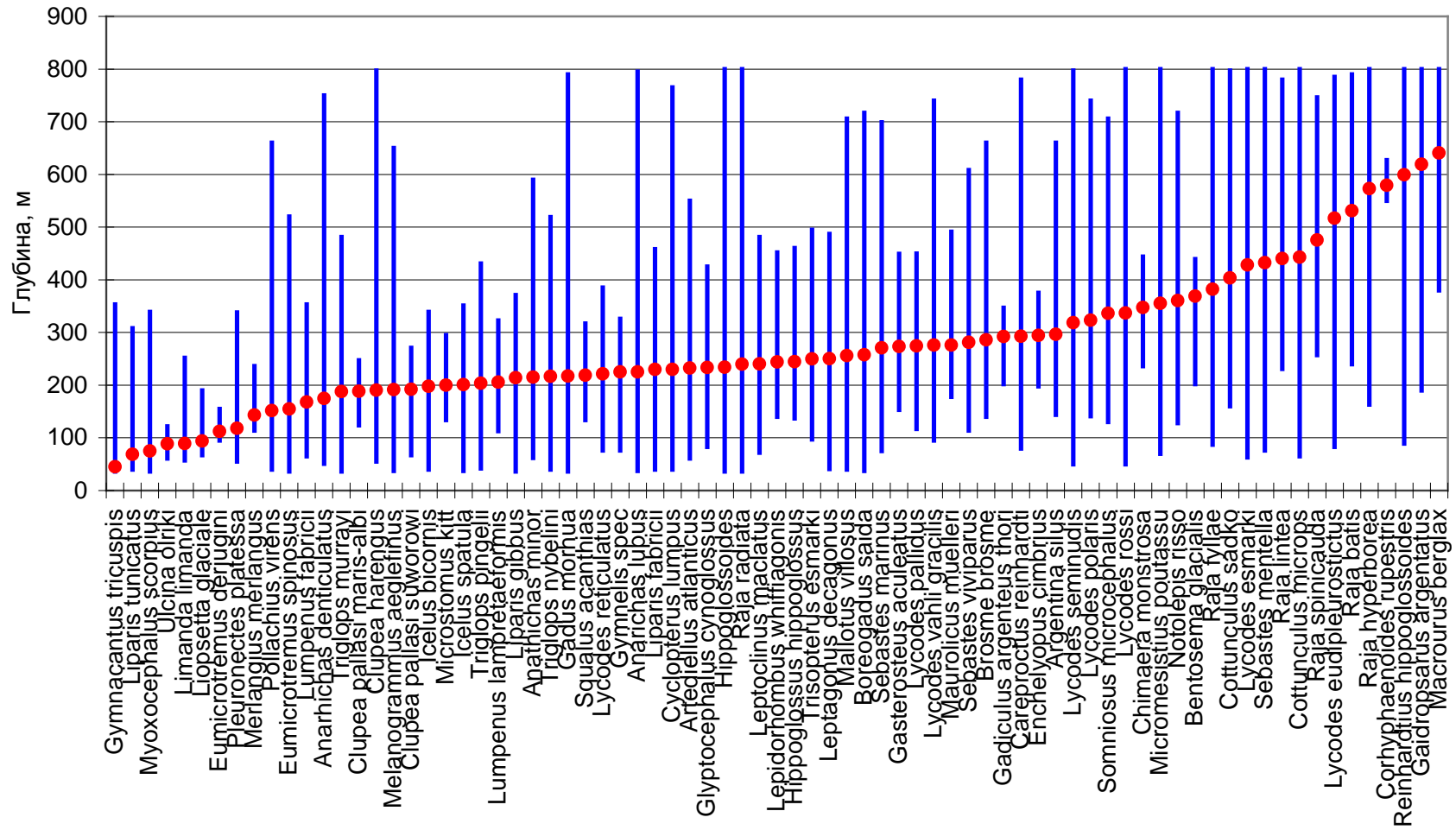


Рис. 3.1.3. Средняя глубина обитания и ее диапазон для различных видов рыб в Баренцевом море и сопредельных водах в октябре – декабре 1998-2010 гг.

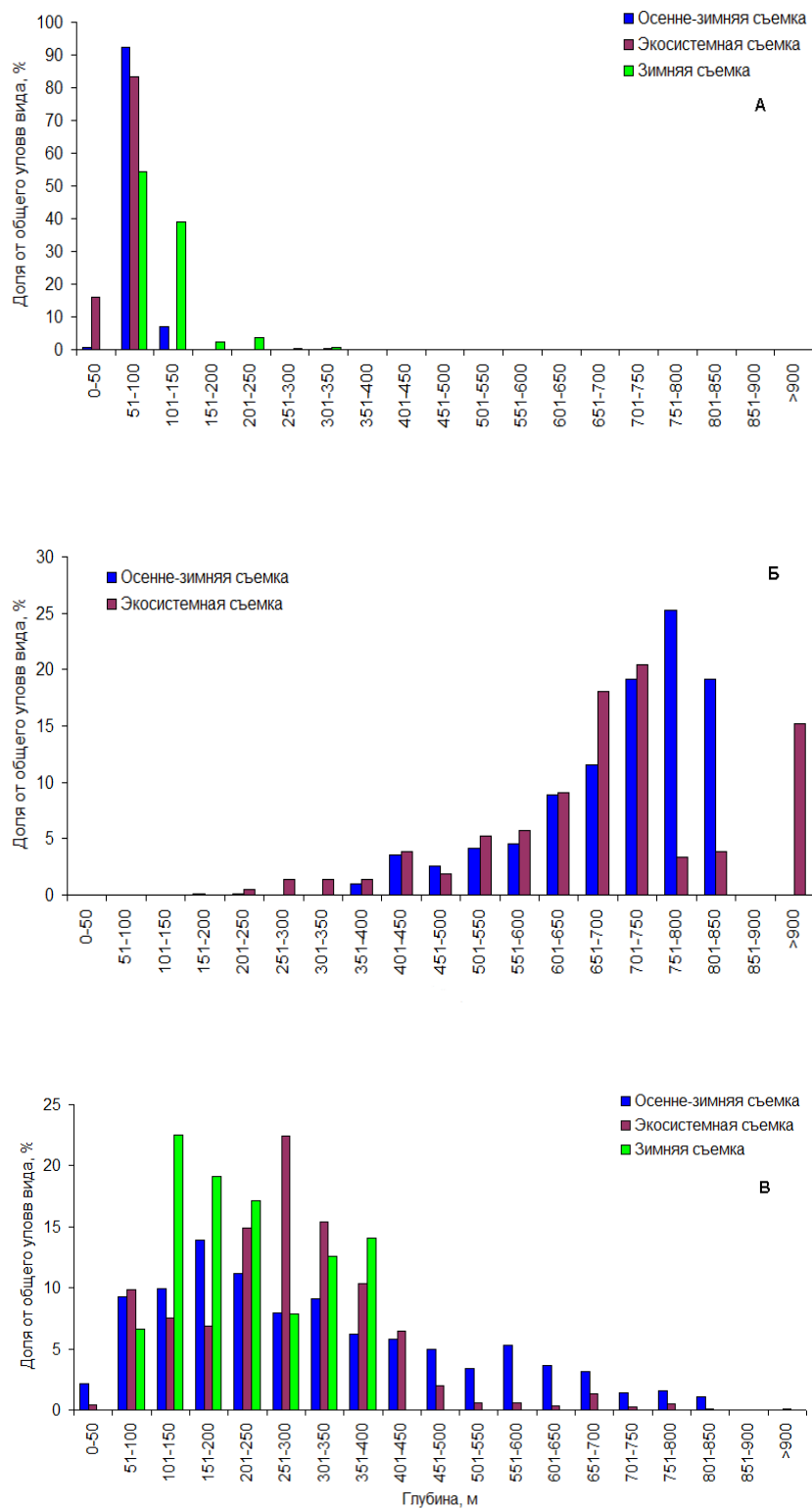


Рис. 3.1.4. Батиметрическое распределение рыб из разных групп (А – лиманда, Б – полярный налим, В – звездчатый скат)

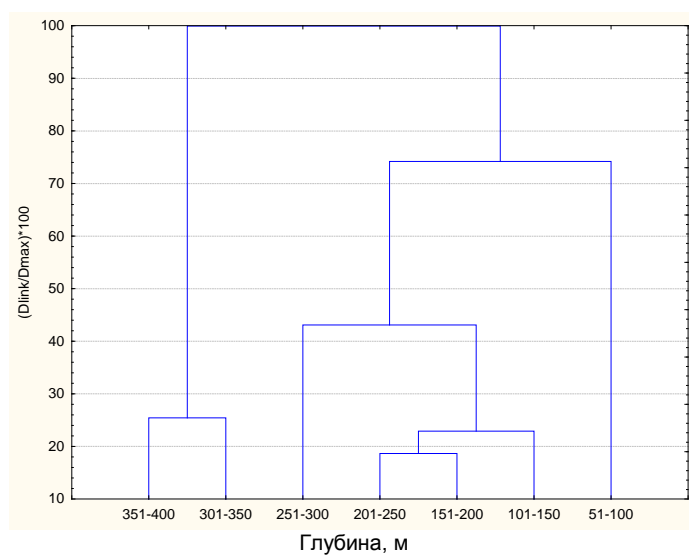


Рис. 3.1.5. Результаты кластерного анализа уловов рыб на разных глубинах в феврале 2000-2010 гг.

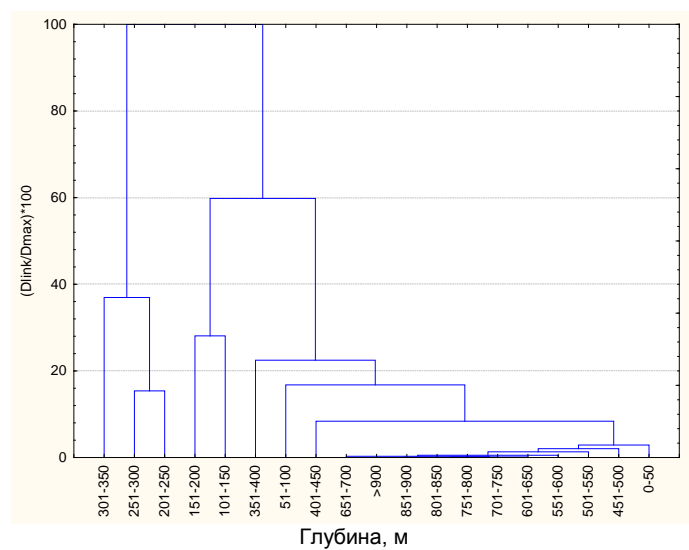


Рис. 3.1.6. Результаты кластерного анализа уловов рыб на разных глубинах в августе –сентябре 2004-2010 гг.

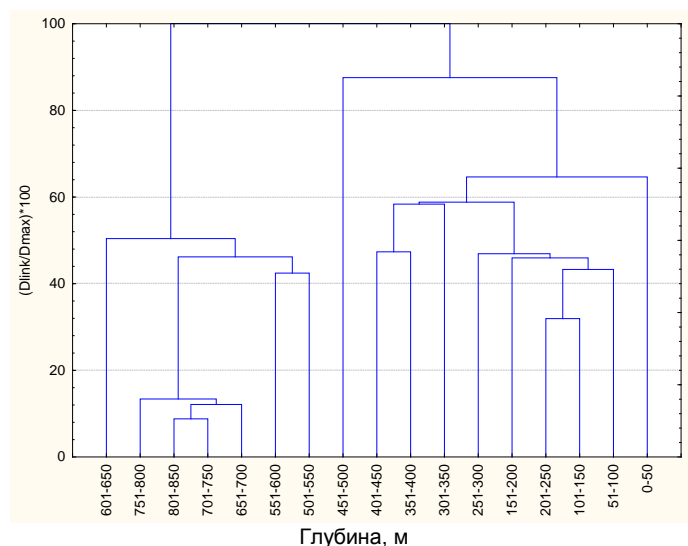


Рис. 3.1.7. Результаты кластерного анализа уловов рыб на разных глубинах в октябре – декабре 1998-2010 гг.

3.2. Придонная температура

В феврале 2000-2010 гг. при выполнении донных тралений на акватории Баренцева моря и сопредельных вод придонная температура воды изменялась от $-1,89$ до $+5,44$ °C (см. табл. 1.2.1).

В это время большинство видов встречалось в водах с широким диапазоном температур (рис. 3.2.1). Для 5 видов (7,8 %) из 64 диапазон температур не превышал 1 °C, что было вызвано небольшим количеством тралений, где встречались эти виды. Еще для 26 видов диапазон температур изменялся от 1 до 5 °C. Для большинства видов (33, или 51,5 %) диапазон температур составлял более 5 °C, а для 7 видов (10,9 %) – превышал 7 °C.

При анализе средневзвешенной по численности рыб температуры обитания четко выделялись несколько групп видов (см. рис. 3.2.1). Из 64 видов 11 (17,2 %) (сетчатый ликод, гимнелисы, полярный триглопс, чернобрюхий липарис, сайка, арктический и горбатый липарисы, морская и ледовитоморская лисички, шиповатый круглопер и карепрокт Рейнгардта) обитали при отрицательных температурах. Для 12 видов средневзвешенная температура не превышала 1 °C. Для большинства видов (35, или 54,6 %) средневзвешенная температура обитания составляла от 1 до 4 °C. И только относительно небольшое количество видов (5, или 7,8 %) встречалось при температурах выше 4 °C (тресочка Эсмарка, большеглазая тресочка, четырехусый налим, североευропейская аргентина и серая тригла).

В августе – сентябре 2004-2010 гг. при выполнении донных тралений на акватории Баренцева моря и сопредельных вод придонная температура воды изменялась от $-1,84$ до $+9,39$ °C (см. табл. 1.2.1).

В этот период большинство видов встречалось в широком диапазоне температур (рис. 3.2.2). Для 3 видов (3 %) из 99 диапазон температур не превышал 1 °C, но это было обусловлено небольшим количеством тралений с этими видами. Еще для 14 видов диапазон температур изменялся от 1 до 5 °C. Для большинства видов (64, или 64,6 %) диапазон температур составлял 5-10 °C, а для 16 видов (16,2 %) – превышал 10 °C.

В то же время при анализе средневзвешенной по численности рыб температуры обитания четко выделялись несколько групп видов (см. рис. 3.2.2). Из 99 видов 8 (8,1 %) (липарис Монтэрю, круглонер Дерюгина, ледовитоморская лисичка, ликод Люткена, гренландский ликод, 2 вида ицелов и арктический шлемоносец) обитали при отрицательных температурах. Для еще 18 видов средневзвешенная температура не превышала 1 °С. Для большинства видов (54, или 54,5 %) средневзвешенная температура обитания составляла от 1 до 5 °С. Относительно большее количество видов (18, или 18,2 %) встречалось при температурах более 5 °С, из которых 6 видов (норвежская карликовая и малоротая камбалы, налим фицис, белокорый палтус, европейская химера и черная колючая акула) – при температуре более 7 °С.

В октябре – декабре 1998-2010 гг. при выполнении донных тралений на акватории Баренцева моря и сопредельных вод придонная температура воды изменялась от – 1,77 до +7,80 °С (см. табл. 1.2.1).

В этот период большинство видов встречалось в водах с широким диапазоном температур (рис. 3.2.3). Только для 1 вида (1,4 %) из 73 диапазон температур составлял около 1 °С, но это было обусловлено небольшим количеством тралений с этим видом. Еще для 18 видов диапазон температур изменялся от 1 до 5 °С. Для большинства видов (39, или 53,4 %) диапазон температур составлял 5-7 °С, а для 15 видов (20,5 %) – превышал 8 °С.

При анализе средневзвешенной по численности рыб температуры обитания четко выделялись несколько групп видов (см. рис. 3.2.3). Из 73 видов 2 (2,7 %) (круглонер Дерюгина и чернотрохий липарис) обитали при отрицательных температурах. Еще для 8 видов средневзвешенная температура не превышала 1 °С. Для большинства видов (53, или 72,6 %) средневзвешенная температура обитания составляла от 1 до 5 °С. Относительно большее количество видов (10, или 13,6 %) встречалось при температурах более 5 °С, из которых 3 вида (окунь вивипарус, североамериканская аргентина и малоротая камбала) – при температуре более 6 °С.

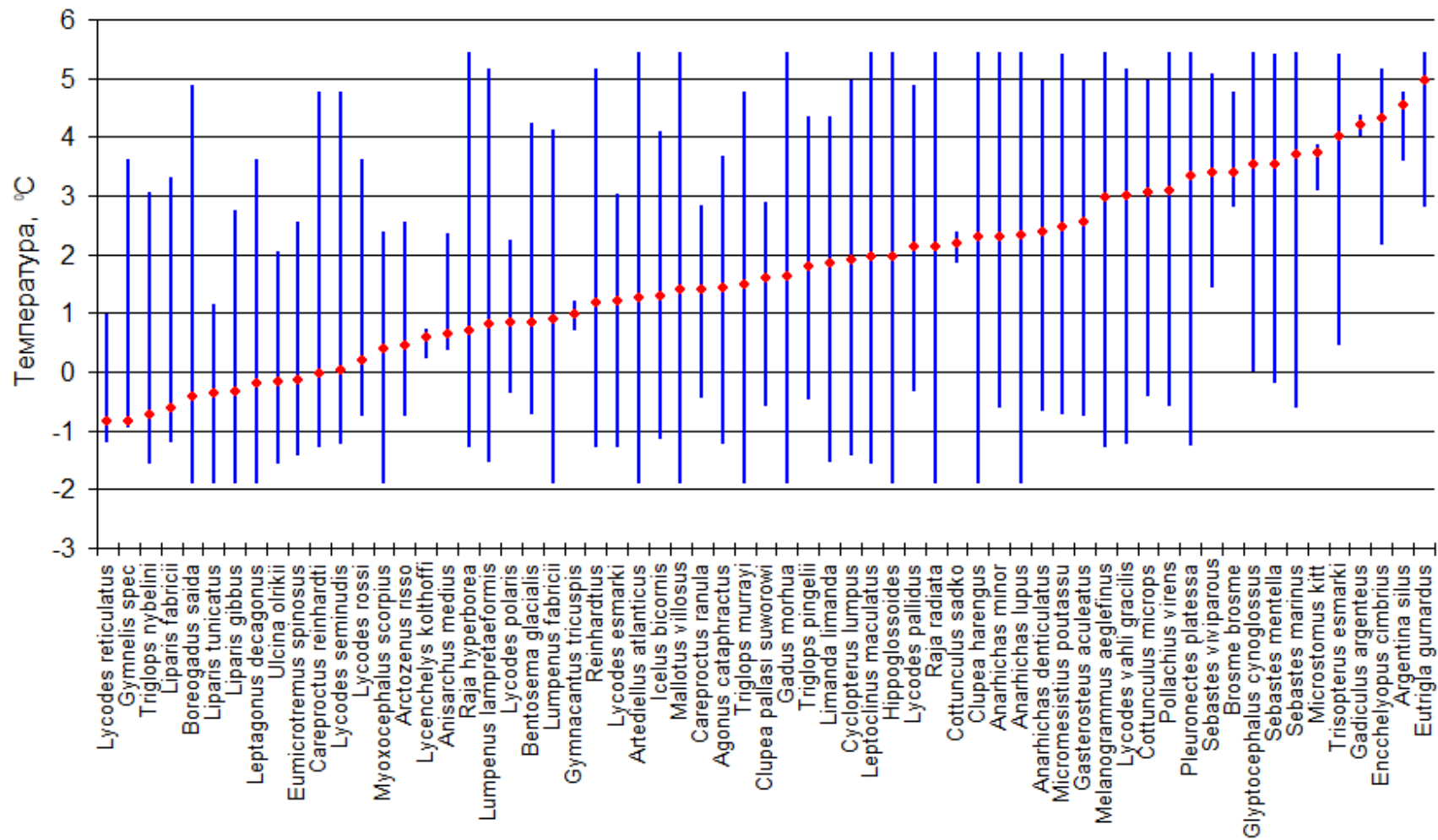


Рис. 3.2.1. Средняя придонная температура обитания и ее диапазон для рыб различных видов в Баренцевом море и сопредельных водах в феврале 2000-2010 гг.

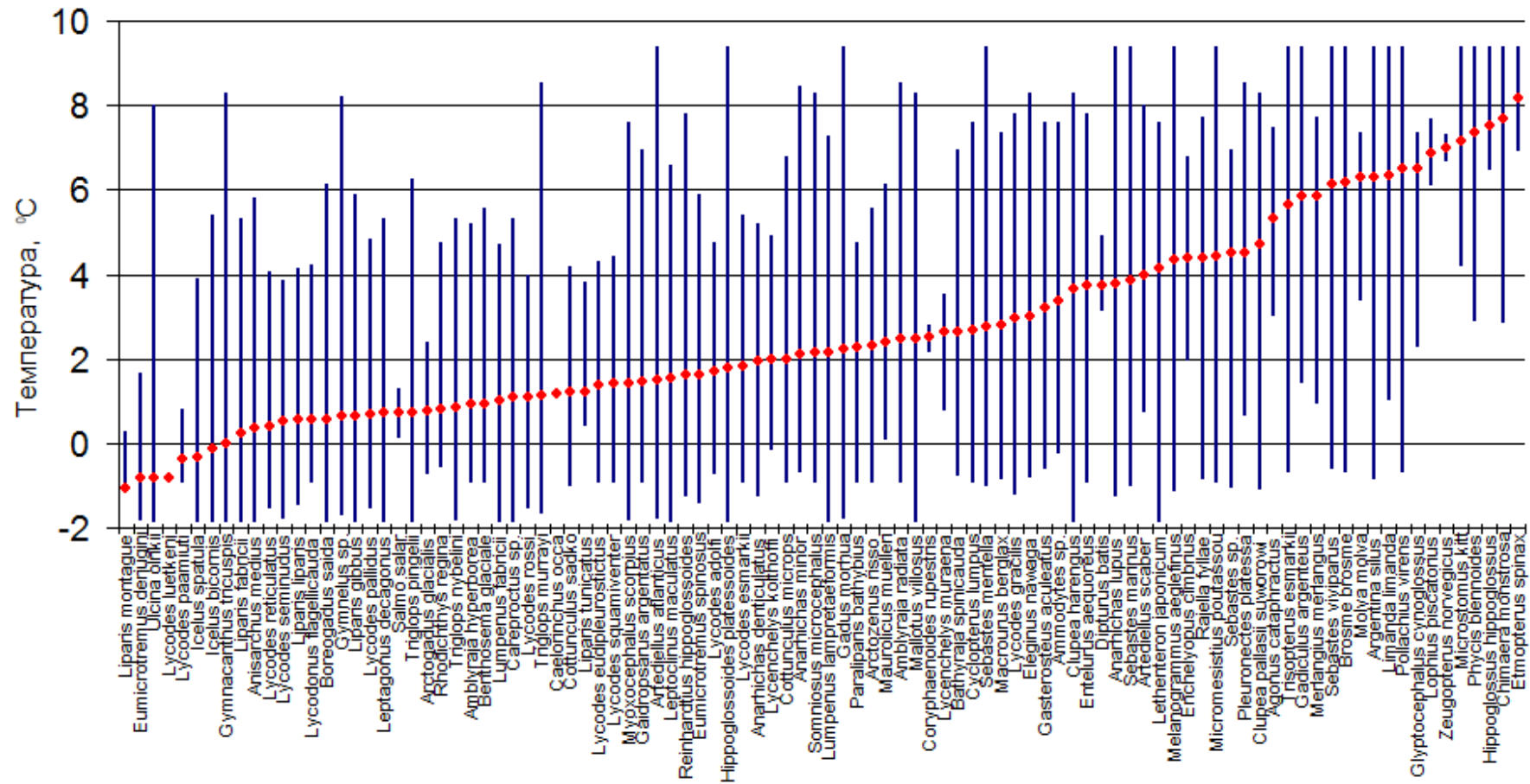


Рис. 3.2.2. Средняя придонная температура обитания и ее диапазон для рыб различных видов в Баренцевом море и сопредельных водах в августе – сентябре 2004-2010 гг.

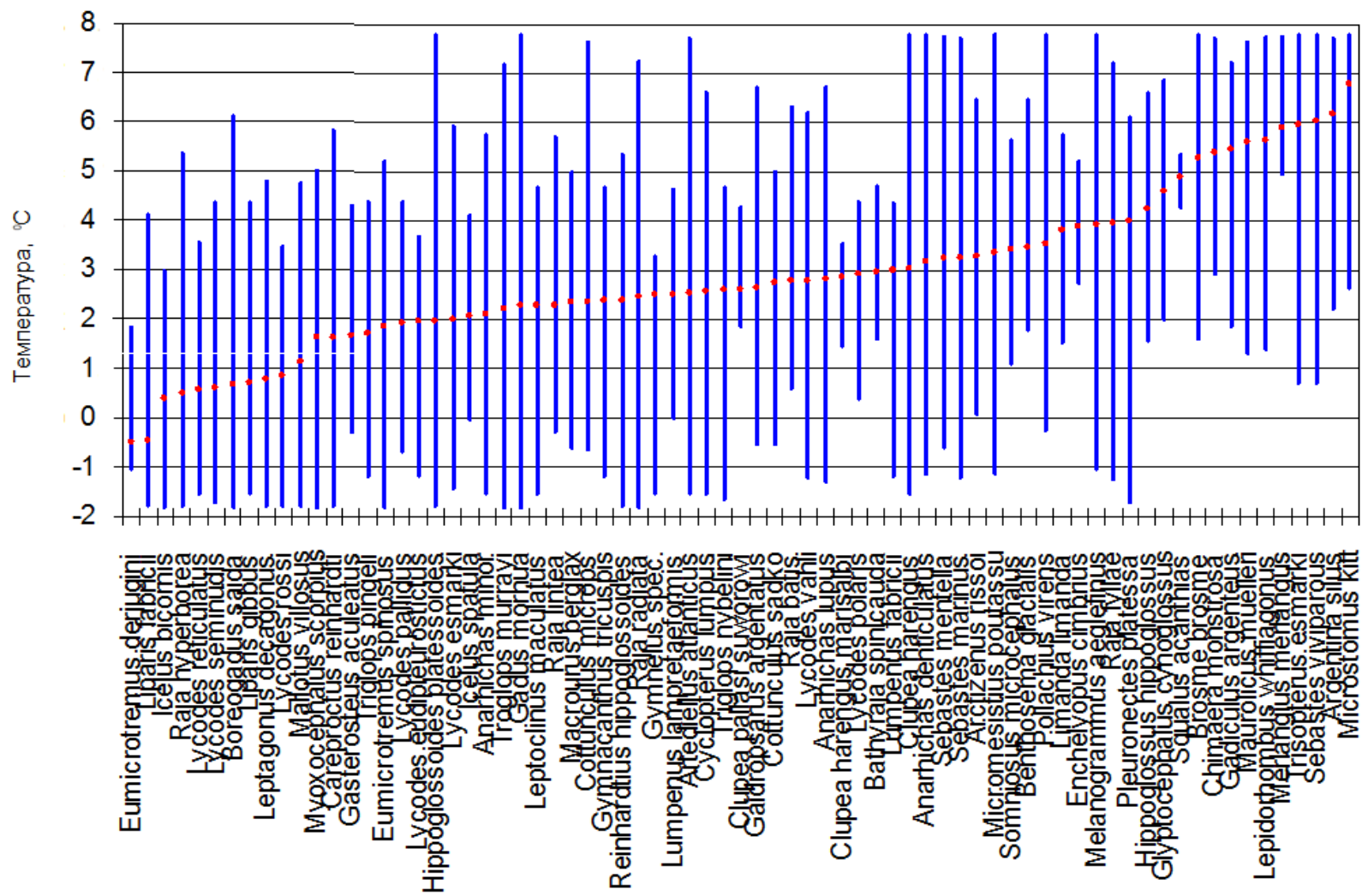


Рис. 3.2.3. Средняя придонная температура обитания и ее диапазон для рыб различных видов в Баренцевом море и сопредельных водах в октябре – декабре 1998-2010 гг.

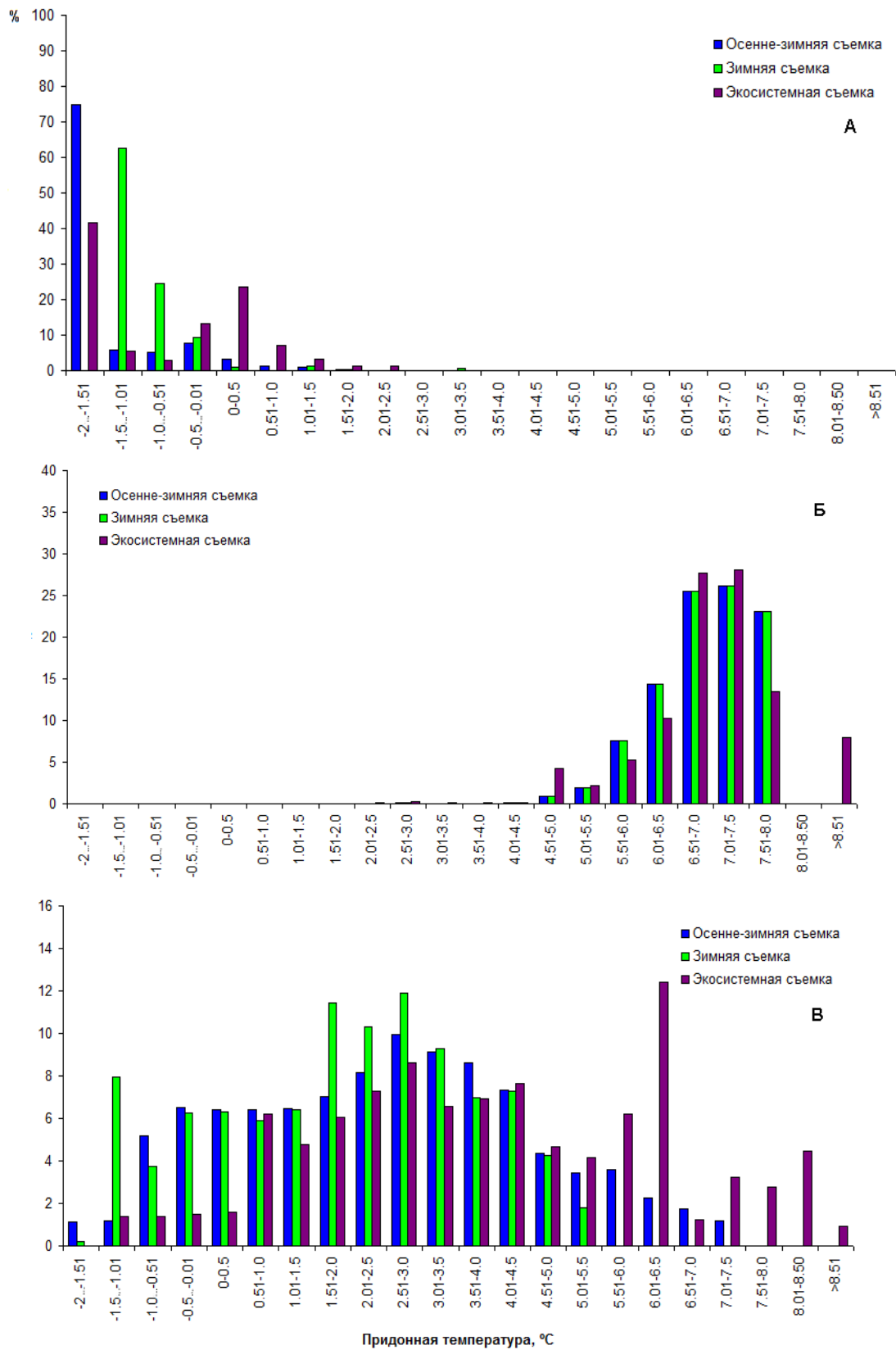


Рис. 3.2.4. Встречаемость рыб из разных групп при различной придонной температуре воды (А – чернорюхий липарис, Б – окунь вивипарус, В – звездчатый скат), %

Полученные данные позволили выделить несколько групп видов по отношению к придонной температуре обитания:

– холодноводные виды: рыбы, которые обитают только при низких температурах (до 1 °С). Могут встречаться как в прибрежной зоне, так и вдали от берегов, на мелководных банках. К этой группе относятся около 23 видов в феврале, 26 видов – в августе – сентябре, 10 видов – в октябре – декабре. Наиболее типичными представителями являются сайка, полярный триглопс, шиповатый круглопер, ледовитоморская лисичка и чернобрюхий липарис (рис. 3.2.4);

– тепловодные виды: рыбы, которые обитают преимущественно при высоких температурах (более 5 °С). Встречаются в основном в западной и северной частях Баренцева моря, вдоль склона континентального шельфа. К этой группе относятся около 5 видов в феврале, 18 видов – в августе – сентябре, 10 видов – в октябре – декабре. Наиболее типичными представителями являются аргентина, тресочка Эсмарка, мерланг, малоротая и длинная камбалы, окунь вивипарус (см. рис. 3.2.4);

– эвритермные виды: рыбы, которые обитают при широком диапазоне температур (от 1 до 5 °С). Распространены практически по всей акватории Баренцева моря. К этой группе относятся около 35 видов в феврале, 54 вида – в августе – сентябре, 53 вида – в октябре – декабре. Наиболее типичными представителями являются треска, камбала-ерш и звездчатый скат (см. рис. 3.2.4).

Таким образом, наибольшее количество видов, из регулярно встречающихся в исследовательских съемках в Баренцевом море, относится к эвритермным (54-72 %). Доли холодноводных и тепловодных видов значительно меньше и составляют 13-36 и 13-20 % соответственно.

Кластерный анализ данных по уловам рыб в различные сезоны показал существенные различия между видовым составом при различных диапазонах температур (рис. 3.2.5, 3.2.6, 3.2.7). Так, в зимний период (февраль) четко обособлялись две группы – холодноводная (от -2,0 до +1,5 °С) и основная (2-4 °С). Еще несколько групп были выражены слабее, что, вероятно, было обусловлено особенностями сбора данных или небольшим количеством тралений при данных температурах. В летне-осенний период (август – сентябрь) разделение на группы было выражено более четко. Резко обособлялись друг от друга холодноводная (от -2 до +0,5 °С), основная (0,5-5 °С) и две тепловодные (более 5 °С) группы. Причем в основной группе выделялись три подгруппы. В осенне-зимний период (октябрь – декабрь) четко обособлялись три группы – холодноводная (от -2 до 0 °С) и две основных (от 0 до 2 °С и от 2 до 4,5 °С). Остальные диапазоны температур (более 5 °С) в четко выраженные группы не выделялись.

В целом по отношению к придонной температуре воды в Баренцевом море можно выделить три основных типа сообществ рыб:

– холодноводный (температура примерно до 1 °С): характерными видами являются европейский керчак, арктический шлемоносец, песчанки, шиповатый круглопер и ледовитоморская лисичка;

– промежуточный (температура от 1 до 5 °С): к этому сообществу принадлежит большинство наиболее массовых видов рыб Баренцева моря (треска, пикша, камбала-ерш, звездчатый скат и др.) и большое количество непромысловых видов рыб;

– тепловодный (температура более 5 °С): Характерными видами являются черный палтус, окунь-клювач, путассу, северный макрурус и северный скат.

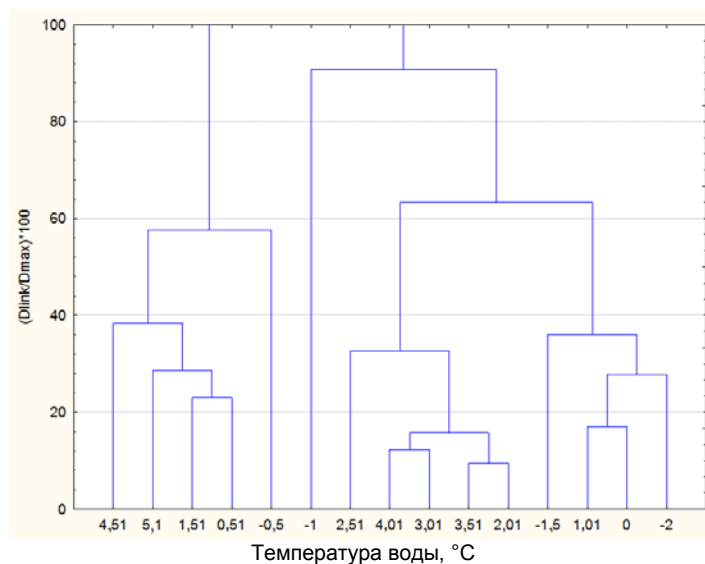


Рис. 3.2.5. Результаты кластерного анализа уловов рыб при различной придонной температуре воды в феврале 2000-2010 гг.

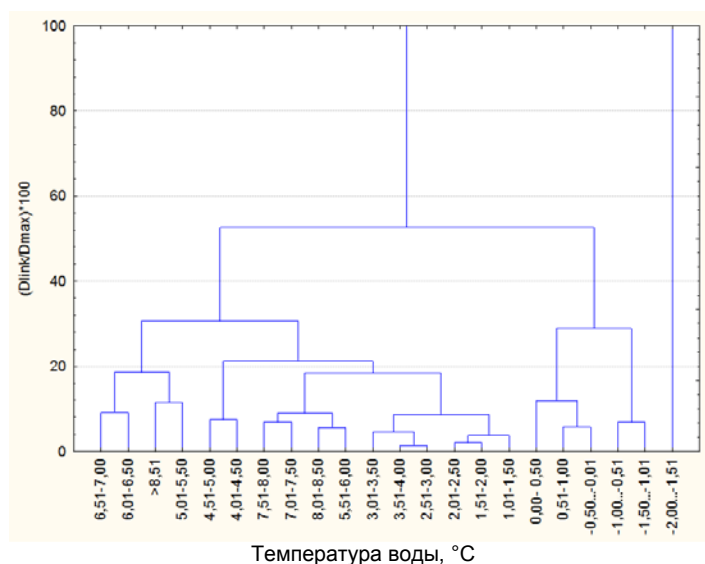


Рис. 3.2.6. Результаты кластерного анализа уловов рыб при различной придонной температуре воды в августе – сентябре 2004-2010 гг.

В то же время необходимо отметить, что ряд видов, обитающих в водах с широким диапазоном температур (треска, пикша, камбала-ерш, звездчатый скат и др.), могут встречаться и составлять основу уловов при разных температурах во всех выделенных типах сообществ.

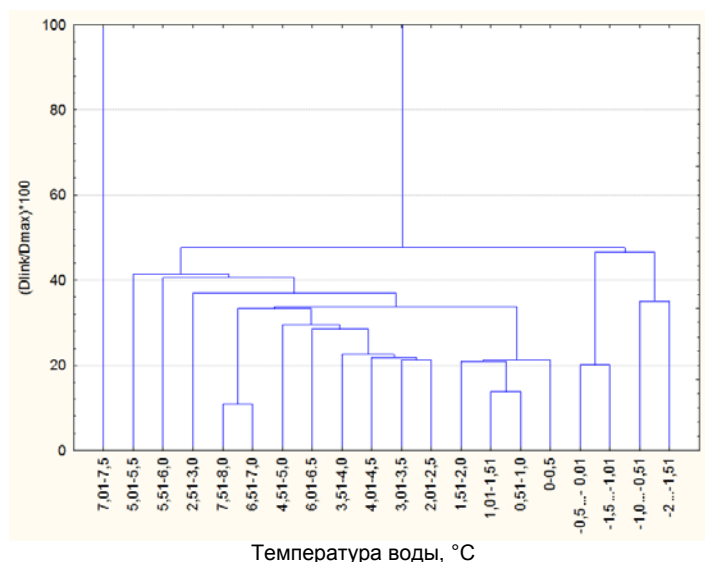


Рис. 3.2.7. Результаты кластерного анализа уловов рыб при различной придонной температуре воды в октябре – декабре 1998-2010 гг.

3.3. Придонная соленость

В феврале 2000-2010 гг. при выполнении донных тралений на акватории Баренцева моря и прилегающих вод придонная соленость изменялась от 33,90 до 35,25 (см. табл. 1.2.1).

В это время большинство видов встречалось в водах с широким диапазоном солености (рис. 3.3.1). Только для 3 видов (4,8 %) из 62 диапазон солености не превышал 0,2, для некоторых из них это было обусловлено небольшим количеством тралений с этими видами. Для большинства видов (38, или 61,3 %) диапазон солености изменялся от 0,2 до 1,0. Для остальных видов (21, или 33,9 %) диапазон солености составлял более 1.

Различия в средневзвешенной по численности рыб солености обитания между видами практически отсутствовали (см. рис. 3.3.1). Для всех видов средневзвешенная соленость обитания составляла от 34,3 до 34,9.

В августе – сентябре 2004-2010 гг. при выполнении донных тралений на акватории Баренцева моря и прилегающих вод придонная соленость изменялась от 32,49 до 35,36 (см. табл. 1.2.1).

В этот период большинство видов встречалось в водах с широким диапазоном солености (рис. 3.3.2). Для 9 видов (9,1 %) из 99 диапазон солености не превышал 0,2, для некоторых из них это было обусловлено небольшим количеством тралений с этими видами. Еще для 38 видов диапазон солености изменялся от 0,2 до 1,0. Еще для 40 видов (40,4 %) диапазон солености составлял 1,0-2,5, а еще для 16 видов (16,2 %) – превышал 2,5.

При анализе средневзвешенной по численности рыб солености обитания различия между видами были выражены менее четко (см. рис. 3.3.2). Из 99 видов 4 (4 %) (чешско-печорская сельдь, навага, шероховатый бычок и японская минога) встречались при солености менее 34. Для большинства видов (68, или 68,6 %)

средневзвешенная соленость обитания составляла от 34,0 до 34,9. Относительно большое количество видов (28, или 28,2 %) встречалось при солености 35 и выше.

В октябре – декабре 1998-2010 гг. на акватории Баренцева моря и прилегающих вод придонная соленость изменялась от 33,35 до 35,94 (см. табл. 1.2.1).

В этот период большинство видов встречалось в водах с широким диапазоном солености (рис. 3.3.3). Только для 6 видов (8,2 %) из 73 диапазон солености не превышал 0,2, для некоторых из них это было обусловлено небольшим количеством тралений с этими видами. Для большинства видов (32, или 43,8 %) диапазон солености изменялся от 0,2 до 1,0. Еще для 28 видов (38,3 %) диапазон солености составлял 1,0-2,5. И для остальных 10 видов диапазон солености превышал 2,5.

При анализе средневзвешенной по численности рыб солености обитания различия между видами были выражены довольно слабо (см. рис. 3.3.3). Для большинства видов (59, или 80,8 %) средневзвешенная соленость обитания составляла от 34,0 до 34,9. Относительно небольшое количество видов (14, или 19,2 %) встречалось при солености 35 и выше.

Полученные данные позволили выделить несколько групп видов по отношению к придонной солености обитания:

– виды рыб, которые обитают преимущественно в водах с относительно низкой соленостью (до 34): могут встречаться в основном в прибрежной зоне на небольших глубинах или в районах таяния льдов. К этой группе относятся около 6 видов в августе – сентябре, 2 вида в – октябре – декабре. Наиболее типичными представителями являются чёшко-печорская сельдь, навага, шероховатый бычок, лиманда и европейский керчак (рис. 3.3.4);

– виды рыб, которые обитают в океанических водах с высокой соленостью (более 35): встречаются в основном в открытых районах моря, подверженных воздействию теплых атлантических течений. К этой группе относятся около 28 видов в августе – сентябре, 14 видов в – октябре – декабре. Наиболее типичными представителями являются все морские окуни, аргентина, путассу, северный макрурус, северный веретенник и тресочка Эсмарка (см. рис. 3.3.4);

– виды рыб, которые обитают в водах с относительно широким диапазоном солености (от 34 до 35): распространены практически по всей акватории Баренцева моря. К этой группе относятся все виды в феврале, около 66 видов – в августе – сентябре, 57 видов – в октябре – декабре. Наиболее типичными представителями являются треска, звездчатый скат и камбала-ерш (см. рис. 3.3.4).

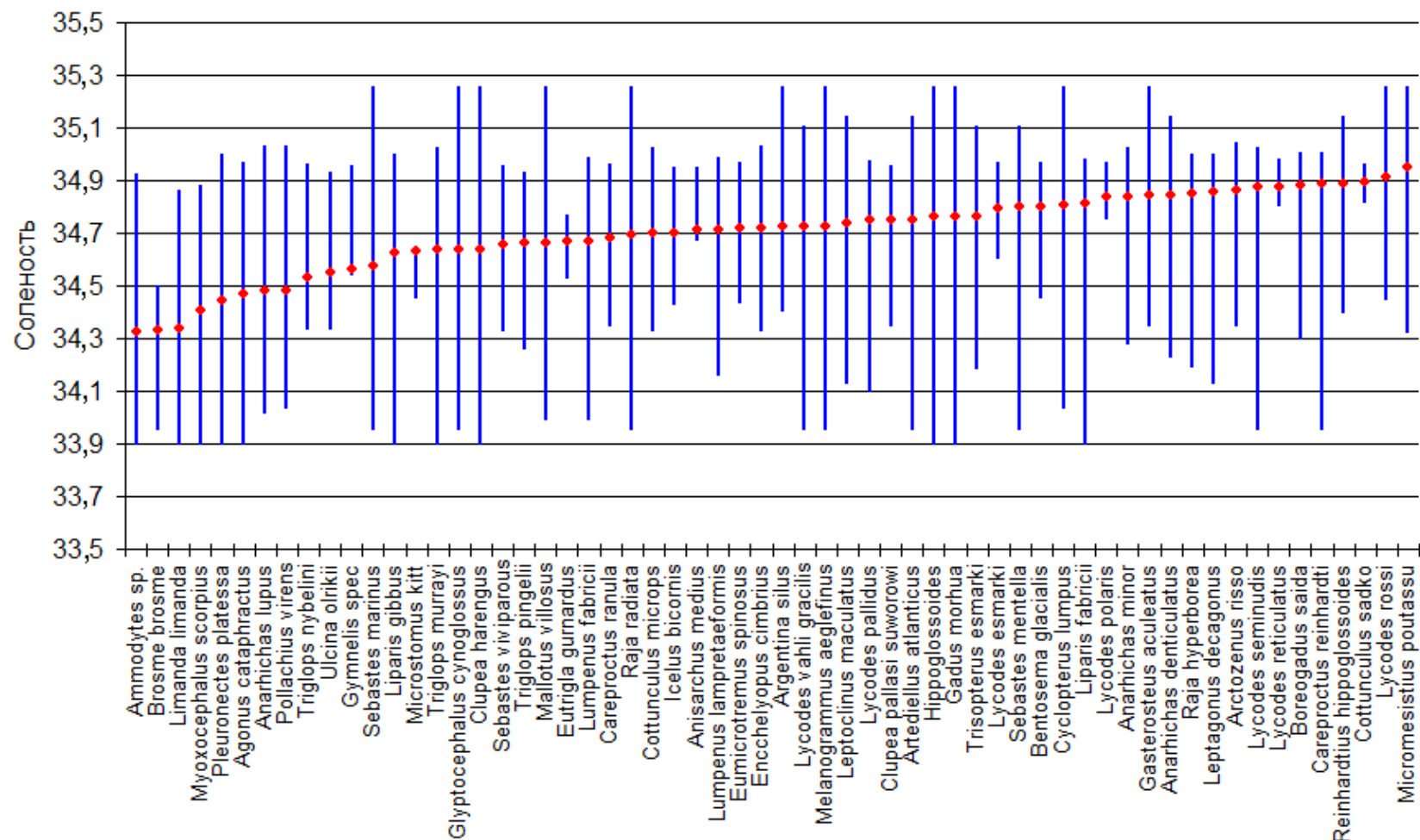


Рис. 3.3.1. Средняя придонная соленость вод обитания и ее диапазон для рыб различных видов в Баренцевом море и сопредельных водах в феврале 2000-2010 гг.

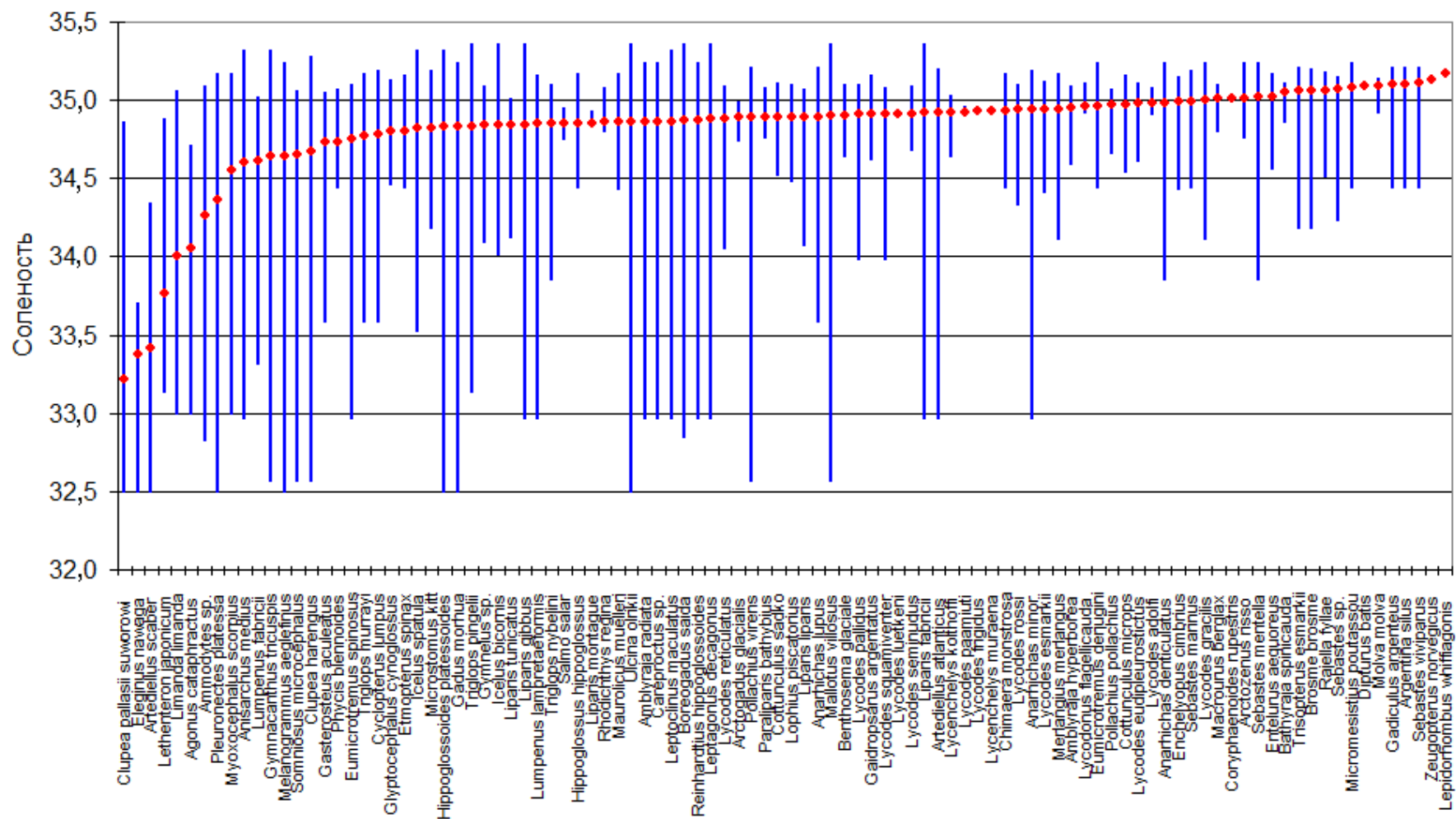


Рис. 3.3.2. Средняя придонная соленость вод обитания и ее диапазон для рыб различных видов рыб в Баренцевом море и сопредельных водах в августе – сентябре 2004-2010 гг.

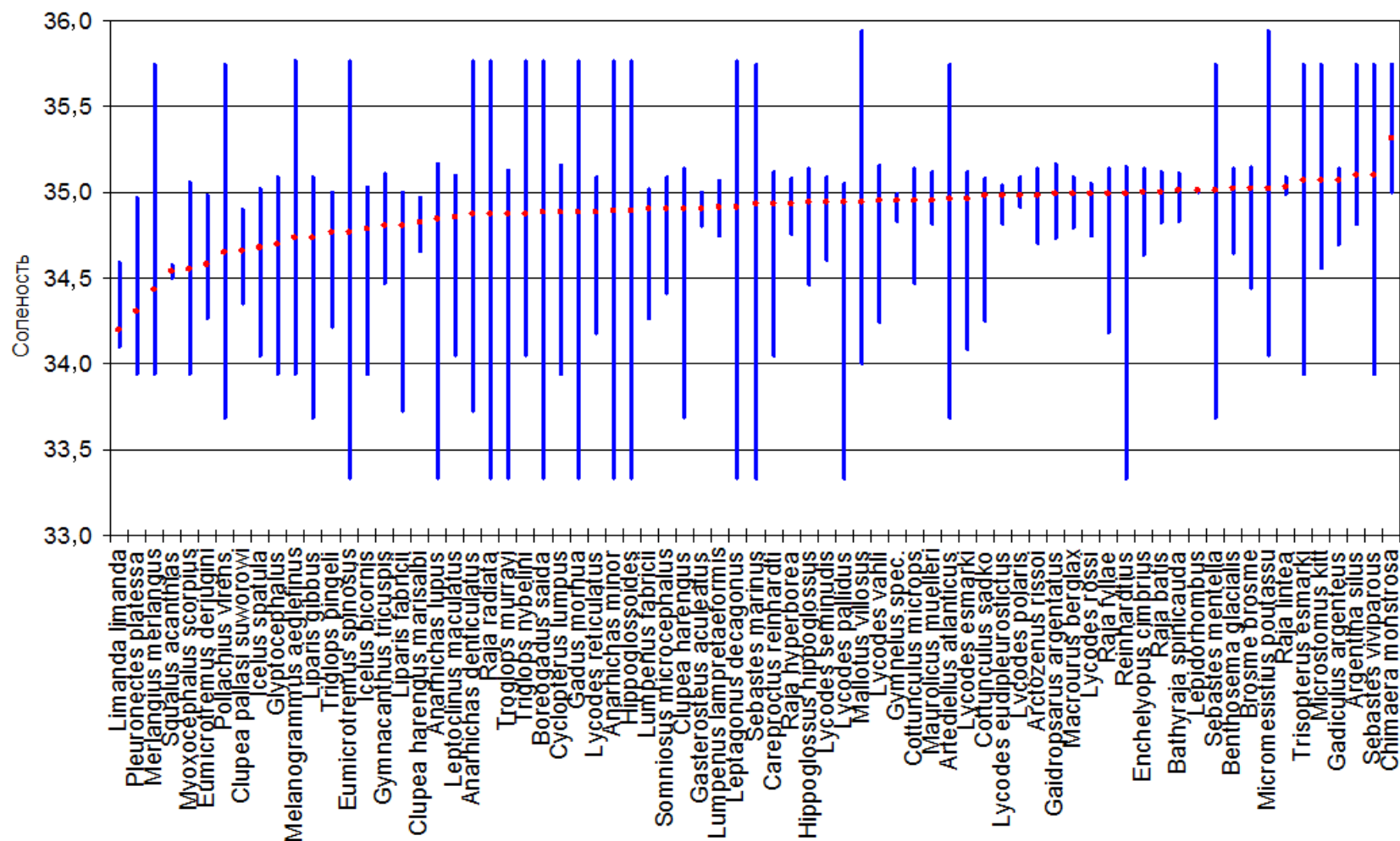


Рис. 3.3.3. Средняя придонная соленость вод обитания и ее диапазон для рыб различных видов в Баренцевом море и сопредельных водах в октябре – декабре 1998-2010 гг.

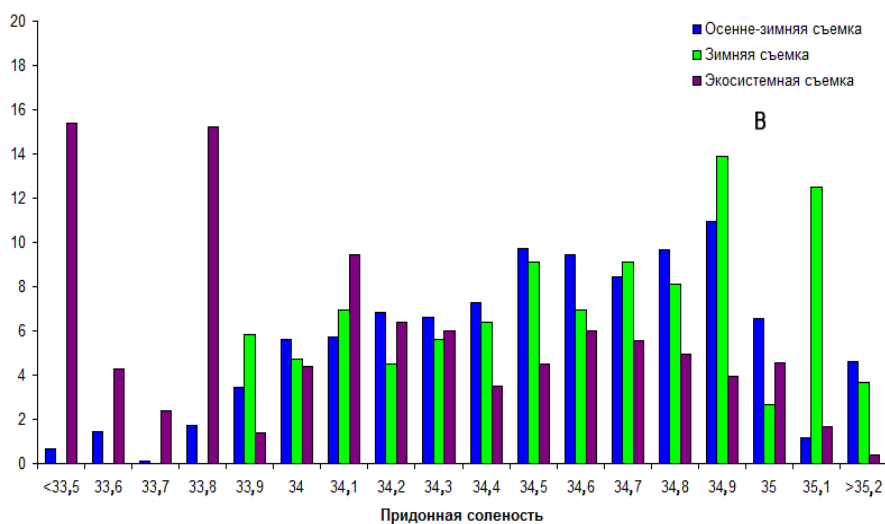
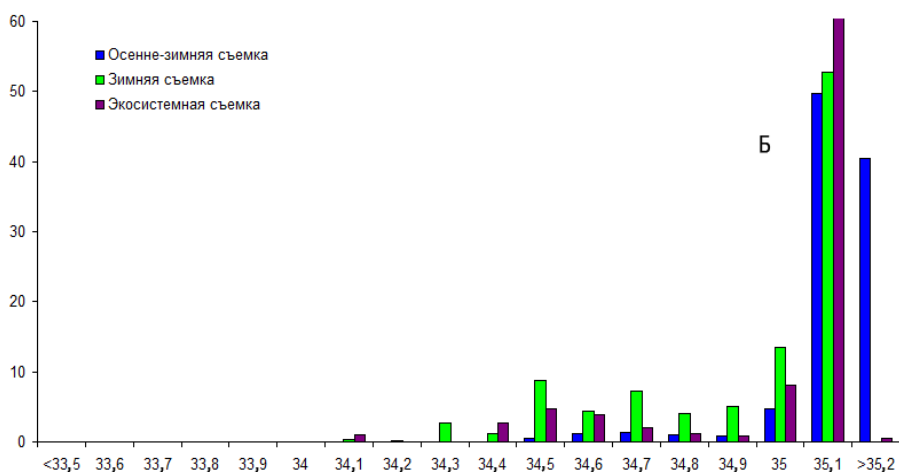
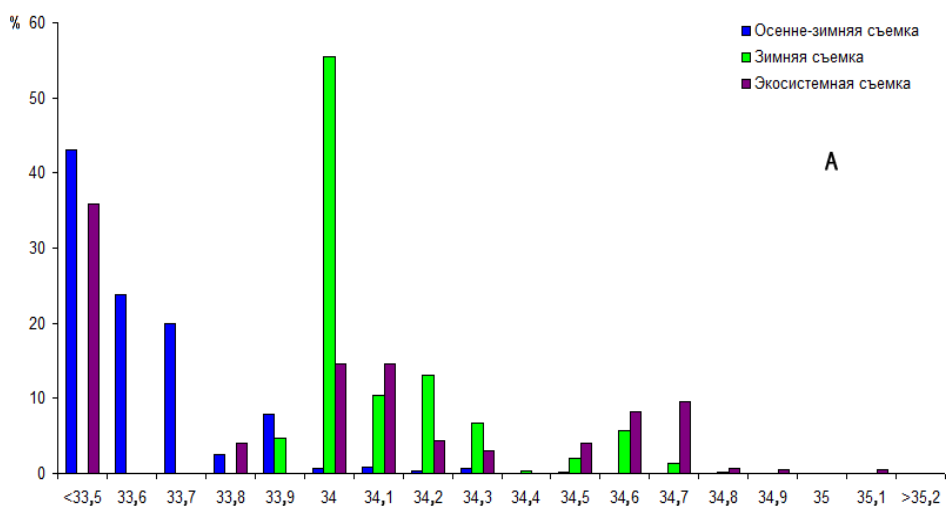


Рис. 3.3.4. Встречаемость видов рыб из разных групп при различной придонной солености (А – европейский керчак, Б – тресочка Эсмарка, В – камбала-ерш), %

Таким образом, наибольшее количество видов, из регулярно встречающихся в исследовательских съемках в Баренцевом море, относится к обитающим в водах с широким диапазоном солености (66-78 %). Доля видов рыб, предпочитающих высокую соленость, значительно меньше и составляет 19-28 %, а количество видов, встречающихся в распресненных водах, незначительно (2-4 %).

Кластерный анализ данных по уловам в различные сезоны показал существенные различия между видовым составом рыб при различных диапазонах солености (рис. 3.3.5, 3.3.6, 3.3.7). В зимний период (февраль) довольно четко обособлялись три группы: в водах с низкой соленостью (до 34), основная (соленость от 34,1 до примерно 34,8-34,9) и с океанической соленостью (35 и более). В летне-осенний период (август – сентябрь) четко обособлялись четыре группы: в водах с низкой соленостью (до 33,9), две основных (соленость 34,0-34,3 и 34,4-34,6 соответственно) и с высокой соленостью (более 34,7). В то же время некоторые другие группы были выражены не так четко. В осенне-зимний период (октябрь – декабрь) также четко обособлялись три группы: с низкой соленостью (до 34) и две основных (34,1-34,7 и 34,8-34,9 соответственно), остальные группы были выражены слабо.

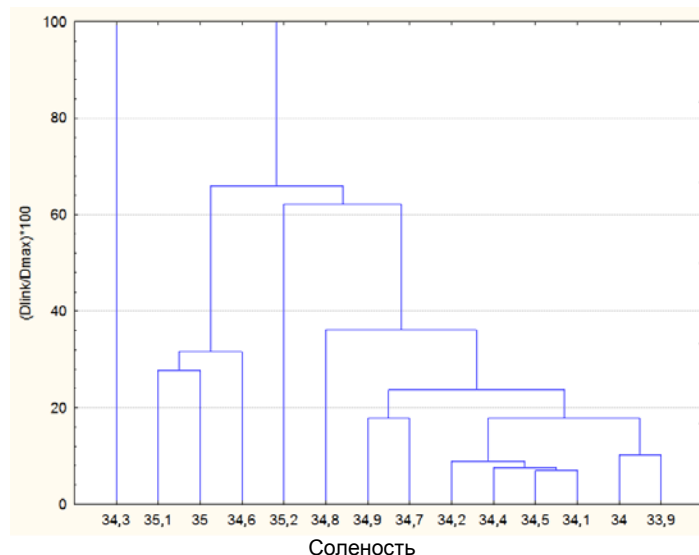


Рис. 3.3.5. Результаты кластерного анализа уловов рыб при различной придонной солености воды в феврале 2000-2010 гг.

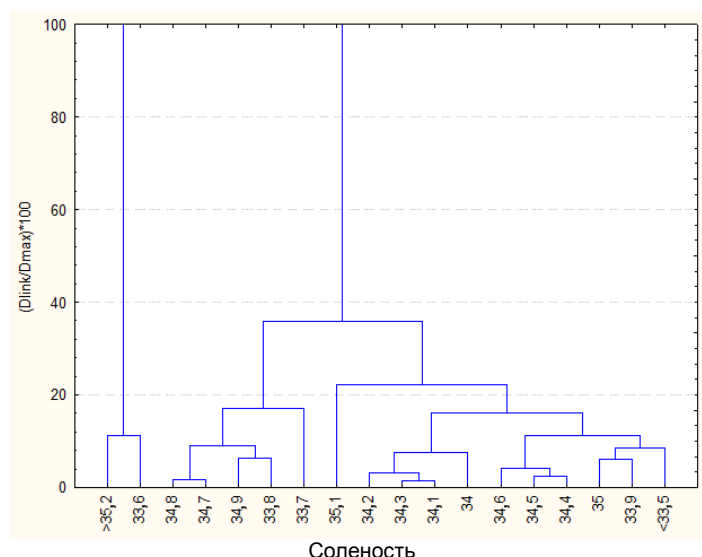


Рис. 3.3.6. Результаты кластерного анализа уловов рыб при различной придонной солености воды в августе – сентябре 2004-2010 гг.

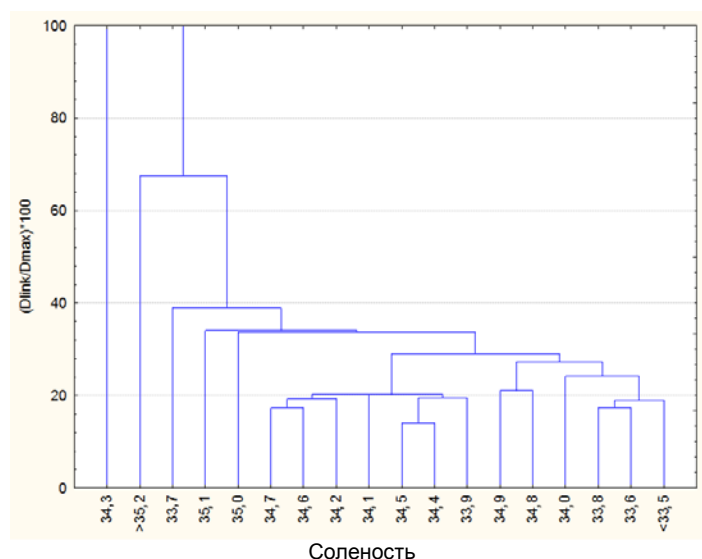


Рис. 3.3.7. Результаты кластерного анализа уловов рыб при различной придонной солености воды в октябре – декабре 1998-2010 гг.

В целом по отношению к придонной солености воды в Баренцевом море можно условно выделить три основных типа сообществ рыб:

- прибрежный (соленость примерно до 33,8-34,0): характерными видами являются европейский керчак, арктический шлемоносец, песчанки, шиповатый кругллопер, лиманда и ледовитоморская лисичка.

- эврихалинный (соленость более 34,8-35,0): к этому сообществу принадлежит большинство наиболее массовых видов рыб Баренцева моря (треска, пикша, камбал-ерш, звездчатый скат и др.) и большое количество непромысловых видов рыб.

- океанический (соленость от 33,8-34,0 до 34,8-35,0): характерными видами являются черный палтус, окунь-клювач, путассу, северный макрурус, северный и другие скаты.

В то же время необходимо отметить, что ряд эврихалинных видов (треска, пикша, сайка, камбала-ерш, звездчатый скат и др.) могут встречаться и составлять основу уловов на разных глубинах во всех выделенных типах ихтиоценов.

3.4. Влияние условий обитания на распределение рыб в Баренцевом море

Полученные данные позволяют выделить несколько основных групп видов рыб по обширности их распространения в Баренцевом море в зависимости от условий их обитания.

В целом четко прослеживается зависимость между диапазоном условий обитания и обширностью их распространения в Баренцевом море. Виды, для которых характерен узкий диапазон какой-либо одной или нескольких характеристик условий обитания, как правило, встречаются в ограниченном районе моря. Типичным примером таких видов является шиповатый круглопер, который обычно обитает на глубинах менее 100 м. Как результат, район распространения рыбы этого вида в Баренцевом море ограничен и прибрежными мелководными районами около архипелагов Шпицберген (включая о-ва Медвежий и Надежды) и Земля Франца-Иосифа, и в южной части моря, у о-ва Колгуев, и вдоль восточного побережья архипелага Новая Земля (рис. 3.4.3). Широкий диапазон глубин, температур и солености для отдельного вида обуславливает его широкое же распространение. Наиболее характерный пример – звездчатый скат, который обитает практически на всей акватории Баренцева моря, за исключением наиболее холодноводной северо-восточной части моря (рис. 3.4.6).

Анализ зависимости распространения (оно может быть выражено встречаемостью в уловах) различных видов рыб от диапазона предпочитаемых глубин, температур и соленостей показал, что наиболее хорошо оно аппроксимируется логарифмической кривой (рис. 3.4.1).

Наиболее важными факторами, влияющими на степень распространения видов в Баренцевом море, оказались температура воды и, несколько в меньшей степени, глубина моря, коэффициенты детерминации для которых составили 0,52 и 0,50 соответственно (при $p < 0,005$). Соленость воды оказывала значительно меньшее влияние на степень распространенности видов, значение R^2 не превышало 0,34.

В связи с этим, очевидно, что распределение отдельных видов рыб и ихтиоценов в целом определяется в большей степени температурой воды и глубиной моря. Таким образом, можно выделить следующие группы видов по их распространению и условиям обитания в Баренцевом море:

– тепловодные виды: в эту группу входят представители различных биотопических и трофических групп, которые относятся в основном к южнобореальной зоогеографической группе. Распространение видов этой группы приурочено преимущественно к тепловодной юго-западной части Баренцева моря. Наиболее типичными представителями являются такие виды, как североевропейская аргентина, тресочка Эсмарка, четырехусый налим, окунь вивипарус (рис. 3.4.2).

– прибрежные арктические виды: в эту группу входят представители различных биотопических и трофических групп, которые относятся в основном к арктической и аркто-бореальной зоогеографическим группам. Распространение этих видов ограничено прибрежной зоной восточного Мурмана, архипелагов Новая Земля, Шпицберген и Земля Франца-Иосифа, а также мелководных банок в открытых районах

моря (Шпицбергенская банка, Гусиная банка) в водах с низкой температурой. Наиболее характерными представителями являются арктический шлемоносец, ледовитоморская лисичка и шиповатый круглонер (см. рис. 3.4.3).

– прибрежные тепловодные виды: в эту группу входят представители различных биотопических и трофических групп, которые относятся в основном к южно-бореальной и бореальной зоогеографическим группам. Распространение этих видов ограничено прибрежной зоной западного Мурмана и Норвегии, южным и западным побережьем архипелага Шпицберген, в районе действия теплых течений. Наиболее характерными представителями являются европейский керчак и лиманда (рис. 3.4.4).

– глубоководные виды: в эту группу входят представители различных биотопических и трофических групп, обитающие на глубинах более 400-500 м, которые относятся к различным зоогеографическим группам (арктическая, бореальная, преимущественно бореальная). Распространение видов этой группы в Баренцевом море достаточно узкое и ограничивается в основном склоном континентального шельфа на западе и севере моря, а также в глубоководных желобах. Наиболее типичными представителями являются европейская химера, северный макрурус, полярный налим, окунь-клювач и черный палтус (рис. 3.4.5).

– широко распространенные бореальные виды: в эту группу входят представители различных биотопических и трофических групп, которые относятся в основном к бореальной и преимущественно бореальной зоогеографическим группам. Эти виды встречаются практически на всей акватории Баренцева моря, за исключением наиболее северных холодноводных районов. В то же время максимальная численность таких видов отмечается южнее границы полярного фронта. Наиболее характерными видами являются звездчатый скат, треска, пикша и камбала-ерш (см. рис. 3.4.6).

– широко распространенные арктические виды: в эту группу входят арктические и аркто-бореальные виды, которые встречаются на широкой акватории открытых районов Баренцева моря севернее фронтальной зоны. Наиболее типичными представителями являются сайка, полярный триглопс и чернобрюхий липарис (рис. 3.4.7).

– случайные вселенцы: в эту группу входят преимущественно пелагические (мезо-, бати- и эпипелагические) виды (представители широко распространенных и южно-бореальной зоогеографических групп), которые теплыми течениями заносятся в Баренцево море. Численность этих видов в Баренцевом море, как правило, крайне невелика. Для них Баренцево море является зоной стерильного выноса, так как эти виды в данном районе не размножаются и в то же время не могут мигрировать в более южные районы с благоприятными для нереста условиями. В Баренцевом море такие виды встречаются преимущественно в зоне действия теплых течений или у склона континентального шельфа. Наиболее характерными представителями являются северная бентозема, северный веретенник и мавролик (рис. 3.4.8).

Таким образом, в ихтиофауне Баренцева моря существуют обособленные группы видов, отличающиеся между собой предпочитаемыми условиями обитания. Наиболее важными факторами для большинства видов являются температура воды и глубина моря, в то время как соленость играет менее важную роль. Условия обитания определяют распространение различных видов рыб в Баренцевом море, причем виды с широким диапазоном предпочитаемых глубин, температур и соленостей имеют более широкое же распространение.

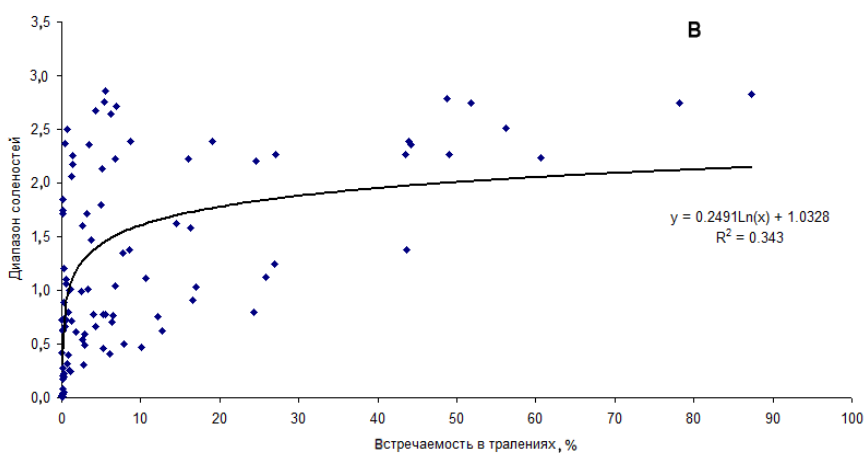
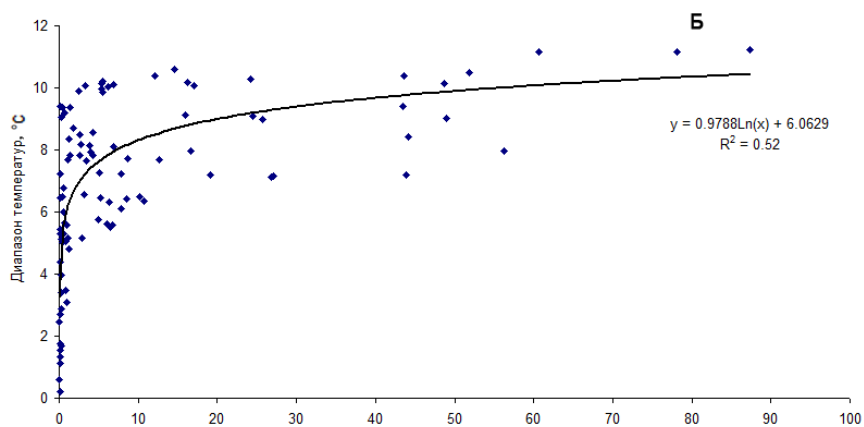
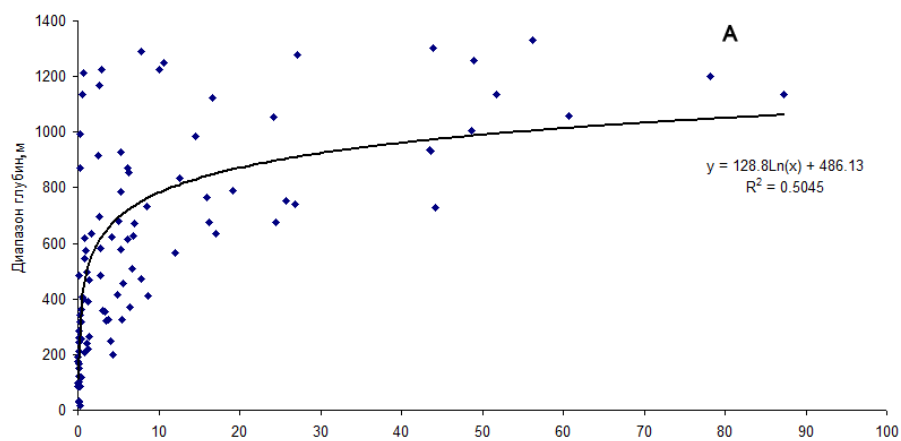


Рис. 3.4.1. Зависимость встречаемости в уловах видов рыб от диапазонов условий их обитания (А – глубина, Б – температура, В – соленость)

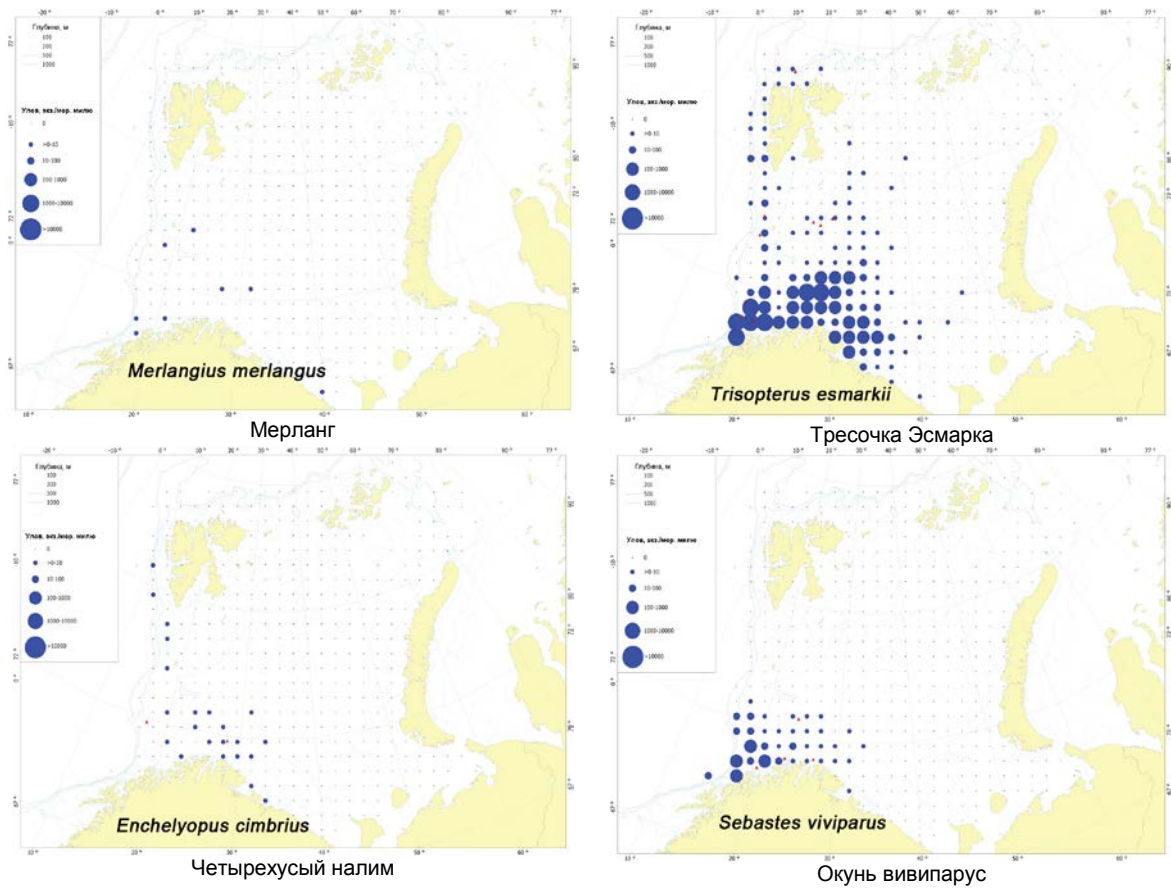


Рис. 3.4.2. Распространение тепловодных видов в Баренцевом море

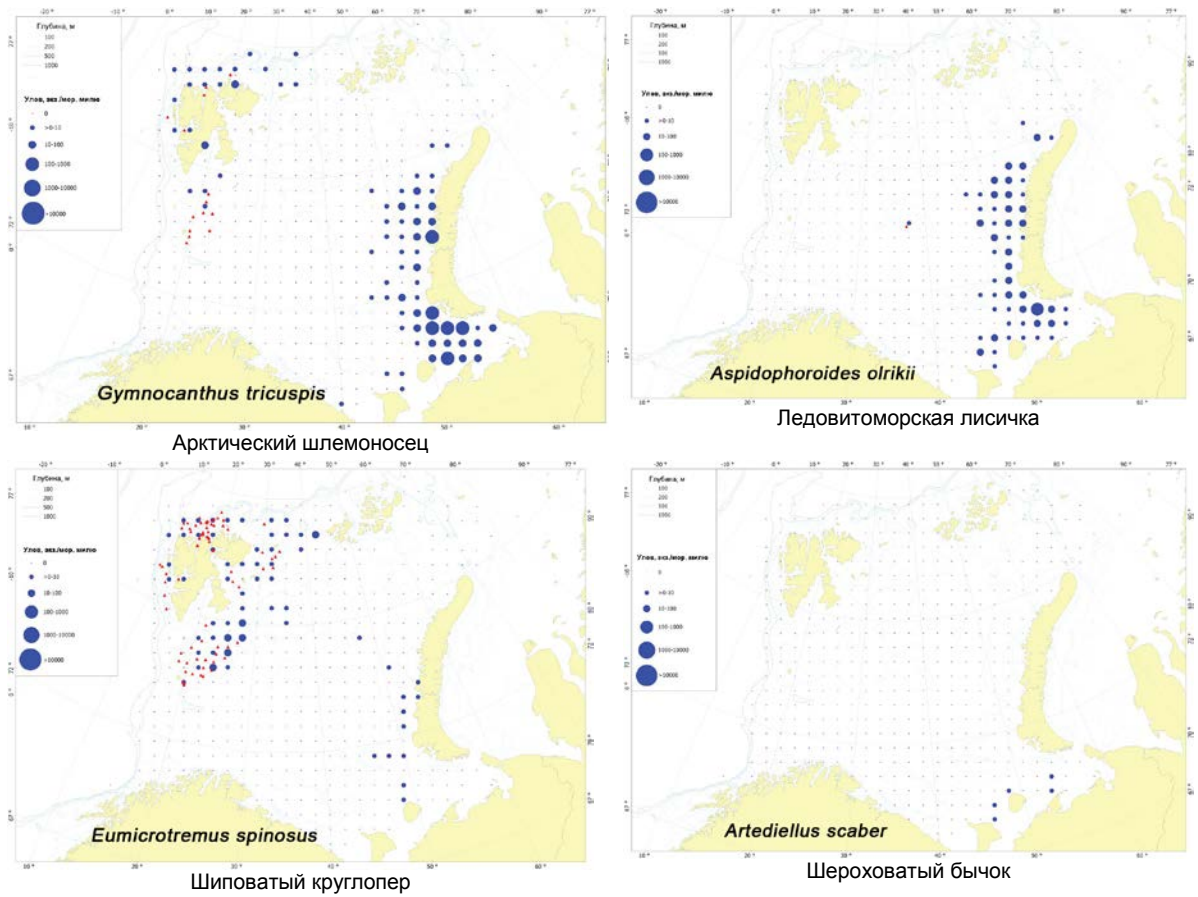


Рис. 3.4.3. Распространение прибрежных арктических видов в Баренцевом море

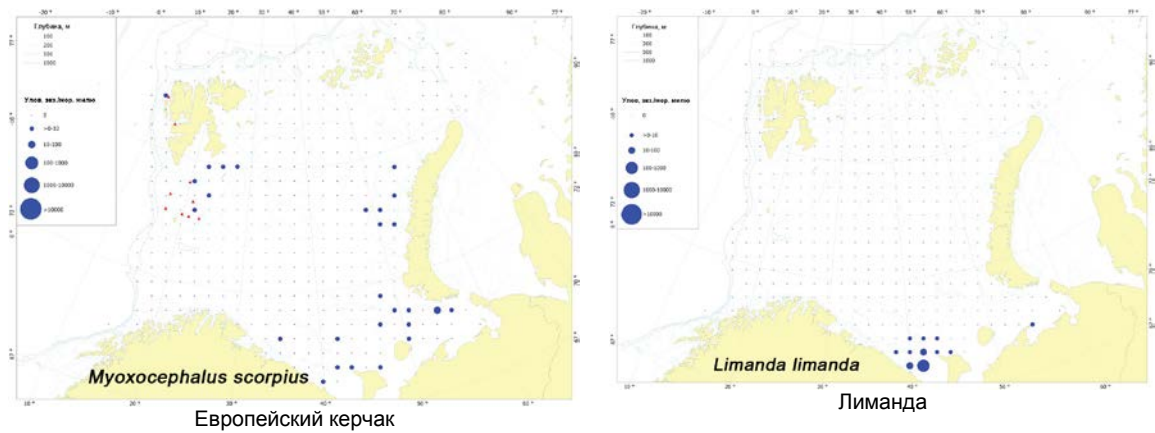


Рис. 3.4.4. Распространение прибрежных тепловодных видов в Баренцевом море

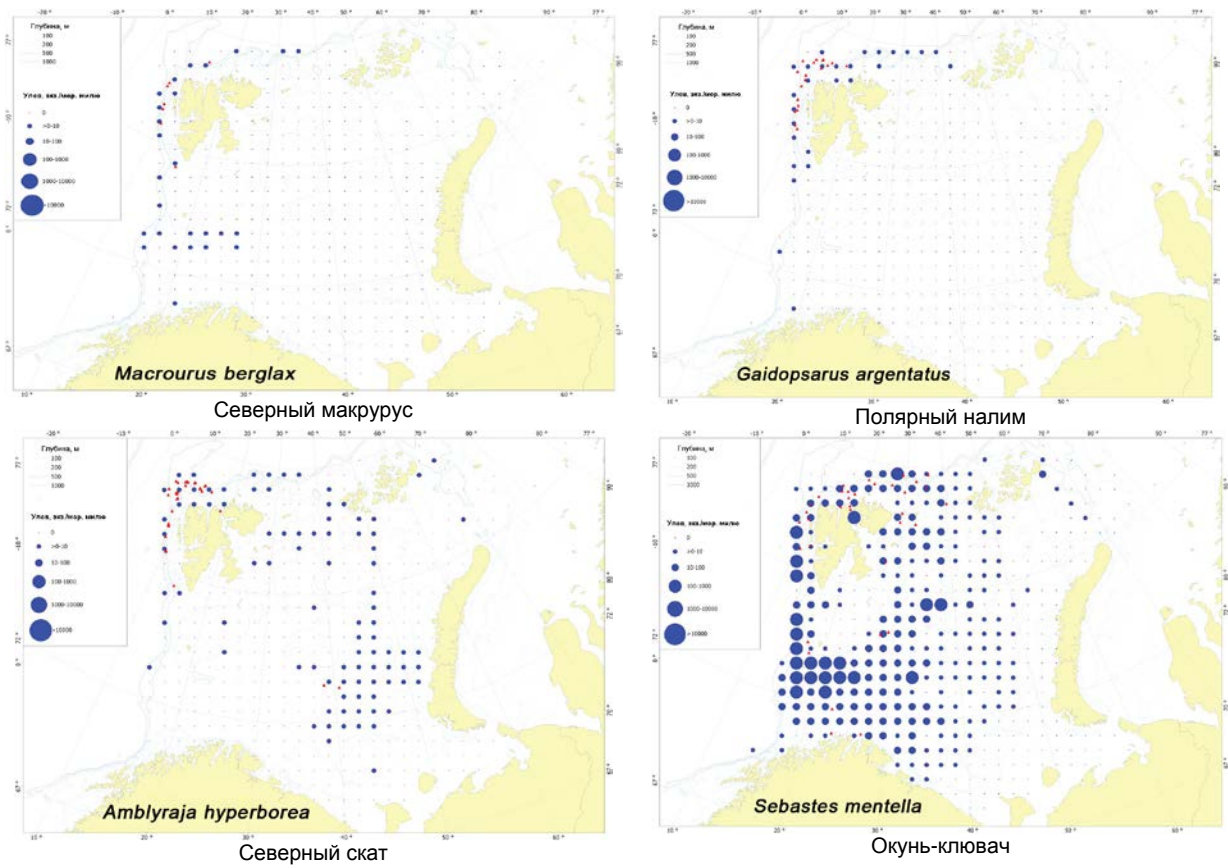


Рис. 3.4.5. Распространение глубоководных видов в Баренцевом море

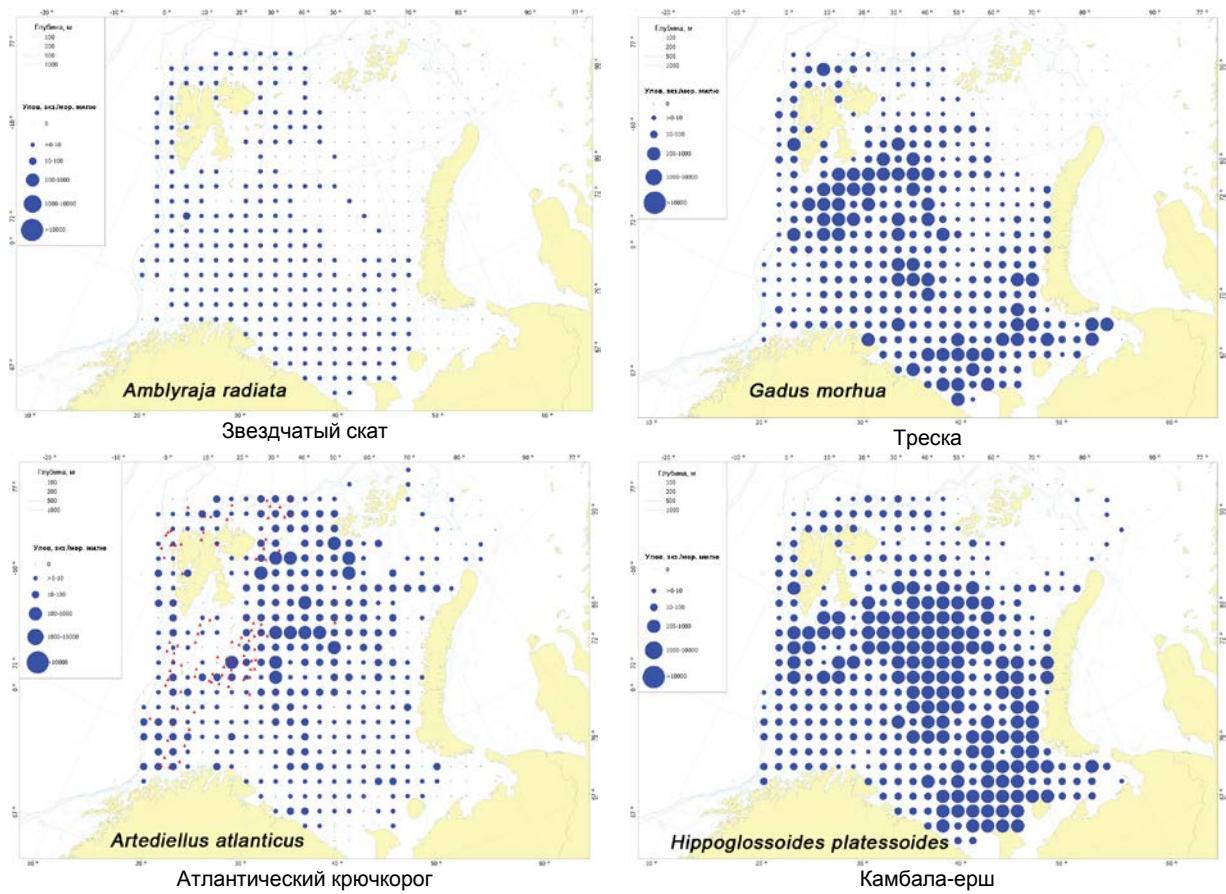


Рис. 3.4.6. Распределение широко распространенных бореальных видов в Баренцевом море

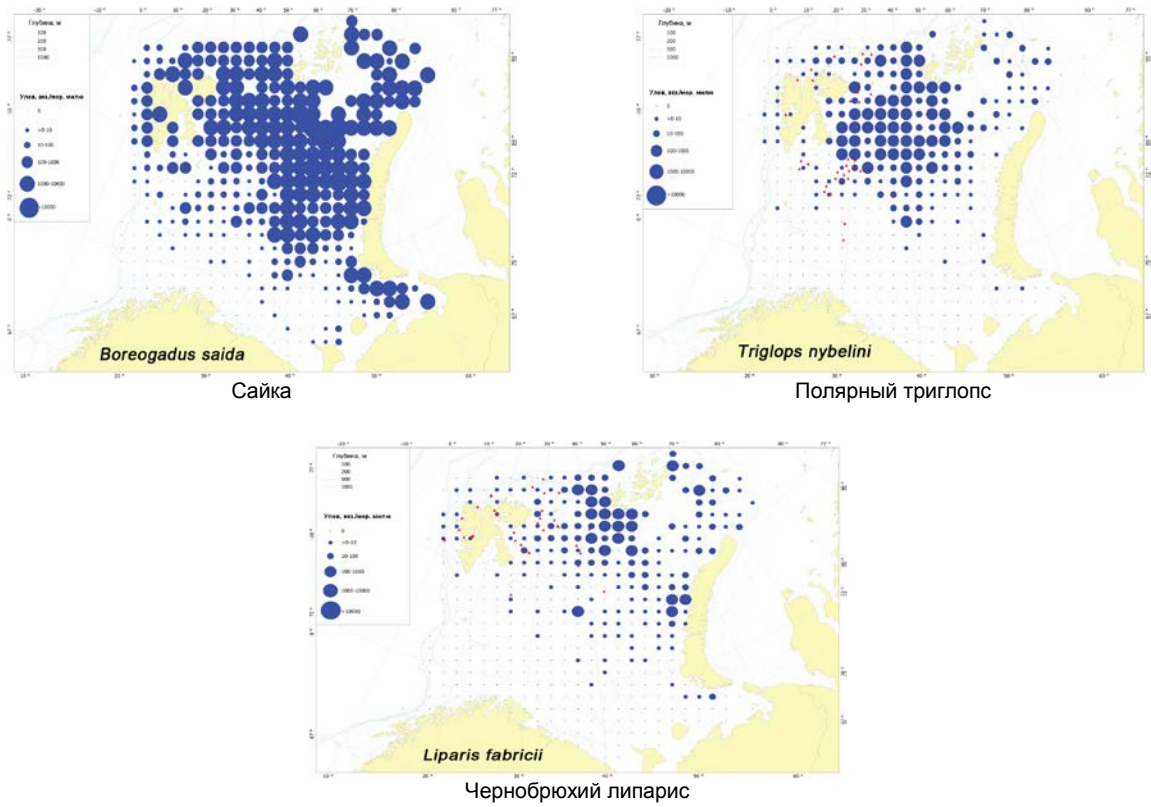


Рис. 3.4.7. Распределение широко распространенных арктических видов в Баренцевом море

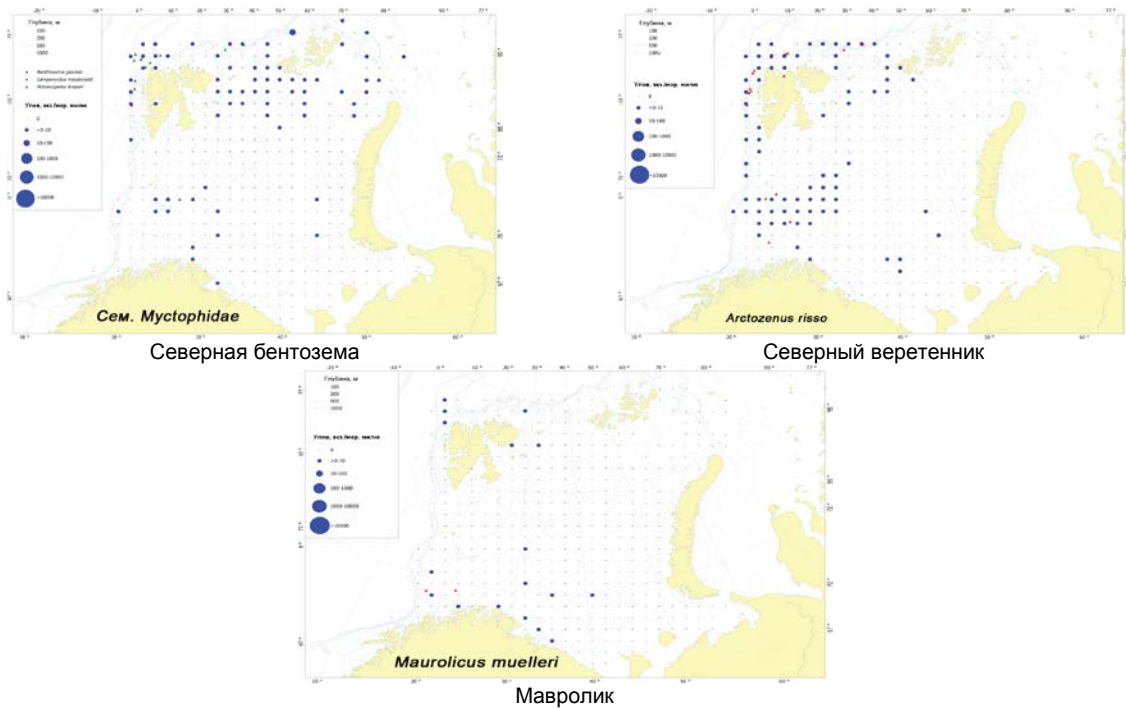


Рис. 3.4.8. Распространение видов-случайных вселенцев в Баренцевом море

4. СТРУКТУРА И ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА ИХТИОЦЕНА БАРЕНЦЕВА МОРЯ

В течение длительного периода исследователи ихтиоцена Баренцева моря ограничивались изучением распределения и биологии отдельных видов рыб, по большей части промысловых. Первые работы, в которых рассматривали структуру и пространственно-временную динамику сообществ рыб Баренцева моря, стали появляться только в конце 1980-х годов. В первую очередь это было связано с отсутствием данных о видовой идентификации всех видов рыб в исследовательских съемках как российских, так и норвежских.

Следует отметить, что в других районах Мирового океана такие исследования были начаты несколько раньше. Так, в районах Роколл и Поркьюпайн изучение сообществ рыб проводилось уже в начале 1990-х годов (Deep demersal fish..., 1991a, b; Gordon, Bergstad, 1992; A comprasion of the deep water..., 1996). В это же время были начаты исследования в Норвежском море (Bergstad, 1990b; Bergstad, Bjelland, Gordon, 1999). Подобные работы были выполнены также и в других прибрежных морях Северной Европы (Rogers, Ellis, 2000; Ellis, Rogers, Freeman, 2000; The distribution structure..., 2002; Mediterranean and Atlantic..., 2004).

В Северо-Западной Атлантике исследования ихтиоценов также стали выполняться с 1990-х годов (Gomes, Haedrich, Rice, 1992; Paz, 1996; Rätz, 1999; Jørgensen, Hvinkel, Treble, 2011; Spatial structuring of fish..., 2011).

В России уже достаточно давно (с 1980-х годов) интенсивные исследования ихтиоценов ведутся в дальневосточных морях (Батыцкая, 1984; Благодеров, Колесова, 1985; Борец, 1985 и др.), но наиболее интенсивно – с 1990-х годов (Борец, 1997; Дударев, 1996; Ильинский, 1998; Орлов, 1998; Орлов, Токранов, Тарасюк, 2000; Состояние донных ихтиоценов..., 2001 и др.). Одновременно с проведением исследований большое внимание было уделено методическим вопросам оценки биологического разнообразия и анализа структуры сообществ рыб (Волвенко, 1998, 2001 и др.). Многолетние широкомасштабные исследования позволили суммировать информацию о состоянии и продуктивности пелагических и донных сообществ различных районов (Дулупова, Борец, 1990; Шунтов, Дулупова, 1996) и подготовить серию атласов, в которых были обобщены данные по биологическим сообществам дальневосточных морей России, в том числе и по ихтиоценом (Атлас количественного распределения..., 2003, 2004, 2005, 2006).

Наиболее интенсивные и многолетние исследования были выполнены для ихтиоцена Северного моря (Harding, Woolner, Daan, 1986; Greenstreet, Hall, 1996; Changes in abundance..., 1996; Walker, Heessen, 1996; Jennings, Greenstreet, Reynolds, 1999; Impact of fishing..., 2000; Ehrich, Stransky, 2001; Changes in the North Sea..., 2005 и др.). Также были разработаны и оценены новые методы описания и характеристики различных показателей структуры и некоторых аспектов ихтиоценов (Rice, Gislason, 1996; Gislason, Rice, 1998; Rochet, Trenkel, 2003; Daan, 2005; Long-term trends..., 2002; Greenstreet, Rogers, 2006 и др.).

Для Баренцева моря первые сведения по составу и структуре ихтиоцена появились в конце 1980-х годов по данным норвежских зимних съемок в южной части Баренцева моря (Burgos, 1989).

В дальнейшем такие исследования были продолжены только в 2000-х годах. На небольшом материале (15-20 донных тралений) была изучена структура донных ихтиоценов в юго-восточной части Баренцева моря (Печорское море) (Карамушко,

Александров, 2003), а также некоторые аспекты биологического разнообразия рыб и структуры сообществ рыб в небольших локальных районах Баренцева моря (Карамушко, Таскина, 2004; Таскина, 2003, 2004а,б, 2005).

По данным осенне-зимней съемки ПИНРО нами была рассмотрена структура ихтиоцены на значительной акватории Баренцева моря, за исключением северных и северо-восточных районов (Долгов, 2004а).

М. Фоссхайм с соавторами (Fossheim, Nilssen, Aschan, 2006) по данным норвежских зимних съемок рассмотрели сообщества рыб в южной и центральной частях Баренцева моря и выделили несколько групп видов рыб по отношению к температуре воды.

И. Бирчедал и О. Хейнес (Byrkjedal, Høines, 2007) по данным одного рейса изучили особенности распределения большого количества видов рыб в юго-западной и центральной частях Баренцева моря и разделили 58 видов на несколько групп в зависимости от их распределения относительно Полярного фронта и условий окружающей среды.

Т. Вильямс с соавторами (Williams, Helle, Aschan, 2008) рассмотрели распределение и сообщества хрящевых рыб вдоль побережья Норвегии, в том числе в Баренцевом море.

Однако все эти исследования были выполнены для отдельных участков или районов моря и не охватывали всю акваторию моря. Комплексные исследования стали возможными только после начала совместной российско-норвежской экосистемной съемки, которая охватывает практически все Баренцево море и при выполнении которой стали учитываться все виды рыб в уловах. Для более точной видовой идентификации рыб в этой съемке были проведены специальные семинары для повышения квалификации участников съемки, согласованы методы определения рыб при участии и методической помощи российских и норвежских ихтиологов-систематиков.

При анализе состава и структуры ихтиоцены Баренцева моря необходимо принимать во внимание тот факт, что количество видов, встречающихся в научных и промысловых уловах, значительно ниже количества видов из полного списка ихтиофауны Баренцева моря. Так, из 222 видов, включенных в наш список рыб Баренцева моря, в 1998-2010 гг. регулярно встречались в научных съемках около 100 видов (менее 50 % от полного списка), причем некоторые из таких видов отмечались в единичных экземплярах и не каждый год.

Сходная ситуация наблюдалась и для других морей. Так, в Северном море в съемках регулярно отмечали 87 видов рыб (Ecology of North Sea..., 1990), хотя общее число видов составляет 224 (Atlas of the North Sea..., 1993). В желобе Рокколл встречалось 66 видов донных рыб (Gordon, Bergstad, 1992). На Фарерском плато в уловах встречались не более 59 видов рыб (Magnussen, 2002), несмотря на то, что общее число видов в этом районе более 170 (Joensen, Tåning, 1970; URL: <http://www.fishbase.org>). На Гранд-банке основу уловов составляли 29-34 видов (Gomez, Haedrich, Rice, 1992). На континентальном склоне Ньюфаундленда отмечали 39 видов донных рыб (Snelgrove, Haedrich, 1985).

4.1. Размерная структура сообществ рыб Баренцева моря

Размерная структура ихтиоцена имеет важное значение для правильного понимания трофических связей между различными видами рыб. Доминирование мелких видов рыб показывает доступную кормовую базу для хищников более высоких трофических уровней и, соответственно, большую устойчивость экосистемы в целом. В то же время необходимо учитывать, что размерная структура уловов во многом определяется характеристиками и уловистостью используемых орудий лова и может не вполне объективно отражать размерную структуру сообществ рыб.

В Баренцевом море максимальные размеры большинства рыб не превышают 100 см, количество видов, достигающих длины более 100 см, не превышает 12, а длины более 150 см – 4 (рис. 4.4.1). Наибольшая численность рыб отмечается в размерных группах от 25 до 60 см (рис. 4.4.2). По данным российских осенне-зимних съёмок, средняя длина рыб в ихтиоцене в среднем за 1998-2010 гг. составляла 40,5 см.

Размерные показатели ихтиоцена Баренцева моря значительно отличаются от показателей ихтиоцена Карского моря, в котором по численности преобладают мелкие рыбы длиной 5-15 см (рис. 4.1.3). Сходная картина размерного состава рыб отмечается и в северной и северо-восточной холодноводных частях Баренцева моря (акватория между архипелагами Шпицберген и Земля-Франца Иосифа, а также районы, прилегающие к Карскому морю). Здесь в ихтиоцене доминируют мелкие пелагические рыбы (сайка, мойва, полярный триглопс, липарисы), формирующие богатую кормовую базу для хищных рыб, особенно трески, которая в последние теплые годы (2000-2010 гг.) регулярно заходила в северную часть моря и интенсивно откармливалась рыбами этих видов.



Рис. 4.1.1. Количество видов рыб в 5-см размерных классах в Баренцевом море

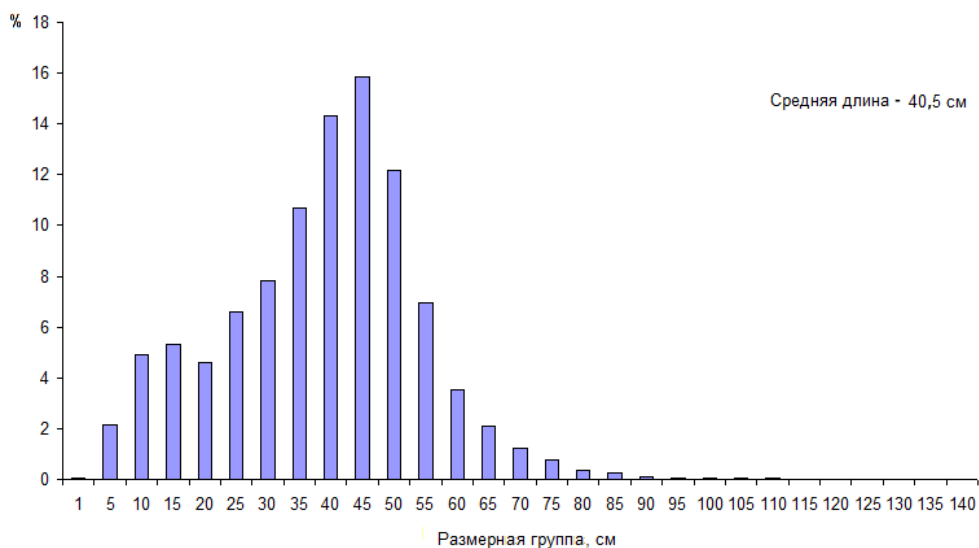


Рис. 4.1.2. Обобщенный размерный состав рыб из уловов в Баренцевом море, по осредненным данным осенне-зимней съемки 1998-2010 гг.

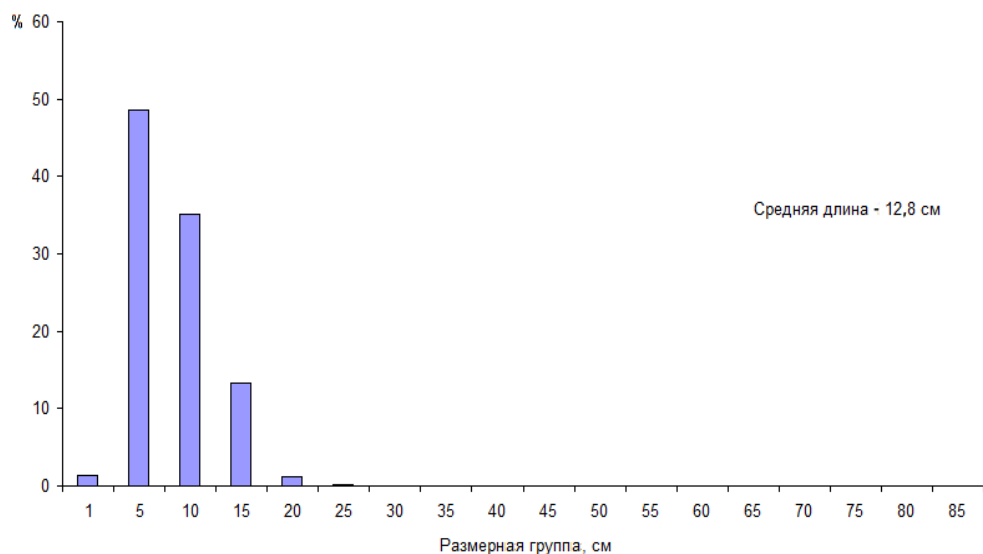


Рис. 4.1.3. Размерный состав рыб из уловов в Карском море, по осредненным данным 2007-2008 гг.

4.2. Распространение различных видов рыб в Баренцевом море

Видовой состав и структура ихтиоценов во многом определяются распространением отдельных видов рыб. Степень обычности и, соответственно, косвенно площадь распространения в Баренцевом море отдельных видов рыб достаточно хорошо характеризуются количеством тралений, в которых встречался данный вид, относительно общего числа выполненных тралений (рис. 4.2.1, 4.2.2).

Наиболее обычными и широко распространенными видами в Баренцевом море являются камбала-ерш и треска, которые встречались в среднем в 87,3 и 78,1 % тралений в августе – сентябре и в 93,4 и 93,2 % тралений соответственно в октябре – декабре. Диапазон изменений распространения этих видов был довольно небольшим,

причем даже в годы с менее широким распределением они встречались не меньше чем в 67-82 % тралений в августе – сентябре и в 87-89 % тралений в октябре – декабре.

Встречаемость других многочисленных видов в разные сезоны была различной.

В августе – сентябре следующие 3 по встречаемости вида (атлантический крючкорог, сайка и пикша) встречались в 51-60 % тралений, а еще 6 видов (черный палтус, мойва, пятнистый лептокрин, атлантическая лисичка, окунь-клювач и звездчатый скат) – в 43-49 % тралений. Еще 15 видов встречались в 10-27 % тралений, а остальные виды (82 вида) – в менее 10 % тралений.

В октябре – декабре следующие 3 по встречаемости вида (пикша, звездчатый скат и черный палтус) встречались в 54-75 % тралений, однако диапазон изменений их распространения был значительно больше, чем у видов предыдущей группы (от 48-56 до 65-91 %). Еще 18 видов встречались в 10-48 % тралений, а остальные виды (91 вид) – в менее чем 10 % тралений.

Сходные результаты были получены другими авторами. Так, по данным И. Бирчедала и О. Хейнеса (2007), наиболее распространенными видами были также камбала-ерш и треска (95-96 % тралений). Однако, согласно их информации, среди видов, встречающихся в более 50 % тралений, помимо промысловых (пикша, окунь-клювач) были такие непромысловые виды, как звездчатый скат, карепрокт Дерюгина, атлантический крючкорог и тонкий ликод. Это было вызвано относительно небольшой акваторией исследований, которая располагалась в основном в западной тепловодной части моря.

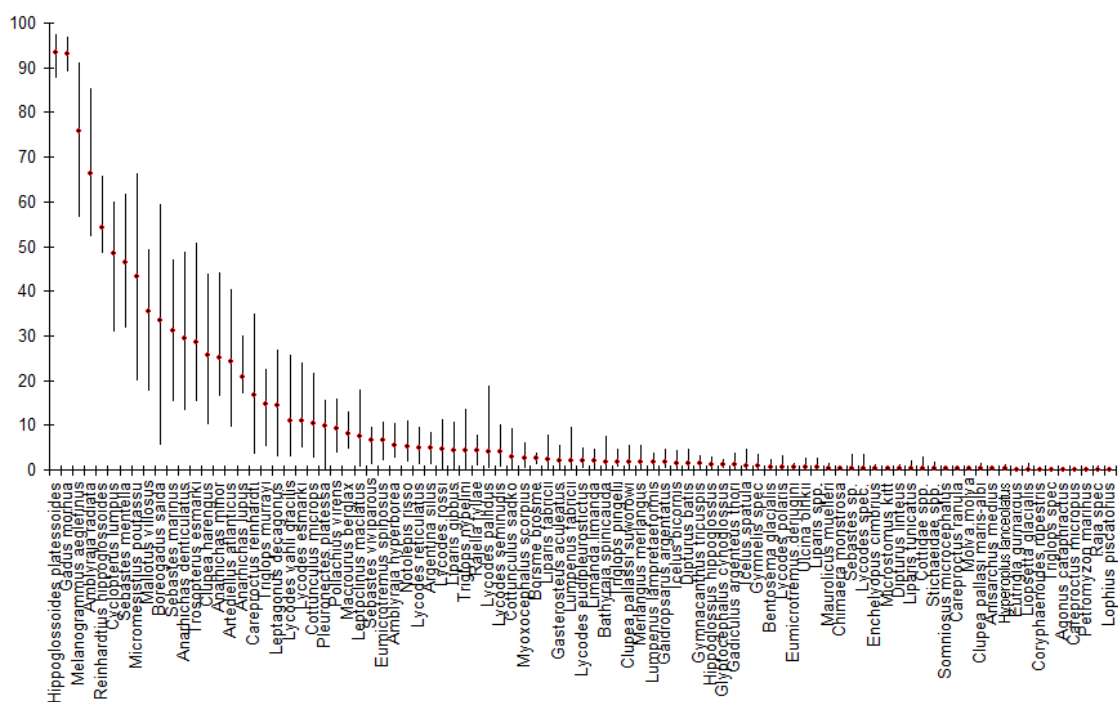


Рис. 4.2.1. Встречаемость рыб различных видов в осенне-зимних съемках в 1998-2010 гг., % от общего количества тралений

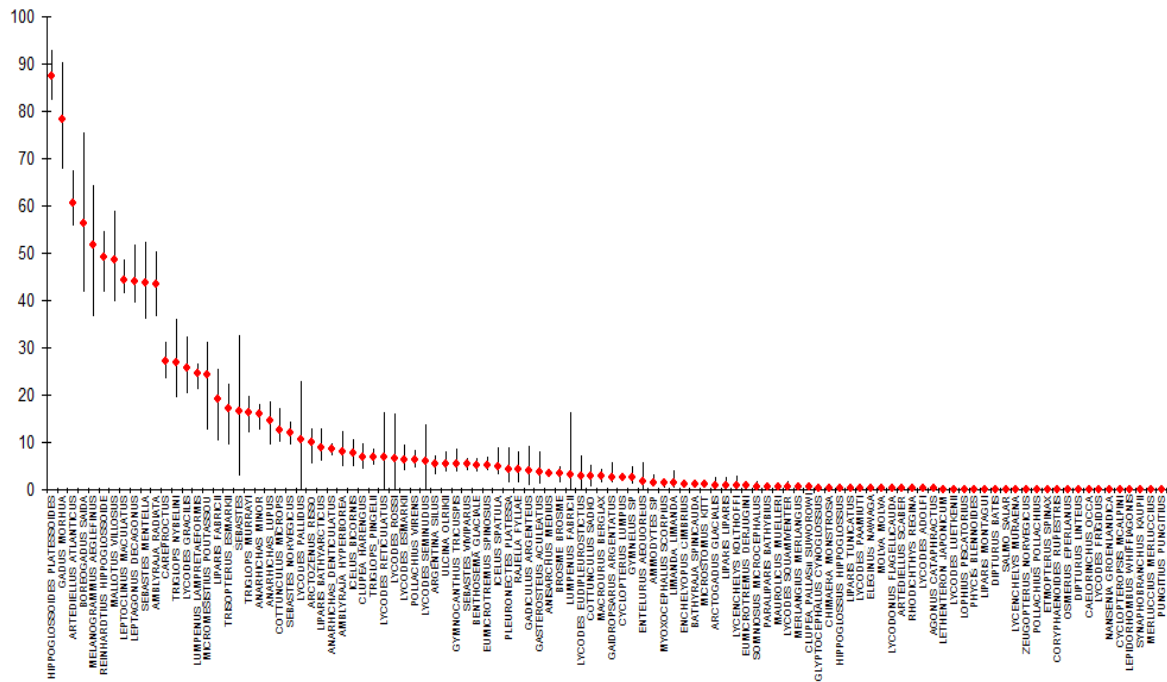


Рис. 4.2.2. Встречаемость рыб различных видов в экосистемных съемках в 2004-2010 гг., % от общего количества тралений

Анализ зависимости между численностью отдельных видов рыб и их встречаемостью в съемках показал ее существование для большинства видов рыб, высокие значения коэффициента Пирсона ($R^2 > 0,5$) отмечались для 66 из 86 видов, или около 76 % (рис. 4.2.3).

У холодноводных видов (арктические, преимущественно арктические и арктобореальные) такая зависимость отмечалась у 80-100 %. У тепловодных видов (южнобореальные) доля была несколько ниже (75 %). У наиболее широко распространенных в Баренцевом море видов (преимущественно бореальные) подобная зависимость была выявлена только у 67 % видов, в частности у трески и пикши такой четкой зависимости выявлено не было, это, вероятно, объясняется тем, что акватория съемок не полностью покрывает район распределения этих видов.

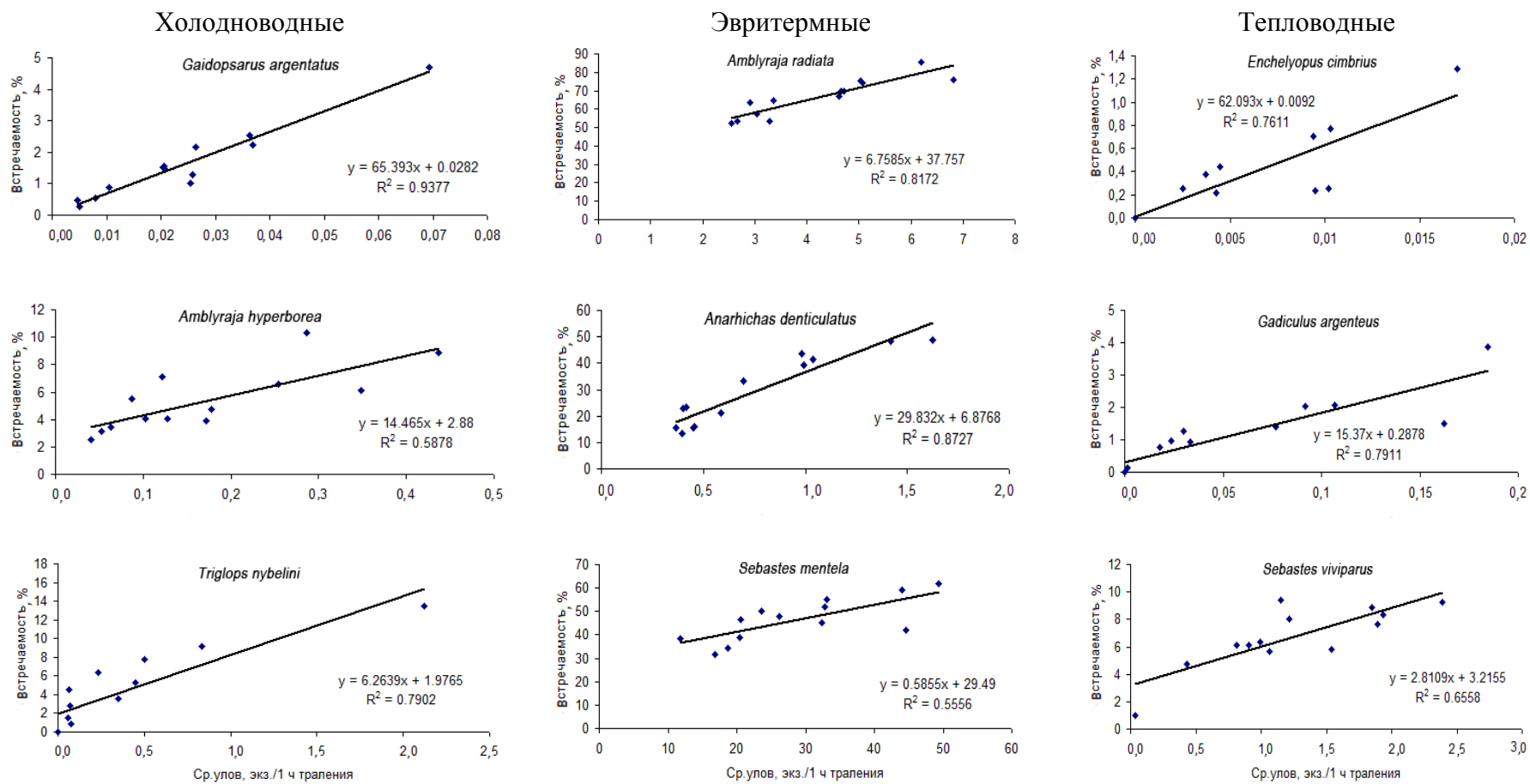


Рис. 4.2.3. Зависимость между частотой встречаемости в уловах и площадью распространения холодноводных, эвритермных и тепловодных видов, по данным осенне-зимних съемок 1998-2010 гг.

4.3. Влияние океанографических характеристик на распределение рыб в Баренцевом море

Повышение температуры воды в Баренцевом море за счет усиления адвекции теплых атлантических вод приводит к увеличению общей численности тепловодных видов и их более широкому распространению с расширением границы ареала в северном и восточном направлениях. Одновременно с увеличением затока атлантических вод сокращается площадь распространения холодноводных арктических видов (северный скат, карепрокты, большинство ликоидов, полярный триглопс и др.).

По данным российских осенне-зимних съемок были выявлены достаточно четкие связи между различными показателями распределения рыб (минимальные и максимальные широта и долгота, интервалы широты и долготы) и океанографических характеристик (индекс, градиент и средняя температуры воды на фронтальных зонах на глубинах 50 и 100 м, температура воды на 7 стандартных океанографических разрезах). Такие зависимости отмечались у 62 видов рыб, однако наибольшее количество выявленных парных зависимостей наблюдалось у беломорской сельди (49), серой триглы (28), тупорылого макруруса (24), аргентины (22), четырехусого налима (14), малоглазого коттункула (12) парусного ската (10) и мерланга (9).

Наиболее тесные зависимости были выявлены между океанографическими характеристиками и распределением рыб с ограниченным ареалом в Баренцевом море, причем как у холодноводных, так и тепловодных. Так, большинство показателей распределения холодноводной беломорской сельди и тепловодного четырехусого налима зависели от различных характеристик фронтальной зоны на глубине 50 и 100 м и температуры воды на прилегающих разрезах (табл. 4.3.1).

Анализ данных исследовательских съемок выявил существенные изменения в распределении целого ряда видов рыб, произошедшие в последние годы. Северная и восточная границы распределения многих тепловодных видов сместились значительно севернее и/или восточнее границ, ранее указывавшихся для этих видов в Баренцевом море, причем как по относительно старым данным (Андряшев, 1954), так и по более современным (Pethon, 2005). Например, северная граница встречаемости северного веретенника, по данным А. П. Андряшева (1954), не заходила далее о-ва Медвежий (примерно 74-75° с.ш.). В настоящее время этот вид встречается вдоль побережья архипелага Шпицберген, на акватории между архипелагами Шпицберген и Земля Франца-Иосифа и далее, вплоть до смежных участков Карского моря (рис. 4.3.1). Сходная картина расширения ареалов отмечалась и для иных тепловодных видов: аргентина, тресочка Эсмарка (см. рис. 4.3.1) и ряд других.

Таким образом, наши исследования подтверждают сдвиг распределения многих видов рыб в морях Северо-Восточной Атлантики в северном направлении (Quéro, Du Buit, Vayne, 1998; Long-term increases..., 2004; Climat change..., 2005). В ряде случаев это было четко связано с вариациями температуры воды и другими характеристиками окружающей среды (Murawski, 1993; Baltic cod recruitment..., 2005; Weijerman, Lindeboom, Zuur, 2005), хотя иногда довольно трудно выявить, является ли такое смещение ареалов результатом влияния климатических изменений или изменениями в структуре популяций рыб (Changes in the North Sea..., 2005; Daan, 2006).

Таблица 4.3.1

Значения коэффициентов детерминации (R^2) между различными показателями распределения беломорской сельди и четырехусого налима и океанографическими характеристиками Баренцева моря

Океанографическая характеристика	Широта*			Долгота*		
	мин.	макс.	диапазон	мин.	макс.	диапазон
Беломорская сельдь <i>Clupea pallasii marisalbi</i>						
Кольский разрез (средняя температура воды в слое 0-200 м)	0,22	0,95	0,36	0,21	0,82	0,00
Индекс фронтальной зоны (50 м)	0,97	0,61	0,07	0,96	0,05	0,68
Градиент фронтальной зоны (50 м)	0,53	0,00	0,87	0,53	0,43	0,89
Средняя температура фронтальной зоны (50 м)	0,90	0,74	0,01	0,89	0,13	0,54
Индекс фронтальной зоны (100 м)	0,93	0,70	0,03	0,92	0,10	0,59
Градиент фронтальной зоны (100 м)	0,98	0,42	0,19	0,98	0,00	0,84
Средняя температура фронтальной зоны (100 м)	0,56	0,00	0,85	0,56	0,40	0,91
Разрез 3, ст. 2-6 (0-200 м)	0,61	0,97	0,05	0,60	0,43	0,21
Разрез 52, ст. 5-7 (0-200 м)	0,75	0,04	0,68	0,75	0,22	0,99
Разрез 31, ст. 6-9 (0-200 м)	0,19	0,93	0,39	0,19	0,84	0,00
Разрез 29, ст. 8-12 (0-200 м)	0,75	0,89	0,01	0,75	0,28	0,35
Разрез 37, ст. 12-18 (0-дно)	0,03	0,74	0,65	0,03	0,98	0,05
Кольский разрез, ст. 8-10 (0-дно)	0,95	0,23	0,38	0,96	0,03	0,96
Кольский разрез, ст.3-7 (0-дно)	0,99	0,52	0,12	0,99	0,02	0,76
Четырехусый налим <i>Enchelyopus cimbrius</i>						
Кольский разрез (средняя температура воды в слое 0-200 м)	0,11	0,02	0,15	0,18	0,28	0,06
Индекс фронтальной зоны (50 м)	0,03	0,41	0,33	0,02	0,25	0,16
Градиент фронтальной зоны (50 м)	0,25	0,25	0,55	0,02	0,16	0,40
Средняя температура фронтальной зоны (50 м)	0,17	0,05	0,25	0,30	0,12	0,08
Индекс фронтальной зоны (100 м)	0,32	0,31	0,70	0,06	0,31	0,50
Градиент фронтальной зоны (100 м)	0,31	0,29	0,66	0,03	0,17	0,38
Средняя температура фронтальной зоны (100 м)	0,26	0,12	0,44	0,06	0,56	0,20
Разрез 3, ст. 2-6 (0-200 м)	0,10	0,04	0,02	0,14	0,27	0,01
Разрез 52, ст. 5-7 (0-200 м)	0,63	0,01	0,56	0,41	0,33	0,62
Разрез 31, ст. 6-9 (0-200 м)	0,08	0,19	0,00	0,50	0,06	0,01
Разрез 29, ст. 8-12 (0-200 м)	0,42	0,05	0,14	0,54	0,61	0,08
Разрез 37, ст. 12-18, (0-дно)	0,07	0,01	0,07	0,18	0,14	0,03
Кольский разрез, ст. 8-10, (0-дно)	0,84	0,01	0,46	0,39	0,48	0,40
Кольский разрез, ст.3-7-, (0-дно)	0,05	0,01	0,02	0,07	0,27	0,01

*Жирным шрифтом выделены статистически значимые значения коэффициента Пирсона.

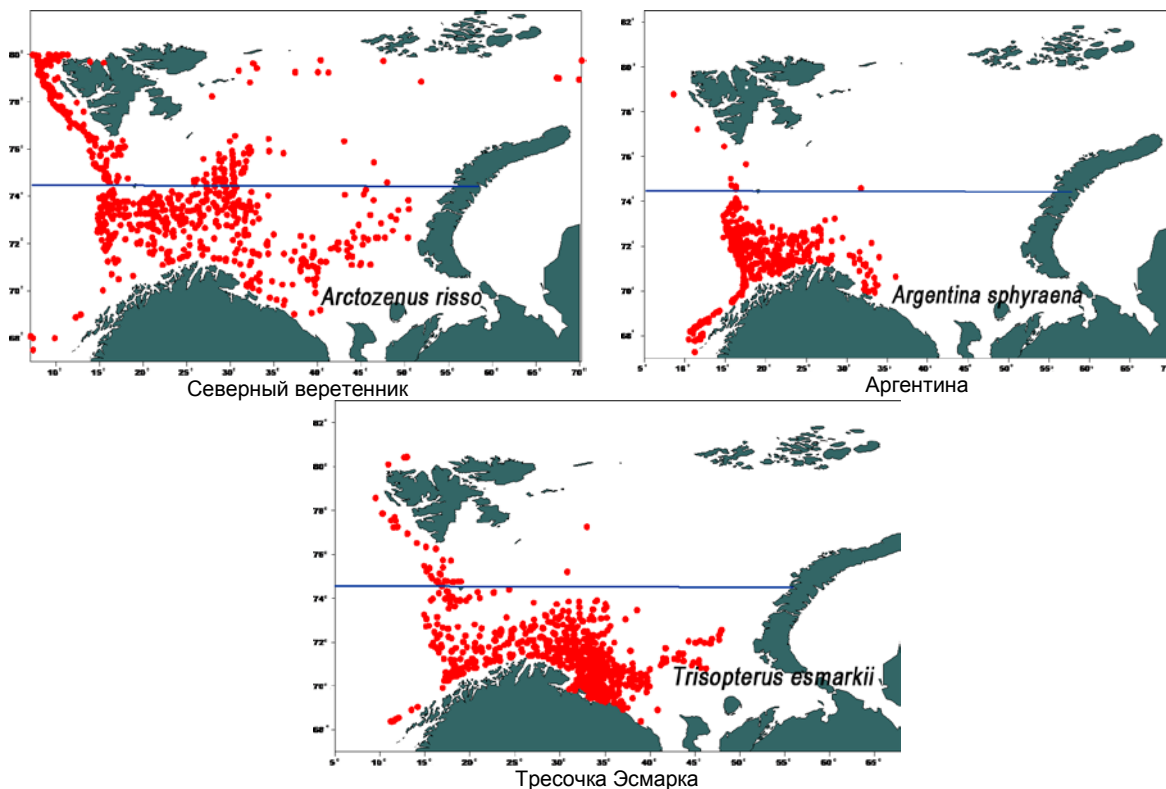


Рис. 4.3.1. Встречаемость в уловах различных видов рыб, по данным исследовательских съемок ПИНРО в 1998-2010 гг., и границы их распределения (прямые линии), по литературным данным

4.4. Типы донных ихтиоценов в Баренцевом море

Данный раздел подготовлен на основе совместной статьи с учеными БИМИ, составленной с использованием общих данных российско-норвежской экосистемной съемки (Demersal fish assemblages..., 2012).

Для более детальной оценки пространственного распределения сообществ рыб и выделения доминирующих типов донных ихтиоценов нами была выбрана экосистемная съемка. Во-первых, эта съемка покрывает почти всю акваторию Баренцева моря, включая северные и северо-восточные районы, которые другими съемками ранее не охватывались. Во-вторых, время проведения этой съемки соответствует наиболее теплomu сезону, в течение которого отмечается в наибольшей степени северное распределение рыб тепловодных видов в период нагула. И, наконец, в этой съемке выполнялась качественная и точная видовая идентификация всех рыб с участием высококвалифицированных ихтиологов-систематиков России и Норвегии.

4.4.1. Идентификация типов донных ихтиоценов

Всего в пелагических и донных тралениях в период проведения экосистемной съемки в 2004-2009 гг. был отмечен 101 вид/таксон рыб (табл. 4.4.1.1). Для более точной оценки типов донных ихтиоценов из анализа были исключены донные глубоководные (глубина более 500 м), мелководные (глубина менее 50 м) и пелагические траления. Кроме того, некоторые виды/таксоны рыб, видовая идентификация которых вызывала сомнения или которые были определены только до

уровня рода или семейства (это в основном касалось данных, собранных на норвежских судах), были объединены в более высокие таксоны. Так, все гимнелисы были объединены в таксон *Gymnelus* sp. (хотя в уловах доминировал *Gymnelus retrodorsalis*), *Icelus bicornis* и *I. spatula* были объединены в таксон *Icelus* sp., а все липаровые (3-4 вида липарисов, 2-6 видов карепроктов и др.) – в таксон Liparidae. Таким образом, для последующего анализа были оставлены только 75 видов/таксонов.

В целом около 31 % видов в уловах относились к арктическим или аркто-бореальным видам, 60 % – к бореальным или преимущественно бореальным, 8 % – к широко распространенным или южно-бореальным (см. табл. 4.4.1.1).

Кластерный анализ матрицы наличия/отсутствия видов выявил 6 четко выраженных кластеров при уровне сходства 55 % (табл. 4.4.1.2, рис. 4.4.1.1). Кроме того, было выявлено также еще несколько небольших кластеров, но в связи с тем, что они состояли только из 1-3 квадратов (Demersal fish assemblages..., 2012), такие кластеры не рассматривались в качестве валидных.

Двумя самыми большими типами ихтиоценов в Баренцевом море были атлантический (в южной части моря) и арктический (севернее Полярного фронта), которые состояли из 132 и 114 квадратов соответственно (рис. 4.4.1.2). В северо-восточной части моря вокруг архипелага Земля Франца-Иосифа четко обособлялся высокоарктический ихтиоцен. Вдоль побережья Норвегии и России были выявлены три типа прибрежных ихтиоценов: юго-западный (в юго-западной тепловодной части моря), юго-восточный (в юго-восточной части моря) и новоземельский (у побережья архипелага Новая Земля). Юго-восточнее архипелага Шпицберген (в районе Шпицбергенской банки) отдельные квадраты по своим характеристикам были сходны и входили в состав одного из трех восточных типов ихтиоценов (высокоарктического, новоземельского или юго-восточного) (см. рис. 4.4.1.2). Такие квадраты были исключены из дальнейшего анализа.

В целом видовой состав рыб в различных типах ихтиоценов существенно различался, и эти различия были статистически значимы (при $p = 0,01$). Парные тесты (табл. 4.4.1.3) выявили существенные различия между всеми шестью основными ихтиоценами. Высокоарктический ихтиоцен в максимальной степени отличался от всех других типов ихтиоценов, но в то же время был наиболее сходен с арктическим (см. табл. 4.4.1.3). Юго-западный ихтиоцен также значительно отличался от других типов, но одновременно был наиболее сходен с атлантическим. Юго-западный и высокоарктический ихтиоцены наиболее отличались между собой видовым составом (см. табл. 4.4.1.3), что объяснялось тем, что эти два ихтиоцена были наиболее удаленными друг от друга географически (см. рис. 4.4.1.2). Новоземельский и арктический ихтиоцены были наиболее сходными между собой (степень различия – 48,57 %). Степень различия атлантического и арктического ихтиоценов составляла 50-47 %.

Таблица 4.4.1.1

Встречаемость видов рыб в уловах донными тралами в Баренцевом море в период проведения экосистемной съемки 2004-2009 гг. с разделением по различным типам ихтиоценов (частота встречаемости видов в ихтиоценох выражена в % числа квадратов с данным видом от общего числа квадратов в данном ихтиоцене)

Вид	Ихтиоцен					
	Юго-западный	Атлантический	Юго-восточный	Новоземельский	Арктический	Высоко-арктический
<i>Lethenteron camtschaticum</i>	0	0	0,04	0	0	0
<i>Etmopterus spinax</i>	0,11	0	0	0	0	0
<i>Somniosus microcephalus</i>						
<i>Bathyraja spinicauda</i>	0,11	0,14	0	0	0,01	0
<i>Amblyraja hyperborea</i>	0	0,19	0,04	0,19	0,30	0,11
<i>Amblyraja radiata</i>	0,56	0,97	1	0,22	0,40	0
<i>Dipturus linteus</i>	0,11	0	0	0	0	0
<i>Rajella fyllae</i>	0,78	0,33	0	0	0	0
<i>Chimaera monstrosa</i>	0,33	0,02	0	0	0	0
<i>Diastobranchius capensis</i>						
<i>Clupea harengus</i>						
<i>Clupea pallasii suworowi</i>						
<i>Argentina silus</i>						
<i>Nansenia groenlandica</i>						
<i>Mallotus villosus</i>						
<i>Osmerus eperlanus</i>						
<i>Salmo salar</i>						
<i>Maurolicus muelleri</i>						
<i>Arctozenus risso</i>						
сем. Myctophidae						
<i>Macrourus berglax</i>	0,11	0,11	0	0	0	0

Вид	Ихтиоцен					
	Юго-западный	Атлантический	Юго-восточный	Новоземельский	Арктический	Высоко-арктический
<i>Arctogadus glacialis</i>						
<i>Boreogadus saida</i>						
<i>Eleginus nawaga</i>						
<i>Gadiculus argenteus</i>						
<i>Gadus morhua</i>	1	1	1	0,92	0,81	0,05
<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	1	0,94	1	0,39	0,41	0
<i>Merlangius merlangus</i>	0,33	0,03	0	0	0	0
<i>Micromesistius poutassou</i>	0,89	0,61	0	0	0,11	0
<i>Pollachius pollachius</i>	0,22	0	0	0	0	0
<i>Pollachius virens</i>	1	0,42	0,31	0,06	0,05	0
<i>Trisopterus esmarkii</i>	1	0,70	0	0	0,08	0
<i>Brosme brosme</i>	1	0,18	0	0	0	0
<i>Enchelyopus cimbrius</i>	0,11	0,16	0	0	0	0
<i>Gaidropsarus argentatus</i>	0,11	0,05	0	0	0,03	0
<i>Molva molva</i>	0,33	0,02	0	0	0	0
<i>Phycis blennoides</i>	0,11	0,01	0	0	0	0
<i>Merluccius merluccius</i>	0	0,01	0	0	0	0
<i>Lophius piscatorius</i>	0,11	0,01	0	0	0	0
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	0	0,18	0,23	0	0	0
<i>Entelurus aequoreus</i>						
<i>Sebastes mentella</i>	0,67	0,89	0	0	0,73	0,32
<i>Sebastes marinus</i>	0,89	0,65	0,12	0	0,14	0
<i>Sebastes viviparus</i>	0,89	0,20	0	0	0	0
<i>Sebastes</i> spp. Juv.	0,22	0,80	0	0	0,48	0
<i>Arctidiellus atlanticus</i>	0,89	0,95	0,77	0,67	0,99	0,53

Вид	Ихтиоцен					
	Юго-западный	Атлантический	Юго-восточный	Новоземельский	Арктический	Высоко-арктический
<i>Arteidiellus scaber</i>	0	0	0,12	0,03	0	0
<i>Gymnacanthus tricuspis</i>	0	0,07	0,19	1	0,10	0
<i>Icelus bicornis</i>						
<i>Icelus spatula</i>						
<i>Icelus sp.</i>	0	0,11	0,08	0,92	0,68	0,32
<i>Myoxocephalus scorpius</i>	0	0,02	0,23	0,33	0,02	0
<i>Triglops murrayi</i>	1	0,56	0,62	0,42	0,45	0
<i>Triglops nybelini</i>	0	0,17	0	0,25	0,98	1
<i>Triglops pingelii</i>	0	0,16	0,08	1	0,31	0,05
<i>Agonus cataphractus</i>	0	0,01	0,08	0	0	0
<i>Cottunculus microps</i>	0,11	0,61	0	0	0,42	0,05
<i>Leptagonus decagonus</i>	0	0,64	0,31	0,97	0,98	0,74
<i>Ulcina olrikii</i>	0	0	0,31	0,97	0,07	0
<i>Cyclopterus lumpus</i>	0,22	0,26	0,15	0,17	0,08	0
<i>Eumicrotremus derjugini</i>	0	0	0	0,22	0,06	0
<i>Eumicrotremus spinosus</i>	0	0,07	0,12	0,19	0,26	0
<i>Careproctus spp.</i>						
<i>Liparis bathyarticus</i>						
<i>Liparis fabricii</i>						
<i>Liparis tunicatus</i>						
<i>Paraliparis bathybius</i>						
<i>Rhodichthys regina</i>						
сем. Liparidae spp.	0	0,77	0,27	0,81	0,99	1
<i>Gymnelus spp.</i>	0	0,04	0,04	0,28	0,24	0
<i>Lycenchelys kolthoffi</i>	0	0,02	0	0	0,09	0,05

Вид	Ихтиоцен					
	Юго-западный	Атлантический	Юго-восточный	Новоземельский	Арктический	Высоко-арктический
<i>Lycenchelys muraena</i>						
<i>Lycodes adolfi</i>						
<i>Lycodes esmarkii</i>	0	0,24	0	0,03	0,07	0,05
<i>Lycodes eudipleurostictus</i>	0	0,17	0	0	0,07	0
<i>Lycodes frigidus</i>						
<i>Lycodes gracilis</i>	0,78	0,74	0,08	0,08	0,11	0
<i>Lycodes luetkenii</i>						
<i>Lycodes paamiuti</i>	0	0,01	0	0	0	0
<i>Lycodes pallidus</i>	0	0,19	0,12	0,22	0,76	0,58
<i>Lycodes reticulatus</i>	0	0,05	0	0,39	0,63	0
<i>Lycodes rossi</i>	0	0,21	0	0,11	0,59	0,05
<i>Lycodes seminudus</i>	0	0,08	0	0,08	0,53	0,32
<i>Lycodes squamiventer</i>	0	0,01	0	0	0,02	0,05
<i>Lycodonus flagellicauda</i>	0	0,01	0	0	0	0
<i>Anisarchus medius</i>	0	0,09	0	0,67	0,14	0,11
<i>Leptoclinus maculatus</i>	0	0,77	0,96	0,97	0,98	0,21
<i>Lumpenus fabricii</i>	0	0,14	0,42	0,42	0,28	0
<i>Lumpenus lampretaeformis</i>	0,67	0,65	0,65	0,81	0,58	0,05
<i>Anarhichas denticulatus</i>	0	0,64	0,12	0,06	0,07	0
<i>Anarhichas lupus</i>	1	0,41	0,85	0,17	0,13	0
<i>Ammodytes</i> sp.	0,11	0,11	0,42	0,14	0,01	0
<i>Anarhichas minor</i>	0,44	0,68	0,73	0,25	0,39	0
<i>Lepidorhombus whiffiagonis</i>	0,11	0	0	0	0	0
<i>Phrynorhombus norvegicus</i>	0,22	0	0	0	0	0
<i>Glyptocephalus cynoglossus</i>	0,33	0,05	0	0	0	0

Вид	Ихтиоцен					
	Юго-западный	Атлантический	Юго-восточный	Новоземельский	Арктический	Высоко-арктический
<i>Hippoglossoides platessoides</i>	1	1	1	0,97	0,98	0,21
<i>Hippoglossus hippoglossus</i>	0,78	0	0	0	0	0
<i>Limanda limanda</i>	0	0,02	0,27	0	0	0
<i>Liopsetta glacialis</i>						
<i>Microstomus kitt</i>	1	0,01	0	0	0	0
<i>Pleuronectes platessa</i>	0,44	0,04	0,69	0	0	0
<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	0,11	0,83	0	0,17	0,76	0,74

Таблица 4.4.1.2

Количество траловых станций и квадратов для каждого кластера и сходство между квадратами в идентифицированных кластерах

Ихтиоцен	Кол-во		Сходство, %
	станций	квадратов	
Атлантический	1368	132	63,5
Арктический	967	114	65,8
Высокоарктический	20	17	61,0
Новоземельский	186	35	69,8
Прибрежный юго-западный	67	10	75,2
Прибрежный юго-восточный	187	25	66,7

Таблица 4.4.1.3

Попарные процентные различия (pair-wise percentage dissimilarity) между ихтиоценами (линия отделяет северные и южные ихтиоцены)

Ихтиоцен	Высокоарктический	Арктический	Новоземельский	Юго-восточный	Юго-западный	Атлантический
Высокоарктический						
Арктический	53,67					
Новоземельский	70,18	48,57				
Юго-восточный	85,43	59,39	54,73			
Юго-западный	92,86	73,15	77,47	59,53		
Атлантический	74,1	50,47	61,48	52,82	50,06	

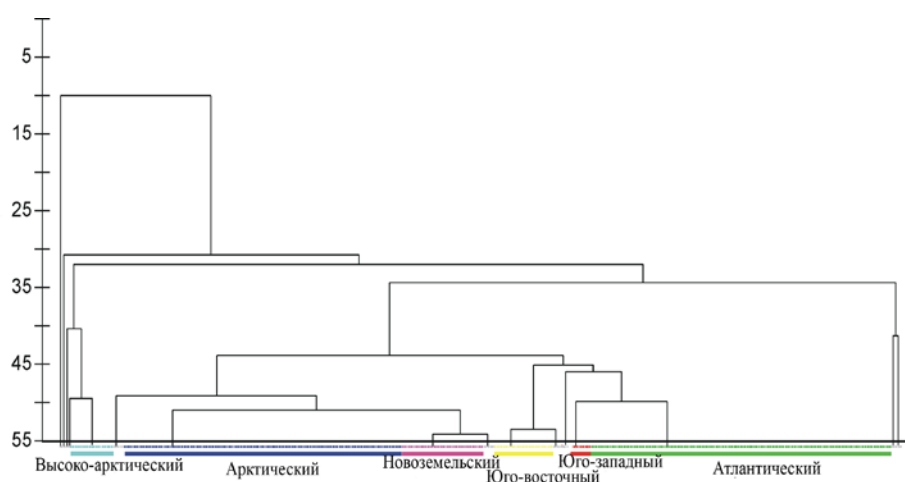


Рис. 4.4.1.1. Дендрограмма иерархического кластерного анализа (с использованием метода группового среднего [group-average linking]) квадратов в Баренцевом море на основе матрицы сходства (Брэя-Кертиса) данных по наличию/отсутствию видов

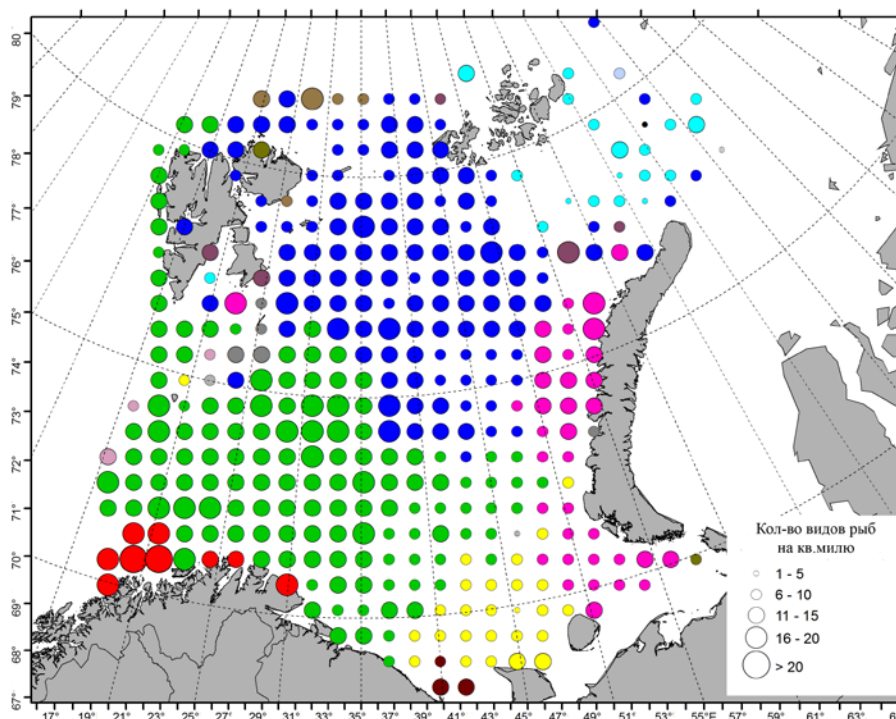


Рис. 4.4.1.2. Расположение различных типов ихтиоценов, выявленных с помощью кластерного анализа, в Баренцевом море. Диаметр кругов пропорционален среднему числу видов на кв. милю в данном квадрате. Цвет соответствует определенному типу ихтиоценов (красный – юго-западный, желтый – юго-восточный, зеленый – атлантический, синий – арктический, голубой – высокоарктический, фиолетовый – новоземельский)

4.4.2. Видовой состав ихтиоценов

Встречаемость каждого вида в ихтиоценов была представлена в табл. 4.4.1.1. Четыре вида (треска, атлантический крючкорог, камбала-ерш и пятнистый лептоклин), относящиеся к преимущественно бореальной зоогеографической группе, были наиболее распространенными (см. табл. 4.4.1.1). Эти виды являлись доминантными в различных ихтиоценов. Так, камбала-ерш входила в состав пяти доминантных видов во всех ихтиоценов, кроме высокоарктического. Атлантический крючкорог встречался в более чем 50 % квадратов во всех ихтиоценов и был среди доминирующих видов и в арктическом, и в атлантическом ихтиоценов. Пятнистый лептоклин был среди доминантных видов в юго-восточном и арктическом ихтиоценов. Треска являлась доминирующим видом в южных ихтиоценов (атлантический, юго-восточный и юго-западный).

В атлантическом ихтиоценов доминировали пять видов, но только два из них встречались во всех 132 квадратах, относящихся к этому ихтиоценов – камбала-ерш и треска (табл. 4.4.2.1). Звездчатый скат, атлантический крючкорог и пикша встречались почти во всех квадратах. Эти пять видов составляли 44 % по численности и 58 % по биомассе в данном ихтиоценов.

Доминантные виды рыб в различных типах донных ихтиоценов

Ихтиоцен	Вид с наибольшей встречаемостью*	% от общей биомассы в уловах	Средний улов, кг	% от общей численности в уловах	Средний улов, экз.
Арктический	<i>Triglops nybelinii</i>	2	0,8	23	119
	<i>Hippoglossoides platessoides</i>	23	12,6	23	117
	<i>Liparidae</i> gen. spp.	1	0,7	11	55
	<i>Arctodiellus atlanticus</i>	1	0,4	9	44
	<i>Leptoclinus maculatus</i>	< 1	0,1	4	20
Атлантический	<i>Hippoglossoides platessoides</i>	11	12,7	17	110
	<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	21	25	15	101
	<i>Gadus morhua</i>	24	28,7	10	64
	<i>Arctodiellus atlanticus</i>	< 1	0,093	2	13
	<i>Amblyraja radiata</i>	2	1,9	< 1	2
Высокоарктический	<i>Liparidae</i> gen. spp.	8	0,3	49	37
	<i>Triglops nybelinii</i>	3	0,1	21	16
	<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	82	3,1	14	11
	<i>Leptagonus decagonus</i>	1	0,029	3	3
	<i>Lycodes pallidus</i>	1	0,022	3	2
Новоземельский	<i>Hippoglossoides platessoides</i>	20	10,5	34	125
	<i>Gymnacanthus tricuspis</i>	< 1	0,9	11	40
	<i>Ulcina olrikii</i>	< 1	0,055	6	23
	<i>Triglops pingelii</i>	< 1	0,3	5	19
	<i>Leptagonus decagonus</i>	< 1	0,078	4	13
Юго-восточный	<i>Hippoglossoides platessoides</i>	12	25,0	40	263
	<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	46	94,0	38	250
	<i>Gadus morhua</i>	36	72,4	16	107
	<i>Leptoclinus maculatus</i>	< 1	0,015	1	4
	<i>Amblyraja radiata</i>	1	2,0	< 1	2
Юго-западный	<i>Trisopterus esmarkii</i>	11	34,8	55	1440
	<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	40	132,1	10	273
	<i>Pollachius virens</i>	18	59,6	2	49
	<i>Gadus morhua</i>	10	33,8	1	37
	<i>Hippoglossoides platessoides</i>	< 1	1,2	1	31

*Указаны только первые пять видов с максимальной численностью в уловах.

В арктическом ихтиоценозе ни один вид не встречался во всех квадратах, однако шесть видов отмечались в большинстве квадратов: полярный триглопс, камбала-ерш, атлантический крючкорог, атлантическая лисичка, липаровые (*Liparidae*) и пятнистый лептоклин (см. табл. 4.4.2.1). За исключением камбалы-ерша, эти виды составляли 70 % по численности и, из-за своих небольших размеров тела, только 28 % по массе. По массе в уловах доминировали более крупные виды: треска, черный палтус, камбала-ерш.

В высокоарктическом ихтиоценозе доминировали четыре вида, из которых только два встречались во всех квадратах – полярный триглопс и липариды (см. табл. 4.4.2.1).

Атлантический крючкорог и черный палтус встречались только в некоторых квадратах. В этом ихтиоцоне пять доминирующих видов составляли 90 % по численности и 95 % по массе.

В прибрежном новоземельском ихтиоцоне два вида – арктический шлемоносец и остроносый триглопс – встречались во всех квадратах. Кроме того, еще четыре вида распределялись в 34 из 35 квадратах: ледовитоморская лисичка, атлантическая лисичка, пятнистый лептоплин и камбала-ерш (см. табл. 4.4.2.1). В целом пять наиболее многочисленных видов составляли 60 % по численности и 23 % по массе в этом ихтиоцоне (см. табл. 4.4.2.1). Треска встречалась в 33 из 35 квадратах и составляла 55 % по массе.

В прибрежном юго-восточном ихтиоцоне четыре вида отмечались во всех квадратах – камбала-ерш, треска, пикша и звездчатый скат. Пятнистый лептоплин встречался почти во всех квадратах (см. табл. 4.4.2.1). Эти пять видов составляли 95% по численности и биомассе в данном ихтиоцоне.

В прибрежном юго-западном ихтиоцоне девять видов встречались во всех квадратах. В целом пять наиболее многочисленных видов составляли 69 % по численности и 80 % по массе в этом ихтиоцоне.

4.4.3. Биомасса и численность доминирующих видов рыб в ихтиоцонах

Средние численность и биомасса рыб отличались в разных типах ихтиоценов (рис. 4.4.3.1). Наиболее высокие численность и биомасса рыб отмечались в юго-западном ихтиоцоне, а наиболее низкие – в высокоарктическом ихтиоцоне. Биомасса рыб в юго-западном ихтиоцоне была значимо выше ($p < 0,001$), чем биомасса во всех других ихтиоцонах, за исключением юго-восточного ихтиоцена ($p = 0,08$). Численность рыб в юго-западном ихтиоцоне была значимо выше, чем во всех других ихтиоцонах ($p < 0,0001$).

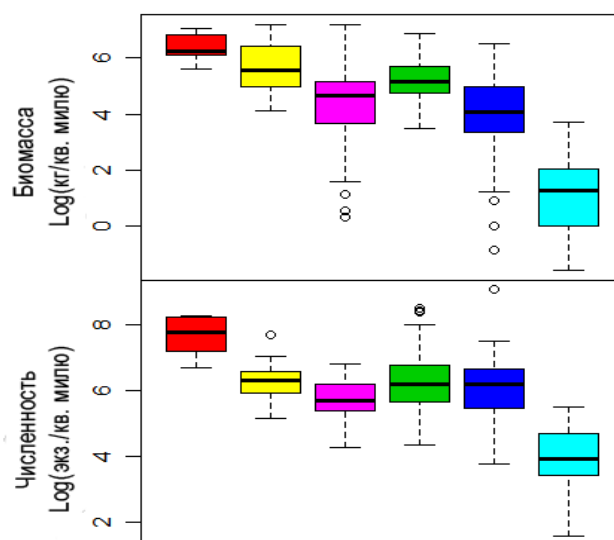


Рис. 4.4.3.1. Коробчатая диаграмма (box plot) средней по квадратам численности и биомассы рыб в различных типах ихтиоценов. Цвет соответствует определенному типу ихтиоцена (красный – юго-западный, желтый – юго-восточный, фиолетовый – новоземельский, зеленый – атлантический, синий – арктический, голубой – высокоарктический)

4.4.4. Влияние глубины и температуры воды на состав ихтиоценов

Для выявления зависимости между различными типами ихтиоценов и глубиной, а также температурой воды был использован ограниченный анализ соответствий (Constrained Correspondence Analysis [CCA]). Первые две оси ординат, объясняющие 13,5 % общей изменчивости, представляли пространственный компонент изменчивости, коррелирующей с температурой (CCA1) и глубиной (CCA2) (рис. 4.4.4.1).

Ихтиоцены довольно четко различались между собой по диапазонам температур и глубин. По глубине резко выделялись мелководные юго-западный, юго-восточный и новоземельский ихтиоцены и более глубоководные атлантический, арктический и высокоарктический. Эти группы ихтиоценов различались также и по температуре. Юго-западный ихтиоцен был наиболее тепловодным, юго-восточный – с умеренной температурой воды, а новоземельский – наиболее холодноводный среди прибрежных ихтиоценов. Из глубоководных ихтиоценов наиболее тепловодным был атлантический, арктический – промежуточным по температуре воды, а высокоарктический – наиболее холодноводным.

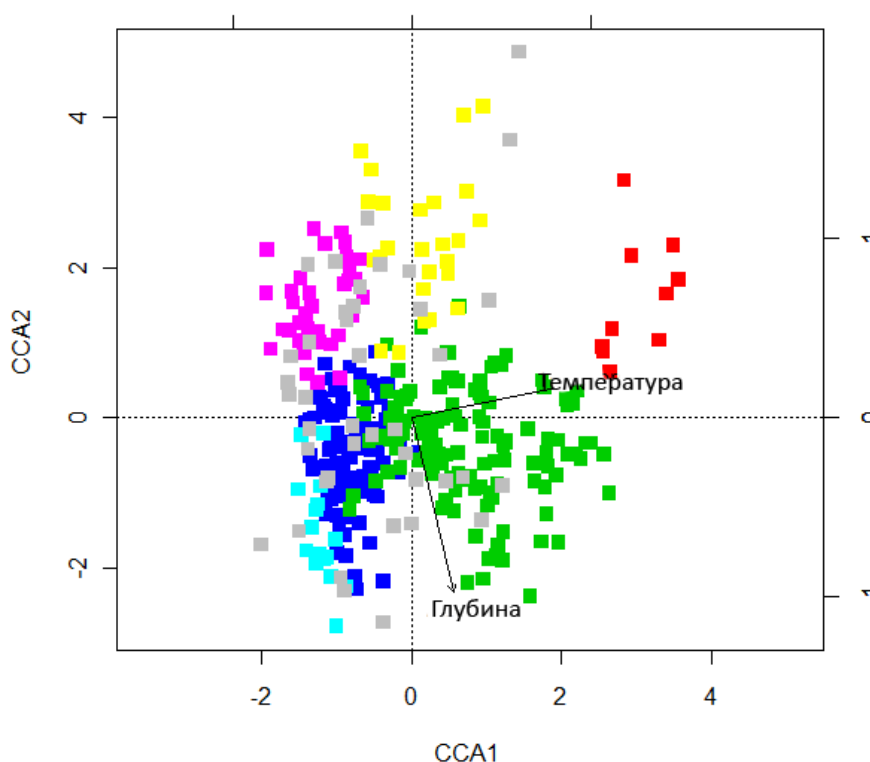


Рис. 4.4.4.1. Двойная диаграмма ограниченного анализа соответствий (CCA) с осями CCA1 и CCA2, связанными с изменениями видов (наличие/отсутствие) в окружающей среде (донная температура воды и глубина). Цвет соответствует определенному типу ихтиоценов (красный – юго-западный, желтый – юго-восточный, фиолетовый – новоземельский, зеленый – атлантический, синий – арктический, голубой – высокоарктический)

Таким образом, на большой акватории Баренцева моря (около 1,6 млн кв. км) с использованием сетки квадратов (квадраты размером 35x35 кв. миль) были выявлены

шесть типов донных ихтиоценов, которые характеризовались значимым уровнем внутреннего сходства (более 60 %) и четко различались между собой (все попарные различия составили более 48,5 %). Эти уровни сходства и различия между основными типами ихтиоценов находятся в пределах значений, выявленных ранее при исследованиях сообществ рыб в других районах Мирового океана (Gabriel, 1992; Ellis, Rogers, Freeman, 2000; Ehrich, Stelzenmüller, Adlerstein, 2009; Spatial patterns of infauna..., 2010). Пространственное расположение основных типов ихтиоценов вполне адекватно и довольно четко прослеживается даже при анализе данных по численности и биомассе рыб отдельно по годам. В результате этого объединение данных за весь период не меняет выявленных закономерностей. Выбранные для анализа метрики и связи широко используются для таких исследований (Gauch, Whittaker, 1981; Field, Clarke, Warwick, 1982; Clarke, Warwick, 2001). Нами был также выполнен кластерный анализ данных по численности и биомассе всех видов рыб. По сравнению с анализом данных по наличию-отсутствию видов, такой анализ показал наличие 1-2 дополнительных типов ихтиоценов вдоль Полярного фронта, где численность и биомасса рыб наиболее обычных видов были самыми высокими, однако, по нашему мнению, существование таких типов ихтиоценов необъективно и связано только с характером миграций и распределения массовых промысловых видов.

Выявленные нами типы ихтиоценов могут быть основой для изучения будущих изменений в сообществе рыб Баренцева моря. Как было выявлено ранее (Fish assemblages..., 2006) на относительно небольшой по площади акватории западной части Баренцева моря, наши результаты также показывают существенные различия в видовой структуре ихтиоценов между атлантической и арктической частями моря. Северная арктическая часть моря зимой покрыта льдом, в то время как бореальная атлантическая часть подвержена воздействию теплых течений. Северные ихтиоцены (высокоарктический, новоземельский и арктический) характеризуются низкими уловами (особенно по биомассе) и доминированием по численности мелкоразмерных видов рыб. В отличие от северных, для южных типов ихтиоценов (атлантический, юго-восточный и юго-западный) характерны высокие уловы (по биомассе) и доминирование крупных видов рыб, таких как треска и пикша.

В то же время обширные по занимаемой площади атлантический и арктический ихтиоцены относительно слабо различаются между собой по видовому составу и разнообразию рыб. Вероятно, это связано с интенсивной миграцией рыб бореальных видов в северную часть моря в это время года (август – сентябрь). Кроме того, период исследований (2004-2009 гг.) относится к аномально теплым годам, что благоприятно для увеличения протяженности таких миграций на север.

Как и в предыдущие теплые периоды, например, в 1930-е годы (Берг, 1939), в Баренцевом море возможно появление новых южных тепловодных видов рыб, которые могут проникать в этот район, изменять видовой состав и структуру местных ихтиоценов и одновременно увеличивать видовое разнообразие местной ихтиофауны в южной части моря. Многие такие тепловодные виды уже отмечены в Баренцевом море в последние годы. Обычные для Баренцева моря бореальные виды могут проникать в северную часть Баренцева моря, что подтверждается результатами наших исследований в последние годы. Рыбы бореальных видов в своем распределении ограничены протяженностью миграций, однако если климатические вариации приведут к изменениям в расположении их нерестилищ в северном направлении, эти ограничения могут исчезнуть и привести к серьезным изменениям в пространственном распределении таких видов и в видовом составе и структуре ихтиоценов.

Возможно ли проследить влияние климатических изменений на структуру сообществ рыб в Баренцевом море, в котором в течение длительного времени ведется интенсивный промысел преимущественно бореальных видов рыб? Промысел, который использует ограниченное количество видов, может оказывать существенное воздействие на структуру ихтиоценов. По видовому составу ихтиоценов и уровню промысловых усилий южная часть Баренцева моря сходна с некоторыми другими шельфовыми районами Северной Атлантики, например, с Северным морем (Atlas of the North Sea..., 1993). В целом видовое разнообразие и структура сообществ рыб в европейских шельфовых морях были изучены гораздо более интенсивно по сравнению с Баренцевым морем. В Северном море локальные изменения океанографических условий определяют структуру сообщества донных рыб, и влияние пространственной изменчивости на ихтиоцен более сильное, чем межгодовые изменения этих условий за 18 лет (Ehrich, Stelzenmüller, Adlerstein, 2009). Сходные результаты были получены и для исландских вод (Groundfish species diversity..., 2010). В то же время в более долгосрочном масштабе (на протяжении 71 года) видовой состав донных рыб Северного моря значительно изменился (Jennings et al., 1999). Такие изменения были обусловлены в первую очередь воздействием рыболовства, поскольку доля видов, подверженных влиянию промысла (например, медленнорастущие виды рыб с поздним созреванием), за этот период снизилась. Размерный состав часто использовался для оценки влияния изменений в сообществах рыб (Rice, Gislason, 1996), что имеет особое значение при оценке воздействия промысла, который изымает наиболее крупные виды и особей (Fisher, Frank, Leggett, 2010). Арктические виды рыб в Баренцевом море это, как правило, рыбы с небольшими размерами тела, поэтому для оценки влияния климата на ихтиоцен Баренцева моря в связи с промыслом точная идентификация видов и видового состава более важны, чем размерный состав рыб в сообществе. Кроме того, должны учитываться и пространственные изменения в распределении промысловых усилий, поскольку промысел в северной части Баренцева моря весьма ограничен.

Таким образом, в Баренцевом море было выявлено шесть типов ихтиоценов, которые различаются по глубине и температуре вод обитания. Поскольку такой анализ впервые был выполнен для всей акватории Баренцева моря, пространственное размещение этих ихтиоценов, их видовой состав, биомасса, численность и видовое разнообразие могут служить важными реперными точками, которые могут использоваться для оценки изменений в сообществе рыб, вызванными различными факторами, в том числе климатом и антропогенной деятельностью (Groundfish species diversity..., 2010; Long-term datasets..., 2010) Встречаемость бореальных видов рыб на значительной акватории Баренцева моря, в том числе севернее Полярного фронта, является доказательством того, что климатические изменения уже оказывают непосредственное влияние на распределение рыб в Баренцевом море.

4.5. Межгодовая динамика численности отдельных видов и зоогеографических групп в целом

Анализируемый в исследовательских съемках улов на усилие является показателем численности отдельного вида рыб, и динамика этого показателя позволяет оценивать межгодовые изменения численности различных видов рыб.

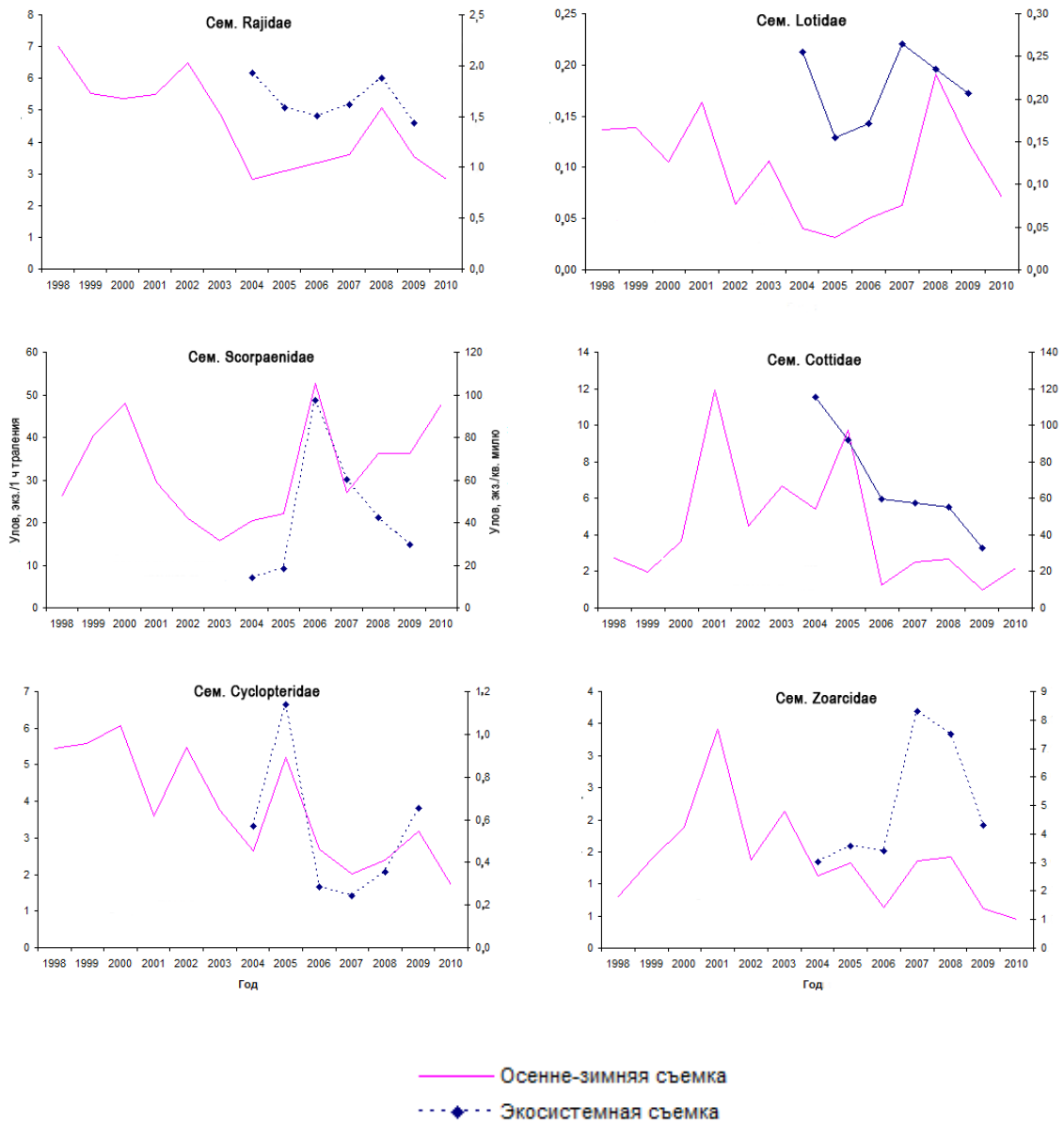


Рис. 4.5.1. Динамика средних уловов рыб различных семейств в 1998-2010 гг., по данным экосистемных и осенне-зимних съемок

По данным двух съемок (экосистемной и осенне-зимней) были прослежены изменения в численности рыб из различных зоогеографических групп в 1998-2010 гг. (рис. 4.5.1, 4.5.2).

В этот период для 6 семейств из 31 (Rajidae, Clupeidae, Macrouridae, Cyclopteridae, Liparidae, Zoarcidae) отмечалась тенденция к снижению средних уловов, в то время как средние уловы рыб из 2 других семейств (Gadidae, Scorpaenidae), напротив, увеличивались. Для остальных семейств четко выраженных закономерностей в динамике уловов рыб не отмечалось. При этом для некоторых семейств динамика изменений численности, по данным обеих съемок, была сходной (скатовые, бельдюговые и др.) (см. рис. 4.5.1). Для некоторых других семейств, особенно для семейств, представители которых распределялись в северо-восточных районах моря, не охватываемых осенне-зимней съемкой, тенденции изменений могли быть противоположными (см. рис. 4.5.2). Это относилось к семействам тресковых и

липаровых, из которых на северо-востоке моря были многочисленны сайка и чернотрох и горбатый липарисы, что давало высокие оценки численности в этих районах.

Очевидно, что динамика численности этих семейств могла быть обусловлена различными факторами (состояние запасов, пополнение и т.д.). В то же время для некоторых семейств была выявлена зависимость между изменениями в уловах рыб и океанографическими параметрами.

Так, для семейства *Rajidae* отмечалась обратная зависимость между средними уловами скатов и среднегодовой температурой воды и ее аномалиями на разрезе «Кольский меридиан», средней температурой воды фронтальной зоны на глубине 100 м, придонной температурой воды на разрезе 37 (Новоземельское течение) и придонной температурой в Основной ветви Мурманского течения (R^2 0,54-0,68). Кроме того, были обнаружены прямая (семейство *Mustophidae*) и обратная (семейство *Cyclopteridae*) зависимости между уловами рыб и средним градиентом фронтальной зоны на глубинах 100 и 50 м соответственно (R^2 0,58-0,61). Для семейства *Macrouridae* отмечалось снижение уловов при увеличении придонной температуры воды на разрезе 3 (Нордкапское течение) (R^2 0,64). Для семейства *Liparidae* была выявлена прямая зависимость с индексом фронтальной зоны на глубине 50 м (R^2 0,59) и обратная – со средней температурой воды фронтальной зоны на глубине 100 м (R^2 0,51).

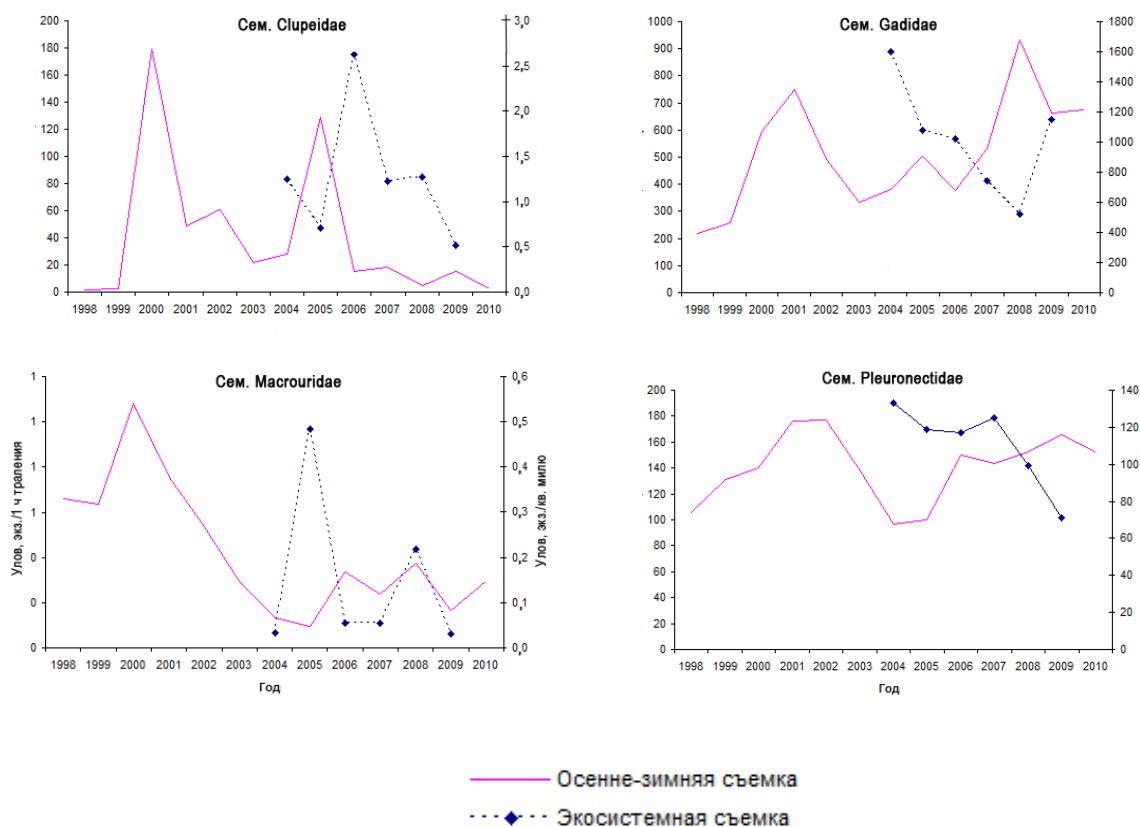


Рис. 4.5.2. Динамика средних уловов рыб различных семейств в 1998-2010 гг., по данным экосистемных и осенне-зимних съёмок

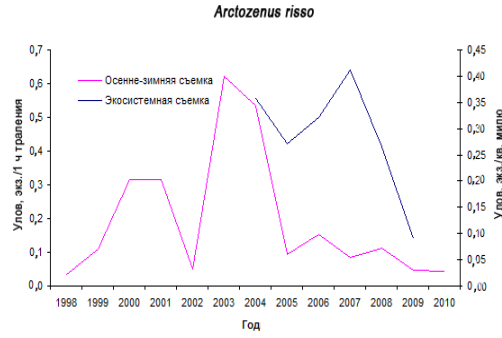


Рис. 4.5.3. Межгодовая динамика средних уловов рыбы широко распространенного вида в 1998-2010 гг.

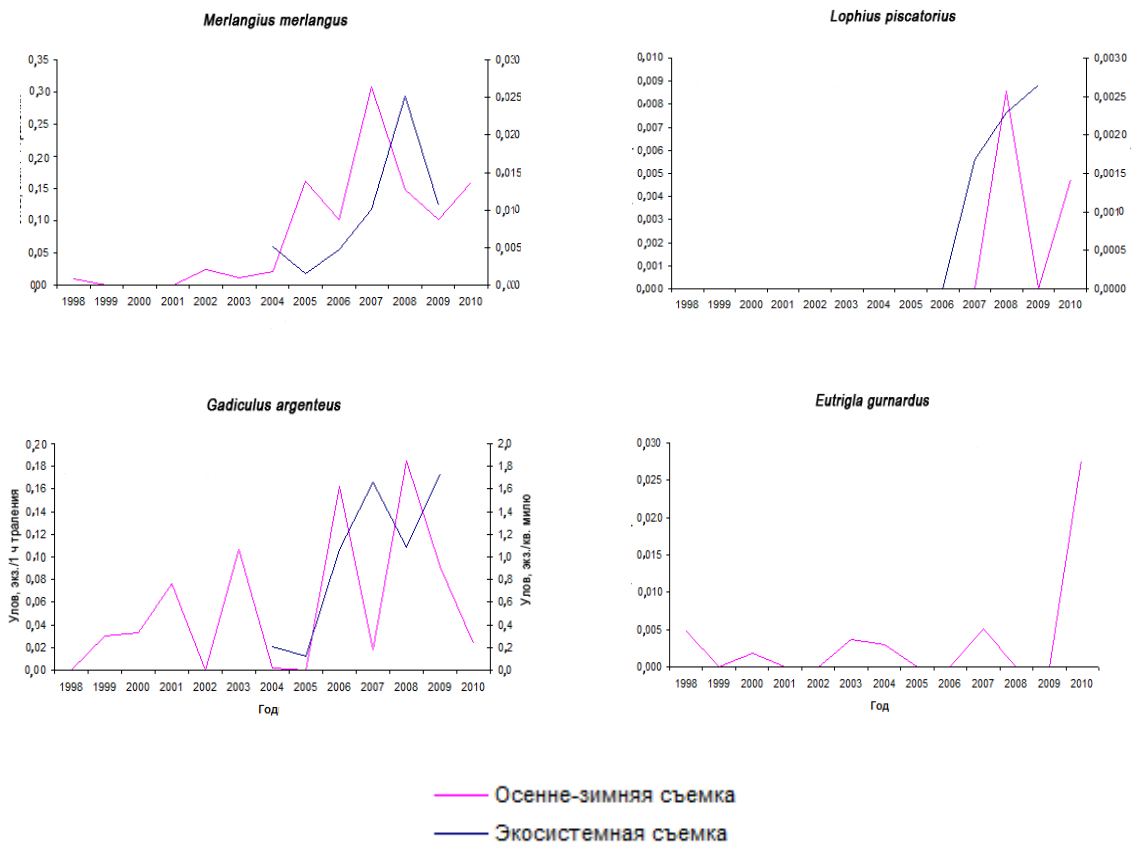


Рис. 4.5.4. Межгодовая динамика средних уловов рыб южно-бореальных видов в 1998-2010 гг.

Межгодовая динамика относительной численности видов из разных зоогеографических групп в 1998-2010 гг. была различной.

Рыбы широко распространенных видов показали разную динамику уловов в двух съемках (рис. 4.5.3). По данным осенне-зимней съемки, численность северного веретенника была высокой в 1998-2004 гг., а затем снизилась, по данным экосистемной съемки, она оставалась на высоком уровне и в 2006-2008 гг.

Для большинства южно-бореальных видов, таких как мерланг, морской черт, большеглазая тресочка и серая тригла отмечалось увеличение численности с 1998 г. по 2009-2010 гг. (рис. 4.5.4).

Межгодовая динамика численности преимущественно бореальных видов сильно различалась (рис. 4.5.5). Уловы рыб одних видов, например, пикши и окуня вивипаруса в период 1998-2010 гг. возросли, в то время как уловы рыб других видов, например, атлантического крючкороба и звездчатого ската снизились.

Для бореальных видов также отмечались различные тенденции в динамике их численности (рис. 4.5.6). Численность аргентины и тресочки Эсмарка в 1998-2010 гг., по данным обеих съемок, возросла. В то же время численность других видов, например, северного макруруса в эти годы снизилась. В этот же период был зафиксирован кратковременный всплеск численности змеевидной рыбы-иглы, который отмечался только в 2006-2007 гг.

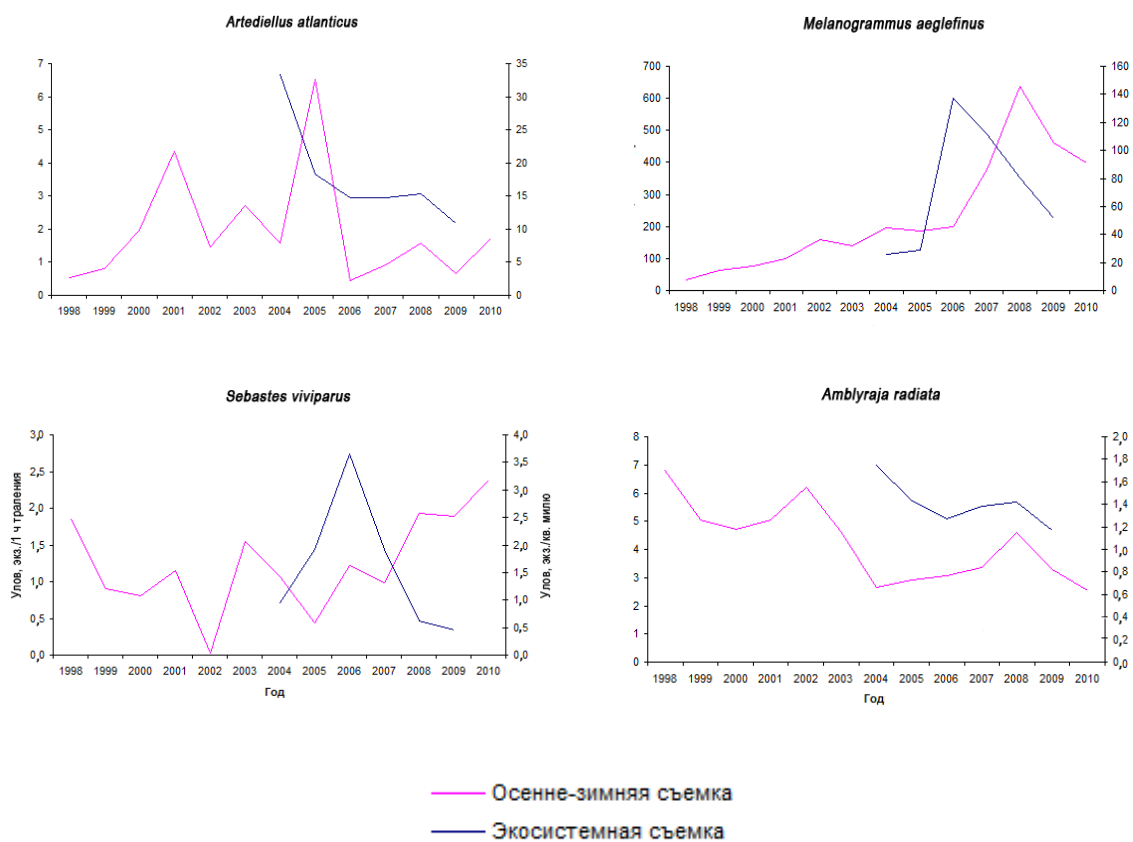


Рис. 4.5.5. Межгодовая динамика средних уловов рыб преимущественно бореальных видов в 1998-2010 гг.

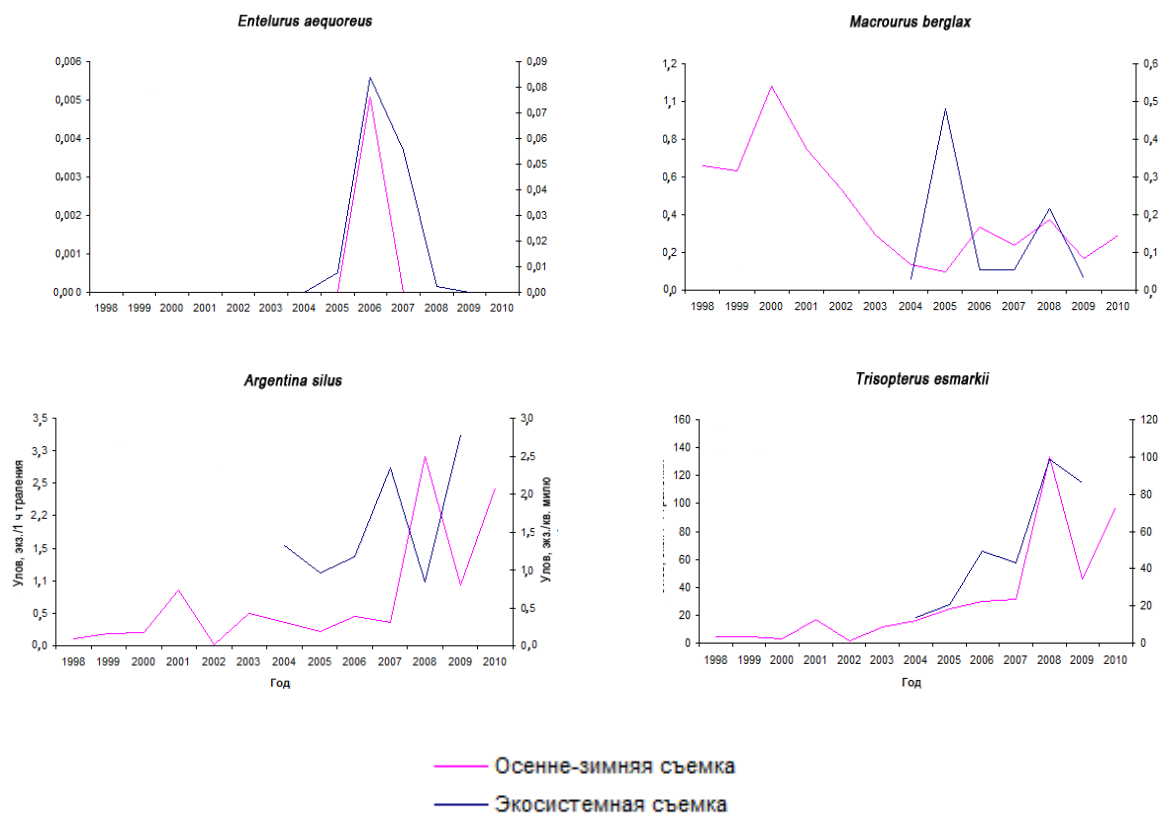


Рис. 4.5.6. Межгодовая динамика средних уловов рыб boreальных видов в 1998-2010 гг.

Для большинства холодноводных видов (аркто-бореальные, преимущественно-бореальные и арктические) отмечалось снижение численности в 1998-2010 гг. (рис. 4.5.7-4.5.9).

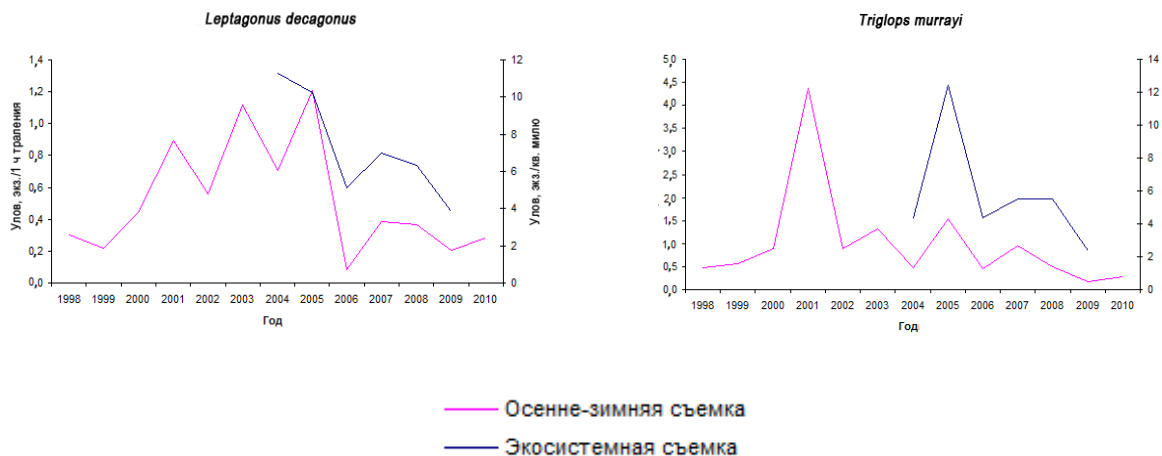


Рис. 4.5.7. Межгодовая динамика средних уловов рыб аркто-бореальных видов в 1998-2010 гг.

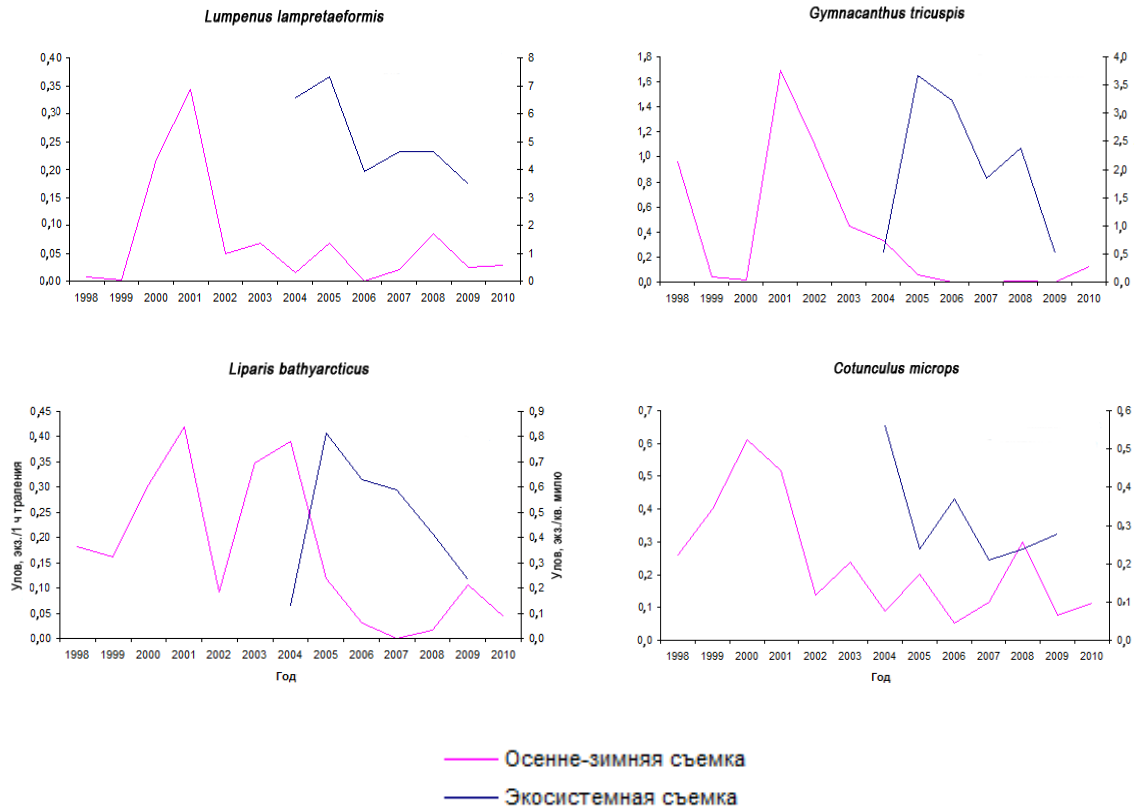


Рис. 4.5.8. Межгодовая динамика средних уловов рыб преимущественно арктических видов в 1998-2010 гг.

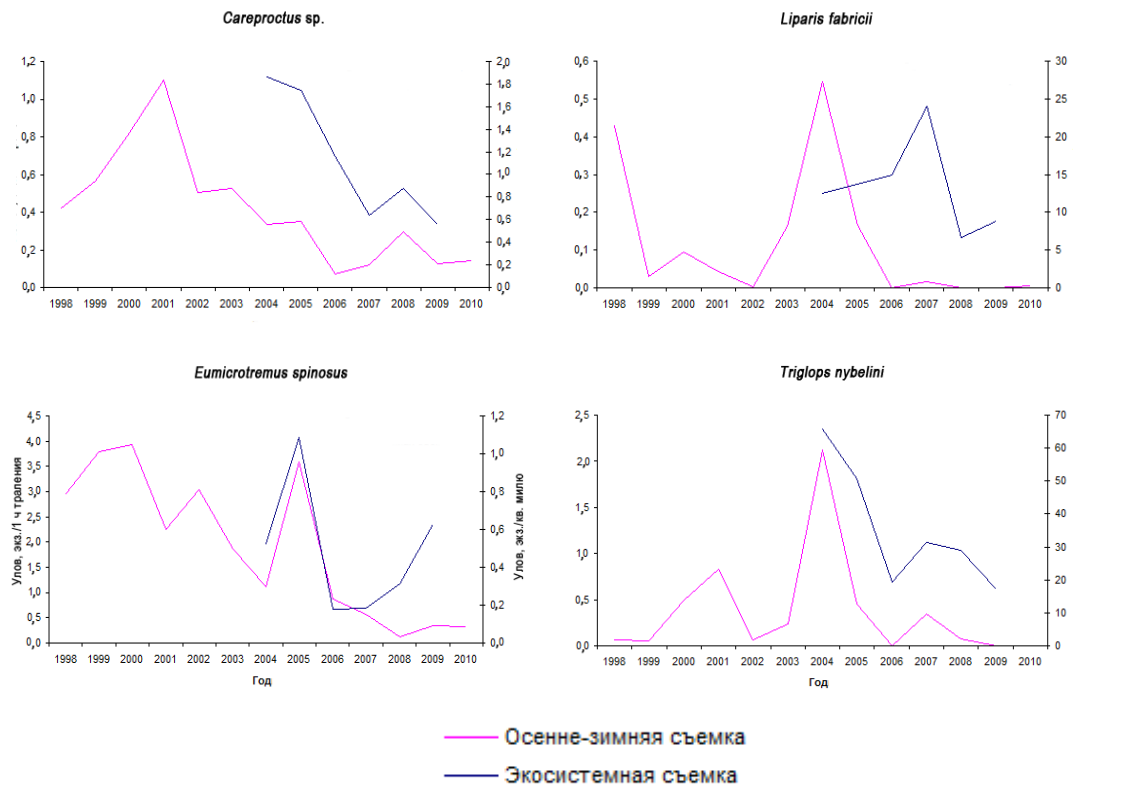


Рис. 4.5.9. Межгодовая динамика средних уловов рыб арктических видов в 1998-2010 гг.

Несомненно, динамика численности большинства видов определялась не только климатическими особенностями 1998-2010 гг., но и другими факторами (особенности биологии отдельных видов, влияние промысла и условия откорма). Но тем не менее выявленные закономерности, общие для многих видов одних и тех же зоогеографических групп, свидетельствуют о значительном влиянии условий окружающей среды на межгодовую динамику их численности.

Кроме того, были выявлены различия в динамике численности видов из разных зоогеографических групп (рис. 4.5.10). Так, практически для всех широко распространенных и южно-бореальных видов наблюдалась тенденция к увеличению средних уловов рыб. В то же время для большинства аркто-бореальных, преимущественно арктических и арктических видов (от 66 до 86 %) наблюдалось снижение численности. Для небольшой части видов (от 33 % у аркто-бореальных до 8 % у арктических) численность существенно не изменилась, и только для одного арктического вида (*Ulcina olrikii*) уловы несколько возросли. Одновременно для наиболее многочисленных и широко распространенных в Баренцевом море преимущественно бореальных и бореальных видов отмечалось практически равное соотношение видов, уловы которых возросли и снизились – 38-50 % и 43-51 % соответственно.

В 1998-2010 гг. соотношение тепловодных и холодноводных видов резко изменялось. При общем доминировании по численности тепловодных видов от широко распространенных до преимущественно бореальных (примерно в 93 раза), вплоть до 2005 г. их доминирование было относительно умеренным – от 3 до 18 раз. В 2006 г. и 2009-2010 гг. соотношение увеличилось до 311-376 раз, и даже в годы с некоторым снижением (2007-2008 гг.) численность тепловодных видов превышала численность холодноводных в 25-76 раз.

В то же время наибольшее влияние на динамику уловов видов рыб из разных зоогеографических групп оказывали характеристики фронтальных зон на разных глубинах (R^2 0,51-0,66): индекс (для бореальных и южно-бореальных видов), средний градиент (для широко распространенных видов) и средняя температура фронтальной зоны (для преимущественно арктических видов).

Таким образом, в 1998-2010 гг. отмечались значительные межгодовые изменения относительной численности различных видов рыб в Баренцевом море. В целом в этот период уловы тепловодных видов рыб, представителей широко распространенной, южно-бореальной, преимущественно бореальной и бореальной зоогеографических групп возросли. В противоположность этому уловы холодноводных видов рыб из аркто-бореальной, преимущественно арктической и арктической групп снизились. Это было обусловлено значительным потеплением вод Баренцева моря в исследуемый период.

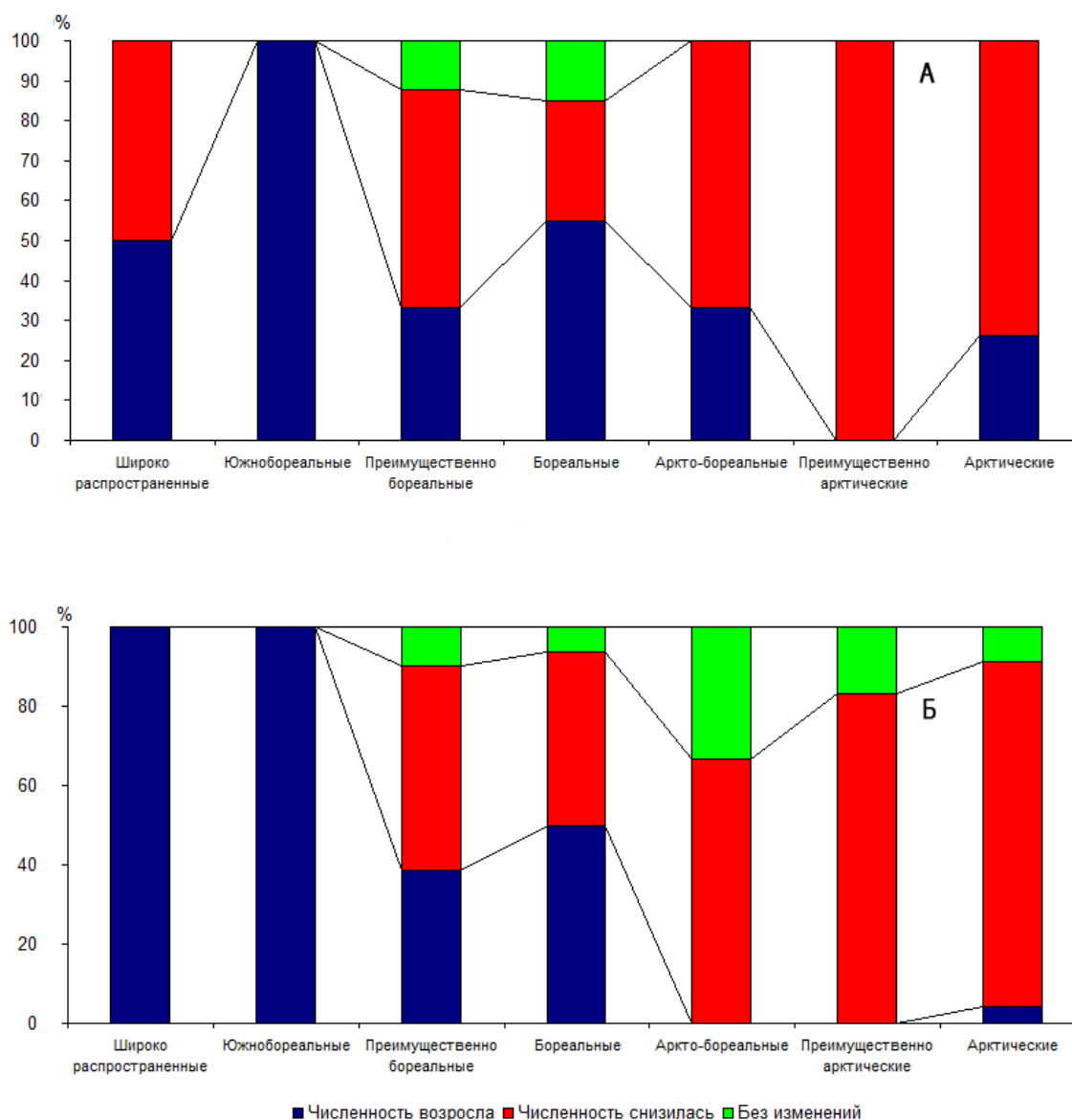


Рис. 4.5.10. Доля видов рыб из различных зоогеографических групп, численность которых возросла, снизилась или осталась без изменений, по данным экосистемных съемок 2004-2010 гг. (А) и осенне-зимних съемок 1998-2010 гг. (Б)

5. ПИТАНИЕ РЫБ И ПИЩЕВЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ В ИХТИОЦЕНЕ

5.1. Питание отдельных видов

В данном разделе по оригинальным данным, собранным в период 1984-2009 гг., архивным материалам ПИНРО за предшествующий период и литературным сведениям рассматриваются состав пищи и особенности питания большинства баренцевоморских видов рыб, за исключением видов, которые случайно заносятся в Баренцево море или численность которых крайне мала.

БЕСЧЕЛЮСТНЫЕ

В Баренцевом море обитают четыре представителя этой группы рыбообразных – один вид миксин и три вида миног.

Миксина *Muxine glutinosa*

Данные о питании этого вида в Баренцевом море отсутствуют. Имеются лишь общие указания на питание мертвыми, ослабленными или попавшими в орудия лова рыбами (пикша, мольва, треска, сельдь и пр.), миксина вгрызается в тело и выедает его изнутри (Андрияшев, 1954; Fishes of the North-eastern Atlantic..., 1984). В Северо-Западной Атлантике миксина питалась членистоногими и рыбами (Food of the Northwest Atlantic fishes..., 2000).

Морская минога *Petromyzon marinus*

Данные о питании этого вида в Баренцевом море отсутствуют. Имеются лишь общие указания на питание морской миноги кровью крупных живых рыб (тресковые, лососевые, сельди и др.) путем присасывания (Андрияшев, 1954; Атлас пресноводных рыб..., 2002; Fishes of the North-eastern Atlantic..., 1984).

Речная минога *Lampetra fluviatilis*

Данные о питании миноги в Баренцевом море отсутствуют. В литературе имеются указания на питание речной миноги различными видами рыб (треска, лососи, корюшка, скумбрия) (Атлас пресноводных рыб..., 2002), причем в отличие от других видов рыбообразных речная минога может питаться не только кровью рыб, но и целыми рыбами (Hardisty, 1986).

Японская минога *Lethenteron camtschaticum*

Данные о питании японской миноги в Баренцевом море отсутствуют. Характер питания, вероятно, такой же, как у морской миноги. Имеются указания на питание японской миноги бентосными организмами и мелкими рыбами (Атлас пресноводных рыб..., 2002).

Таким образом, все виды бесчелюстных в Баренцевом море относятся к паразитическим видам.

ХРЯЩЕВЫЕ РЫБЫ

В Баренцевом море могут встречаться около 12 видов акул, 7 видов скатов и 1 вид химер (Долгов, 2004а). Питание большинства видов хрящевых рыб (впрочем, как и другие особенности их биологии), за исключением звездчатого и круглого скатов, в Баренцевом море практически не изучалось вследствие малой численности этих рыб и низкой промысловой ценности. Большинство данных по составу пищи рыб этих видов в Баренцевом море, за редким исключением, было получено в последние 20 лет.

Семейство Chlamidoselachidae

Плащеносная акула Chlamydoselachus anguineus

В Баренцевом море отдельные экземпляры акулы могут встречаться в тепловодной юго-западной части. Данные о рационе плащеносной акулы в Баренцевом море отсутствуют. Имеются лишь общие указания на питание акулы различными видами рыб (Fishes of the North-eastern Atlantic..., 1984).

В Тихом океане основу питания акулы составляли головоногие моллюски (кальмары) и рыбы (Kubota, Shiobara, Kubodera, 1991).

Таким образом, плащеносная акула относится к типичным хищникам.

Семейство Lamnidae

Сельдевая акула Lamna nasus

В Баренцевом море отдельные экземпляры этого вида могут встречаться в тепловодной юго-западной части.

Данные о питании сельдевой акулы в Баренцевом море отсутствуют. Имеются лишь общие указания на питание акулы различными видами рыб (сельди, лососи, мерланг, треска, камбалы и пр.) и головоногими моллюсками (Андрияшев, 1954; Fishes of the North-eastern Atlantic..., 1984).

В Северо-Западной Атлантике основу питания акулы составляли пелагические и донные рыбы и, в меньшей степени, головоногие моллюски (Analysis of stomach content..., 2002). В других районах Мирового океана в рационе этого вида также отмечались пелагические и донные рыбы и головоногие моллюски (Scott W., Scott M., 1988; Gauld, 1989; Ellis, Shackley, 1995).

Таким образом, сельдевая акула является типичным хищником.

Семейство Cetorhinidae

Гигантская акула Cetorhinus maximus

В Баренцевом море отдельные экземпляры этого вида могут встречаться в тепловодной юго-западной части. Данные о рационе гигантской акулы в Баренцевом море отсутствуют. Имеются лишь общие указания на питание акулы планктоном (Андрияшев, 1954).

Данные о питании и пищевом поведении акулы из других районов Мирового океана также свидетельствуют о питании планктонными ракообразными (Hallacher, 1977; Baduini, 1995; Sims, Merrett, 1997; Sims, Quayle, 1998; Sims, 1999, 2008).

Таким образом, гигантская акула является типичным планктофагом.

Семейство Alopiidae

Акула-лисица Alopias vulpinus

В Баренцевом море отдельные экземпляры этого вида могут встречаться в тепловодной юго-западной части. Данные о рационе акулы-лисицы в Баренцевом море отсутствуют. Имеются лишь общие указания на питание акулы различными видами пелагических и донных рыб, а также кальмарами (Fishes of the North-eastern Atlantic..., 1984).

В других районах Мирового океана акула-лисица питается различными видами рыб, обитающими у поверхности воды (анчоус, сардина, скумбрия) (Preti, Smith, Ramon, 2001, 2004).

Таким образом, акула-лисица является типичным хищником.

Семейство Scyliorhinidae

Черноротая акула Galeus melastomus

В Баренцевом море отдельные экземпляры этого вида могут встречаться в тепловодной юго-западной части.

Данные о питании черноротой акулы в Баренцевом море отсутствуют. В целом в питании акулы преобладают донные и пелагические беспозвоночные (моллюски, головоногие моллюски, ракообразные) и рыбы (Fishes of the North-eastern Atlantic..., 1984).

У западного побережья Норвегии в рационе этого вида было отмечено 44 таксона, преимущественно ракообразные, рыбы и головоногие моллюски (Mattson, 1981). Из ракообразных в питании этого вида доминировали креветки (в том числе северная креветка *Pandalus borealis*), из рыб – аргентина, из головоногих моллюсков – каракатица *Rossia* sp.

В разных районах Атлантики (побережье Ирландии, Шотландия, Бискайский залив, Средиземное море) основу питания акулы составляли рыбы, крупные ракообразные (в основном декаподы) и кальмары (Wheeler, 1969; Сапарé, Zaouali, 1976; Relini Orsi, Wurtz, 1975; Macpherson, 1980b, 1981; Rae, Shelton, 1982; Mauchline, Gordon, 1983; Bello, 1995; Trophic relations..., 2005). В Бискайском заливе в питании рыб длиной до 30 см доминировали эвфаузииды, а более крупные особи (> 50 см) питались преимущественно рыбой и декаподами (Trophic relations..., 2005; Resource utilization..., 2009).

Таким образом, черноротая акула является хищно-бентоядным видом.

Кошачья акула Scyliorhinus canicula

В Баренцевом море отдельные экземпляры этого вида могут встречаться в тепловодной юго-западной части. Данные о рационе кошачьей акулы в Баренцевом море отсутствуют. Имеются лишь общие указания на питание акулы донными беспозвоночными (моллюски, ракообразные) и мелкими донными и пелагическими рыбами (Fishes of the North-eastern Atlantic..., 1984).

У о-ва Мэн (Великобритания) в питании акулы доминировали донные ракообразные (раки-отшельники, другие крабы и креветки), а также моллюски, в то время как значение рыб было довольно низким (Lyle, 1983). В этом районе отмечалось, по мере роста акул, снижение значения мелких ракообразных и увеличение – раков-отшельников и моллюсков.

Доминирование в питании донных организмов (декаподы и пр.) отмечалось также у побережья Великобритании (Eales, 1949; Armstrong, 1980; Rae, Shelton, 1982; Gibson, Ezzi. 1987; The comparative feeding ecology..., 1996) и в Средиземном море (Azouz, Сапарé, 1971; Jardas, 1972; 1979; Сапарé, 1974).

В Бискайском заливе основу питания этого вида составляли рыбы (путассу, большеглазая тресочка и др.) и донные декаподы (Olaso, Velaso, Pérez, 1998; Trophic relations..., 2005). В этом районе были выявлены также онтогенетические изменения

состава пищи – в питании рыб длиной до 30 см доминировали декаподы и эвфаузииды, а более крупные особи (> 50 см) питались преимущественно рыбой.

Таким образом, кошачья акула относится к хищно-бентоядным видам.

Семейство Triakidae

Суповая акула Galeorhinus galeus

В Баренцевом море отдельные экземпляры этого вида могут встречаться в тепловодной юго-западной части. Данные о рационе суповой акулы в Баренцевом море отсутствуют. Имеются лишь общие указания на питание акулы рыбами и кальмарами (Fishes of the North-eastern Atlantic..., 1984).

В других районах Мирового океана (Ирландия, Азорские о-ва, Аргентина, Австралия) основу питания составляют различные виды рыб (в основном костные) и головоногие моллюски (Olsen, 1954; Menni, 1985; Menni, Cousseau, Gosztonyi, 1986; The comparative feeding ecology..., 1996; Walker, 1999; Diets of Thornback Ray..., 2003; Food habits, selectivity..., 2006), причем соотношение рыб и моллюсков изменяется по районам.

Таким образом, суповая акула относится к типичным хищникам.

Голубая акула Prionace glauca

В Баренцевом море отдельные экземпляры этого вида могут встречаться в тепловодной юго-западной части. Данные о питании голубой акулы в Баренцевом море отсутствуют. Имеются лишь общие указания на питание акулы рыбами и кальмарами (Fishes of the North-eastern Atlantic..., 1984).

У берегов Канады (Новая Скотия) основу питания акулы составляли пелагические и, в меньшей степени, донные рыбы, кроме того, в желудках отмечались также морские млекопитающие (MacCord, Campana, 2003). В целом три основные таксономические группы указываются в качестве основных пищевых объектов голубой акулы в различных районах Мирового океана: рыбы, морские млекопитающие и головоногие моллюски; кроме того, в желудках встречаются также ракообразные и морские птицы (Le Brasseur, 1964; Stevens, 1973; Tricas, 1979; Kohler, 1987; Harvey, 1989; Hazin, Lessa, Chammas, 1994; The diet of blue shark..., 1996; Vaske-Jr., Rincon-Filho, 1998; Cortes, 1999; Henderson, Flannery, Dunne, 2001; Kubodera, Watanabe, Ichii, 2007; Vaske-Jr., Lessa, Gadig, 2009; Markaida, Sosa-Nishizaki, 2010).

Таким образом, голубая акула является типичным хищником.

Семейство Squalidae

Черная колючая акула Etmopterus spinax

В Баренцевом море отдельные экземпляры этого вида могут встречаться в тепловодной юго-западной части. Данные о рационе черной колючей акулы в Баренцевом море отсутствуют. Имеются лишь общие указания на питание акулы батипелагическими ракообразными и головоногими моллюсками, а также мелкой рыбой (Андряшев, 1954).

В желобе Рокколл в питании этого вида доминировали рыбы, кроме того, в рационе встречались эвфаузииды, декаподы и кальмары (Mauchline, Gordon, 1983).

Рыбы также составляли основу питания этого вида в Средиземном море (в том числе анчоус, северный веретенник, нотоскопел и большеглазая тресочка) при относительно небольшом значении креветок и эвфаузиид (Relini Orsi, Wurtz, 1976; Macpherson, 1980b, 1981; Bello, 1998). Эти авторы отмечали четко выраженные онтогенетические изменения в составе пищи акулы, в частности в желобе Роколл (Mauchline, Gordon, 1983) и проливе Скагеррак (Bergstad, Wik, Hildre, 2003). Особи небольшой длины питались в основном планктонными ракообразными (эвфаузидами *Meganicthyphanes norvegica*) и мелкими рыбами (мавролик), в то время как в рационе крупных рыб преобладали креветки *Pasiphaea tarda*, кальмары и другие виды рыб. Сходные данные по питанию этого вида были получены для Бискайского залива (Resource utilization..., 2009), южного побережья Португалии (Neiva, Coelho, Erzini, 2006) и берегов Анголы (Zaera, 2005). В то же время в проливе Скагеррак в питании этого вида доминировали ракообразные (эвфаузииды), а также отмечалось питание отходами промысла.

Таким образом, черная колючая акула является хищно-бентоядным видом.

Полярная акула Somniosus microcephalus

По данным А. П. Андрияшева (1954), в питании полярной акулы встречаются пелагические и донные рыбы (треска, камбалы, пинагор, морской окунь, зубатка), трупы тюленей и китов, а также донные беспозвоночные (крабы, голотурии, брюхоногие моллюски).

В 1959-2008 гг. в желудках акулы встречались представители 12 таксонов рыб и беспозвоночных (табл. 5.1.1). Наиболее часто этот вид питался различными видами рыб – треской (50 % желудков), камбалой-ершом (35,7 % желудков) и пикшей (17,9 % желудков), частота встречаемости других видов (сайка, ликоды, пятнистая зубатка, черный палтус) была значительно меньшей и не превышала 7 %. Кроме того, в питании полярной акулы отмечались пелагические (медузы, гребневики) и донные (креветка, краб хиас) беспозвоночные, но их встречаемость в питании была невелика (< 10 %).

В желудках двух особей этого вида, пойманных на Новоземельской банке в сентябре 2007 г., общей длиной 305 и 315 см соответственно масса пищи составляла 10,21 и 12,088 кг. Основу пищевого комка составляли остатки гренландского тюленя (99,2 и 72,7 %m соответственно). Кроме того, в желудках были встречены различные виды рыб: мойва, сайка, полярный триглопс, липарис, бледный ликод, неидентифицированный ликод и камбала-ерш. В желудке второй особи были обнаружены также губка, морской таракан и офиуры.

Наши данные в целом соответствуют литературным данным.

В районе архипелага Шпицберген в питании акулы были отмечены различные виды рыб (треска, пятнистая зубатка, пикша) и ластоногие (кольчатая нерпа, морской заяц и хохлач) (A missing piece..., 2012), а также отходы промысла малого полосатика (Greenland sharks..., 2011; A missing piece..., 2012).

К. Яно с соавторами (Yano, Stevens, Compagno, 2007) пришли к выводу, что в Северной Атлантике особи длиной менее 200 см питаются исключительно моллюсками, в основном головоногими, а в питании более крупных особей доминируют различные рыбы (около 25 видов из 14 семейств), а также морские млекопитающие. Данные других авторов (Using antropogenic contaminants..., 2002; Diet and resource..., 2010; Distribution and feeding ecology..., 2014) о питании акулы Северной Атлантике также свидетельствуют о хищно-бентоядном характере.

Таким образом, полярная акула относится к хищно-бентоядным видам.

Состав пищи полярной акулы, по данным полевого анализа питания в 1959-2009 гг.

Пищевой организм	Частота встречаемости, % от числа питавшихся рыб
Scyphozoa	10,7
Ctenophora	3,6
Chaetognatha	3,6
Caridea	3,6
<i>Hyas</i> sp.	3,6
<i>Boreogadus saida</i>	7,1
<i>Gadus morhua</i>	50,0
<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	17,9
<i>Lycodes</i> sp.	3,6
<i>Anarhichas lupus</i>	3,6
<i>Hippoglossoides platessoides</i>	35,7
<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	3,6
Teleostei	17,9
Переваренная рыба	17,9
Переваренная пища	3,6
Кол-во исследованных рыб	30
Кол-во рыб с пустыми желудками, %	6,6
Ср. балл наполнения желудков	2,3

Katran Squalus acanthias

В Баренцевом море отдельные экземпляры этого вида могут встречаться в тепловодной юго-западной части. Однако, по сравнению с другими тепловодными видами акул, катран встречается более часто.

Данные о питании катрана в Баренцевом море отсутствуют. Имеются лишь общие указания на хищно-бентоядный характер питания с доминированием рыб (сельдь, тресковые, мойва и пр.), кальмаров и бентосных организмов (крабы, креветки, полихеты, эхиуриды и пр.) (Андрияшев, 1954; Fishes of the North-eastern Atlantic..., 1984).

Данные о питании катрана в других районах Северной Атлантики более многочисленны.

У Британских о-вов основу питания рыб длиной менее 60 см составляли ракообразные, а у более крупных особей – рыбы (песчанка, сельдь, скумбрия, тресковые, камбаловые) (Holden 1965; Rae, 1967a; Henderson, Dunne, Flannery, 2002; The comparative feeding ecology..., 1996). В Северо-Западной Атлантике (Канада, США) в питании этого вида доминировали рыбы, кальмары и гребневиками (Templeman, 1944; Bonham, 1954; Maurer, Bowman. 1975; Robinson, Lapi, Carter, 1982; Bowman, Eppi, Grosslein, 1984, 2000; Stehlik, 2007), причем неполовозрелые рыбы длиной менее 36 см питались преимущественно гребневиками, кальмарами и эвфаузидами, в питании среднеразмерных рыб (37-79 см) наряду с этими группами появлялись также двустворчатые моллюски, креветки и рыбы, а наиболее крупные особи длиной более 79 см питались в основном рыбой.

Характер питания акулы был сходным и в других районах Мирового океана. В Британской Колумбии рыбы длиной менее 79 см питались эвфаузидами, рыбой и, в меньшей степени, другими ракообразными и моллюсками, а более крупные особи – в

основном рыбой (сельдь и хек) (Jones, Geen, 1977; Variations in diet..., 1991). У берегов Аргентины основу питания неполовозрелых рыб составляли гребневики, а половозрелые особи питались в основном кальмарами и рыбой (аргентинский хек, сельдь) (Laptikhovskiy, Arkhipkin, Henderson, 2001; Fishery and ontogenetic..., 2002). В Черном море в питании катрана доминировали рыбы различных видов (преимущественно мерланг), в меньшей степени – ракообразные, нематоды и актинии (Avsar, 2001). У Новой Зеландии катран всех размерных классов питался постличинками лобстеров, эвфаузидами и, в меньшей степени, другими крабами и рыбами, причем доля рыб в питании крупных особей возрастала (Hanchet 1991). У Южной Африки в питании катрана доминировали рыбы (хек, миктофиды) и головоногие моллюски (Ebert, Compagno, Cowley, 1992)

Таким образом, молодь катрана является планктофагом, а более крупные особи – типичными хищниками.

Семейство Centrophoridae

Длиннорылая акула *Deania calcea*

В Баренцевом море отдельные экземпляры этого вида могут встречаться в тепловодной юго-западной части. Данные о питании длиннорылой акулы в Баренцевом море отсутствуют. Имеются лишь общие указания на питание акулы рыбами (Fishes of the North-eastern Atlantic..., 1984).

В желобе Рокколл в рационе акулы доминировали рыбы различных видов: у мелких особей (79-98 см) – путассу, морские налимы и миктофовые, у крупных (99-111 см) – большеглазый налим (Mauchline, Gordon, 1983). Кроме того, в желудках акул отмечались декаподы и кальмары, но их значение было относительно невысоким. В Бискайском заливе основу питания этого вида составляли головоногие моллюски и рыбы (путассу, гладкоголовы, скумбрия) (Resource utilization..., 2009), как и у Южной Африки, где из рыб в питании доминировали миктофиды (Ebert, Compagno, Cowley, 1992). У восточной Тасмании основу питания акулы также составляли рыбы (Blaber, Vulman, 1987).

В целом длиннорылая акула является типичным хищником.

Таким образом, из 12 видов акул, которые встречаются или могут встречаться в Баренцевом море, 8 видов являются типичными хищными рыбами, 3 вида – хищно-бентоядными, 1 вид – планктоядным.

Семейство Rajidae

Шипохвостый скат *Bathyraja spinicauda*

Литературные данные о питании этого вида в Баренцевом море отсутствуют.

В 1996-2010 гг. в желудках шипохвостого ската встречались представители 21 таксона (табл. 5.1.2). В питании ската преобладала рыба, составляющая суммарно около 87 %м, в том числе синяя зубатка, окунь-клевач, треска, сельдь и пикша. В рационе шипохвостого ската также был отмечен круглый скат длиной 26 см. Из других пищевых объектов достаточно важную роль в питании этого вида играли также креветки (6,5 %м). Значение представителей других таксонов не превышало 1 %м. В

желудках ската встречались также отходы промысла, но их значение было меньше (< 5 %m) по сравнению со значением у других скатов Баренцева моря.

Недостаточное количество проанализированных желудков не позволяет проследить размерные, пространственно-временные и межгодовые изменения интенсивности питания и состава пищи этого вида.

В Норвежском море основу питания ската составляли рыбы (в том числе бельдюговые), значение пелагических ракообразных (эвфаузииды, креветки *Pasiphaea* sp.) было невелико (Trophic ecology..., 2000).

Таблица 5.1.2

Состав пищи шипохвостого ската в 1996-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m	%f	
Polychaeta	0,04	5,7	
Gammaridea	0,51	13,2	
Euphausiidae	0,04	5,7	
Caridea	5,60	34,0	5,0-9,9
<i>Pandalus borealis</i>	0,97	5,7	7,0-9,9
<i>Sabinea</i> sp.	0,11	1,9	
Ophiuroidea	0,24	1,9	
Echinoidea	0,04	1,9	
<i>Raja fyllae</i>	0,38	1,9	26
Teleostei	4,26	11,3	
<i>Clupea harengus</i>	9,02	3,8	30,0-39,9
<i>Arctozenus risso</i>	1,28	3,8	23
<i>Gadus morhua</i>	11,45	1,9	48
<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	6,73	3,8	
<i>Lycodes</i> sp.	0,57	1,9	
<i>Entelurus aequoreus</i>	0,17	1,9	39
<i>Sebastes</i> sp.	6,61	1,9	
<i>Sebastes mentella</i>	12,63	3,8	32
<i>Careproctus</i> sp.	0,21	1,9	
<i>Anarhichas denticulatus</i>	33,81	1,9	
<i>Lumpenus lampretaeformis</i>	0,30	1,9	
Отходы промысла	4,74	11,3	
Переваренная пища	0,29	3,8	
Кол-во исследованных рыб		59	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %		10,1	
Ср. балл наполнения желудков		2,0	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰		237,14	

У Гренландии в его питании также доминировали рыбы (звездчатый скат и мойва) и северная креветка (Jensen, 1948).

На Гранд-банке (Северо-Западная Атлантика) основу питания шипохвостого ската составляли рыбы (90 %m), из которых наибольшее значение имели морские окуни, северный макрурус и черный палтус (Feeding Habits..., 2006). При этом рыбы длиной менее 50 см питались преимущественно ракообразными (гаммариды, гиперииды и креветка *Sergestes arcticus*), а более крупные особи переходили на питание рыбой.

В целом шипохвостый скат относится к типичным хищникам.

Гладкий скат *Dipturus batis*

По данным А. П. Андрияшева (1954), гладкий скат является донным хищником, в питании которого доминируют различные виды рыб (скаты, камбалы, сельдь, треска, пикша, морской черт) и крупные донные ракообразные (крабы, креветки).

В 1995-2009 гг. в желудках ската встречались представители 25 таксонов (табл. 5.1.3). В питании гладкого ската доминировала рыба, составляющая около 78 %m. Наиболее интенсивно гладкий скат питался треской и окунем-клювачом, доля которых составляла около 20 %m. Значение других видов рыб было значительно меньше и составляло 9 %m для пикши, 1-3 %m – для черного палтуса и камбалы-ерша, и менее 1 %m – для путассу. Следует также отметить встречаемость в желудке этого вида молодой особи круглого ската длиной 17 см. Значительную роль в питании играли отходы промысла (15 %m).

По данным других авторов, в Северной Атлантике основу питания гладкого ската (до 70 %m) составляют рыбы (Rae, Shelton, 1982; Ebert, Bizzarro, 2007).

В целом гладкий скат относится к типичным хищникам.

Таблица 5.1.3

Состав пищи гладкого ската в 1995-2009 гг.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m	%f	
Polychaeta	0,10	2,4	
Theutida	0,36	1,2	
Octopodida	1,07	2,4	
Lophogastrida	0,03	1,2	
Gammaridea	0,06	7,1	4,0-4,9
Euphausiidae	0,05	4,8	1,5-1,9
Decapoda	0,01	1,2	2,0-2,4
<i>Pasiphaea</i> sp.	0,29	13,1	5,0-9,9
<i>Eualus gaimardi</i>	0,05	1,2	5,0-5,9
<i>Pandalus borealis</i>	2,72	19,0	4,0-11,9
<i>Sabinea</i> sp.	0,09	3,6	5,0-5,9
<i>Raja fyllae</i>	0,16	1,2	17,0-17,9
Teleostei	15,89	25,0	12,0-18,9
<i>Arctozenus risso</i>	1,57	2,4	
Gadidae	2,35	1,2	
<i>Gadus morhua</i>	20,52	7,1	14,0-46,9
<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	9,06	3,6	17,0-36,9
<i>Micromesistius poutassou</i>	0,35	2,4	20,0-29,9
<i>Lycodes</i> sp.	1,89	4,8	22,0-30,9
<i>Sebastes</i> sp.	12,24	9,5	22,0-28,9
<i>Sebastes mentella</i>	7,64	6,0	19,0-25,9
Cottidae	1,99	2,4	
<i>Leptoclinus maculatus</i>	0,06	1,2	15,0-15,9
<i>Hippoglossoides platessoides</i>	1,79	1,2	35,0-35,9
<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	3,62	2,4	
Отходы промысла	15,38	11,9	
Переваренная пища	0,65	7,1	
Кол-во исследованных рыб		86	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %		15,1	
Ср. балл наполнения желудков		1,8	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰		215,78	

Круглый скат *Rajella fyllae*

Первые данные о питании круглого ската в Баренцевом море были опубликованы только в конце 1980-х годов (Берестовский, 1989в; Берестовский, Ахметчина, 2007). По данным Е. Г. Берестовского, в Баренцевом море основу рациона молоди длиной до 40 см составляли полихеты, мизиды, амфиподы и декаподы. Более крупные рыбы (> 40 см) при сохранении в питании значения полихет переходили на питание более крупными декаподами, а также питались рыбой (мойва) и отходами промысла.

В 1996-2010 гг. в желудках ската встречались представители 20 таксонов (табл. 5.1.4). В питании круглого ската преобладали донные бентосные организмы, особенно черви и полихеты (суммарно 34 %m) и гаммариды (18 %m). Значительную роль в питании этого вида играли декаподы, преимущественно северная креветка (21 %m). Роль отходов промысла в питании этого вида составляла 7 %m. Рыба (мойва и молодь трески) в желудках круглого ската встречалась в незначительных количествах, суммарная доля не превышала 5 %m.

Таблица 5.1.4

Состав пищи круглого ската в 1996-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m	%f	
Annelida	1,16	2,0	
Polychaeta	32,80	46,3	
Bivalvia	0,13	0,7	
Cephalopoda	3,21	0,7	
Sepiida	0,64	0,7	5,0-5,9
Crustacea	1,01	1,4	
Amphipoda	0,15	0,7	
Gammaridea	17,97	50,3	1,0-3,9
Euphausiidae	2,51	8,8	1,5-1,9
Decapoda	0,39	0,7	
Caridea	0,32	0,7	
<i>Pasiphaea</i> sp.	0,90	2,0	3,0-10,9
<i>Spirontocaris</i> sp.	0,07	0,7	
<i>Eualus</i> sp.	0,32	1,4	4,0-5,9
<i>Pandalus borealis</i>	21,54	12,9	4,0-10,9
<i>Sabinea</i> sp.	1,81	3,4	3,0-6,9
Holothuroidea	0,24	0,7	1,0-1,4
Teleostei	1,31	2,7	
<i>Mallotus villosus</i>	2,05	0,7	16,0-16,9
<i>Gadus morhua</i>	1,28	0,7	17,0-17,9
Отходы промысла	7,38	2,0	
Переваренная пища	2,81	3,4	
Кол-во исследованных рыб		148	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %		18,2	
Ср. балл наполнения желудков		1,6	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰		107,13	

По мере увеличения размеров тела круглого ската отмечалось изменение состава его пищи (рис. 5.1.1). В питании мелких особей длиной до 35 см встречались исключительно бентосные организмы (полихеты и гаммариды), и лишь при

достижении длины 36-40 см в желудках начинали появляться северная креветка и другие декаподы. В питании наиболее крупных рыб длиной 51-55 см роль мелких бентосных организмов продолжала оставаться значительной, хотя и не превышала 30-40 %m. Рыбы и отходы промысла встречались в питании только самых крупных особей длиной более 50 см.

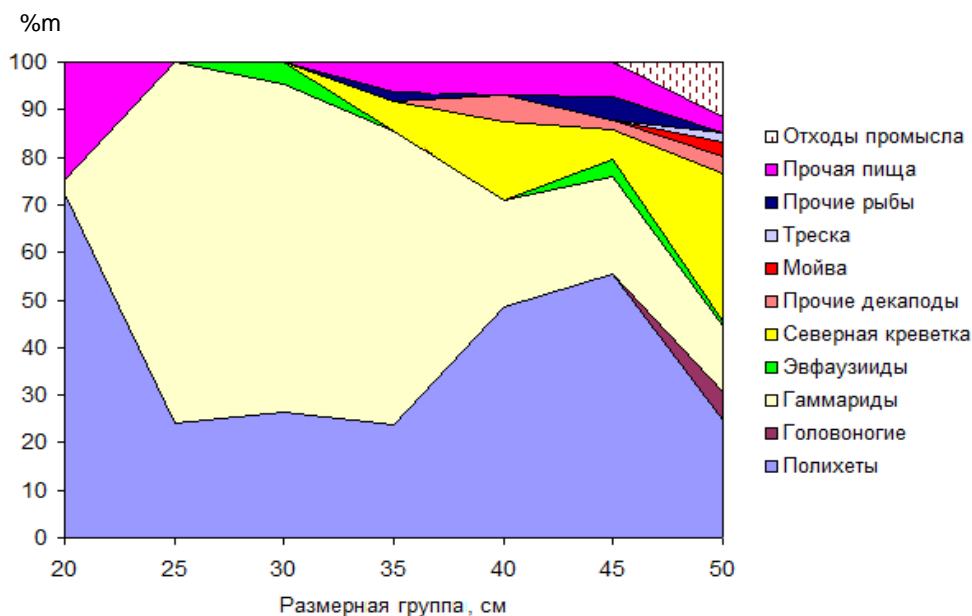


Рис. 5.1.1. Состав пищи круглого ската различных размерных групп

В целом наши данные сходны с результатами исследований Е. Г. Берестовского (1989).

В районах Северной Атлантики основу питания круглого ската также составляли бентосные организмы. В проливе Скагеррак в питании были отмечены полихеты, креветки и гаммариды (Skjæraasen, 1998). В Северо-Западной Атлантике (Гранд-банка) круглый скат питался в основном полихетами (80 %m), а также гаммаридами и другими бентосными организмами (Feeding Habits..., 2006).

Таким образом, этот вид может быть отнесен к типичным бентофагам.

Северный скат *Amblyraja hyperborean*

До настоящего времени данные о питании северного ската в Баренцевом море отсутствовали. Имелись лишь отрывочные указания на состав пищи этого вида. Так, по данным Р. Коллета (Collett, 1880, 1905), в питании северного ската отмечались остатки рыб (в том числе бельдюговые) и пелагические ракообразные – *Themisto* spp. и *Hymenodora glacialis*.

В 1998-2010 гг. в желудках ската встречались представители 48 таксонов (табл. 5.1.5). В питании доминировали рыбы различных видов (суммарно около 48 %m). Наибольшее значение в питании этого вида имели сельдь (6,4 %m), мойва и путассу (по 4,3 %m), а также молодь трески и сайка (1,5-2,0 %m). Весомую роль в питании северного ската играли отходы промысла, доля которых составляла 37 %m. Кроме того, достаточно большое значение имели декаподы (10 %m), из которых преобладала северная креветка (7,2 %m).

Четко выраженных изменений в питании разноразмерных особей северного ската выявлено не было (рис. 5.1.2). В питании ската всех размерных групп доминировала рыба, кроме того, значение северной креветки было практически неизменным у особей всех этих групп. В то же время в питании рыб длиной менее 50 см преобладала мойва, а у особей длиной более 50 см возрастало значение крупных рыб: сельдь, путассу, морские окуни и пр.

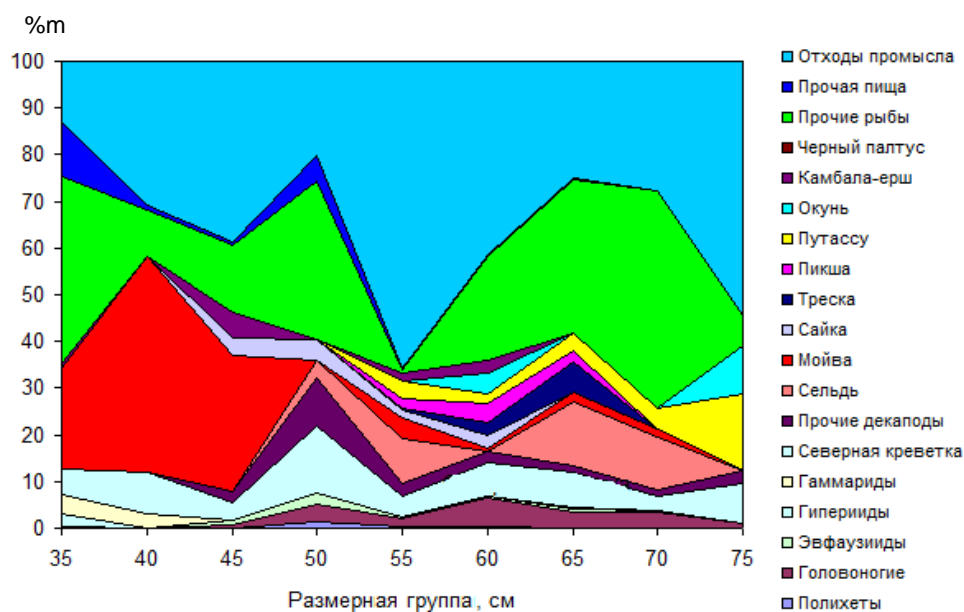


Рис. 5.1.2. Состав пищи северного ската различных размерных групп

В Норвежском море в питании северного ската встречались рыбы (путассу, бельдюговые), а также ракообразные – эвфаузииды (в том числе *M. norvegica* и *Thysanoessa inermis*) и креветки *Pasiphaea* sp. (Trophic ecology..., 2000).

На Гранд-банке основу питания северного ската составляли рыбы (43 %m), из которых наибольшее значение имел морской окунь, и ракообразные, в основном гиперииды (Feeding habits..., 2006). Кроме того, в питании ската большое значение имели отходы промысла (23 %m). В питании рыб длиной до 60 см преобладали мелкие ракообразные (мизиды, гиперииды и эвфаузииды), а более крупные особи переходили на питание рыбами, головоногими моллюсками и отходами промысла.

В целом северный скат относится к типичным хищникам.

Таблица 5.1.5

Состав пищи северного ската в 1998-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m*	%f	
Actinaria	0,02	0,3	
Stenophora	0,04	0,3	
Annelida	0,13	1,6	
Polychaeta	0,08	0,8	
Pteropoda	+	0,3	
Clionidae	+	0,3	
Bivalvia	0,01	0,3	

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m*	%f	
Actinaria	0,02	0,3	
Octopodida	0,60	1,1	
Crustacea	0,12	0,8	
<i>Mesidotea</i> sp.	0,18	0,3	
Gammaridea	0,30	2,6	
<i>Parathemisto</i> sp.	0,02	0,5	
Euphausiidae	0,47	5,3	
Caridea	0,66	2,6	8,0-8,9
<i>Pasiphaea</i> sp.	1,25	3,9	2,0-9,9
Pandalidae	0,23	0,3	
<i>Pandalus borealis</i>	6,38	18,7	7,0-10,9
<i>Sabinea</i> sp.	0,52	1,3	
<i>Sabinea septemcarinata</i>	1,05	2,4	
Holothuroidea	0,07	0,3	
Teleostei	11,12	12,4	
<i>Clupea</i> sp.	3,59	1,1	31,0-31,9
<i>Clupea harengus</i>	2,77	0,8	33,0-33,9
<i>Mallotus villosus</i>	4,38	6,8	17,0-17,9
<i>Arctozenus risso</i>	1,63	0,8	
<i>Boreogadus saida</i>	1,28	0,6	
Gadidae	0,34	0,3	
<i>Boreogadus saida</i>	1,97	1,6	
<i>Gadus morhua</i>	2,09	1,1	
<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	1,62	1,1	10,0-10,9
<i>Micromesistius poutassou</i>	4,26	3,2	
<i>Lycodes</i> sp.	3,65	1,3	
<i>Lycodes eudipleurostictus</i>	0,85	0,3	30,0-30,9
<i>Lycodes esmarkii</i>	3,54	0,5	42,0-42,9
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	0,03	0,3	
<i>Sebastes</i> sp.	1,05	0,3	
<i>Sebastes mentella</i>	0,78	0,3	26,0-26,9
Cottidae	0,20	0,5	
<i>Triglops</i> sp.	0,12	0,5	
<i>Triglops nybelini</i>	0,01	0,3	
Cyclopteridae	0,29	0,3	9,0-9,9
<i>Liparis</i> sp.	0,34	0,8	
<i>Liparis fabricii</i>	0,16	0,3	
<i>Hippoglossoides platessoides</i>	1,59	1,5	4,0-17,9
<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	0,01	0,3	5,0-5,9
<i>Hippoglossus hippoglossus</i>	1,24	0,8	30,0-30,9
Отходы промысла	37,36	12,1	
Переваренная пища	0,38	2,4	
Кол-во исследованных рыб		428	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %		25,5	
Ср. балл наполнения желудков		1,5	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰		227,73	

*+ – значение менее 0,01 %

Парусный скат *Dipturus linteus*

Данные о питании парусного ската в Баренцевом море отсутствуют.

В 1990-е годы нами были исследованы несколько желудков особей этого вида в Баренцевом море (Dolgov, 2005) (табл. 5.1.6). В питании двух молодых особей парусного ската длиной 22 и 28 см на Фулей-банке (средние ИН 28,1-62,2 ‰ соответственно) были обнаружены только Gammaridea. Состав пищи крупных особей более разнообразный. В желудке самца длиной 72 см (средний ИН – 140,0 ‰) на Нордкинской банке были обнаружены 9 экземпляров северной креветки общей длиной от 2,5 до 11,0 см, 4 экземпляра *Sabinea septemcarinata* общей длиной 4-6 см, 1 экземпляр муниды *Munida* sp. с длиной карапакса 2,5 см и остатки офиур. В желудке самки длиной 94 см в этом же районе (средний ИН – 661,6 ‰) по массе преобладали отходы промысла, кроме того, были встречены 1 экземпляр северной креветки общей длиной 10 см и 1 экземпляр тресочки Эсмарка общей длиной 18 см.

В проливе Скагеррак основу питания ската составляли рыбы (суммарно 78 %): путассу, сайда и аргентина, также были отмечены муниды и креветки (Skjærgaasen, 1998).

В целом парусный скат относится к типичным хищникам.

Таблица 5.1.6

Состав пищи парусного ската в 1998-2004 гг.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m	%f	
Gammaridea	0,17	50,0	
<i>Pandalus borealis</i>	7,92	50,0	2,5-11,0
<i>Sabinea septemcarinata</i>	1,61	25,0	4,0-6,0
<i>Munida</i> sp.	0,66	25,0	2,5
Ophiuroidea	0,05	25,0	
<i>Trisopterus esmarki</i>	13,47	25,0	18,0
Отходы промысла	76,12	25,0	
Кол-во исследованных рыб		5	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %		20,0	
Ср. балл наполнения желудков		2,5	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰		223,0	

Звездчатый скат *Amblyraja radiata*

Впервые данные о составе пищи звездчатого ската в Баренцевом море были получены в 1930-е годы (Зенкевич, Броцкая, 1931). На относительно небольшом материале (118 желудков) было установлено, что в питании ската доминировали рыбы различных видов (мойва, треска, пикша и камбала-ерш) и пелагические ракообразные, а также в меньшей степени – бентосные эпифаунные виды. Затем более 50 лет питание ската не изучалось. В 1980-е годы были выполнены исследования питания звездчатого ската. Сотрудниками ММБИ были получены сведения о питании этого вида на восточном Мурмане в 1977-1978 гг., а также изучено его пищевое поведение в аквариальных условиях (Чинарина, Трошичева, 1980а,б). В дальнейшем по данным полевого (2592 желудка) и количественного (355 желудков) анализов питания были изучены особенности питания ската в 1981-1984 гг. (Антипова, Никифорова, 1990; Antipova, Nikiforova, 1983). Этими авторами было выявлено, что основу питания

звездчатого ската в Баренцевом море составляют рыбы (в основном мойва, молодь морского окуня и камбалы-ерша, рогатковые) и креветки, кроме того, они показали, что в летний период отмечалась самая низкая интенсивность питания.

Наиболее масштабные и детальные исследования питания ската с использованием количественно-вещного анализа питания и экспериментальные исследования потребления пищи и пищевого поведения в 1983-1987 гг. были выполнены Е. Г. Берестовским (Берестовский 1989в; Берестовский, Ахметчина, 2007). Им было выявлено, что основу питания молоди составляют полихеты и мелкие ракообразные (мизиды, амфиподы, эвфаузииды и молодь креветок), а в питании рыб длиной более 40 см доминируют крупные ракообразные, головоногие моллюски и рыбы. На основе полученных данных было сделано заключение о том, что звездчатый скат является хищно-бентоядным видом с ярко выраженным избирательным характером питания. Е. Г. Берестовским на основе собственных и литературных данных (Чинарина, Трошичева, 1980а,б,в) также был сделан вывод о том, что потребности скатов в пище значительно меньше, чем у других видов рыб, что объясняется их низкими энергетическими затратами, в результате чего максимальные суточные рационы скатов не превышают 0,7-1,0 % даже при кормлении до насыщения.

В 1987-2010 гг. в желудках звездчатого ската встречались представители 106 таксонов (табл. 5.1.7). Основу питания звездчатого ската составляли в основном рыбы (суммарно 29,3 %m) и крупные донные ракообразные (креветки и крабы) (суммарно 19,5 %m). Из более чем 30 видов рыб в питании преобладали молодь трески (6,7 %m) и мойва (6,4 %m). Среди донных ракообразных наиболее важное значение имела северная креветка *P. borealis* (8,7 %m). Большое значение в питании ската имели отходы промысла (желудочно-кишечные тракты, гонады рыб и прочее), составлявшие до 34 %m и встречавшиеся у 12 % питавшихся рыб.

В питании ската были четко выражены изменения состава пищи у рыб разного размера. Молодые особи являются типичными бентофагами, более крупные экземпляры переходят на питание различными видами декапод и рыб. С увеличением длины тела ската в пищевом спектре снижалось значение мелких пищевых организмов (Gammaridea, Euphausiidae и Polychaeta) и возрастало значение крупных донных ракообразных и рыб (рис. 5.1.3). Начиная с длины 31-35 см основу питания колючего ската составляли крупные декаподы и рыбы. Кроме того, в питании рыб длиной 20 см уже начинали встречаться отходы промысла, и у рыб длиной более 40 см их доля достигала 35-45 %m.

Данные о питании звездчатого ската в других районах Мирового океана в целом соответствуют нашим, однако роль отходов промысла в других районах была незначительной.

В проливе Скагеррак в питании ската доминировали рыбы, декаподы и полихеты, причем молодые и среднеразмерные особи питались преимущественно полихетами и креветками, а крупные особи предпочитали питаться рыбой и крупными декаподами (Skjæraasen, Bergstad, 2000).

В Норвежском море основу питания звездчатого ската составляли пелагические ракообразные (гиперииды и эвфаузииды), а у крупных особей было также велико значение рыб (бельдюговые, узорчатый ликод) (Trophic ecology..., 2000).

У Западной Гренландии звездчатый скат длиной менее 20 см питался в основном мелкими ракообразными (копеподы, гаммариды и мизиды) и полихетами, а более крупные рыбы – северной креветкой и рыбами (в основном молодь морских окуней) (Pedersen, 1995).

В Северо-Западной Атлантике в 1947-1967 гг. основу питания звездчатого ската составляли рыбы различных видов, а также крупные декаподы (особенно крабы и раки-отшельники), головоногие моллюски и полихеты, кроме того, в питании существенное значение (до 30 %m) имели отходы промысла (Templeman, 1982). В питании мелких особей доминировали головоногие моллюски, полихеты и гаммариды, в то время как более крупные особи питались преимущественно рыбой.

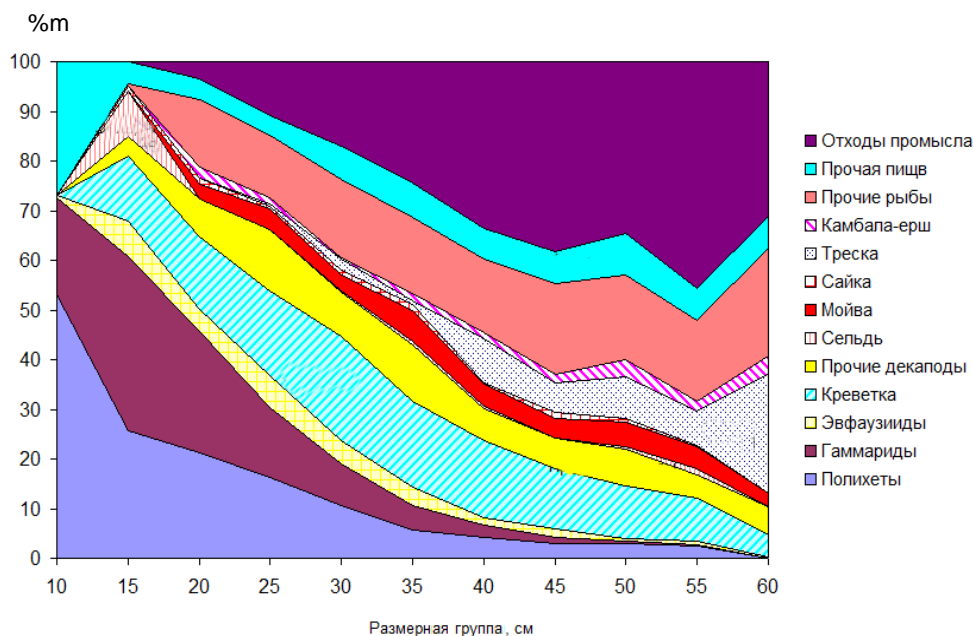


Рис. 5.1.3. Состав пищи звездчатого ската различных размерных групп

Таблица 5.1.7

Состав пищи звездчатого ската в 1987-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m*	%f**	
Actinaria	0,12	0,2	
Ctenophora	0,05	0,1	
Rhynchocoela (nemertina)	0,01	0,1	
Annelida	0,71	3,5	4,0-5,9
Polychaeta	3,33	14,4	
Gastropoda	0,05	0,1	
Pteropoda	+	+	
Clionidae	+	+	
Bivalvia	0,02	0,1	
Cephalopoda	0,10	0,2	
Sepiida	0,08	0,1	3,0-6,9
Theuthida	0,53	0,6	
Octopodida	1,64	0,8	1,0-1,4
Bathypolypus arcticus	0,23	0,1	
Pantopoda	+	+	
Crustacea	0,05	0,2	
Copepoda	0,01	+	
Harpacticoida	+	+	
Mysidacea	0,01	0,4	0,7-0,9

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m*	%f**	
Cumacea	+	+	
Isopoda	0,16	0,3	
Idoteidae	0,11	0,4	6,0-6,9
<i>Mesidotea</i> sp.	0,05	0,1	
<i>Idotea</i> sp.	0,02	+	5,0-5,9
Amphipoda	0,15	1,0	
Gammaridea	2,01	13,5	1,0-6,9
Hyperiidae	0,04	0,1	
<i>Parathemisto</i> sp.	0,01	0,2	0,5-0,7
<i>Parathemisto libellula</i>	0,01	0,1	
Euphausiidae	1,52	8,4	1,0-4,5
<i>Meganyctiphanes norvegica</i>	0,01	0,1	3,0-3,9
Decapoda	0,06	0,2	
Caridea	3,49	5,7	3,0-10,9
<i>Pasiphaea</i> sp.	0,55	1,2	4,0-8,9
<i>Spirontocaris</i> sp.	0,04	0,1	5,0-5,9
<i>Spirontocaris spinus</i>	0,01	0,1	
<i>Eualus</i> sp.	+	+	3,0-3,9
<i>Eualus gaimardi</i>	0,01	+	
Pandalidae	0,15	0,2	
<i>Pandalus</i> sp.	0,09	0,3	7,0-10,9
<i>Pandalus borealis</i>	8,69	13,9	1,0-12,9
Crangonidae	0,93	1,0	6,0-6,9
<i>Crangon</i> sp.	0,53	0,5	
<i>Sclerocrangon</i> sp.	0,92	1,3	
<i>Sclerocrangon boreas</i>	0,02	0,1	
<i>Sabinea</i> sp.	1,04	2,9	3,0-8,9
<i>Sabinea septemcarinata</i>	0,46	1,1	
Paguridae	0,37	1,2	
<i>Pagurus</i> sp.	0,58	1,0	3,0-7,9
<i>Pagurus pubescens</i>	0,01	+	
Brachyura	0,88	1,0	
<i>Hyas</i> sp.	0,63	0,9	2,5-4,9
<i>Hyas araneus</i>	0,06	+	
Sipuncula	+	+	
<i>Echiurus echiurus</i>	0,01	+	
Asteroidea	0,01	+	
Ophiuroidea	0,06	0,1	
Echinoidea	0,03	0,1	
Holothuroidea	0,09	0,2	
Rajidae	0,09	+	8-21
<i>Raja</i> sp.	0,09	0,1	
<i>Raja fyllae</i>	0,02	+	
Teleostei	6,48	9,8	10-20
<i>Clupea</i> sp.	0,38	0,2	8,0-18,9
<i>Clupea harengus</i>	0,13	0,3	15,0-15,9
<i>Mallotus villosus</i>	4,57	4,7	6,0-18,9
<i>Arctozenus rissoi</i>	0,02	+	16,0-16,9
Myctophidae	0,01	+	7,0-7,9
<i>Benthosema glaciale</i>	0,01	+	
Gadidae	0,20	0,1	
<i>Boreogadus saida</i>	0,78	0,7	7,0-12,9
<i>Gadus morhua</i>	6,72	2,6	10,0-29,9
<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	2,34	0,8	18,0-25,9

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m*	%f**	
<i>Micromesistius poutassou</i>	2,69	0,9	
<i>Lycenchelys</i> sp.	0,01	+	
<i>Lycodes</i> sp.	0,57	0,5	9,0-25,9
<i>Lycodes pallidus</i>	+	+	
<i>Lycodes vahlii</i>	0,02	+	
Gasterosteidae	+	+	
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	0,02	0,2	4,0-4,9
<i>Entelurus aequoreus</i>	0,01	+	
<i>Sebastes</i> sp.	0,43	0,2	5,0-21,9
<i>Sebastes mentella</i>	0,12	+	19,0-19,9
<i>Icelus</i> sp.	0,03	+	
Cottidae	0,52	1,1	3,0-4,9
<i>Artediellus atlanticus</i>	0,29	0,9	1,0-9,9
<i>Gymnocanthus tricuspis</i>	0,01	+	
<i>Triglops</i> sp.	0,22	0,4	4,0-10,9
<i>Triglops murrayi</i>	0,08	0,2	
Agonidae	0,17	0,4	
<i>Leptagonus decagonus</i>	0,06	0,2	4,0-12,9
<i>Careproctus</i> sp.	0,03	+	
<i>Careproctus micropus</i>	+	+	
<i>Liparis</i> sp.	0,08	0,2	7,0-15,9
<i>Liparis fabricii</i>	0,08	0,1	7,0-9,9
<i>Cyclopterus lumpus</i>	0,03	+	
Stichaeidae	0,36	0,8	
<i>Lumpenus</i> sp.	1,17	1,6	9,0-22,9
<i>Lumpenus lampretaeformis</i>	+	+	
<i>Leptoclinus maculatus</i>	0,13	0,5	14,0-14,9
Ammodytidae	+	+	
<i>Ammodytes</i> sp.	0,25	0,3	
Pleuronectidae	0,09	0,1	
<i>Hippoglossoides platessoides</i>	2,13	2,2	3,0-19,9
<i>Pleuronectes platessa</i>	0,01	+	
Отходы промысла	34,36	12,3	
Переваренная пища	3,44	7,1	
Кол-во исследованных рыб		4819	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %		25,4	
Ср. балл наполнения желудков		1,5	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰		277,39	

*+ – значение менее 0,01 %.

**+ – значение менее 0,1 %.

На Гранд-банке основу питания звездчатого ската составляли рыбы (90 %m), из которых наибольшее значение имела песчанка, и ракообразные, в основном краб-стригун (Feed Habits..., 2006). В питании рыб длиной до 30 см доминировали мелкие ракообразные (гаммарида, мизиды и пр.), в то время как у более крупных рыб возрастало значение рыбной пищи и крабов. Данные о питании этого вида в Северо-Западной Атлантике свидетельствуют о его питании любыми наиболее многочисленными и доступными видами (Templeman, 1982; Packer, Zeltin, Vitaliano, 2003; Román, González, Ceballos, 2004).

Практически для всех районов Атлантики характерной особенностью питания звездчатого ската является тот факт, что молодь и неполовозрелые особи этого вида потребляют различные виды полихет и ракообразных, а взрослые рыбы переходят на

питание донными рыбами и более крупными донными ракообразными (креветки, муниды и пр.) (McEachran, Boesch, Musick, 1976; Skjæraasen 1998; Skjæraasen, Bergstad, 2000; Bergstad, Wik, Hildre, 2003).

В целом звездчатый скат относится к видам со смешанным питанием. При этом молодь длиной до 30-35 см является типичным бентофагом, а более крупные особи – хищно-бентоядными.

Таким образом, из шести видов скатов, обычных в Баренцевом море, четыре вида относятся к хищным видам, один – к бентофагам, один – к хищно-бентоядным.

Семейство Chimaeridae

В Баренцевом море встречается один вид – европейская химера, которая отмечается только в юго-восточной части, вдоль склона континентального шельфа на глубинах свыше 400-500 м. Численность этого вида в Баренцевом море невысока.

Европейская химера Chimaera monstrosa

Данных по питанию европейской химеры в Баренцевом море практически нет. По данным А. П. Андрияшева (1954), в желудках рыбы встречались иглокожие (офиуры), донные ракообразные (крабы, креветки), моллюски и остатки рыб.

По нашим данным, в 2007 г. в районе Копытова и на склонах Медвежинской банки из трех проанализированных рыб у двух особей в желудках были обнаружены остатки рака-отшельника.

Состав пищи европейской химеры в различных районах Атлантики сильно различается. В желобе Роколл основу питания мелких особей этого вида (9-23 см) составляли полихеты и мелкие гаммариды, а более крупные рыбы (46-80 см) питались актиниями и их щупальцами, а также декаподами и морскими ежами (Mauchline, Gordon, 1983). В проливе Скагеррак основу питания химеры составляли полихеты и двустворчатые моллюски, и только у наиболее крупных рыб была велико значение крупных ракообразных (креветки и крабы) (Bergstad, Wik, Hildre, 2003). У южного побережья Португалии молодь питалась в основном амфиподами, по мере роста рыб возрастало значение декапод, которые преобладали в питании наиболее крупных особей (Feeding habits..., 2005). В западной части Средиземного моря в питании химеры доминировали офиуры (до 83 %m), бентосные ракообразные и полихеты, а у крупных особей – декаподы (Macpherson, 1980a, 1981).

Таким образом, европейская химера является типичным бентофагом, питающимся преимущественно эпибентосными организмами.

КОСТНЫЕ РЫБЫ

Семейство Clupeidae

Атлантическая сельдь Clupea harengus

В связи с большим значением атлантической сельди для промысла, исследования ее питания в Баренцевом море были начаты уже в довоенный период

XX в. (Мантейфель, 1941; Болдовский, 1941). В дальнейшем исследования питания сельди проводились в основном в Норвежском море (Павштикс, 1956; Зиланов, 1964; Рудакова, 1966; Melle, Røttingen, Skjoldal, 1994; Food and feeding conditions of herring..., 1996; Food and feeding conditions of spring-spawning herring..., 2000; Prokopchuk, Sentyabov, 2006; Prokopchuk, 2009) и других районах Северо-Восточной Атлантики (Silva, 1973; Last, 1987, 1989; The diet and consumption..., 2003). В то же время изучению питания неполовозрелой сельди в Баренцевом море внимания долгое время практически не уделялось, и лишь с начала 1990-х годов такие работы были возобновлены (Прокопчук, 2006; Прокопчук, Прохорова, 2010; Feed habits..., 1979; Huse, Toresen 1996, 2000; Особенности распределения..., 2006; Prokopchuk, 2006, 2009).

В 1984-2010 гг. в желудках атлантической сельди были обнаружены представители 22 таксонов (табл. 5.1.8). Основу питания сельди в Баренцевом море составлял зоопланктон, из которых наиболее значимыми были представители трех групп: копеподы (преимущественно *Calanus finmarchicus*), эвфаузииды и крылоногие моллюски (46,0, 34,5 и 14,8 %m соответственно). Из других планктонных организмов в желудках сельди отмечались гиперииды, щетинкочелюстные и аппендикулярии, но их значение в питании было гораздо ниже. Кроме того, в питании сельди были отмечены четыре вида рыб: собственная молодь, мойва, сайка и люмпенусы, как правило, молодь длиной 5-6 см. Роль рыб в питании сельди была крайне незначительной как по массе (не более 0,3 %m), так и по частоте встречаемости (не более 0,1 %f от числа питавшихся рыб).

По мере роста сельди отмечалось снижение значимости мелких ракообразных (копепод) и увеличение более крупных организмов – эвфаузиид (у рыб длиной 15-25 см) и крылоногих моллюсков (у рыб длиной более 25 см) (рис. 5.1.4). Доля рыб с пустыми желудками изменялась относительно слабо. У наиболее мелких особей длиной 5,0-9,9 см не питалось 32,7 % рыб. У более крупных рыб длиной 10,0-14,9 см значение процента пустых желудков возрастало до 47,1 % и затем сохранялось практически постоянным у рыб длиной 15-38 см (52-55 %). В то же время четко прослеживалось снижение интенсивности питания у сельди с увеличением длины рыб. Средний БН снижался от 1,4 у рыб длиной 5,0-14,9 см до 0,7-0,8 у рыб длиной 25-38 см, а средний ИН – с 411 ‰ у рыб длиной 5,0-9,9 см до 35-39 ‰ у рыб длиной 30-38 см.

Более детально сезонные, локальные и межгодовые изменения в питании атлантической сельди в Баренцевом море в 1984-2010 гг. рассмотрены в соответствующих работах (Особенности распределения..., 2006; Прокопчук, 2006; Прокопчук, Прохорова, 2010; Herring abundance..., 2001; Prokopchuk, 2006, 2009).

Ряд норвежских исследователей хищничество сельди по отношению к икре и личинкам рассматривали как важный фактор регулирования пополнения баренцевоморской мойвы (Huse, Toresen, 2000; Godiksen, Hallfredsson, Pedersen, 2006). Наши данные не показывают значительную роль личинок и молоди мойвы в питании сельди и, соответственно, на наш взгляд, динамика пополнения и урожайность поколений мойвы определяются не хищничеством сельди, а другими факторами.

В целом наши результаты о составе пищи и питании разновозрастных рыб соответствуют ранее полученным данным о питании сельди как в Баренцевом море, так и в морях Северной Атлантики. В то же время, как уже отмечалось ранее (Прокопчук, 2006), при довольно сходном общем составе рациона значение рыб в питании сельди в Баренцевом море ниже, чем в других районах Атлантики, что обусловлено обитанием в Баренцевом море преимущественно неполовозрелой и созревающей сельди меньшего

размера. Каннибализм отмечался у сельди в различных районах Атлантики (Holst, 1992).

В Норвежском море в питании взрослой сельди доминировали копеподы, а также другие планктонные организмы (Павштикс, 1956; Зиланов, 1964; Рудакова, 1966; Melle, Røttingen, Skjoldal, 1994; Food and feeding conditions of herring..., 1996; Food and feeding conditions of spring-spawning herring..., 2000; Prokopchuk, Sentyabov, 2006; Prokopchuk, 2009).

В Северо-Западной Атлантике основу питания сельди составляли планктонные организмы, преимущественно макропланктон (эвфаузииды и гиперииды) и мезопланктон (копеподы) (Diel variation..., 2003; Main prey and predators of Atlantic herring..., 2006).

Таким образом, атлантическая сельдь относится к типичным планктофагам.

Таблица 5.1.8

Состав пищи атлантической сельди в 1984-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m*	%f**	
Chlorophyceae	0,01	0,2	
Polychaeta	+	+	2,0-2,4
Gastropoda	0,12	0,7	
Limacinidae	14,84	5,4	
Crustacea var. (икра)	0,20	0,8	0,7-0,9
Copepoda	0,49	1,8	
<i>Calanus</i> sp.	43,41	24,8	
<i>Calanus finmarchicus</i>	2,12	3,2	
Malacostraca	0,23	1,8	
Hyperiididae	0,05	0,9	
<i>Parathemisto</i> sp.	0,57	0,2	0,1-1,4
Euphausiidae	32,88	15,7	1,0-2,9
<i>Meganctiphanes norvegica</i>	0,97	0,4	2,5-2,9
<i>Thysanoessa</i> sp.	0,64	+	2,0-2,6
<i>Sagitta</i> sp.	0,01	+	
Appendicularia	1,33	0,13	
Pisces (личинки)	0,38	1,4	1,5-1,9
<i>Clupea</i> sp.	0,26	0,1	
<i>Mallotus villosus</i>	0,12	0,1	5,0-6,9
<i>Boreogadus saida</i>	0,23	0,1	
Stichaeidae	0,02	+	
<i>Lumpenus</i> sp.	0,34	+	
Переваренная пища	0,77	2,7	
Кол-во исследованных рыб			5278
Кол-во рыб с пустыми желудками, %			54,6
Ср. балл наполнения желудков			0,9
Ср. индекс наполнения желудков, ‰			143,42

*+ – значение менее 0,01 %.

**+ – значение менее 0,1 %.

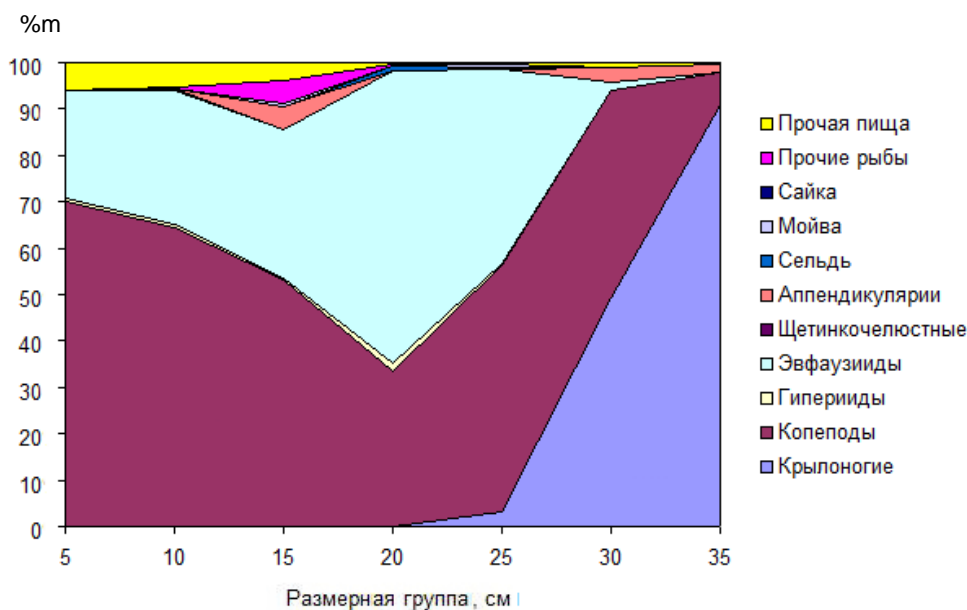


Рис. 5.1.4. Состав пищи атлантической сельди различных размерных групп

Беломорская сельдь *Clupea pallasii marisalbi*

В Баренцевом море беломорская сельдь встречается в юго-восточных районах, прилегающих к Белому морю (Восточный Прибрежный район, Канинская банка, Колгуевский район) (Шутова-Корж, 1958; Стасенкова, 2005, 2009).

Данные о питании сельди в Баренцевом море отсутствуют, однако можно полагать, что состав ее пищи сходен с составом пищи других баренцевоморских сельдей.

В Белом море основу питания рыбы составляют различные виды зоопланктона, причем состав пищи в различных заливах и районах моря сильно различается. Личинки сельди питаются в основном личиночными стадиями копепоид (Кандалакшский залив), личинками моллюсков и инфузориями (Онежский залив) (Чаянова, 1939; Чуксина, 1970; Гошева, Слонова, 1975; Пущаева, 1981; Трошков, Слонова, Гнетнева, 1998). В питании сеголеток сельди доминируют копепоиды (Эпштейн, 1957). Взрослая сельдь в Кандалакшском и Двинском заливах потребляет преимущественно эвфаузиид и копепоид, в Онежском – мизид и бокоплавов, а в Мезенском – личинок усоногих (Слонова, 1977; Тарвердиева, Подражанская, Гнетнева, 2000).

Таким образом, беломорская сельдь относится к типичным планктофагам.

Чёшко-печорская сельдь *Clupea pallasii suworowi*

В Баренцевом море чёшко-печорская сельдь встречается в прибрежной зоне юго-восточной части (Канинская банка, Канино-Колгуевское мелководье, Колгуевский, Печорский и Вайгачский районы) (Пашкова, 1983; Стасенкова, 2009).

Исследования питания сельди были начаты в довоенный период (Болдовский, 1941), в результате было установлено, что в ее рационе встречались эвфаузииды, копепоиды (*Themora* sp., *Calanus* spp.), мизиды и личинки рыб. В послевоенный период эти исследования были продолжены В. П. Корниловой (1971а) и Т. Е. Пашковой (1983).

Наиболее полно особенности питания сельди были исследованы Т. Е. Пашковой (1983). Нагульный период чёшко-печорской сельди в Баренцевом море обычно длится

с июля по октябрь с пиком откорма в августе. Основные районы нагула расположены южнее и восточнее о-ва Колгуев и в районе п-ова Канин Нос. По данным полевого анализа питания за 1972-1980 г., основой питания рыбы являлись эвфаузииды и калянус.

Таким образом, чёско-печорская сельдь, как и другие сельди, относится к типичным планктофагам.

Семейство *Argentinidae*

Североатлантическая аргентина Argentina silus

Североатлантическая аргентина встречается в Баренцевом море только в тепловодной юго-западной части.

Целенаправленных исследований питания этого вида в Баренцевом море до последнего времени не проводилось.

Данные, собранные в юго-западной части Баренцева моря в ноябре – декабре 1998 г., апреле 2000 г. и ноябре 2000 и 2005 гг., показали, что в желудках аргентины встречались представители пяти таксонов (табл. 5.1.9). Интенсивность питания исследованных особей была низкой – питалось менее 75 % рыб, а средний БН желудков не превышал 29 ‰. Очевидно, что в осенне-зимний период аргентина питается слабо, а основной откорм происходит в другие сезоны года (вероятно, летом, как у большинства других видов баренцевоморских рыб). Основу питания этого вида в период исследований составлял зоопланктон – эвфаузииды и щетинкочелюстные, доля которых составила 23,7 и 16,2 %m соответственно. Кроме того, в желудках самых крупных особей длиной более 45 см была обнаружена переваренная рыба.

Наши данные о питании аргентины в Баренцевом море в целом соответствуют данным о питании в других районах Атлантики.

Многие авторы отмечали значительную часть сильно переваренной и неидентифицируемой пищи в желудках аргентины (до 40-50 %m). В то же время доминирующие объекты питания аргентины были различными в разных районах Мирового океана.

В проливе Скагеррак большинство желудков аргентины содержало сильно переваренную пищу, из идентифицированных таксонов в питании этого вида встречались планктонные ракообразные: эвфаузииды, гиперииды, мизиды и крупная копепода *Pareuchaeta norvegica* (Bergstad, Wik, Hildre, 2003). На шельфе Скотии в питании этого вида также доминировали планктонные ракообразные – эвфаузииды и гиперииды (Emery, McCracken, 1966).

В желобе Рокколл основу питания аргентины составляли сальпы и гребневики, а также ракообразные (эвфаузииды, гиперииды, копеподы) и мезопелагические рыбы (Mauchline, Gordon, 1983). По данным Х. Д. Кейслера (Keysler, 1968), в питании аргентины у Исландии доминировали мезопелагические рыбы *Cyclothone microdon* и щетинкочелюстные, а у Норвегии – эвфаузииды *M. norvegica*, гиперииды и щетинкочелюстные.

По данным О. Д. Бородулиной (1964), питание аргентины в европейских и американских районах Атлантики преимущественно состоит из щетинкочелюстных, эвфаузиид и гипериид, а также, в меньшей степени, из креветок, кальмаров и гребневиков. Кроме того, особи длиной более 48 см потребляли рыб. В то же время Р. Дж. Вуд и Д. Ф. С. Рэтт (Wood, Raitt, 1968) в качестве основной пищи аргентины в

Северной Атлантике указывали эвфаузиид, а также, в меньшей степени, мелких пелагических рыб и гипериид.

Таким образом, североатлантическая аргентина относится к типичным планктофагам.

Таблица 5.1.9

Состав пищи североатлантической аргентины в 1998-2005 гг.

Пищевой организм	Значение в питании	
	%m	%f
Polychaeta	0,35	5,9
Copepoda	0,67	17,6
Euphausiidae	23,78	29,4
Chaetognatha	16,22	47,0
Pisces var.	14,58	5,9
Переваренная пища	44,10	11,8
Кол-во исследованных рыб	63	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %	26,9	
Ср. балл наполнения желудков	0,52	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰	29,00	

Семейство Salmonidae

Атлантический лосось (семга) Salmo salar

Данные о питании атлантического лосося в Баренцевом море практически отсутствуют. Есть указания на питание лосося в морских условиях рыбами (сельдевые, песчанка, трехиглая колюшка, корюшка) и ракообразными (Андряшев, 1954; Атлантический лосось, 1998).

Во фьордах и прибрежных районах Норвегии личинки рыб становятся основной пищей семги сразу же при ее переходе в морскую воду (Levings, Hvidsten, Johnsen, 1994; Feeding and prey-selection..., 2001; Geographical differences..., 2004).

В открытых районах Северной Атлантики и Норвежского моря постсмолты питались молодью (0-группа) рыб различных видов (миктофиды, тресковые, путассу, сельдь, песчанка). Кроме того, в питании встречались гиперииды и, в меньшей степени, эвфаузииды, копеподы и личинки декапод (Holst, Hansen, Holm, 1996; Records of post-smolt..., 1997; Feeding of Atlantic salmon..., 2006).

Созревающие и взрослые особи в Северо-Восточной Атлантике питаются мелкими мезопелагическими рыбами: миктофиды, мавролик, паралепиевые (Jacobsen, Hansen 2001). Кроме того, в питании семги могут встречаться и более крупные пелагические виды рыб (сельдь, путассу, песчанки, шпрот, мойва и скумбрия) (Lear, 1972, 1980; Hislop, Shelton, 1993). Кроме того, в Северо-Восточной Атлантике взрослые рыбы часто питаются гипериидами, эвфаузиидами и мезопелагическими креветками, а также кальмарами (Hislop, Youngson, 1984; Hansen, Pethon, 1985; Jacobsen, Hansen, 2000, 2001). В питании более крупных особей рыба имеет большее значение, чем в питании молоди, которая потребляет преимущественно ракообразных и молодь рыб (Hansen, Pethon, 1985; Jacobsen, Hansen, 2001). Основной период откорма семги в морских условиях приходится на осень (Hansen, Pethon, 1985).

В Балтийском море основу питания атлантического лосося в открытом море составляли рыбы: шпрот, сельдь, трехиглая колюшка, а также другие виды (Stomach analyses..., 2001).

В целом были отмечены следующие различия в питании семги в Северо-Восточной и Северо-Западной Атлантике: у европейского побережья в питании значительнее роль беспозвоночных, а у американского – более важную роль играет рыба (Reddin, 1988; Hislop, Shelton, 1993; Jacobsen, Hansen, 2000).

Таким образом, семга в морских условиях относится к типичным хищникам.

Кумжа Salmo trutta

Данные о питании кумжи в Баренцевом море отсутствуют. Имеются лишь общие указания, что в море этот вид питается рыбой и крупными ракообразными (Атлас пресноводных рыб..., 2002).

В то же время, по данным зарубежных авторов, в различных районах Северной Атлантики, включая побережье Норвегии, основу питания кумжи составляют морские ракообразные, полихеты, рыбы и падающие на поверхность воды насекомые (Pemberton, 1976; Fahy, 1983; Jonsson, Gravem, 1985; Grønvik, Klemetsen, 1987; Lyse, Stefanson, Fernø, 1998; Food of anadromous brown trout..., 2001; Atlantic salmon..., 2003). Причем рыбы длиной до 25 см питаются в основном ракообразными, насекомыми с поверхности воды и полихетами, а более крупные особи переходят на питание пелагическими рыбами (сельдь), а также бычками и песчанками.

Таким образом, в морских условиях молодь кумжи является эврифагами, а взрослые особи – хищниками.

Арктический голец Salvelinus alpinus

Арктический голец в морских условиях питается рыбой (мойва, сайка, песчанка, молодь тресковых, рогатковые) и крупными зоопланктонными организмами (Андряшев, 1954; Атлас пресноводных рыб..., 2002). В Карском море голец питался рыбой (сайка, собственная молодь) и ракообразными (Есипов, 1952).

У побережья северной Норвегии смолты в основном питались планктонными копеподами (*C. finmarchicus*) и эвфаузидами (*Thysanoessa* spp.), а также, в меньшей степени, рыбами, падающими на поверхность воды насекомыми и бентосными организмами (Geographical differences..., 2004). Более крупные особи питались пелагическими рыбами (сельдь, песчанка), пелагическими ракообразными (копеподы, амфиподы, эвфаузииды и личинки крабов) и донными (амфиподы, мизиды) ракообразными и насекомыми (Grønvik, Klemetsen, 1987).

В Северо-Западной Атлантике (Лабрадор, залив Унгава, о-в Баффинова Земля) состав пищи гольца был практически таким же – рыбы различных видов (сайка, мойва, песчанка, рогатковые [триглопсы и керчаки]), планктонные амфиподы (*Themisto* spp.), копеподы, бентосные беспозвоночные (амфиподы, полихеты, моллюски) и насекомые (Moore J., Moore T., 1974; Adams et al., 1989; Dempson, Shears, Bloom, 2002; Resilience and stability..., 2008).

Таким образом, в морских условиях молодь арктического гольца является эврифагами, а взрослые особи – хищниками.

*Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha**

Данные о питании горбуши в Баренцевом море отсутствуют. В дальневосточных морях она питается ракообразными и рыбами (Атлас пресноводных рыб..., 2002).

Семейство *Osmeridae*

*Европейская корюшка *Osmerus eperlanus**

Данные о питании европейской корюшки в Баренцевом море отсутствуют. Имеются лишь указания на то, что корюшка питается мелким планктоном, ракообразными, в прибрежной зоне морей может также питаться мизидами, бокоплавами, декаподами, реже – личинками моллюсков, полихет и бентосными организмами. Крупные особи могут поедать икру, личинок и молодь рыб (Андрияшев, 1954; Корнилова, 1971а; Атлас пресноводных рыб..., 2002).

В августе 2010 г. в Печорском и Вайгачском районах в желудках корюшки были обнаружены только различные виды рыб (всего пять таксонов) (табл. 5.1.10). Основу питания рыбы в этот период составляли сеголетки бычков и песчанка (34 и 30 %m соответственно), а также навага длиной 6-10 см (18 %m). Значение мойвы и сеголеток трески было невелико.

В Белом море основу питания корюшки составляли ракообразные и рыбы (Тимакова, 1957).

Таким образом, европейская корюшка относится к хищно-бентоядным видам.

Таблица 5.1.10

Состав пищи европейской корюшки в августе 2010 г.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m	%f	
<i>Mallotus villosus</i>	9,18	15,6	6-10
<i>Gadus morhua</i> (сеголетки)	2,04	3,1	
<i>Eleginus nawaga</i>	18,61	12,5	
<i>Ammodytes</i> sp.	30,95	37,5	
Cottidae var. (сеголетки)	34,97	37,5	
Pisces var.	4,25	12,5	
Кол-во исследованных рыб		34	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %		5,9	
Ср. балл наполнения желудков		3,1	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰		360,43	

*Азиатская зубатая корюшка *Osmerus mordax**

Проходная корюшка питается преимущественно ракообразными (бокоплавы, мизиды) и молодь рыб (Атлас пресноводных рыб..., 2002).

Таким образом, азиатская корюшка относится к хищно-бентоядным видам.

Мойва Mallotus villosus

Исследования питания мойвы в Баренцевом море начались в 1930-х годах (Болдовский, 1936). Ряд работ был выполнен в 1950-1960 гг. (Прохоров, 1965; Поздняков, 1958; Prokhorov, 1968).

После начала промысла мойвы интерес к изучению ее биологии, в том числе питания, значительно возрос, и в 1970-1980 гг. в ПИНРО были организованы широкомасштабные исследования питания этого вида, особенно в широтной зоне Баренцева моря. Часть результатов была опубликована в этот же период (Панасенко, 1978, 1989, 1990; Нестерова, Панасенко, Пашкова, 1987; Рекомендации по рациональной эксплуатации..., 1991; Panasenko, 1981, 1984; Panasenko, Nesterova, 1983), часть – значительно позже (Орлова, Бойцов, Ушаков, 2004; Food supply..., 2002; Orlova, Boitsov, Nesterova, 2010).

Кроме того, в 1980-2000 гг. исследования питания мойвы проводились и сотрудниками других российских и зарубежных институтов (Карамушко О., 1989; Карамушко, Решетников, 1994; Карамушко О., Карамушко Л., 1995; Карамушко, Христиансен, 2006; Feeding habits..., 1979; Impact of grazing..., 1991; Huse, Toresen, 1996).

В начале 1990-х годов исследования питания мойвы в ПИНРО были продолжены (Пушаева, 1992, 1994, 1996; Эйяд, Пушаева, 1992; Ajiad, Pushaeva, 1991), но затем, в связи с трудными финансовыми условиями, практически прекратились и были возобновлены только в 2000-е годы. Сначала по данным 1983-1992 гг. было изучено питание мойвы в центральной широтной зоне Баренцева моря (Орлова, Бойцов, Ушаков, 2004; Food supply..., 2002; The influence of hydrographic conditions..., 2010), а затем основное внимание стало уделяться особенностям питания в северной части Баренцева моря (Особенности нагула мойвы..., 2002).

В 1980-2010 гг. в желудках мойвы встречались представители 41 таксона (табл. 5.1.11). Основой питания были планктонные ракообразные двух групп – эвфаузииды и копеподы, которые составляли 60 и 31 %m соответственно. Из других планктонных организмов относительно значительную роль в питании мойвы играли также гиперииды и щетинкочелюстные (4,0 и 1,4 %m соответственно). Следует также отметить наличие в питании мойвы икры и личинок рыб – собственной молоди, а также молоди сайки, липарисов, люмпенусов и песчанок.

По мере роста рыбы состав пищи претерпевает значительные изменения (рис. 5.1.5). В питании самых мелких рыб доминирует переваренная пища, а также крылоногие моллюски, массовая доля которых затем резко уменьшается. Основу питания среднеразмерных особей (7,1-11,0 см) составляют копеподы (50-57 %m). У более крупных рыб доля копепод постепенно снижается при одновременном возрастании значения эвфаузиид.

Более детально пространственно-временные изменения и особенности питания мойвы в конце 1990-х – 2000-е годы рассмотрены в многочисленных современных работах (Особенности нагула мойвы..., 2002; Орлова, Бойцов, Ушаков, 2004, Структура популяции, распределение..., 2005; Условия откорма, жирность..., 2006; Многолетняя динамика откорма..., 2006; Пищевые отношения мойвы..., 2006; Межгодовые и локальные различия..., 2008; Long-term dynamics..., 2006; Trophic relations of capelin..., 2009; Orlova, Boitsov, Nesterova, 2010; Climate impacts..., 2010).

Состав пищи мойвы в 1980-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m*	%f**	
Foraminiferida	0,05	0,1	
Scyphozoa	+	+	
Ctenophora	0,64	0,5	
Annelida	+	+	
Gastropoda	0,01	+	
Limacinidae	0,03	+	
<i>Limacina helicina</i>	0,04	0,2	
Clionidae	0,25	0,2	
<i>Clione limacina</i>	+	+	
Crustacea	0,5	0,4	
Copepoda	2,36	4,5	
<i>Calanus</i> sp.	29,09	20,2	
<i>Calanus hyperboreus</i>	0,01	+	
<i>Calanus glacialis</i>	+	+	
<i>Calanus finmarchicus</i>	0,08	+	
<i>Pareuchaeta norvegica</i>	0,03	+	
<i>Metridia longa</i>	+	0,1	
Gammaridea	+	+	
Hyperiidae	0,62	1,4	0,7-1,4
<i>Hyperia galba</i>	+	+	
<i>Parathemisto</i> sp.	1,85	1,5	0,7-2,4
<i>Parathemisto libellula</i>	1,54	1,0	2,0-3,2
<i>Parathemisto abyssorum</i>	0,01	+	0,7-1,5
Euphausiidae	58,42	32,5	0,5-3,2
<i>Meganyctiphanes norvegica</i>	0,50	0,3	2,5-4,1
<i>Thysanoessa</i> sp.	0,27	0,3	2,5-2,29
<i>Thysanoessa inermis</i>	0,34	0,2	1,0-2,4
<i>Thysanoessa longicaudata</i>	+	+	
<i>Thysanoessa raschii</i>	0,11	0,1	1,5-2,4
Decapoda	0,01	+	
<i>Pandalus borealis</i>	0,01	+	
Chaetognatha	0,35	1,2	
<i>Sagitta</i> sp.	1,09	1,2	
Oikopleura	0,28	0,5	
Teleostei var. (икра, личинки)	0,37	0,3	
<i>Clupea harengus</i>	+	+	7,0-7,9
<i>Mallotus villosus</i>	0,37	0,2	2,5-6,0
<i>Boreogadus saida</i>	0,05	+	2,5-5,0
<i>Liparis</i> sp.	0,01	+	
Stichaeidae	0,02	+	
Ammodytidae	0,06	+	
Переваренная пища	0,57	1,1	
Кол-во исследованных рыб		20176	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %		45,1	
Ср. балл наполнения желудков		1,0	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰		268,81	

*+ – значение менее 0,01 %.

**+ – значение менее 0,1 %.

Данные о питании мойвы в современный период в целом соответствуют ранее опубликованным результатам исследований советских/российских и иностранных ученых.

Данные о составе пищи мойвы в других районах Северной Атлантики были довольно сходным с нашими данными. Так, в районе Исландии в питании мойвы доминировали копеподы (до 75 %m), в основном *C. finmarchicus* и *Calanus hyperboreus*, а также эвфаузииды (до 23 %m) (Sigurðsson, Astthorsson, 1991; Astthorsson, Gislason, 1997), причем по мере роста рыб значение копепод снижалось и увеличивалось значение эвфаузиид.

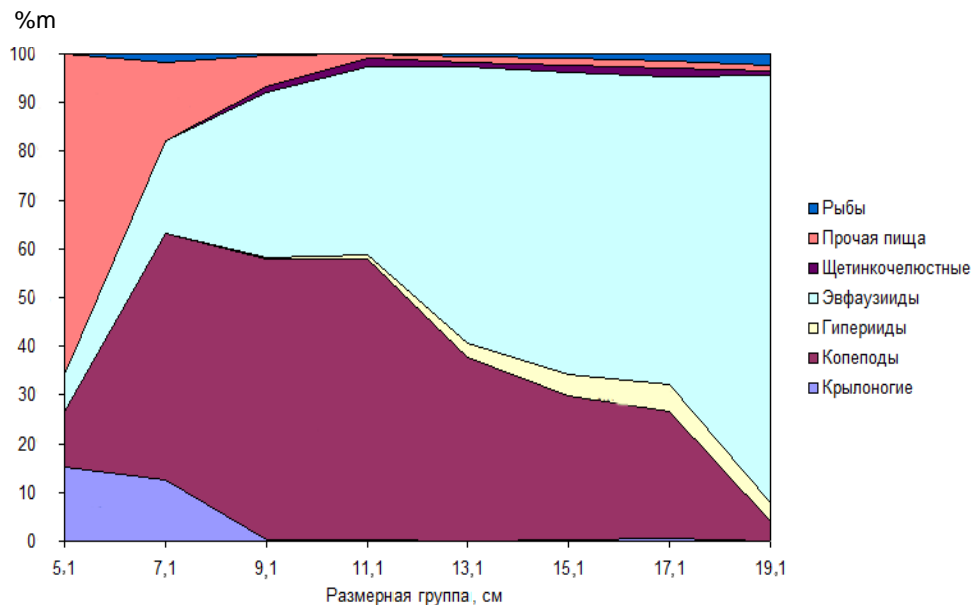


Рис. 5.1.5. Состав пищи мойвы различных размерных групп в 1980-2010 гг.

Сходные данные о питании мойвы были получены и в Северо-Западной Атлантике, где в ее питании доминировали также копеподы и эвфаузииды (Герасимова, 1992; Jangaard, 1974; Vesin, Legget, Able, 1981; Gerasimova, 1994; O'Driscoll, Parsons, Rose, 2001; Savenkoff, Grégoire, Chabot, 2004).

Таким образом, мойва является типичным планктофагом.

Семейство Sternoptychidae

Топорик Олферса Argyropelecus olfersi

Данные о питании топорика Олферса в Баренцевом море отсутствуют.

В других районах Северной Атлантики (район банки Роколл) основу питания топорика составлял планктон – копеподы и остракоды, наиболее крупных особей – гиперииды (Mauchline, Gordon, 1983).

Таким образом, топорик Олферса относится к типичным планктофагам.

Малый топорик Argyropelecus hemigymnus

Данные о питании малого топорика в Баренцевом море отсутствуют.

В других районах Атлантики в питании топорика доминировал планктон. Так, в районе банки Роколл основу питания рыбы составляли остракоды и копеподы (Mauchline, Gordon, 1983). В питании мелких особей (до 1,4 см) преобладали остракоды и каляноидные копеподы, в то время как более крупные особи питались

циклопидными копеподами. В питании наиболее крупных особей встречались щетинкочелюстные и крылоногие моллюски.

Эти же группы доминировали в питании топорика и в других районах (Hopkins, Baird, 1977; Merrett, Roe, 1974).

Таким образом, малый топорик относится к типичным планктофагам.

Мавролик Maurolicus muelleri

Данные о питании мавролика в Баренцевом море отсутствуют. А. П. Андрияшев (1954) отмечал, что рыба питается мелкими планктонными ракообразными (копеподами).

Питание мавролика в других районах Мирового океана изучено более детально.

В районе банки Роккол отмечалось избирательное питание мавролика. В рационе здесь доминировали мелкие копеподы, преимущественно *Acartia clausii* (до 80 %m), в то время как значение более крупных копепод было невелико, а эвфаузииды и щетинкочелюстные в питании мавролика отсутствовали (Mauchline, Gordon, 1983).

В Мас-фьорде (Западная Норвегия) основу питания мавролика составляли копеподы, также в желудках встречались личинки моллюсков (Vertical distribution..., 1990; Rasmussen, Giske, 1994). В других районах Норвежского моря особи длиной менее 20 мм питались в основном копеподами, а в питании более крупных особей доминировали копеподы и эвфаузииды (Gjøsæter, 1981).

У побережья Северо-Западной Африки и на подводных возвышенностях Тихого, Атлантического и Индийского океанов основу питания мавролика составляли эвфаузииды, личинки декапод и копеподы при практически полном отсутствии щетинкочелюстных и остракод (Горелова, Красильникова, 1990; Samyshev, Schetinkin, 1973).

Таким образом, мавролик относится к типичным планктофагам.

Семейство Paralepididae

Северный веретенник Arctozenus risso

Данные о питании северного веретенника в Баренцевом море отсутствуют.

В 1998-2010 гг. в питании рыбы были отмечены представители 6 таксонов (табл. 5.1.12). Основу питания составлял зоопланктон (суммарно 93 %m) при полном доминировании эвфаузиид (86 %m). Значение гипериид, копепод и щетинкочелюстных было значительно меньше. Кроме того, следует отметить также присутствие в желудках веретенника сайки и глубоководной креветки *Pasiphaea* sp., хотя и массовая доля, и частота встречаемости этих видов были невелики.

Состав и интенсивность питания северного веретенника в весенний и осенне-зимний периоды несколько различались. В апреле – мае при более высокой интенсивности питания (средний ИН – 178,9 ‰) основу откорма составлял зоопланктон: эвфаузииды (90 %m), гиперииды, хетогнаты и копеподы (1-5 %m). В октябре – декабре интенсивность питания была значительно ниже (92,3 ‰), при этом, несмотря на доминирующую роль эвфаузиид (79 %m), в питании северного веретенника появились рыбы и креветки (7 и 10 %m соответственно).

Данные о питании веретенника в других районах Мирового океана отсутствуют.

В целом северный веретенник относится к типичным планктофагам.

Состав пищи северного веретенника в 1998-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m	%f	
Copepoda	0,98	11,1	
Euphausiidae	86,52	79,2	1,2-2,5
Hyperiidae	3,75	6,9	
<i>Pasiphaea</i> sp.	3,50	2,8	
<i>Sagitta</i> sp.	2,00	4,2	
<i>Boreogadus saida</i>	2,50	1,4	
Переваренная пища	0,75	1,4	
Кол-во исследованных рыб		113	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %		36,3	
Ср. балл наполнения желудков		1,5	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰		137,64	

Семейство Mucrophiidae

Бентозема Benthosema glaciale

Данные о питании бентоземы в Баренцевом море отсутствуют. А. П. Андрияшев (1954) отмечал, что в питании рыбы встречаются планктонные ракообразные, в том числе *Themisto libellula*.

В других районах Мирового океана питание бентоземы изучено более детально.

У побережья южной Норвегии основу питания бентоземы составляли копеподы (в основном *C. finmarchicus*, *Metridia* sp., *P. norvegica*), у более крупных особей – эвфаузииды (*Thysanoessa* spp., *M. norvegica*) (Gjøsæter, 1973; Vertical distribution..., 1990). Рыбы питались в течение всего года, наиболее интенсивно – в весенне-летний период.

В Северо-Западной Атлантике в питании бентоземы доминировали копеподы, но не наиболее обычные *C. finmarchicus*, а более крупные виды длиной более 1 мм (Sameoto, 1988). В то же время состав пищи разноразмерных особей не изменялся, по мере роста рыб возрастали только размеры потребляемых жертв. Копеподы (в основном *C. finmarchicus*) составляли основу питания бентоземы и в других районах Северо-Западной Атлантики: на банке Флемиш Кап и Гранд банке, в море Лабрадор и проливе Дэвиса. Кроме того, в желудках рыбы в этом районе отмечались эвфаузииды, амфиподы, остракоды, аппендикулярии и щетинкочелюстные (Albikovskaya, 1988; Sameoto, 1989; Podrazhanskaya, 1993; Pepin, 2013).

В желобе Роколл и у северо-западного побережья Африки в питании бентоземы также доминировали копеподы (Kinzer, 1977; Kawaguchi, Mauchline, 1982).

Таким образом, бентозема относится к типичным планктофагам.

Семейство Macrouridae

Тупорылый макрурус Coryphaenoides rupestris

Данные о питании тупорылого макруруса в Баренцевом море отсутствуют. Имеются общие указания на питание этого вида креветками (*Pandalus*, *Pasiphaea*), мизидами и гипериидами (Андрияшев, 1954).

В других районах Северной Атлантики (желоб Рокколл) основу питания макруруса составляли копеподы, декаподы и рыбы, кроме того, в желудках отмечались мизиды, эвфаузииды, амфиподы и головоногие моллюски (Mauchline, Gordon, 1984a). Эти же авторы отмечали онтогенетические изменения состава пищи макруруса – переход от питания каляноидными и циклопоидными копеподами и другими мелкими организмами у небольших особей к доминированию каляноидных копепод и возрастанию в питании значения более крупных пищевых организмов, особенно рыб. В проливе Скагеррак и Северном море молодь макруруса в основном питалась мелкими ракообразными (эвфаузииды), по мере роста переходя на потребление креветок *P. borealis* (The food of juvenile..., 1994; Bergstad, Wik, Hildre, 2003).

Сходная структура питания отмечалась и в Северо-Западной Атлантике (Ньюфаундленд), где в питании доминировали копеподы и амфиподы (Houston, Naedrich, 1986). На Гранд-банке основу питания макруруса составляли ракообразные – копеподы и креветка *P. tarda* (Feeding Habits..., 2006).

По данным других авторов, у юго-западной Исландии (Podrazhanskaya, 1968) и в районе хребта Уайвил Томсон (Du Vuit, 1978) в питании макруруса преобладали глубоководные креветки *Pasiphaea* spp., а другие организмы (планктонные ракообразные, головоногие моллюски и рыбы) были лишь дополнительной пищей.

А. В. Гушин и С. Г. Подражанская (Gushchin, Podrazhanskaya, 1984) сделали вывод о том, что в Северной Атлантике на склоне континентального шельфа макрурус питается преимущественно ракообразными (амфиподы, эвфаузииды, мизиды, мелкие декаподы и копеподы) при небольшом значении рыб и головоногих моллюсков, в то время как в талассобатиальной зоне основу его питания составляют рыбы и крупные ракообразные (декаподы). Такой характер питания отмечался у макруруса и на Срединно-Атлантическом хребте (Шибанов, 1992).

В целом тупорылый макрурус в Баренцевом море должен быть отнесен к планктофагам.

Северный макрурус *Macrourus berglax*

Данные о питании северного макруруса в Баренцевом море немногочисленны. По данным А. П. Андрияшева (1954), в питании макруруса отмечались креветки (*Pandalus* spp. и др.), офиуры, моллюски, амфиподы и мойва.

В 1998-2007 гг. в желудках рыбы встречались представители 24 таксонов (табл. 5.1.13). Основу питания макруруса в Баренцевом море составляли декаподы (41,4 %m), в основном северная креветка (40 %m), а также различные виды рыб (суммарно 32,3 %m). Из рыб в желудках северного макруруса встречались (по степени важности в питании): ликоды, путассу, молодь пикши и сельдь. Значение бентосных организмов (актинии, черви, полихеты, моллюски, иглокожие), а также головоногих моллюсков было небольшим и не превышало 5-7 %m. Следует также отметить практически полное отсутствие отходов промысла в питании этого вида.

В Норвежском море в желудках макруруса были найдены сельдь (включая ее головы, что, вероятно, является отходами промысла) и переваренные остатки других рыб, которые составляли основу питания по массе, головоногие моллюски, а также гаммариды, эвфаузииды и офиуры, массовая доля которых была крайне незначительна (Trophic ecology..., 2000). Другими авторами северный макрурус в Норвежском море рассматривается как эврифаг, питающийся в основном бентическими и бентопелагическими креветками и гаммаридами, а также полихетами, головоногими моллюсками и офиурами (Савватимский, 1985; Eliassen, Jobling, 1985). Рыбы,

обнаруженные в желудках макруруса, большинством авторов рассматриваются как отходы промысла, а не как пища, активно добываемая этим видом.

Таблица 5.1.13

Состав пищи северного макруруса в 1998-2007 гг.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m	%f	
Actinaria	7,16	6,5	
Annelida	1,16	3,2	
Polychaeta	1,77	5,4	
Gastropoda	0,82	1,6	
Bivalvia	0,15	0,2	
Cephalopoda	0,07	0,2	
Theutida	0,65	0,5	
Octopodida	4,20	2,3	
Pantopoda	0,04	0,2	
Gammaridea	2,48	11,5	
Euphausiidae	0,89	4,1	
Caridea	0,29	0,9	
<i>Pasiphaea</i> sp.	0,81	0,7	
<i>Pandalus borealis</i>	40,03	25,0	
Crangonidae	0,12	0,2	
<i>Pagurus</i> sp.	0,12	0,5	
<i>Hyas</i> sp.	0,03	0,2	
Echinodermata	0,72	0,9	
Ophiuroidea	4,19	14,0	
Teleostei	18,20	11,0	
<i>Clupea harengus</i>	0,41	0,2	
<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	1,72	1,1	11,0-11,9
<i>Micromesistius poutassou</i>	5,02	0,9	
<i>Lycodes</i> sp.	7,01	2,7	9,0-19,9
Переваренная пища	1,76	4,5	
Отходы промысла	0,16	0,2	
Кол-во исследованных рыб		444	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %		15,3	
Ср. балл наполнения желудков		1,5	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰		121,51	

В Северо-Западной Атлантике состав пищи северного макруруса значительно варьировал в зависимости от района исследований. Вблизи Ньюфаундленда основу питания составляли кумовые и амфиподы, а также другие донные беспозвоночные (полихеты, иглокожие и пр.), хотя встречались и пелагические организмы (эвфаузииды, копеподы) (Houston, Naedrich, 1986). В Дэвисовом проливе и в водах северного Лабрадора макрурус питался в основном креветками, офиурами и кальмарами (Подражанская, 1972, 1975; Константинов, 1976). Другие авторы также отмечали питание этого вида преимущественно бентосными организмами (Geistdoerfer, 1975; Houston, 1983), а также рыбами (Savvatimsky, 1984, 1989). Этими исследованиями было также выявлено доминирование мелких планктонных организмов (копеподы, амфиподы, эвфаузииды и кумовые) в питании небольших рыб (преанальная длина до 9,5 см) и высокое значение креветок, раков-отшельников, моллюсков и рыб у более крупных особей. В то же время на банке Флемиш Кап основу питания макруруса

составляли северная креветка, медузы и миктофиды, причем значение креветки снижалось у более крупных рыб (Román, González, Ceballos, 2004).

В целом в питании северного макруруса доминируют бентосные организмы, и этот вид относится к бентофагам.

Семейство Gadidae

Черная (ледовая) треска Arctogadus glacialis

Данные о питании черной трески в Баренцевом море отсутствуют. Имеются лишь отрывочные указания на встречаемость в желудках рыбы остатков амфипод (Андряшев, 1954).

В сентябре 2008 г. в районе архипелага Земля Франца-Иосифа из 10 исследованных рыб длиной от 12 до 22 см питались только 4 особи. Интенсивность питания была невысокой, средний ИН составил 50,8 ‰. В желудках встречались только зоопланктонные организмы – эвфаузииды (64,7 %m) и гиперииды (36,3 %m).

В других районах Арктики треска питается почти исключительно планктоном. У восточной Гренландии (Северо-Восточная полынья) основу питания мелких особей составляли копеподы, а более крупные рыбы питались амфиподами и мизидами (Süfke, Piepenburg, Dorrien, 1998). В то же время во фьордах Гренландии питание рыбы было связано с бентосными ракообразными, среди которых доминировала мизида *Mysis oculata* (Joensen, 2008; Trophic ecology..., 2012). Одновременно значительную долю в питании составляли планктонные организмы – копеподы (*C. finmarchicus*, *C. hyperboreus*, *Pareuchaeta* sp. и *M. longa*) и гиперииды (*Themisto abyssorum* и *T. libellula*). Кроме того, в питании ледовой трески отмечались рыбы (Joensen, 2008). В центральном Арктическом бассейне основу питания трески также составляли рыбы (вероятно, сайка) и сравнительно крупные амфиподы (*Lagunogammarus wilkizkii*, *Apherusa glacialis*, *Pseudalibrotus nanseni*, *Parathemisto libellula*), в то время как значение копепод (*C. hyperboreus*, *Pareuchaeta glacialis*, *M. longa*) в ее питании было гораздо меньше (Андряшев, Мухомедяров, Павштикс, 1980).

В целом ледовая треска может быть отнесена в планктофагам.

Сайка Boreogadus saida

Изучение питания сайки в Баренцевом море было начато в 1960-х годах (Белова, Тарвердиева, 1964; Пономаренко, 1967; Корнилова, 1971а) и продолжено в 1980-е годы (Тарвердиева, Панасенко, Нестерова, 1996; Пономаренко, 2000, 2008; Weslawski, Kulinski, 1989; Ajiad, Gjøsaeter, 1990).

В 1986-2010 гг. в желудках рыбы встречались представители 47 таксонов (табл. 5.1.14). Основу питания сайки в Баренцевом море составляли планктонные ракообразные (суммарно 75 %m) – копеподы (34,3 %m) и гиперииды (31,3 %m), а также рыбы различных видов (суммарно 15,7 %m). Из рыб наиболее интенсивно сайкой потреблялись собственная молодь и молодь мойвы (8,5 и 1,7 %m соответственно).

По мере роста сайки в ее питании отмечается снижение значимости мелких ракообразных (копепод) и возрастание значимости более крупных гипериид и эвфаузиид, а у наиболее крупных особей – молоди рыб (рис. 5.1.6).

Для сайки характерны межгодовые, локальные и сезонные изменения состава пищи и интенсивности питания. Более детально пространственно-временные особенности питания сайки в последние годы рассмотрены в соответствующих работах

(Пищевые отношения мойвы..., 2006; Влияние сайки на эффективность..., 2005). Следует отметить, что в Баренцевом море планктонные ракообразные при доминировании копепод составляли основу питания сайки как в открытом море (Hognestad, 1968), так и у ледовой кромки (Lønne, Gulliksen, 1989). У архипелага Шпицберген в питании сайки также доминировали копеподы и гиперииды (Weslawski, Kulinski, 1989; Novinen, 2007). Следует также отметить присутствие в питании сайки рыб различных видов – собственной молоди и молоди других промысловых рыб (наши данные), а также в прибрежных районах – наваги, корюшки и колюшки (Корнилова, 1971a).

В других районах Арктики и Северной Атлантики состав пищи сайки был сходным, основу ее питания составляли различные зоопланктонные организмы (Андряшев, Мухомедияров, Павштикс, 1980; Lilly, 1980; Нор, Welch, Crawford, 1997; Gradinger, Bluhm, 2004; From polar night..., 2010).

Так, во фьордах Гренландии основу питания сайки составляли планктонные организмы, из которых наибольшее значение имели копеподы *M. longa* (Joensen, 2008; Trophic ecology..., 2012). Копеподы и амфиподы доминировали в питании сайки и в Северо-Западной Атлантике (Bradstreet, Cross, 1982; Aspects of the biology..., 1986), и в морях Восточной Арктики (Lowry, Frost, 1981; Lacho, 1986). Кроме того, в ее питании отмечались и рыбы, в том числе собственные сеголетки (Bain, Sekerak, 1978).

Таким образом, сайка относится к типичным планктофагам.

Таблица 5.1.14

Состав пищи сайки в 1986-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m*	%f**	
Scyphozoa	0,04	0,2	
Stenophora	1,00	1,9	
Annelida	0,01	+	
Polychaeta	0,29	0,4	
Limacinidae	0,60	1,5	
Clionidae	0,18	0,3	
<i>Clione limacina</i>	0,10	0,1	
Crustacea	0,08	0,4	
Copepoda	1,26	3,0	
<i>Calanus</i> sp.	32,96	32,1	
<i>Pareuchaeta norvegica</i>	0,06	0,3	
Mysidae	0,17	0,2	1,0-2,5
Isopoda	0,01	+	2,0-2,4
Flabellifera	0,05	+	
Amphipoda	5,17	7,6	0,5-3,2
Gammaridea	0,25	0,6	0,7-2,4
Hyperiididae	1,31	1,4	2,0-3,2
<i>Parathemisto</i> sp.	29,45	24,7	0,5-3,3
<i>Parathemisto libellula</i>	0,56	0,6	1,0-1,8
Euphausiidae	9,32	13,1	1,5-2,5
<i>Meganctiphanes norvegica</i>	0,02	+	3,0-3,2
Caridea	0,18	0,2	3,0-3,9
<i>Pandalus borealis</i>	0,34	0,2	3,0-6,5
<i>Sabinea</i> sp.	0,01	+	
<i>Sabinea septemcarinata</i>	0,04	+	
<i>Pontophilus norvegicus</i>	+	+	2,5-2,9
Echinodermata	+	+	

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m*	%f**	
<i>Chaetognatha</i>	+	+	
<i>Sagitta</i> sp.	0,41	1,6	
Teleostei	2,20	1,3	5,0-6,9
<i>Clupea harengus</i>	0,01	+	4,0-4,9
<i>Mallotus villosus</i>	1,67	0,3	5,0-12,0
Gadidae	0,08	+	
<i>Boreogadus saida</i>	8,47	1,4	5,0-11,9
<i>Gadus morhua</i>	0,16	+	11,0-1,19
<i>Sebastes</i> sp.	0,01	+	1,0-1,4
Cottidae	0,01	+	
<i>Triglops</i> sp.	0,45	0,2	5,0-6,9
Agonidae	+	+	
<i>Liparis</i> sp.	0,15	0,1	5,0-5,9
Stichaeidae	0,89	0,2	
<i>Lumpenus</i> sp.	1,01	0,5	5,0-9,9
<i>Lumpenus lamprataeformis</i>	0,41	0,1	
<i>Leptoclinus</i> sp.	0,03	+	
Ammodytidae	0,06	+	7,0-7,9
<i>Ammodytes</i> sp.	0,08	+	
<i>Hippoglossoides platessoides</i>	0,01	+	2,0-3,9
Переваренная пища	0,45	1,5	
Кол-во исследованных рыб		11097	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %		23,1	
Ср. балл наполнения желудков		1,6	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰		308,25	

*+ – значение менее 0,01 %

**+ – значение менее 0,1 %

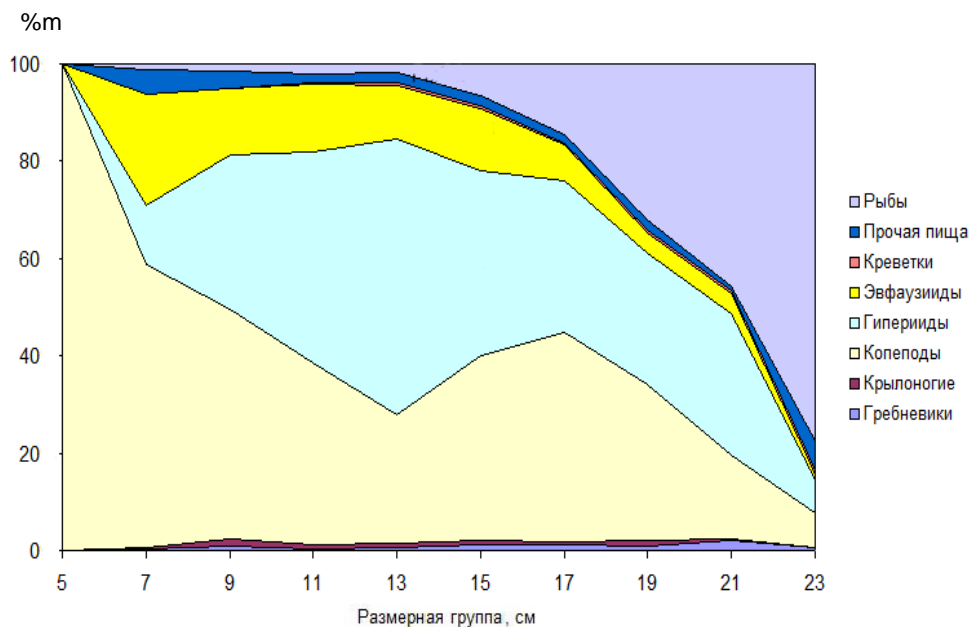


Рис. 5.1.6. Состав пищи сайки различных размерных групп в 1986-2010 гг.

Навага Eleginus nawaga

Питание наваги в Баренцевом море изучено достаточно хорошо. По данным А. П. Андрияшева (1954), в ее питании отмечены полихеты, мелкие ракообразные (Amphipoda, Mysidae), моллюски, икра рыб и рыбы различных видов (корюшка, мойва, песчанка, сайка, молодь трески, камбаловых, рогатковых и др.).

В дальнейшем было выявлено, что молодь наваги длиной до 5-10 см питается преимущественно копеподами, затем переходит на питание донными ракообразными (гаммариды, кумовые, мизиды и пр.) (Корнилова, 1971б; Залеских, 1978). В рационе особей покрупнее (длина более 18-20 см) значительную роль играют различные виды рыб (Белова, 1962).

В августе 2010 г. в Печорском и Вайгачском районах Баренцева моря исследовали желудки 200 рыб, в которых были встречены представители 17 таксонов (табл. 5.1.15). Основу питания наваги составляли бентос (60 %m) и рыбы (29 %m). Из бентосных организмов наибольшее значение имели полихеты и ноги моллюсков (32 и 13 %m соответственно), из рыб – мойва и песчанка (10 и 8 %m соответственно).

На основе полученных данных четко прослеживалось снижение значения полихет и гаммарид и возрастание – различных видов рыб в питании наваги по мере ее роста.

Таблица 5.1.15

Состав пищи наваги в августе 2010 г.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m	%f	
Ctenophora	0,47	1,9	
Vermes	4,31	0,6	
Polychaeta	32,56	50,3	
Mollusca (ноги)	12,96	3,8	
<i>Limacina</i> sp.	0,46	1,3	
Crustacea	1,01	3,2	
Crustacea (личинки)	2,52	3,8	
Copepoda	0,92	3,8	
Hyperiididae	0,24	0,6	
Euphausiidae	3,48	5,1	
Gammaridea	6,38	16,6	
Decapoda	0,27	0,6	
<i>Sabinea</i> sp.	0,55	0,6	
Holothuroidea	3,67	0,6	
Teleostei	9,13	4,5	
<i>Mallotus villosus</i> (0-зрyнна)	10,54	7,6	
<i>Boreogadus saida</i>	1,56	0,6	
<i>Ammodytes</i> sp.	8,62	1,9	8
Переваренная пища	0,37	0,6	
Кол-во исследованных рыб		200	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %		21,5	
Ср. балл наполнения желудков		2,2	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰		135,56	

В Белом море питание наваги сходно с ее питанием в Баренцевом (Паленичко, 1949; Русанова, 1963; Тимакова, 1957; Кудерский, 1958; Кудерский, Анухина, 1963).

Сеголетки питаются зоопланктоном (копеподы, гарпактикоиды). По мере роста навага переходит на питание бентосными организмами (полихеты, ракообразные), а затем на питание рыбами различных видов (в основном сельдь и корюшка, кроме того, песчанка, трехиглая колюшка, сайка, собственная молодь и др.) (Тимакова, 1957). В некоторых районах моря в питании наваги велико значение донных ракообразных (мизиды и гаммариды) (Русанова, 1963). Отмечено питание наваги и собственной икрой (Кудерский, 1966а)

Сходные данные были получены и о наваге Карского моря (Пробатов, 1936).

Таким образом, навага является хищно-бентоядным видом.

Большеглазая тресочка *Gadiculus argenteus thori*

Данные о питании большеглазой тресочки в Баренцевом море отсутствуют. Имеются лишь общие указания на питание рыбы планктонными ракообразными (Андряшев, 1954).

В желудках пяти особей в апреле и октябре – декабре 2000 г. на Фулей-банке и в районе Копытова были обнаружены только эвфаузииды и переваренная пища.

У западного побережья Норвегии основу питания этого вида составляли планктонные ракообразные – эвфаузииды (*M. norvegica*), копеподы (*C. finmarchicus*) и мизиды (Mattson, 1981).

По данным 1984-1987 гг., в районе стыка Норвежского и Северного морей в питании тресочки было отмечено восемь таксонов (Albert, 1993), причем основу питания и зимой, и летом составляли эвфаузииды, преимущественно *M. norvegica* (84 и 70 %m) и, в меньшей степени, другие ракообразные (10-17 %m). При этом сезонных и онтогенетических изменений состава пищи выявлено не было.

Эвфаузиида *M. norvegica* была наиболее важным видом в питании большеглазой тресочки и в других районах Атлантики (желоб Рокколл, Средиземное море) (Macpherson, 1978; Mauchline, Gordon, 1984b)

Таким образом, большеглазая тресочка относится к планктоядным рыбам.

Треска *Gadus morhua*

Треска является наиболее изученным видом в Баренцевом море. Специализированные исследования питания трески были начаты еще в 1920-30-е годы (Зенкевич, Броцкая, 1931; Зацепин, Петрова, 1939; Задульская, Смирнов, 1939; Idelson, 1929).

В послевоенный период исследования питания трески с использованием количественно-весового метода проводились в ПИНРО и ММБИ, а также зарубежными исследователями (Brown, Cheng, 1946). В этот период были изучены особенности питания личинок (Сысоева, 1964, 1973), пелагической и донной молоди (Миронова, 1956, 1957; Пономаренко, 1958, 1964, 1965, 1966, 1968а,б, 1973а, 1979, 1985а,б; Пономаренко И., 1961; Сысоева, 1964, 1971, 1972; Пономаренко, Мухина, 1998) и взрослой трески (Гринкевич, 1957; Дробышева, 1957; Жабрева, 1957, 1958; Миронова, 1958; Сысоева, 1958; Пономаренко, 1958; Цееб, Жабрева, 1958; Новикова, 1965б; Бергер, 1968), выполнены исследования пищевых рационов и пищевого поведения трески в аквариальных условиях (Тарвердиева, 1962; Цееб, Астафьева, 1965; Астафьева, 1967) и на суточных станциях (Новикова, 1962, 1965а; Новикова, Михалкович, 1963; Бараненкова, Дробышева, Пономаренко, 1964; Пономаренко, 1973б; Антипова, Ярагина, 1984; Ярагина, 1985, 1988а; Тарвердиева, Ярагина, 1989, 1996;

Суточные рационы трески..., 1992; Dolgov, Yaragina, 1990), а также оценено потребление треской мойвы (Пономаренко В., Пономаренко И., Ярагина, 1978; Ponomarenko V., Ponomarenko I., 1975; Ponomarenko V., Ponomarenko I., Yaragina, 1978). Однако к 1960-70 годам исследования питания трески свелись к ежегодному мониторингу с использованием наиболее простого метода полевого анализа питания (Пономаренко, Ярагина, 1985, 1990а,б; Ярагина, 1988б; Беренбойм, Ярагина, Пономаренко, 1987; Дробышева, Ярагина, 1990; Ponomarenko, Yaragina, 1978, 1979, 1984).

Новый этап исследований трески был начат в 1980-е годы в ММБИ, ПИНРО, БИМИ и университете г. Тромсе (Норвегия). При этом были выполнены исследования питания трески в аквариальных условиях (К вопросу об интенсивности питания..., 1989; Santos, 1990; Santos, Jobling, 1988, 1991a,b), при изучении питания трески в естественных условиях широко использовался стандартный количественно-весовой метод (Карамушко, Мухина, 1987; К вопросу о потреблении креветок..., 1987; Динамика годового откорма..., 1988; Антонов, Петров, Фролова, 1989; Норвилло, 1989; Основные пищевые взаимоотношения..., 1989; Сезонная динамика интенсивности..., 1989; Некоторые особенности откорма..., 1990; Орлова и др., 1990; Особенности пищевого поведения..., 1992; Орлова, 1992а,б; Эйяд и др., 1992; Распределение косяков трески..., 1994; Орлова, Терещук, Долгов, 1994; Пущаева, 1992, 1994; Орлова, Долгов, Терещук, 1995; Орлова, Терещук, Долгов, 1995; Орлова, Матишов, 2003; Герасимова, 2001; Мухина, 2004б; Feeding habits..., 1979; Ajiad, 1990a,b; Drobysheva, Dolgov, Nesterova, 1991; Mehl, 1991; Folkvord, 1993; Mukhina, Nikiforov, 2005 и др.), большое внимание уделялось методическим вопросам оценки пищевых рационов (Орлова, 1989, 1991; Орлова и др., 1990; Цейтлин, 1991; Орлова, Антонов, 1991; Сезонная и межгодовая динамика..., 1995; Jobling, 1988; Bogstad, Mehl, 1990) и потреблению треской промысловых гидробионтов (Богстад, Мель, 1992; Долгов, 1995а; Mehl, 1989; Bogstad, Mehl, 1997).

В 1984-2010 гг. в желудках трески были обнаружены представители более 200 таксонов, однако, в связи с тем, что видовой состав ее жертв изучен весьма детально, общий список таксонов здесь не приводится. Следует отметить только то, что, по сравнению с предшествующими периодами, в 1984-2010 гг. в ее питании были отмечены некоторые новые для Баренцева моря виды, в частности крабы рода *Geryon*, которые появились здесь только в 1980-е годы (Беренбойм, Долгов, 1997), молодь камчатского краба и краба-стригуна.

В питании трески в 1984-2010 гг. доминировали рыбы различных видов (суммарно 72 %m), а также ракообразные: эвфаузииды, гиперииды и северная креветка (суммарно 15 %m) (табл. 5.1.16). Из рыб наибольшее значение в питании трески имели мойва (в среднем 28 %m при диапазоне изменений 6-68 %m), собственная молодь (в среднем 7 %m при диапазоне изменений 0,3-26,0 %m), молодь пикши (в среднем 5 %m при диапазоне изменений 0,3-14,0 %m), сайка (в среднем 4,8 %m при диапазоне изменений 0,01-11,00 %m) и сельдь (в среднем 4,4 %m при диапазоне изменений 0,2-11,0 %m).

В целом, по сравнению с результатами предшествующих исследований, в 1984-2010 гг. отмечались более высокие значения северной креветки, гипериид и молоди морских окуней и более низкое значение в питании эвфаузиид.

Состав пищи трески в 1984-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m	%f	
Hyperiididae	5,66	10,1	0,5-4,5
Euphausiidae	2,34	14,6	1,0-3,9
<i>Pandalus borealis</i>	7,15	22,0	1,0-10,9
<i>Clupea harengus</i>	4,40	1,3	6,0-32,9
<i>Mallotus villosus</i>	28,24	16,2	5,0-19,9
<i>Boreogadus saida</i>	4,82	2,1	3,0-15,9
<i>Gadus morhua</i>	7,04	3,4	3,0-54,9
<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	4,98	0,8	5,0-45,9
<i>Pollachius virens</i>	0,07	0,1	30,0-39,9
<i>Micromesistius poutassou</i>	1,37	0,2	20,0-28,9
<i>Trisopterus Esmarkii</i>	0,71	0,5	7,0-19,9
<i>Sebastes</i> spp.	3,39	6,1	3,0-29,9
<i>Anarhichas lupus</i>	0,19	0,2	7,0-29,9
<i>Hippoglossoides platessoides</i>	2,06	1,3	4,0-29,9
<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	0,09	0,1	4,0-42,9
Прочие рыбы	14,71		
Прочая пища	12,75		
Кол-во исследованных рыб		305274	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %		25,79	
Ср. балл наполнения желудков		2,20	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰		217,36	

Данные анализа питания трески за 1984-2010 гг. свидетельствуют о сохранении уже известных общих закономерностей, выявленных при изучении состава пищи трески различных размерных групп (Орлова, Терещук, Долгов, 1995; Ajiad, 1990b; Dalpadado, Bogstad, 2004). Основу питания трески младших возрастных групп (1-2 года, длина до 20-24 см) составляли мелкие пищевые организмы – макрозоопланктон (эвфаузииды и гиперииды) и северная креветка (рис. 5.1.7). По мере увеличения возраста трески (3-8-летние особи) значение мелких пищевых организмов снижалось и увеличивалось значение небольших рыб (мойва, сельдь, сайка) и среднеразмерной молоди (треска, пикша, окунь). Питание трески в возрасте старше 9-10 лет и длиной более 75-80 см отличалось от питания средневозрастной в большей степени интенсивным потреблением более крупных пищевых объектов: крупные экземпляры трески, пикши, а также окуни и камбала-ерш.

В 1984-2010 гг. отмечались значительные межгодовые изменения состава пищи трески (рис. 5.1.8). Наиболее изменчивой была массовая доля мойвы, которая в основном зависела от состояния ее запаса и была в большей степени значительной в годы с высокой биомассой запаса мойвы (1985, 1990-1994, 1999-2002 гг.) и резко снижалась при небольшой биомассе мойвы (1987-1988, 1995-1998 и 2005 гг.). Достаточно четкие закономерности прослеживались в межгодовой динамике потребления треской макрозоопланктона – эвфаузиид и гипериид, массовая доля которых изменялась асинхронно с изменениями массовой доли мойвы, которая интенсивно потребляет эти планктонные организмы, в питании трески. Кроме того, следует отметить возрастание выедания треской собственной молоди (1994-1998 гг.) и молоди пикши (с 2003 по 2010 г.) при появлении богатых поколений этих видов и путассу при вспышке ее численности в Баренцевом море в 2001-2002 и 2005-2006 гг. Также в этот период отмечалось резкое снижение значения молоди морских окуней с

начала 1990-х годов, связанное с депрессией их запасов и появлением в Баренцевом море бедных поколений.

Для питания трески характерны значительные локальные, сезонные и межгодовые изменения состава пищи и интенсивности питания. Более подробно пространственно-временная динамика питания трески в Баренцевом море в 1984-2010 гг. рассмотрена в многочисленных работах, в том числе с нашим участием (Условия нагула и жирность..., 1998; Орлова, Нестерова, Долгов, 2001; Распределение и условия нагула..., 2002; Особенности нагула трески..., 2003; Гиперииды и их роль..., 2004; Питание трески, 2004; Орлова, Долгов, 2004; Условия нагула трески..., 2005; Особенности распределения, питания..., 2006; Orlova, Seliverstova, Dolgov, 1995; Peculiarities of feeding..., 2000; Herring abundance..., 2001; The relationships between..., 2005; The effect of abiotic..., 2005; Year-to-year dynamics..., 2005; Long-term variations..., 2006; Michalsen, Johannesen, Bogstad, 2008 и др.).

В других районах Северной Атлантики особенности питания трески во многом сходны с питанием трески в Баренцевом море при наличии некоторых особенностей в видовом составе ее жертв.

В Белом море в питании молоди трески доминируют мелкие ракообразные (в основном гарпактициды). По мере роста треска (особи длиной более 25 см) переходит на питание рыбой, сначала мелкими видами (трехиглая колюшка, люмпенусы, песчанка) или молодью рыб (сельдь, корюшка, навага, рогатковые и пр.), а затем более крупными (взрослая сельдь, навага, корюшка и пр.) (Сонина, 1957; Кудерский, 1966б; Извекова, 1964; Парухина, 2005; Ершов, 2010а).

На стыке Норвежского и Северного морей в желудках трески были обнаружены 77 таксонов, а основу питания также составляли ракообразные и рыба (Bergstad, 1990a; Mattson, 1990; Nordeide, Fosså, 1992). Из ракообразных доминировали креветки (в основном северная креветка), из рыб – тресочка Эсмарка и путассу. Однако возрастания значения рыб по мере роста трески не отмечалось.

Наиболее изучено питание трески в Северном море (Rae, 1967b; Daan, 1973, 1983, 1989; Howard, 1980; Casey, Daan, Harding, 1986; Cramer, Daan, 1986; Bromley, 1995; Floeter, Temming, 2003 и др.). В этом районе личинки трески питаются в основном науплиями и копеподитными стадиями копепод (Last, 1978). Пелагическая 0-группа трески питается сначала копеподами и эвфаузидами, а затем переходит на потребление рыб (Robb, Hislop, 1980a). При оседании на дно в питании молоди появляются донные ракообразные (*Crangon crangon*, крабы), а более крупные особи питаются преимущественно рыбами, многие из которых имеют промысловое значение: тресковые, песчанки, камбаловые и сельдевые (Daan, 1989).

Сходные данные о питании трески были получены и в других районах северной Атлантики (Rae, 1967a,c; Armstrong, 1982; Pihl, 1982; Hawkins, Soofani, Smith, 1985; Magnusson, Palsson, 1989; Hop, Gjørseter, Danielssen, 1992; Grundwald, Koster, 1994; Du Buit, 1995; Does diet in Celtic Sea..., 2003; Magnussen, 2011).

В различных районах Северо-Западной Атлантики питание трески также подробно изучено (Kohler, Fitzgerald, 1969; Minet, Perodou, 1978; Waiwood, Majkowski, Keith, 1980; Durbin E., Durbin A., Langton, 1983; Lilly, 1987, 1991; Paz, Casas, Perez-Gándaraz, 1993; Hanson, Chouinard, 2002; Link, Garrison, 2002; Influence of diet..., 2007). Состав пищи трески здесь также включает большее количество пищевых объектов и довольно изменчив в пространственно-временном аспекте.

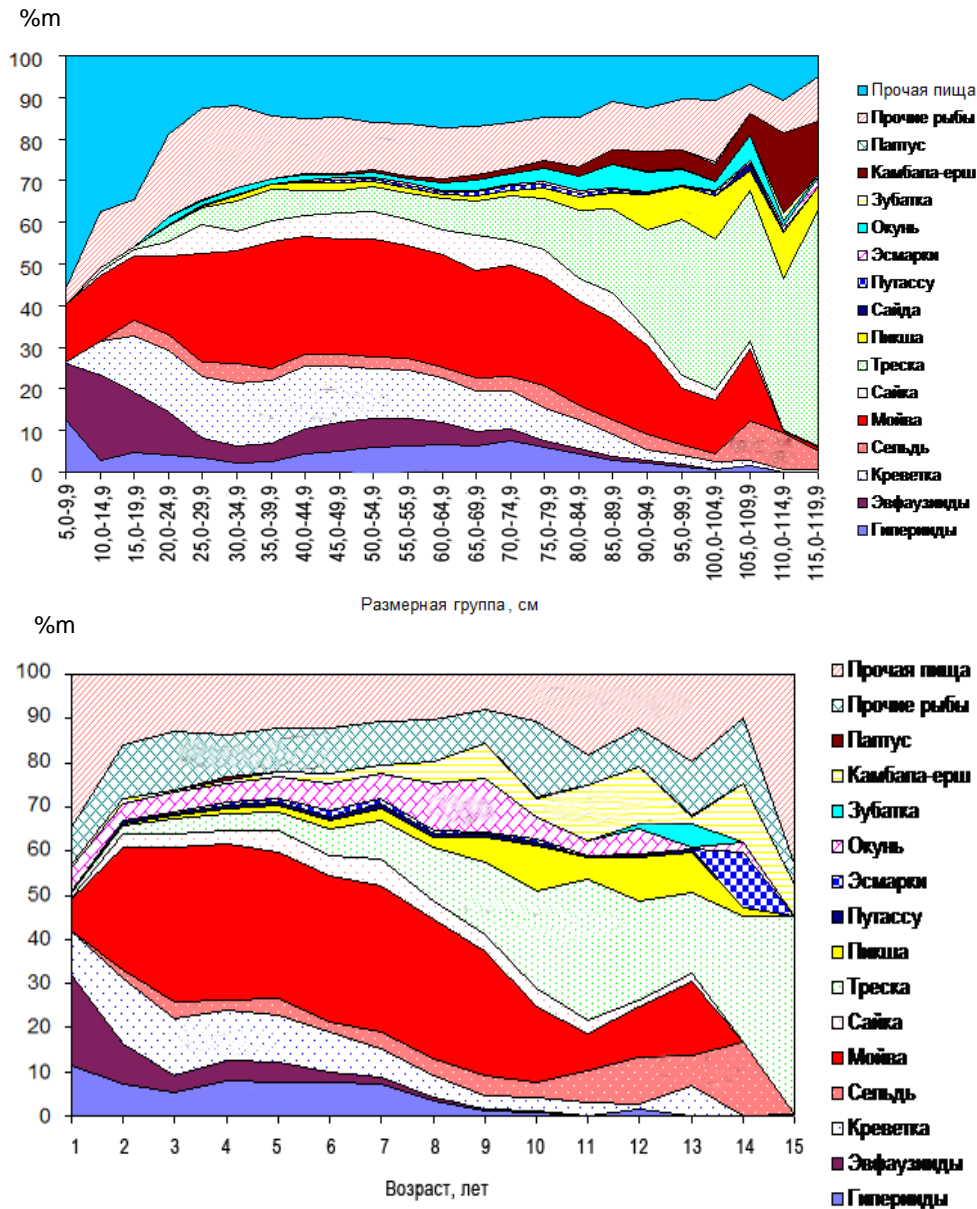


Рис. 5.1.7. Состав пищи трески различных размерных (А) и возрастных (Б) групп

Основными объектами питания трески здесь являются планктон (гиперииды, копеподы, гребневники), креветки, донные ракообразные (крабы) и рыбы различных видов (мойва, молодь морских окуней, песчанка и др.) (Турук, 1978; Константинов, Турук, Плеханова, 1990; Альбиговская, Герасимова, 1992; Кузьмин, Герасимова, Альбиговская, 1993; Albikovskaya, Gerasimova, 1993; Gerasimova, Albikovskaya, 1998).

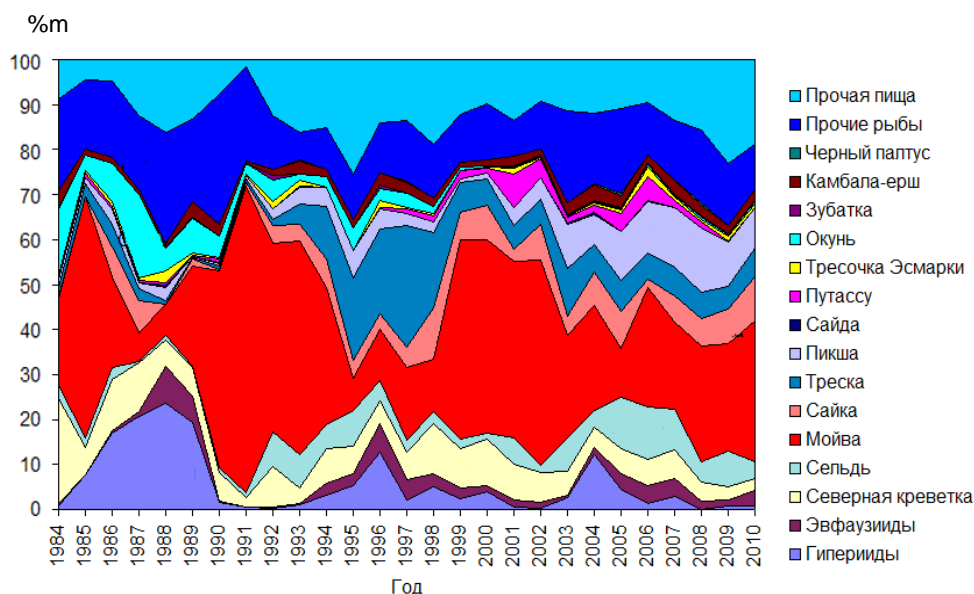


Рис. 5.1.8. Межгодовая динамика состава пищи трески в 1984-2010 гг.

В питании молоди в возрасте до 1 года преобладают ракообразные (гаммариды, капреллиды, эвфаузииды, мизиды и декаподы), а также рыбы (Bowman, 1981). Основу питания трески длиной до 35 см также составляют макропланктон (эвфаузииды и гиперииды), креветки и рыбы различных видов (в основном мойва), а в питании более крупных особей преобладают рыбы различных видов (мойва, морские окуни, собственная молодь, камбала-ерш и др.) (Main prey and predators and estimates..., 2006).

Таким образом, треска относится к типичным хищникам.

*Пикша *Melanogrammus aeglefinus**

Исследования питания пикши в Баренцевом море были начаты еще в 1930-е годы (Дехтерева, 1931; Зацепин, 1939; Петрова-Гринкевич, 1944; Idelson, 1929;).

В послевоенный период исследования питания пикши с использованием количественно-весового метода выполнялись как в полевых (Миронова, 1957; Цееб, 1957, 1958, 1960, 1964; Цееб, Жабрева, 1958; Сонина, 1969; Антипова, 1967, 1971), так и аквариальных условиях (Цееб, 1962а,б; Цееб, Астафьева, 1965; Астафьева, 1967), а также на многосуточных станциях (Новикова, 1962, 1965а; Новикова, Михалкович, 1963; Антипова, Ярагина, 1984; Долгов, 1990; Dolgov, Yaragina, 1990). По данным полевого анализа питания были обобщены многолетние результаты исследований питания пикши за 1947-1977 гг. (Антипова, Пономаренко, Ярагина, 1990; Antipova, Ponomarenko, Yaragina, 1980). Кроме того, было рассчитано потребление пикшей мойвы (Пономаренко В., Пономаренко И., Ярагина, 1978).

Новый этап исследований питания пикши, как и трески, начался в середине 1980-х годов (Антонов, Петров, Фролова, 1989; Ковцова, Антонов, Орлова, 1989; Распределение косячков трески..., 1994; Герасимова, 2001; Burgos, Mehl, 1987; Jiang, Jorgensen, 1996).

В 1984-2010 гг. в желудках пикши были обнаружены представители более 270 таксонов. В связи с тем, что видовой состав жертв пикши изучен весьма детально, список таксонов здесь не приводится. В 1984-2010 гг. основу питания пикши составляли бентосные организмы, преимущественно иглокожие, моллюски и полихеты (суммарно 38 %m) (табл. 5.1.17). На втором по значимости месте в питании пикши

находились рыбы различных видов (суммарно 19 %m), из которых доминировала мойва (в среднем 12 %m при диапазоне изменений 1-70 %m). Из других рыб в питании пикши отмечались сельдь, молодь трески, пикши и морских окуней и камбала-ерш. Кроме того, значительную роль в питании играли эвфаузииды (в среднем 14 %m при диапазоне изменений 1-54 %m). Доля других ракообразных (гиперииды и северная креветка) не превышала 1-2 %m в среднем за год.

Данные по составу пищи пикши различных размерно-возрастных групп показали, что изменения питания по мере роста в большей степени связаны с длиной рыб, чем с их возрастом (рис. 5.1.9). В то же время четко выраженных различий в составе пищи пикши разной длины не отмечалось. Массовая доля бентосных организмов была практически одинакова у пикши всех размерных групп, лишь у наиболее крупных особей длиной более 65 см отмечалось некоторое увеличение значения в ее питании иглокожих. У среднеразмерной пикши длиной 30-60 см было несколько повышенным значение эвфаузиид.

В 1984-2010 гг. отмечались значительные межгодовые изменения состава пищи пикши (рис. 5.1.10). Наиболее четко было выражено возрастание значения полихет в питании пикши – от 1-5 %m в 1984-1991 гг. до 13-18 %m в 2005-2010 гг. Массовая доля мойвы в основном зависела от состояния ее запаса и была наиболее высокой в годы с высокой биомассой запаса (1985, 1991 и 1994, 1999-2002 гг.) и резко снижалась при низкой биомассе (1987-1988, 1995-1997 и 2003-2005 гг.). Достаточно четкие закономерности прослеживались в межгодовой динамике потребления пикшей макрозоопланктона – эвфаузиид и гипериид, массовая доля которых изменялась асинхронно с изменениями массовой доли мойвы, которая интенсивно питается этими планктонными организмами, в питании пикши. Кроме того, следует отметить возрастание выедания пикшей молоди трески (1994-1998 и 2009-2010 гг.) при появлении богатых поколений трески. Также в этот период отмечалось резкое снижение значения молоди морских окуней с начала 1990-х годов, связанное с депрессией их запасов и появлением в Баренцевом море бедных поколений.

По сравнению с предшествующими периодами, состав пищи пикши в 1984-2010 гг. был наиболее близок к составу пищи в 1930-1932 гг., который характеризовался большим значением бентосных организмов (Дехтерева, 1931; Зацепин, 1939; Петрова-Гринкевич, 1944), и отличался от состава пищи в 1954-1958 гг., когда в ее питании была высока доля рыб, особенно мойвы (Цеев, 1964; Сони́на, 1969).

В других районах Северной Атлантики в питании взрослой пикши также доминировали бентосные организмы.

В Северном море личинки пикши питаются копеподами (Russell, 1976), а пелагическая 0-группа – эвфаузиидами, аппендикуляриями, личинками декапод, копеподами и мелкими рыбами (Robb, Hislop, 1980a). При оседании на дно в питании молоди появляются и доминируют бентосные организмы (Jones, 1954; Daan, 1989; Database report..., 1997; Adlerstein, Temming, Mergardt, 2002). Более крупная пикша также питается рыбой: песчанка, тресочка Эсмарка, камбала-ерш, бычки, шпрот и сельдь (Villemarqué, 1985; Cranmer, 1986; Greenstreet, McMillan, Armstrong, 1998; Predation of Whiting..., 2004).

На стыке Норвежского и Северного морей основу питания пикши составляют кумовые, полихеты, офиуры и моллюски (Mattson, 1992; Bergstad, 1990a; Albert, 1994a), как и у Фарерских о-вов (Du Buit, 1982a).

В районе Ньюфаундленда основу питания пикши составляют донные беспозвоночные (ракообразные и иглокожие) и рыбы (мойва и морской окунь)

(Podrazhanskaya, Shestov, 1981). В питании молодежи в возрасте до 1 года в различных районах Северо-Западной Атлантики доминируют ракообразные (донные и пелагические амфиподы, эвфаузииды), полихеты, а также рыбы (сельдь и камбаловые) (Kohler, Fitzgerald, 1969; Bowman, 1981).

Таким образом, пикша относится к типичным бентофагам.

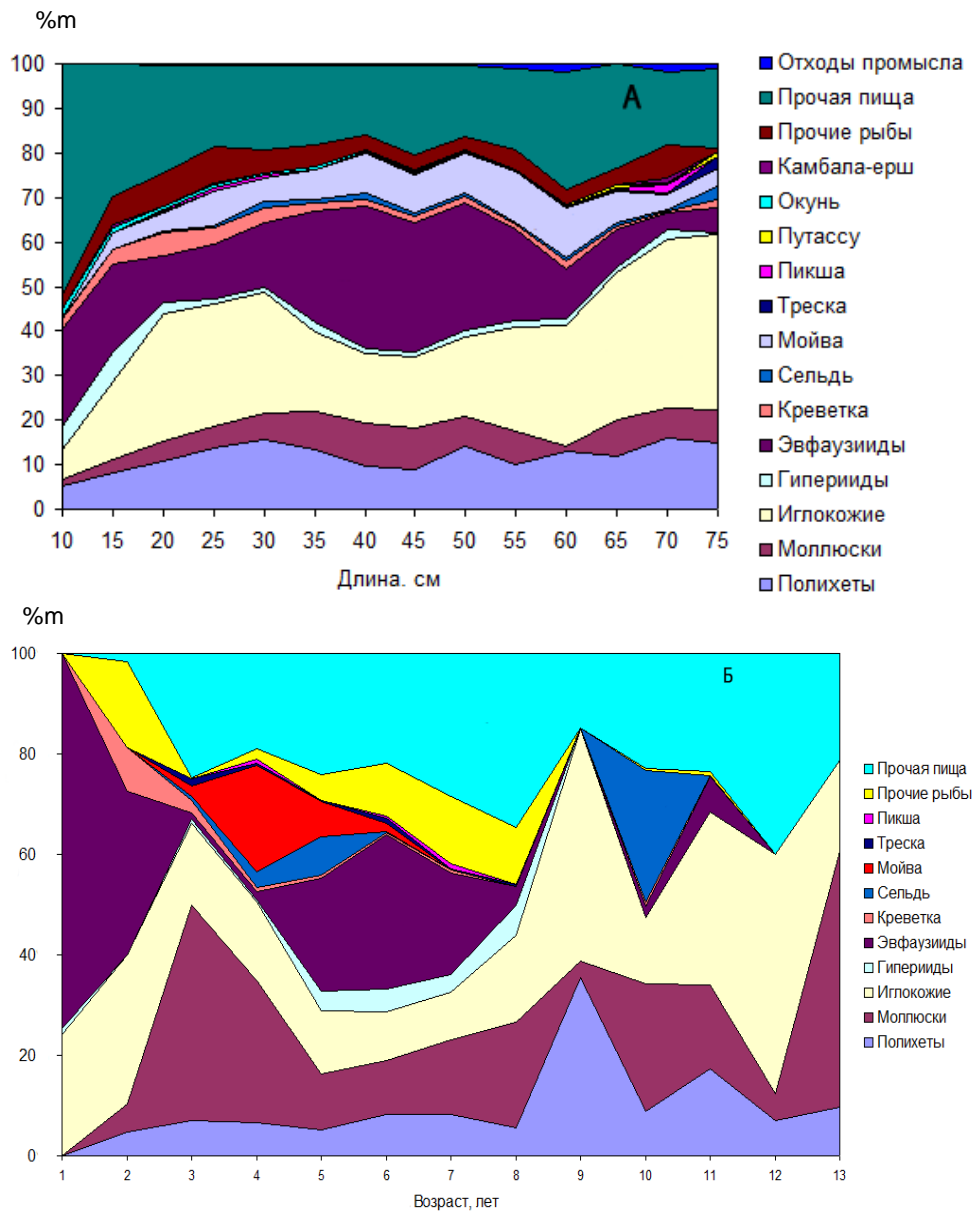


Рис. 5.1.9. Состав пищи пикши различных размерных (А) и возрастных (Б) групп

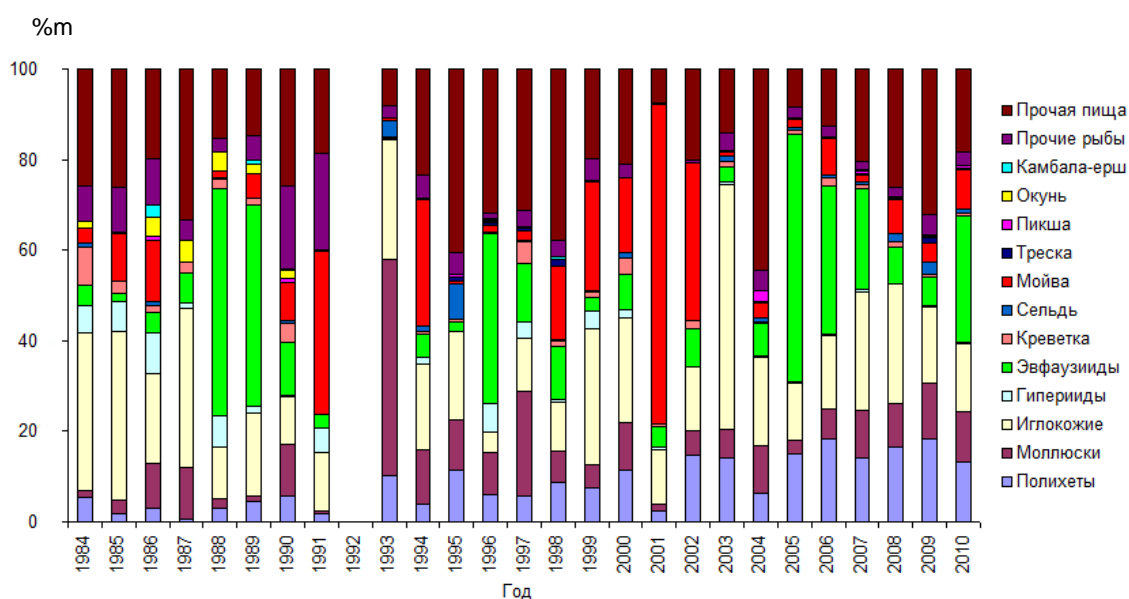


Рис. 5.1.10. Межгодовая динамика состава пищи пикши в 1984-2010 гг.

Таблица 5.1.17

Состав пищи пикши в 1984-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m	%f	
Polychaeta	8,62	7,1	
Mollusca	9,42	9,7	
Echinodermata	20,73	34,1	
Hyperiididae	2,27	8,8	0,3-2,5
Euphausiidae	14,71	5,5	0,5-3,5
<i>Pandalus borealis</i>	1,78	6,6	1,0-9,0
<i>Clupea harengus</i>	1,02	0,2	4,0-14,9
<i>Mallotus villosus</i>	11,95	9,5	4,0-19,9
<i>Gadidae</i>	0,13	0,5	
<i>Gadus morhua</i>	0,24	0,5	
<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	0,28	0,5	
<i>Sebastes</i> spp.	0,77	1,3	2,0-14,9
<i>Hippoglossoides platessoides</i>	0,21	0,7	2,0-15,9
Прочие рыбы	5,10		
Прочая пища	14,84		
Отходы промысла	0,50		
Переваренная пища	7,43		
Кол-во исследованных рыб		80884	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %		28,4	
Ср. балл наполнения желудков		1,3	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰		109,50	

Мерланг *Merlangius merlangus*

Данные о питании мерланга в Баренцевом море отсутствуют. Имелись лишь общие указания на питание этого вида ракообразными, а также мелкими рыбами (песчанка, молодь сельди и камбал) (Андрияшев, 1954).

В 1998-2009 гг. нами впервые были получены данные о питании мерланга в Баренцевом море. В этот период в желудках рыбы встречались представители восьми таксонов (табл. 5.1.18). Основу его питания составляли различные виды рыб (суммарно 90 %m), среди которых отмечались сельдь, молодь пикши длиной 11 см и тресочка Эсмарка длиной 14 см. Массовая доля беспозвоночных была невысокой, из них наибольшее значение в питании имели северная креветка и эвфаузииды (7 и 1 %m соответственно).

По мере роста мерланга отмечалось снижение доли мелких беспозвоночных и увеличение доли рыбной пищи. Так, доля эвфаузиид снижалась с 13,2 %m у рыб длиной 31-35 см до 1,3 %m у рыб длиной 41-45 см. При этом отмечалось возрастание доли пикши и тресочки Эсмарка с 14,6 и 8,1 %m у рыб длиной 36-40 см до 36,7 и 30,7 %m у рыб длиной 41-45 см соответственно.

Наши данные полностью соответствуют опубликованным результатам исследований питания мерланга из других районов Северной Атлантики.

Сходный тип питания отмечался у мерланга в Северном море (Jones, 1954; Last, 1978; A preliminary report..., 1983; The diet and food..., 1991; Casey, Daan, Harding, 1986; Dahl, Kirkegaard, 1986; Bergstad, 1990a; Analysis of the whiting..., 1994; Bromley, 1995; Pedersen, 1999, 2000; Singh-Renton, Bromley, 1999; Rindorf, 2003; Predation of Whiting..., 2004; Floeter, Temming, 2005). Так, по данным О. А. Бергстада (Bergstad, 1990a), в Норвежском желобе в 1984-1987 гг. в питании мерланга встречались почти исключительно ракообразные и рыба. Из ракообразных у мерланга всех размерных групп во все сезоны доминировали эвфаузииды, из рыб – тресочка Эсмарка. В других частях Северного моря в питании определенную роль играли также другие бентосные организмы (моллюски, черви) (Jones, 1954; A preliminary report..., 1983; Casey, Daan, Harding, 1986) и различные виды рыб (Мальшев, 1980; Jones, 1954; A preliminary report..., 1983; Casey, Daan, Harding, 1986; Predation of Whiting..., 2004). В других районах Атлантики также в питании мерланга доминировали рыбы различных видов (Nagabhushanam, 1965; Gordon, 1977b; Palsson, 1980; Du Buit, 1982b; Patterson, 1985; Du Buit, Merlinat, 1987).

Таблица 5.1.18

Состав пищи мерланга в 1998-2009 гг.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m	%f	
Ctenophora	0,15	3,3	
Copepoda	0,08	3,3	
Euphausiidae	1,04	20,0	
<i>Pandalus borealis</i>	7,84	6,7	
<i>Clupea harengus</i>	23,84	10,0	
<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	19,61	10,0	11
<i>Trisopterus esmarki</i>	13,35	6,7	14
Переваренная рыба	33,72	43,3	
Отходы промысла	0,38	3,3	
Кол-во исследованных рыб		70	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %		57,1	
Ср. балл наполнения желудков		0,99	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰		84,8	

Для Северного моря рядом авторов отмечалось снижение значения ракообразных и увеличение доли рыб в питании по мере роста мерланга: у рыб длиной

менее 15 см в питании доминировали ракообразные (эвфаузииды и креветки), а особи длиной более 30 см питались почти исключительно рыбой (песчанка, тресочка Эсмарка и сельдевые) (Daan, 1989; The diet and food..., 1991; Database report..., 1997; Greenstreet, McMillan, Armstrong, 1998; Feeding ecology..., 1998).

Таким образом, по характеру питания мерланг относится к типичным хищным рыбам, питание которых состоит преимущественно из рыбной пищи.

*Путассу *Micromesistius poutassou**

Данные о питании путассу в Баренцевом море до настоящего времени были немногочисленны (Kuznetsov, 1979). На значительном материале полевого анализа питания путассу были рассмотрены и сравнены особенности питания в Северной Атлантике и Баренцевом море (Зиланов, 1984).

В конце 1990-х годов, в связи с увеличением численности путассу в Баренцевом море, были начаты исследования ее питания с использованием количественно-весового метода (Беликов, Соколов, Долгов, 2004; Raport of the diet..., 2006; Trophic ecology..., 2010).

В 1998-2010 гг. в желудках путассу встречались представители 44 таксонов (табл. 5.1.19). Основу питания в этот период составляли рыбы (суммарно 59 %m) и зоопланктон (суммарно 37 %m). Из рыб наибольшее значение в питании путассу имели сайка и мойва (25 и 14 %m соответственно), а также встречались сельдь, молодь трески, пикши, морских окуней и камбалы-ерша. Из зоопланктона в питании путассу доминировали эвфаузииды и гиперииды (28 и 7 %m соответственно). Значение креветок было невелико и в среднем не превышало 3 %m.

В питании путассу четко прослеживались изменения состава пищи по мере роста рыб (рис. 5.1.11). В питании наиболее мелких особей длиной менее 20 см доминировали планктонные организмы – эвфаузииды и, в меньшей степени, копеподы и гиперииды (суммарно 91 %m). У рыб длиной 20-30 см питание состояло уже из планктона и рыб с небольшим преобладанием планктона (55-59 %m). У особей крупнее (длиной более 30 см) значение планктона снижалось до 4-7 %m с одновременным возрастанием доли рыб до 88-97 %m.

Кроме того, потребление разного рода пищевых объектов путассу различных размерных групп имело значительные расхождения. Так, копеподы потреблялись в основном рыбами длиной до 25 см и исчезали из питания более крупных рыб. Доля эвфаузиид постепенно снижалась с 77 %m у рыб длиной 15-19 см до 2 %m у рыб длиной более 35 см. Гиперииды имели наиболее высокое значение в питании путассу длиной 20-30 см, а в желудках более мелких и крупных рыб их роль была небольшая. Сайка появлялась в питании особей длиной более 20 см, и ее доля постепенно возрастала с 13 %m до 51 %m у рыб длиной более 35 см. Сходный характер потребления отмечался также для молоди трески и пикши, но путассу начинала питаться этими видами при большей (25 см) длине.

В целом, как отмечалось ранее (Зиланов, 1984), в Баренцевом море, которое является северной границей ареала путассу, в ее питании значительно больше доля различных видов рыб по сравнению с другими районами обитания этого вида, где путассу в большей степени питается зоопланктоном.

В Норвежском море основу питания путассу составляет зоопланктон – копеподы и, в меньшей степени, эвфаузииды, (Зиланов, 1964, 1984; Тимохина, 1974; Плеханова, 1990; Прокопчук, 2006, 2008; Dumke, 1983; Plekhanova, Soboleva, 1981, 1982).

На стыке Норвежского и Северного морей в желудках путассу было отмечено 12 таксонов (Bergstad, 1990a). В донных тралениях в питании рыб длиной до 30 см доминировал *M. norvegica*, у более крупных рыб – креветки (в том числе северная креветка). Из рыб определенное значение в питании имели только мавролик и тресочка Эсмарка. По мере роста рыб снижалось значение эвфаузиид и возрастало значение креветок и рыб. В разноглубинных тралах в питании доминировали эвфаузииды (80-100 %m).

Эвфаузииды являются доминирующей пищей путассу и в других районах (Bailey, 1982). В то же время в Средиземном море некоторые авторы указывали на важную роль мелких рыб в питании путассу, даже у мелких особей (Macpherson, 1978). Планктон является основой питания путассу и в других районах у побережья Европы (Sorbe, 1980; Cabral, Murta, 2002).

Таким образом, в Баренцевом море молодь путассу является планктофагом, а более крупные особи – хищно-планктоядными.

Таблица 5.1.19

Состав пищи путассу в 1998-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m*	%f**	
Scyphozoa	+	+	
Ctenophora	0,01	0,1	
Limacinidae	0,01	+	
Gymnosomata	+	+	
Theuthida	0,96	0,2	5,0-7,9
Crustacea	0,01	+	
Copepoda	0,55	0,7	
<i>Calanus</i> sp.	0,76	4,0	
<i>Pareuchaeta norvegica</i>	0,04	0,5	
Gammaridea	0,01	+	
Hyperiididae	1,12	1,2	1,0-1,9
<i>Parathemisto</i> sp.	5,02	11,2	0,4-2,9
<i>Parathemisto libellula</i>	1,30	1,2	2,5-2,9
<i>Parathemisto abyssorum</i>	0,01	+	0,5-0,9
Euphausiidae	27,78	32,2	0,3-3,9
<i>Meganyctiphanes norvegica</i>	0,25	0,4	3,0-5,9
<i>Thysanoessa</i> sp.	0,07	0,1	2,5-2,9
<i>Thysanoessa inermis</i>	+	+	2,5-2,9
Caridea	0,85	0,9	2,0-7,9
<i>Pasiphaea</i> sp.	0,11	+	
Pandalidae	0,12	0,1	
<i>Pandalus</i> sp.	+	+	
<i>Pandalus borealis</i>	1,84	1,2	3,0-10,9
Chaetognatha	0,03	+	
<i>Sagitta</i> sp.	+	+	
Teleostei (личинки)	9,05	3,0	
<i>Clupea</i> sp.	4,88	1,3	8,0-8,9
<i>Clupea harengus</i>	0,11	+	
<i>Mallotus villosus</i>	14,26	2,1	6,0-17,9
<i>Maurollicus muelleri</i>	0,09	0,1	4,0-4,9
Myctophidae	0,04	+	
<i>Boreogadus saida</i>	25,79	3,2	3,0-13,9
<i>Gadus morhua</i>	0,91	0,1	7,0-13,9

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m*	%f**	
<i>Pollachius virens</i>	0,10	+	10,0-10,9
<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	2,14	0,2	10,0-13,9
<i>Trisopterus</i> sp.	0,15	+	
<i>Trisopterus esmarkii</i>	0,39	0,1	11,0-11,9
<i>Sebastes</i> sp.	0,37	0,2	4,0-7,9
Cottidae	0,03	+	3,0-3,9
<i>Liparis</i> sp.	+	+	
Stichaeidae	0,12	0,1	6,0-7,9
<i>Lumpenus</i> sp.	0,18	0,1	
<i>Leptoclonus maculatus</i>	0,07	+	13,9
<i>Hippoglossoides platessoides</i>	0,08	+	8,0-8,9
Отходы промысла	0,08	+	
Переваренная пища	0,29	0,9	
Кол-во исследованных рыб		7440	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %		28,3	
Ср. балл наполнения желудков		1,3	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰		195,61	

*+ – значение менее 0,01 %.

**+ – значение менее 0,1 %.

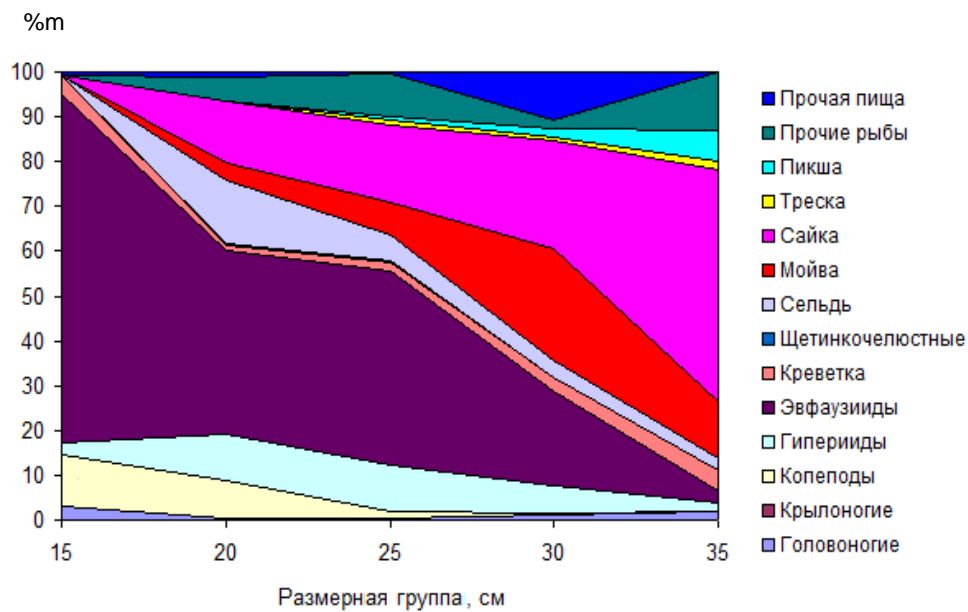


Рис. 5.1.11. Состав пищи путассу различных размерных групп в 1998-2010 гг.

Сайда Pollachius virens

Питание сайды в Баренцевом море стало изучаться только с 1950-х годов, когда были получены сведения по питанию молоди и взрослой сайды в прибрежных районах Баренцева моря (Миронова, 1956, 1957, 1961).

В 1970-х годах были обобщены данные по полевому анализу питания сайды в Баренцевом море и других районах Северной Атлантики (Лукманов, Бараненкова, Клименков, 1975). С середины 1990-х годов при изучении питания сайды вновь стали

применять стандартный количественно-весовой метод (Долгов, 2002, 2005; Nedreaas, 1985, 1987; Mehl, 2005; Rist, 2005).

В 1995-2010 гг. в желудках сайды в Баренцевом море встречались представители 50 таксонов (табл. 5.11.20). В питании доминировали рыбы различных видов (всего более 15 видов), суммарная доля которых составляла 88 %m, а также эвфаузииды (9 %m). Значение других таксонов в питании сайды было крайне небольшим и не превышало 0,5 %m. Из рыб наиболее важными пищевыми объектами являлись мойва (62 %m), сельдь (8 %m) и пикша (6 %m), а также путассу (3 %m). Значение других видов рыб в питании сайды было невелико и не превышало 0,5 %m.

В питании сайды прослеживались изменения по мере роста рыб (рис. 5.1.12). В питании молоди сайды длиной до 30 см доминировали планктонные ракообразные (эвфаузииды, гиперииды и копеподы) и сельдь. Более крупные особи переходили на питание мойвой, а также более крупными видами рыб (молодь пикши, путассу).

По данным других авторов также было выявлено, что в Баренцевом море молодь сайды питается копеподами, эвфаузиидами и другими ракообразными (Миронова, 1956, 1957; Nedreaas, 1985), а в питании взрослой сайды доминировали рыбы различных видов (Миронова, 1961; Лукманов, Бараненкова, Клименков, 1975).

Несмотря на относительно небольшое количество желудков (от 300 до более 1000), собираемых ежегодно, в питании сайды четко прослеживались межгодовые изменения состава пищи (рис. 5.1.13). Снижение массовой доли мойвы в питании сайды в 2003-2004 гг. было связано с низким запасом мойвы в эти годы, что отмечалось также в питании других донных рыб. В эти же годы у сайды наблюдалось возрастание значения сельди и молоди пикши.

Наши данные о питании сайды в 1995-2010 гг. соответствуют результатам предшествующих исследований, согласно которым основу питания взрослой сайды составляют рыбы различных видов, в том числе преднерестовая мойва (Лукманов, Бараненкова, Клименков, 1975; Rist, 2005; Bogetveit, Slotte, Johannessen, 2008), а также сельдь, шпрот, молодь пикши, тресочка Эсмарка и путассу (Mehl, 2005).

Таблица 5.1.20

Состав пищи сайды в 1995-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m*	%f**	
Ctenophora	0,77	1,6	
Annelida	0,01	0,1	
Polychaeta	+	0,1	
Gastropoda	+	+	
Gymnosomata	+	+	
Theuthida	0,58	0,5	8,0-17,9
Octopodida	0,01	+	
Crustacea	+	+	
Copepoda	0,14	0,9	
<i>Calanus</i> sp.	0,14	0,7	
Amphipoda	+	0,1	
Gammaridea	0,02	0,1	
Hyperiidae	0,01	0,1	
<i>Parathemisto</i> sp.	0,09	0,5	0,5-0,69
<i>Parathemisto libellula</i>	+	0,1	2,5-3,9
<i>Parathemisto abyssorum</i>	+	+	
Euphausiidae	9,09	19,4	1,0-3,9

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m*	%f**	
<i>Meganyctiphanes norvegica</i>	0,06	0,1	4,0-4,9
Decapoda	+	+	
Caridea	0,09	0,3	8,0-8,9
<i>Pasiphaea</i> sp.	+	+	5,0-5,9
<i>Pandalus</i> sp.	0,06	0,2	7,0-7,9
<i>Pandalus borealis</i>	0,64	1,4	7,0-8,9
Crangonidae	+	+	
<i>Pagurus</i> sp.	0,01	+	
Priapulida	0,01	+	
Ophiuroidea	+	+	
<i>Sagitta</i> sp.	0,01	0,2	
Asciacea	+	+	
Oikopleura	+	+	
Teleostei (икра)	4,53	9,1	3,0-6,9
<i>Clupea</i> sp.	3,42	1,5	8,0-38,9
<i>Clupea harengus</i>	5,46	3,9	2,0-31,9
<i>Mallotus villosus</i>	62,62	28,9	4,0-18,9
<i>Maurolicus muelleri</i>	+	+	
<i>Notolepis rissoi</i>	0,37	0,2	22,0-25,9
Gadidae	0,07	0,1	15,0-15,9
<i>Boreogadus saida</i>	0,25	0,3	4,0-17,9
<i>Gadus morhua</i>	0,48	0,5	7,0-21,9
<i>Pollachius virens</i>	0,02	+	15,0-15,9
<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	6,17	3,0	7,0-20,9
<i>Trisopterus esmarkii</i>	0,49	0,3	10,0-23,9
<i>Merlangius merlangus</i>	0,07	+	17,0-17,9
<i>Micromesistius poutassou</i>	3,29	0,9	14,0-26,9
Stichaeidae	0,06	0,1	
<i>Lumpenus</i> sp.	0,07	0,3	8,0-8,9
<i>Leptoclinus maculatus</i>	+	+	
Ammodytidae	0,63	0,5	5,0-9,9
<i>Ammodytes</i> sp.	0,04	0,1	6,0-8,9
<i>Hippoglossoides platessoides</i>	0,02	+	
Отходы промысла	0,03	+	
Переваренная пища	0,20	1,3	
Кол-во исследованных рыб		6881	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %		33,2	
Ср. балл наполнения желудков		1,3	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰		239,52	

*+ – значение менее 0,01 %.

**+ – значение менее 0,1 %.

У Исландии, при общем сходстве питания, в питании крупной сайды (более 90 см) большее значение имели головоногие моллюски (Pálsson, 1983). Из ракообразных доминировали эвфаузииды (особенно *M. norvegica*), в меньшей степени гиперииды (у рыб длиной более 60 см) и северная креветка. Из рыб наиболее важными объектами питания были тресочка Эсмарка и мавролик. По мере роста сайды отмечалось снижение значения ракообразных и увеличение доли рыб в питании.

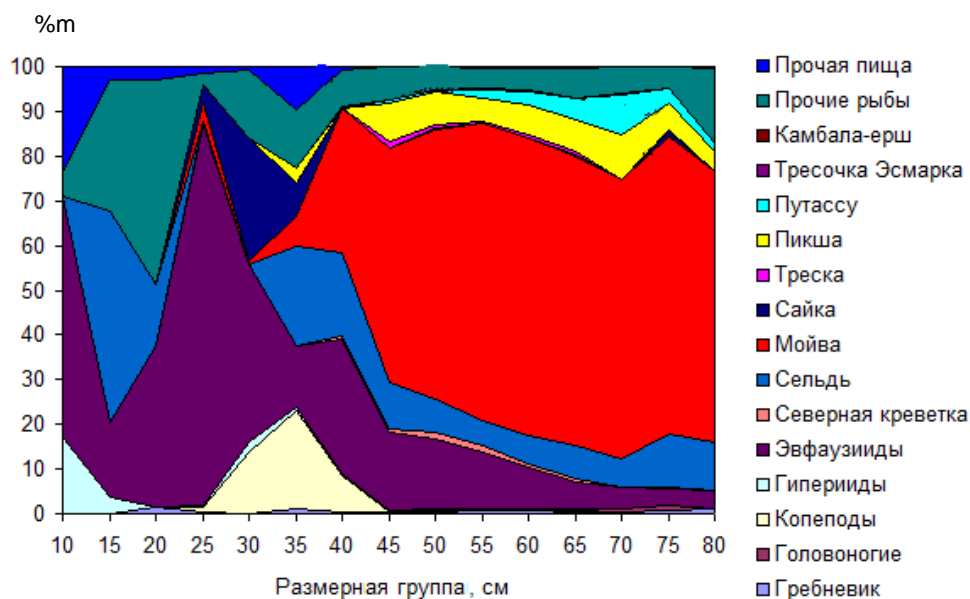


Рис. 5.1.12. Состав пищи сайды различных размерных групп в 1995-2010 гг.

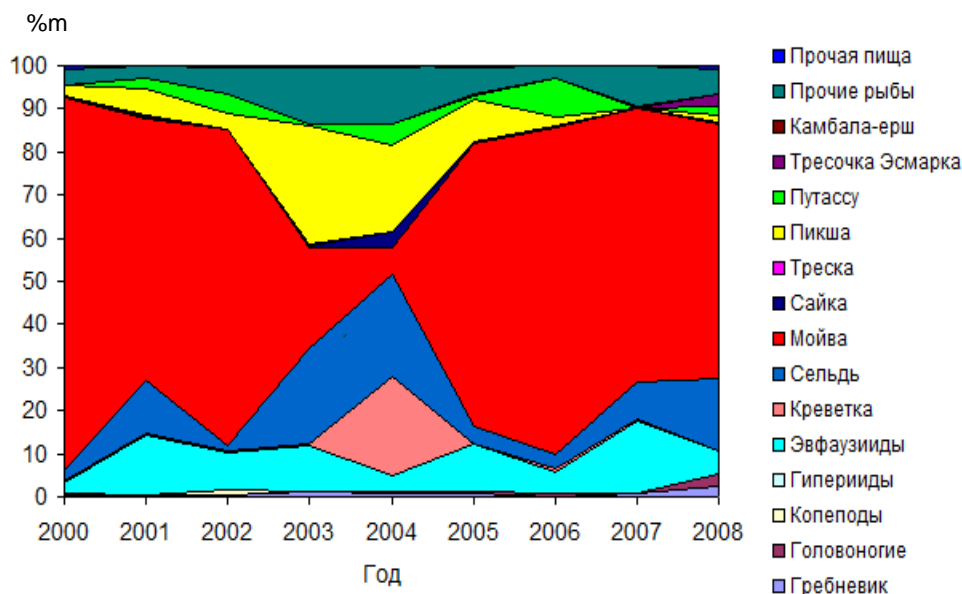


Рис. 5.1.13. Межгодовая динамика состава пищи сайды в 2000-2008 гг.

В Северо-Западной Атлантике в питании сайды также доминировали зоопланктон и рыбы. На шельфе Скотии основу питания сайды составляли эвфаузииды и рыбы различных видов, в основном песчанка, сельдь и серебристый хек (всего около 18 видов), хотя в питании было отмечено около 50 таксонов жертв (Steele, 1963; Long-term changes..., 2005; The dynamic role..., 2007). В других районах Северо-Западной Атлантики в питании молоди сайды в возрасте до 1 года доминировали эвфаузииды, преимущественно *M. norvegica* (Bowman, 1981).

Таким образом, молодь сайды относится к планктофагам, а взрослая сайда – к хищно-планктоядным видам.

Серебристая сайда *Pollachius pollachius*

Данные о питании серебристой сайды в Баренцевом море отсутствуют. Имеются лишь общие указания на питание сайды мелкими рыбами (сельдь, песчанка и пр.) (Андрияшев, 1954).

Данные о питании серебристой сайды в других районах Северной Атлантики более многочисленны.

На стыке Норвежского и Северного морей в желудках серебристой сайды были отмечены представители 13 таксонов жертв, в питании доминировали рыбы (63 %m) – тресочка Эсмарка и мавролик, и креветки (29 %m) – пасифеи и северная креветка (Bergstad, 1990a). У западного побережья Шотландии (Rae, Shelton, 1982) и в Кельтском море (Du Vuit, 1982b) основу питания серебристой сайды составляла тресочка Эсмарка.

Таким образом, серебристая сайда относится к хищным рыбам.

Тресочка Эсмарка *Trisopterus esmarkii*

Данные о питании тресочки Эсмарка в Баренцевом море отсутствуют. Имеются лишь общие указание на питание тресочки планктонными ракообразными (Copepoda, Euphausiidae, личинки Decapoda) и, реже, мелкими рыбами (Андрияшев, 1954).

В 1998-2010 гг. в желудках тресочки Эсмарка в Баренцевом море были обнаружены представители 11 таксонов (табл. 5.1.21). Основу питания рыбы составляли зоопланктонные организмы – эвфаузииды (67 %m) и, в меньшей степени, копеподы (16 %m). Значение других видов жертв было невелико и не превышало 1-2 %m. Следует отметить также присутствие в желудках рыб этого вида сеголеток сельди и трески.

Состав пищи тресочки Эсмарка разного размера был относительно постоянен (рис. 5.1.14). В питании рыбы практически всех размерных групп доминировали эвфаузииды и копеподы. Лишь у самых мелких особей длиной до 9 см отмечалось повышенное значение копепод.

Данные о питании тресочки в других районах Северной Атлантики более многочисленны.

У Шотландии основу питания рыбы составлял зоопланктон: копеподы, личинки декапод, мизиды и эвфаузииды (Gordon, 1977a).

В Северном море 0-группа тресочки питается в основном копеподами, другими ракообразными и аппендикуляриями (Raitt, 1961; Robb, Hislop, 1980b; Robb, 1981; Bromley, Watson, Hislop, 1997). Питание более крупных особей длиной 10-20 см в Северном море и норвежских фьордах состоит из ракообразных (мизиды, креветки, копеподы, эвфаузииды и амфиподы) и мелких рыб, в основном бычков (Raitt, Adams, 1962, 1965; Raitt, 1968; Albert, 1994b; Sparholt, Larsen, Nielsen, 2002; Vertical distribution..., 2004).

Таким образом, тресочка Эсмарка относится к типичным планктофагам.

Состав пищи тресочки Эсмарка в 1998-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m	%f	
Stenophora	0,31	0,4	
Copepoda	16,29	28,5	
Euphausiidae	67,95	58,5	
Hyperiidae	0,93	1,9	
<i>Parathemisto libellula</i>	1,39	2,3	
Gamaridea	3,10	2,3	
Mysidae	0,31	1,9	
<i>Sagitta</i> sp.	0,40	0,8	
Pisces var.	2,63	0,8	
<i>Clupea harengus</i>	2,67	0,8	4-5
<i>Gadus morhua</i> (сеголетки)	2,24	0,4	
Переваренная пища	1,77	3,4	
Кол-во исследованных рыб			568
Кол-во рыб с пустыми желудками, %			53,7
Ср. балл наполнения желудков			0,9
Ср. индекс наполнения желудков, ‰			27,25

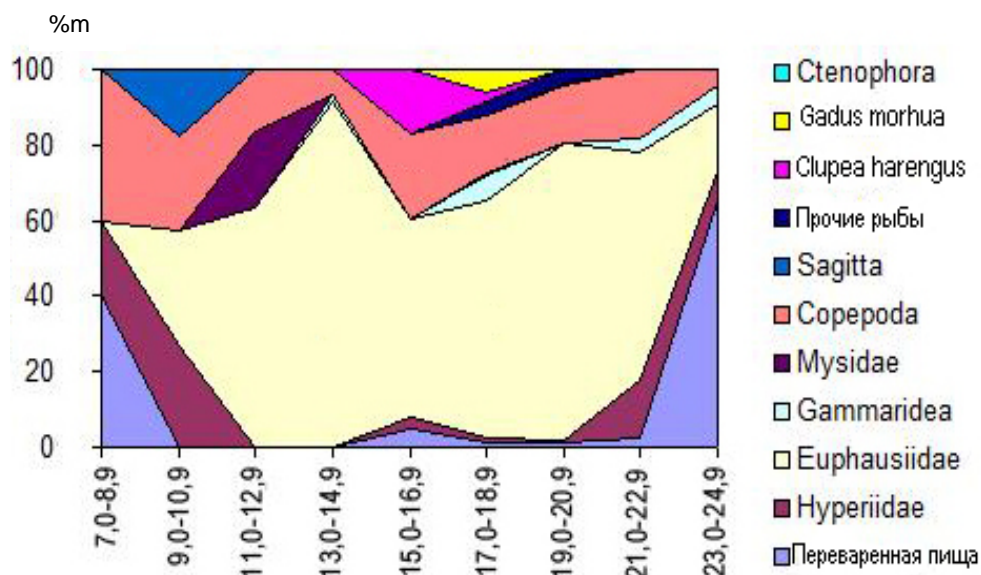


Рис. 5.1.14. Состав пищи тресочки Эсмарка различных размерных групп в 1998-2010 гг.

Семейство Lotidae

Менек *Brosme brosme*

Данные о питании менька в Баренцевом море отсутствуют, имеются лишь общие указания на его питание преимущественно крупными ракообразными (креветки, крабы), а также полихетами и, реже, моллюсками (Андрияшев, 1954).

В 2003-2008 гг. в Баренцевом море в питании 30 особей менька (остальные исследованные желудки были вывернуты) преобладающим пищевым объектом были отходы промысла (90 %m). Из других объектов в желудках были отмечены только переваренные ракообразные, мойва и переваренная рыба.

Данные о питании менька в других районах Северной Атлантики также немногочисленны.

У южного побережья Норвегии в питании менька встречались рыбы (миксина и путассу), составлявшие основу питания, и крупные декаподы (креветки *Ponthophilus norvegicus* и муниды *Munida* spp.) (Bergstad, 1990a).

Сходные данные о питании менька были получены у побережья Шотландии (Rae, Shelton, 1982) и в Северо-Западной Атлантике (Langton, Bowman, 1980).

Таким образом, менек является хищником.

Четырехусый налиим *Enchelyopus cimbrius*

А. П. Андрияшев (1954) отмечал, что в питании четырехусого налима преобладают ракообразные (Decapoda, Amphipoda, Isopoda, Cumacea), а также полихеты, мелкие рыбы и моллюски.

В 1993-2009 гг. в желудках налима в Баренцевом море встречались представители шести таксонов (табл. 5.1.22). Основу питания рыбы составляли полихеты (34 %m) и ракообразные – донные гаммариды и северная креветка (25 и 17 %m соответственно), а также эвфаузииды (17 %m).

Таблица 5.1.22

Состав пищи четырехусого налима в 1993-2009 гг.

Пищевой организм	Значение в питании	
	%m	%f
Polychaeta	34,05	30
Gammaridea	25,99	60
Euphausiidae	17,92	10
<i>Mesidothea</i> sp.	3,58	10
<i>Pandalus borealis</i>	17,92	10
Asteroidea	0,54	10
Кол-во исследованных рыб	14	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %	28,6	
Ср. балл наполнения желудков	1,5	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰	43,77	

В норвежских фьордах четырехусый налиим длиной 7-30 см питался ракообразными, полихетами, рыбами и двустворчатыми моллюсками, а также, в меньшей степени, копеподами (Mattson, 1981).

На стыке Норвежского и Северного морей в питании налима были отмечены представители 21 таксона, но основу составляли полихеты (33 %m), а также декаподы, включая северную креветку (21 %m), и прочие ракообразные – кумовые, гаммариды (26 %m) (Albert, 1993).

В Северном море и прилегающих районах в питании рыбы также доминировали представители инфауны, особенно полихеты (Nagabhushanam, 1965; Möller-Buchner, Zander, Westphal, 1984; Creutzberg, Dunievelde, 1986).

В Северо-Западной Атлантике питание четырехусого налима было более разнообразным (Tyler, 1972). На банке Джорджес основу питания особей длиной более 10 см составляли организмы эпифауны (креветки *Crangon septemspinosa*) и инфауны (полихеты) (Langton, Bowman, 1980). Указанными авторами было выявлено также увеличение значения декапод по мере роста рыб. В районе Восточного Ньюфаундленда

основу питания особей налима длиной 8-15 см и в возрасте 2-3 года составляли полихеты, преимущественно *Harmathoe imbricaria* (Keats, Steele, 1990). В питании молоди длиной 6-9 см были отмечены только гаммариды (Bowman, 1981). В заливе Мэн основу питания четырехусого налима составляли двустворчатые моллюски *Yoldia* spp. (Deree, 1999). Кроме того, были выявлены изменения в составе пищи по мере роста – у рыб в возрасте 1 года в питании доминировали копеподы, в то время как у более старших рыб в питании стали доминировать двустворчатые моллюски и полихеты.

Таким образом, четырехусый налим относится к типичным бентофагам.

Полярный налим *Gaidropsarus argentatus*

Данные о питании полярного налима в Баренцевом море отсутствуют, имеются лишь общие указания на его питание донными и батипелагическими ракообразными (*Anonyx*, *Themisto* и др.) (Андряшев, 1954).

В 1988-2008 гг. в желудках полярного налима встречались представители 17 таксонов (табл. 5.1.23). Основу питания налима составляли крупные нектонные декаподы (суммарно 45 %m) и рыбы различных видов (суммарно 36 %m). Из креветок наибольшее значение в питании полярного налима имела северная креветка (37 %m), из рыб – мойва и сельдь (12 и 9 %m соответственно).

Таблица 5.1.23

Состав пищи полярного налима в 1988-2008 гг.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m	%f	
<i>Bivalvia</i>	0,08	2,2	
Copepoda	0,02	4,3	
Euphausiidae	6,82	8,7	
<i>Parathemisto</i> sp.	0,89	6,5	
Gammaridea	8,83	45,6	
Mysidacea	0,25	4,3	
Corophiida	0,22	4,3	
<i>Pandalus borealis</i>	37,92	15,2	
<i>Sclerocrangon</i> sp.	4,27	2,2	2,6 (карапакс)
<i>Pasifaea</i> sp.	3,15	4,3	
<i>Clupea harengus</i>	9,81	2,2	
<i>Mallotus villosus</i>	12,47	2,2	
<i>Boreogadus saida</i>	1,75	2,2	
<i>Gadus morhua</i>	1,91	2,2	
Cottidae spp.	4,01	2,2	8
<i>Sebastes</i> sp.	1,03	2,2	
Переваренная рыба	5,59	6,5	
Переваренная пища	0,97	6,5	
Кол-во исследованных рыб		62	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %		25,8	
Ср. балл наполнения желудков		1,6	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰		86,12	

У архипелага Шпицберген в желудках налима длиной 9,8-31,7 см встречались только амфиподы (Неелов, Чернова, 2005).

Р. Коллетт (Collett, 1880) отмечал в желудках полярного налима остатки креветок и рыб у одной особи и амфиподы *Themisto* и *Anonyx* – у другой. Позднее этот же автор (Collett, 1905) в Норвежском море обнаружил в желудках экземпляра длиной 38,6 см крупную сельдь и креветку *Bythocaris leucopis*, а у мелкого экземпляра – только ракообразных (*Pseudomma roseum*, *M. norvegica* и гаммариды).

В Норвежском море в питании полярного налима были отмечены только ракообразные, из которых доминировали мизиды *P. roseum*, *P. frigidum* и *P. truncatum* (Trophic ecology..., 2000). Из других групп в желудках встречались креветки *Hymenodora glacialis*, амфиподы *Eusirus holmi* и *Amathillopsis spinigera*, а также остатки эвфаузиид. Кроме того, по данным В. П. Пономаренко (1984), в питании в этом районе была отмечена северная креветка.

Таким образом, полярный налим является хищно-бентоядным видом.

Голубая мольва Molva dypterygia

Данные о питании голубой мольвы в Баренцевом море отсутствуют. Имеются лишь общие указания на хищный характер питания (Андрияшев, 1954).

На стыке Северного и Норвежского морей в рационе мольвы были отмечены представители 13 таксонов (Bergstad, 1990a). В ее питании полностью доминировала рыба (более 90 %), на небольших глубинах (до 300 м) – путассу и тресочка Эсмарка, на больших (более 300 м) – аргентина, путассу и тупорылый макрурус. Кроме того, определенную роль играли креветки (северная креветка и пасифей). В других районах в питании голубой мольвы также доминировали рыбы различных видов (Koch, Lambert, 1976; Macpherson, 1981; Thomas, 1987), но, помимо того, в некоторых районах в питании рыбы встречались также головоногие моллюски (кальмары *Gonatus fabricii*) (Mauchline, Gordon, 1984b; Engås, 1983).

Таким образом, голубая мольва является типичным хищником.

Мольва Molva molva

Данные о питании мольвы в Баренцевом море отсутствуют. А. П. Андрияшев (1954) отмечал хищный образ жизни мольвы, причем если взрослые особи питаются рыбами различных видов (тресковые, сельди, камбаловые, морские окуни, угри, химера и др.), то в питании молоди встречаются ракообразные и иглокожие.

На стыке Северного и Норвежского морей в рационе мольвы были отмечены представители пяти таксонов (Bergstad, 1990a). В питании доминировали рыба (треска, сайда, тресочка Эсмарка) и кальмары *Todarodes sagittatus*. По данным другим авторов, мольва в основном питается рыбами различных видов, а также головоногими моллюсками, донными ракообразными и иглокожими (Nagabhushanam, 1965; Rae, Shelton, 1982; Mauchline, Gordon, 1984b).

Таким образом, мольва является типичным хищником.

Данные о питании трех других видов налимов, которые встречаются в Баренцевом море очень редко, практически отсутствуют. Имеются лишь общие указания на питание пятиусого налима креветками (*Crangon*, *Pandalus*) и мелкими ракообразными (Amphipoda, Ostracoda, Isopoda, Mysidae, личинки *Balanus*), а также полихетами, мелкими асцидиями и другими бентосными организмами, питание северного пятиусого налима донными ракообразными и полихетами и питание большеглазого фициса ракообразными и рыбами (Андрияшев, 1954) В питании

пятиусого налима у берегов Великобритании встречались декаподы, гаммариды, мизиды и мелкие рыбы (бычки) (Badsha, Sainsbury, 1978).

Семейство Lophiidae

Морской черт Lophius piscatorius

Данные о питании морского черта в Баренцевом море отсутствуют.

Данные из различных районов Северной Атлантики показали, что основу питания черта составляют рыбы различных видов, головоногие моллюски и крупные декаподы – у Шетландских о-вов (Laurenson, Priede, 2005), побережья Европы (Azevedo 1996; Blue whiting..., 1997; Velasco, Olaso, Sánchez, 1998), Ирландии (Crozier, 1985), Норвегии (Woll, Nedreaas, Staalesen, 1995).

Таким образом, морской черт относится к типичным хищникам.

Семейство Gasterosteidae

Трехиглая колюшка Gasterosteus aculeatus

Данные о питании трехиглой колюшки в Баренцевом море отсутствуют.

В желудках четырех особей в феврале 2008 г. на северо-восточном склоне Мурманской банки были обнаружены переваренные остатки рыбы и эвфаузиид.

В Белом море пищу колюшки у берегов составляли Cladocera, копеподы, икра и молодь рыб, а также полихеты и личинки тендипедид (Андряшев, 1954).

Таким образом, трехиглая колюшка относится к эврифагам.

Девятииглая колюшка Pungitius pungitius

Данные о питании девятииглой колюшки в Баренцевом море отсутствуют. Есть указания на питание колюшки различными видами зоопланктона, бентоса, а также икрой и личинками рыб, включая собственную молодь (Атлас пресноводных рыб..., 2002).

Таким образом, девятииглая колюшка относится к эврифагам.

Семейство Syngnathidae

Змеевидная рыба-игла Entelurus aequoreus

Данные о питании змеевидной рыбы-иглы в Баренцевом море до недавнего времени отсутствовали.

В 2000-е годы в питании рыбы в Баренцевом море были обнаружены эвфаузииды, молодь Gastropoda и разноразмерные Copepoda (Русяев, Долгов, Карамушко, 2007).

В других районах Северной Атлантики в питании рыбы также встречались различные группы зоопланктонных организмов – копеподы и амфиподы (Kendrick, Nyndes, 2005; Damme, Couperus, 2008; Polte, Buschbaum, 2008).

Таким образом, змеевидная рыба-игла относится к планктофагам.

Семейство Sebastidae

Исследования питания морских окуней были проведены уже в начале XX в., однако в связи с тем, что окунь-клювач, как отдельный вид, был описан только в 1951 г. (Травин, 1951), во всех предшествующих работах (Зенкевич, Броцкая, 1931; Болдовский, 1944) с большой долей вероятности был использован материал по двум видам – золотистому окуню и окуню-клювачу. В первой из этих работ на небольшом материале (54 желудка) были получены только общие сведения о составе пищи. В работе Г. В. Болдовского (1944) на значительно большем количестве исследованных желудков были рассмотрены различные аспекты питания морских окуней.

Питание личинок морских окуней было изучено в Баренцевом и Норвежском морях (Кончина, 1970б; Сысоева, 2000). В дальнейшем в 1980-90-е годы было изучено питание как молоди, так и взрослых особей золотистого окуня и окуня-клювача (Исследования питания рыб..., 1990; Долгов, Древетняк, 1992, 1993; Dolgov, Drevetnyak, 1990, 1993, 1995).

В ряде исследований питания морских окуней в Северной Атлантике эти два вида также не разделялись (Кончина, 1971; Gorelova, 1997). У Гренландии молодь морских окуней (5-19 см) питается планктонными ракообразными (копеподы, гиперииды, и эвфаузииды), а основу питания более крупных особей составляли северная креветка и собственная молодь (Pedersen, Riget, 1993).

*Золотистый окунь *Sebastes marinus**

В 1988-2010 гг. в желудках золотистого окуня в Баренцевом море встречались представители 29 таксонов (табл. 5.1.24). Основу питания окуня составляли рыбы (суммарно 63 %m) и зоопланктон (суммарно 30 %m). Кроме того, относительно важную роль в питании рыбы играла северная креветка (1,9 %m). Из планктонных организмов наибольшее значение имели эвфаузииды (26 %m), в то время как доля гипериид и копепод не превышала 2,0 и 1,5 %m соответственно. Из рыб наиболее интенсивно золотистый окунь питался мойвой (57 %m), значение других видов (сельдь, пикша, мавролик и собственная молодь) было небольшим (не более 1,5-2,0 %m).

Следует отметить наличие в желудках золотистого окуня представителей донной фауны – немертины, черви и голотурии. Это свидетельствует о том, что он может также питаться и донными организмами, хотя их роль крайне мала. Кроме того, в желудках золотистого окуня достаточно редко встречались отходы промысла.

Состав пищи золотистого окуня различных размерных групп изменялся по мере его роста (рис. 5.1.15). У особей длиной менее 30 см в питании доминировали зоопланктонные организмы (преимущественно эвфаузииды), которые составляли более 90 %m. У рыб длиной 30-34 см резко возрастала доля рыб (до 40 %m), а у особей длиной более 35 см различные виды рыб составляли основу питания (67-87 %m). Кроме того, у наиболее крупных особей отмечалось питание отходами промысла.

Таблица 5.1.24

Состав пищи золотистого окуня в 1988-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m	%f	
Ctenophora	0,21	0,3	
Rhynchocoela	0,20	0,1	
Annelida	0,03	0,1	
Copepoda	0,09	0,3	
<i>Calanus finmarchicus</i>	1,38	0,7	
<i>Metridia longa</i>	0,03	0,4	
Gammaridea	0,07	0,5	0,5-1,4
Hyperiidae	1,60	7,4	
<i>Parathemisto abyssorum</i>	0,01	0,1	1,0-1,4
<i>Parathemisto libellula</i>	0,39	0,2	1,5-1,9
Euphausiidae	26,43	13,8	3,0-3,9
<i>Meganctiphanes norvegica</i>	0,16	0,2	3,0-3,9
<i>Thysanoessa inermis</i>	0,07	0,2	2,0-2,9
<i>Pandalus borealis</i>	1,96	1,5	3,0-9,9
<i>Pasiphaea</i> sp.	0,05	0,1	3,0-7,9
Holothuroidea	0,01	0,1	
Chaetognatha	0,02	0,1	4,0-4,9
<i>Sagitta</i> sp.	0,30	0,7	
Pisces var.	2,53	1,0	
<i>Clupea harengus</i>	2,55	0,3	
<i>Mallotus villosus</i>	57,28	8,0	10,0-18,9
<i>Maurolicus muelleri</i>	0,15	0,2	3,0-4,9
<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	1,29	0,1	
<i>Sebastes marinus</i>	0,06	0,1	5,0-6,9
Переваренная пища	1,33	1,7	
Отходы промысла	1,79	0,1	
Кол-во исследованных рыб		1491	
Кол-во рыб с вывернутыми желудками		722	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %		24,3	
Ср. балл наполнения желудков		0,9	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰		211,83	

В других районах Северной Атлантики состав пищи золотистого окуня был сходным.

У Исландии основу питания окуня составляли мезозoopланктон (с доминированием *C. hyperboreus*), эвфаузииды (в основном *M. norvegica* и *T. inermis*), мойва и другие рыбы (Jaworski, Ragnarsson, 2006).

В районе Ньюфаундленда основу питания окуня также составляли планктон (амфиподы и эвфаузииды) и рыбы (Steele, 1957; Lambert, 1960).

Таким образом, золотистый окунь является хищно-планктоядным видом.

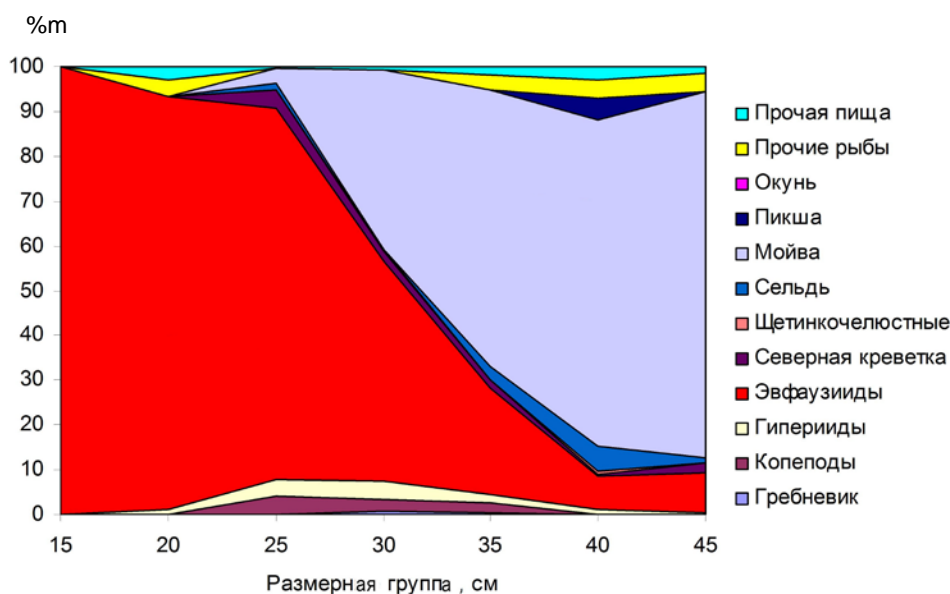


Рис. 5.1.15. Состав пищи золотистого окуня различных размерных групп в 1988-2010 гг.

Окунь-клювач *Sebastes mentella*

В 1991-2008 гг. в питании окуня-клювача встречались представители 43 таксонов (табл. 5.1.25). Основу питания окуня составляли четыре группы: рыбы (суммарно 30 %m), зоопланктон (суммарно 26 %m), северная креветка (19 %m) и головоногие моллюски (15 %m). Из рыб наиболее интенсивно окунь-клювач питался мойвой (16 %m), в то время как значение других 10 видов рыб (сельдь, сайка, треска, пикша, молодь морских окуней, путассу, камбала-ерш и др.) было гораздо меньше и не превышало 2 %m. Из зоопланктона важнейшую роль в питании клювача играли гиперииды (13 %m), значение эвфаузиид и копепоид было гораздо ниже (9 и 3 %m соответственно). Из головоногих моллюсков наибольшее значение имели кальмары (13 %m).

У окуня-клювача четко выражены изменения состава пищи по мере его роста. Очевидно, что такие изменения связаны преимущественно с линейным ростом окуня, нежели с возрастом (рис. 5.1.16). Это связано с особенностями роста окуня-клювача в Баренцевом море, согласно которым диапазоны длин особей смежных возрастных групп в значительной степени перекрываются.

Основу питания окуня-клювача длиной менее 20 см составляют планктонные организмы (в основном эвфаузииды, а также гиперииды и копепоиды) и, в меньшей степени, северная креветка, суммарная доля которых составляет более 90 %m. При достижении длины 20 см в питании окуня начинает увеличиваться значение рыб и у особей длиной более 25 см доля рыб различных видов достигает 40 %m и более. У наиболее крупных рыб длиной более 30-35 см в питании появляются головоногие моллюски (в основном кальмары и осьминоги) и более крупные виды рыб (треска, пикша, путассу).

Таблица 5.1.25

Состав пищи окуня-клювача в 1991-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m	%f*	
Hydrozoa	0,15	+	
Ctenophora	2,93	0,4	
Polychaeta	0,26	0,1	
Pteropoda	0,18	0,1	
Cephalopoda	0,11	+	
Oegopsida	13,91	0,2	10,0-14,9
Octopodida	1,06	+	7,0-9,9
Copepoda	3,52	0,8	
Gammaridea	0,98	0,2	
Hyperiididae	11,28	0,14	0,5-2,9
<i>Parathemisto abyssorum</i>	0,02	+	
<i>Parathemisto libellula</i>	1,97	0,1	
Euphausiidae	9,50	2,9	1,0-2,5
<i>Meganyctiphanes norvegica</i>	0,02	+	
<i>Thysanoessa inermis</i>	0,01	+	
<i>Pandalus borealis</i>	19,19	1,3	2,0-9,9
<i>Pasiphaea</i> sp.	0,23	+	
Brachyura	0,02	+	
Holothuroidea	0,05	+	
Chaetognatha	0,94	0,2	
<i>Sagitta elegans</i>	0,95	0,2	
Ascidacea	0,03	+	
Pisces var.	8,85	0,4	
<i>Clupea harengus</i>	0,42	+	
<i>Mallotus villosus</i>	16,03	0,4	5,0-14,9
<i>Maurolicus muelleri</i>	0,16	+	
<i>Arctozenus risso</i>	1,14	+	
<i>Boreogadus saida</i>	0,69	+	9
<i>Gadus morhua</i>	0,35	+	
<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	2,01	+	
<i>Trisopterus esmarkii</i>	0,28	+	
<i>Micromesistius poutassou</i>	0,46	+	17
<i>Sebastes</i> sp.	0,07	+	5,0-6,9
<i>Hippoglossoides platessoides</i>	0,17	+	5,0-6,9
Переваренная пища	1,08	0,4	
Отходы промысла	0,95	+	
Кол-во исследованных рыб		15836	
Кол-во рыб с вывернутыми желудками		9332	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %		30,3	
Ср. балл наполнения желудков		0,3	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰		129,35	

*+ – значение менее 0,1 %.

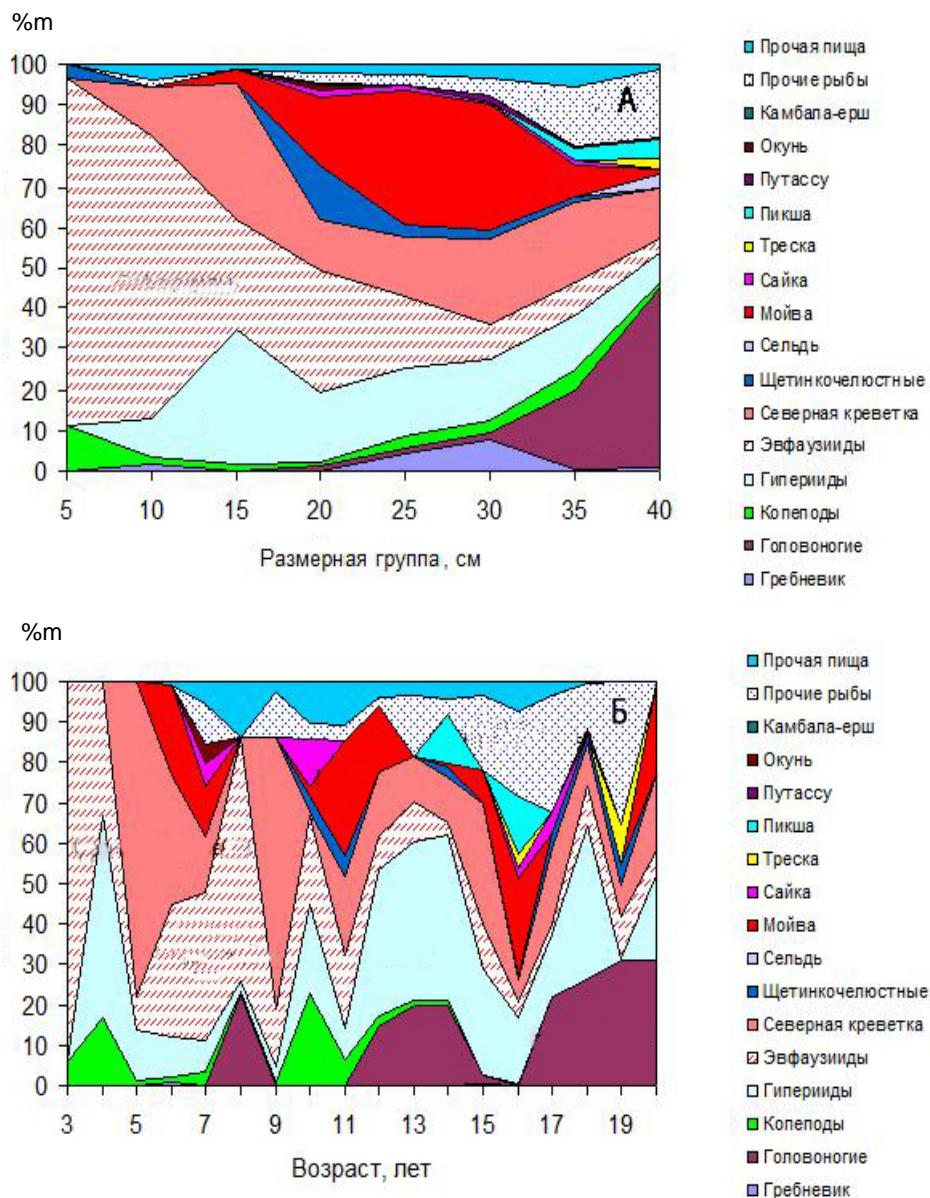


Рис. 5.1.16. Состав пищи окуня-клевача различных размерных (А) и возрастных (Б) групп в 1991-2010 гг.

Питание окуня-клевача в Баренцевом море сходно с его питанием в других районах Северной Атлантики.

В Северо-Западной Атлантике основу питания окуня-клевача также составляют планктонные организмы: копеподы (преимущественно *C. finmarchicus*), гиперииды, эвфаузииды, щетинкочелюстные, а также креветки и пелагические рыбы (Янулов, 1963; Кончина, 1968, 1970а, 1985; Константинов, Турук, Плеханова, 1990; Albikovskaya, Gerasimova, 1993; Main prey and predators of redfish..., 2006).

В море Ирмингера основу питания клевача составляли планктон (копеподы, эвфаузииды), головоногие моллюски, креветки и рыбы (в основном миктофиды) (Виноградов, 1987; Павлов, 1992; González, Bruno, Paz, 2000). Кроме того, в период интенсивного промысла клевач может потреблять большое количество отходов промысла (González, Bruno, Paz, 2000).

Таким образом, окунь-клевач является хищно-планктоноядным видом.

*Окунь вивипарус *Sebastes viviparous**

Данные о питании окуня вивипаруса в Баренцевом море до последнего времени отсутствовали.

В 2005-2010 гг. в желудках рыбы были отмечены представители 10 таксонов (табл. 5.1.26). Основу питания окуня составляли декаподы (суммарно 64 %m) – северная и другие креветки и муниды. Кроме того, значительную роль в питании этого вида играли также отходы промысла и рыбы (11 и 7 %m соответственно). Следует отметить также присутствие в желудках окуня бентосных организмов – моллюсков и морских пауков.

Данные о питании окуня вивипаруса в других районах Атлантики отсутствуют.

Таким образом, окунь вивипарус, вероятно, относится к хищно-бентоядным видам.

Таблица 5.1.26

Состав пищи окуня вивипаруса в 2005-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m	%f	
Mollusca	5,59	0,3	
Рисногониды	0,14	0,3	
Amphipoda	0,42	0,3	
Gammaridea	0,56	0,3	
Euphausiidae	2,94	1,4	
Caridea	29,79	0,9	1,0-1,4
Pandalidae	0,98	0,3	
<i>Pandalus borealis</i>	22,24	1,4	5,0-5,9
<i>Munida sp.</i>	11,75	0,3	
Teleostei	7,41	0,3	
Отходы промысла	11,75	0,3	
Переваренная пища	6,43	0,6	
Кол-во исследованных рыб		349	
Кол-во рыб с вывернутыми желудками		109	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %		31,2	
Ср. балл наполнения желудков		0,30	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰		120,41	

Семейство *Triglidae*

*Серая тригла *Eutrigla gurnardus**

Данные о питании серой триглы в Баренцевом море практически отсутствуют, в основном из-за малочисленности рыбы и ее встречаемости только в прибрежных районах Норвегии и Мурмана. Имеются лишь общие указания на питание триглы преимущественно креветками (*Crangon*, *Pandalus*), мелкими крабами (*Portunus*, *Euragurus*, *Nephrops*) и другими ракообразными (*Amphipoda*), а также рыбами и, в меньшей степени, моллюсками, полихетами и иглокожими (Андряшев, 1954).

В Северном море основу питания рыб длиной менее 25 см составляют мелкие ракообразные (креветка *Crangon crangon*, мелкие крабы) (Daan, 1989; Database report..., 1997), в то время как более крупные особи питаются рыбами различных видов, включая молодью мерланга и песчанку (Gee, Kikkert, 1993). У западного побережья Шотландии

тригла питалась почти исключительно мизидами, эвфаузидами и декаподами (Gordon, 1981).

Таким образом, серая тригла является хищником.

Семейство Cottidae

В Баренцевом море обитают 13 видов, относящихся к данному семейству. Многие виды рогатковых широко распространены в Баренцевом море (за исключением европейского керчака и ледовитоморской рогатки, которые обитают только в прибрежных районах на небольших глубинах) и имеют относительно высокую для промысловых видов численность.

Атлантический крючкорог *Arctodiellus atlanticus atlanticus*

По данным М. М. Брискиной (1939), в питании атлантического крючкороба в Баренцевом море преобладали полихеты и двустворчатые моллюски (суммарно 81,6 %m). При этом состав пищи рыбы был практически одинаковым во всех исследованных районах.

В 1989-2008 гг. в желудках крючкороба были обнаружены представители 21 таксона (табл. 5.1.27). Несмотря на то, что желудки более 71 % рыб были пустыми, а средний БН не превышал 0,61, средний ИН был достаточно высоким (68,3 ‰).

Основу питания крючкороба в Баренцевом море составляли бентосные организмы: полихеты, гаммариды и двустворчатые моллюски, доля которых составляла 26,9, 16,9 и 5,9 %m соответственно при высокой (10-28 %f) частоте встречаемости в желудках. Меньшее значение в питании имели брюхоногие моллюски, а также планктонные организмы (эвфаузииды и гиперииды), доля которых не превышала 2-3 %m. В качестве случайной пищи в желудках крючкороба встречались рыбы, в частности мойва, и креветки, которые из-за крупных размеров при крайне низкой встречаемости (0,5 %f) обеспечивали высокую массовую долю (до 8-10 %m).

У атлантического крючкороба четко прослеживались изменения состава пищи у разноразмерных особей (рис. 5.1.17). Несмотря на относительно стабильное значение гаммарид, их роль в питании наиболее крупных рыб несущественно становилась менее важной. Значение моллюсков также было достаточно постоянным у крючкороба всех размерных групп. В то же время доля полихет резко возрастала с 4-6 %m у рыб длиной 4-5 см до 30-36 %m у рыб длиной 6-9 см, а у наиболее крупных особей длиной 10-11 см полихеты составляли основу питания (50-54 %m). Кроме того, в питании крупных особей крючкороба отмечались также относительно крупные представители зоопланктона (эвфаузииды и гиперииды) и рыбы, отсутствовавшие в желудках более мелких рыб.

Состав пищи атлантического крючкороба в 1989-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании	
	%m	%f
Polychaeta	26,95	28,6
Gastropoda	2,34	3,4
Bivalvia	5,17	9,4
<i>Cardium</i> sp.	0,12	0,5
<i>Leda pernula</i>	0,07	0,5
<i>Nucula tenuis</i>	0,01	0,5
<i>Portlandia arctica</i>	0,43	2,0
<i>Portlandia intermedia</i>	0,14	0,5
Copepoda	1,18	6,4
Cumacea	0,05	0,5
Gammaridea	16,95	24,6
<i>Parathemisto</i> sp.	0,41	1,0
<i>Parathemisto libellula</i>	0,96	0,5
Euphausiidae	2,57	2,5
<i>Thysanoessa</i> sp.	0,48	0,5
<i>Pandalus borealis</i>	7,23	0,5
<i>Eualus gaimardi</i>	8,44	0,5
Ophiuroidea	0,72	1,0
Bryozoa	0,12	0,5
Pisces var.	6,03	1,0
Икра рыб	2,17	3,0
<i>Mallotus villosus</i>	10,85	0,5
Переваренная пища	6,59	16,8
Кол-во исследованных рыб		710
Кол-во рыб с пустыми желудками, %		71,4
Ср. балл наполнения желудков		0,61
Ср. индекс наполнения желудков, ‰		68,28

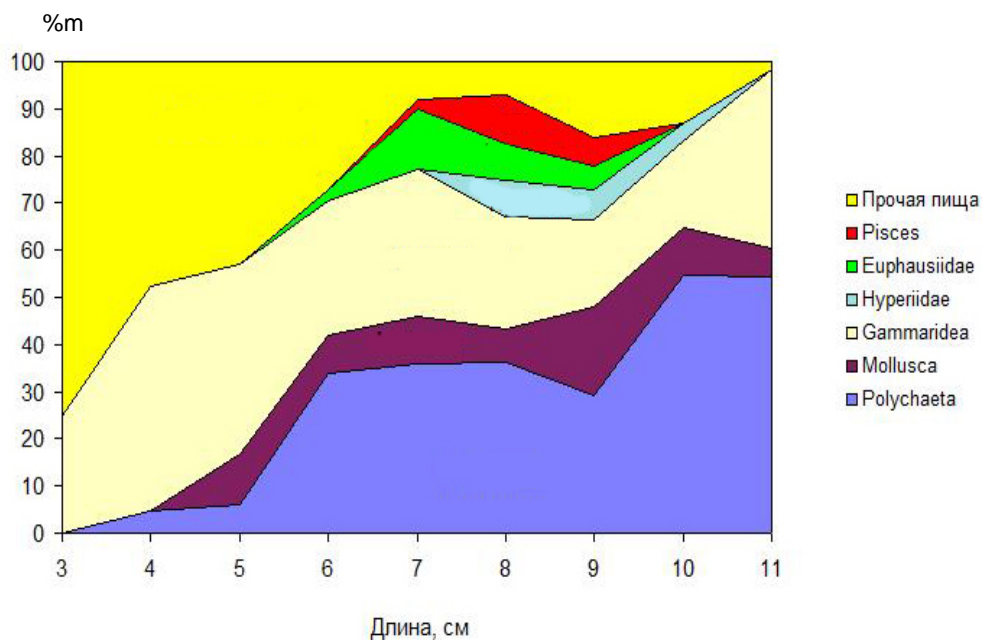


Рис. 5.1.17. Состав пищи атлантического крючкороба различной длины в Баренцевом море в 1989-2008 гг.

Несмотря на достаточно большее количество желудков, собираемых в отдельные годы (от 30-40 в 2002-2002 гг. до 105-293 в 2000 и 2008 гг.), каких-либо четких межгодовых изменений в составе пищи этого вида выявить не удалось.

Одновременно с нами были получены и другие данные о питании крючкороба. Так, в северной части Баренцева моря, около архипелага Шпицберген, рыба питалась в основном полихетами, амфиподами, двустворчатыми и брюхоногими моллюсками (Dorrien, 1993).

Таким образом, атлантический крючкороб является типичным бентофагом.

Арктический шлемоносец *Gymnocanthus tricuspis*

Первые данные о питании арктического шлемоносца были получены в довоенный период. По данным М. М. Брискиной (1939), в питании рыбы в Баренцевом море преобладали гаммариды (54,8 %m) и полихеты (42,9 %m).

В 1990-2010 гг. в желудках шлемоносца в Баренцевом море были обнаружены представители 19 таксонов (табл. 5.1.28). Основу питания составляли черви и полихеты (46 %m и 44 %f) и гаммариды (24 %m и 35 %f), значение других видов в питании было небольшим и не превышало 3-5 %m. Следует отметить встречаемость в питании шлемоносца рыб – сайки и липариса.

Таблица 5.1.28

Состав пищи арктического шлемоносца в 1990-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании	
	%m	%f
Actiniaria	5,33	2,8
Annelida	19,18	12,5
Polychaeta	27,42	31,8
Gastropoda	1,35	4,5
Bivalvia (в том числе ноги)	2,03	3,9
<i>Clione limacina</i>	3,57	6,8
Crustacea	0,68	0,6
Gammaridea	24,08	34,66
Cumacea	0,11	0,6
Euphausiidae	0,46	1,7
Decapoda	2,98	4,6
<i>Sabinea</i> sp.	3,79	1,7
<i>Hyas</i> sp.	0,85	1,7
<i>Eupagurus</i> sp.	0,49	0,6
Ophiuroidea	0,11	0,6
Pisces	1,13	2,8
Gadidae	0,01	0,6
<i>Boreogadus saida</i>	0,74	0,6
<i>Liparis</i> sp.	0,23	0,6
Переваренная пища	5,47	11,93
Кол-во исследованных рыб	307	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %	42,7	
Ср. балл наполнения желудков	1,5	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰	176,75	

Четких закономерностей в изменении состава пищи рыб разной длины выявлено не было, отмечалось лишь некоторое увеличение массовой доли гаммарид и двустворчатых моллюсков у среднеразмерных и крупных рыб.

В желудках шлемоносца в Канадской Арктике было отмечено 89 видов морских организмов, однако состав пищи значительно различался в зависимости от места (Atkinson, Percy, 1992). Так, у о-ва Баффинова Земля в питании рыбы полностью доминировали кумовые раки (84 %m), кроме того, в желудках встречались также личинки аппендикулярий. В то же время в море Бофорта основу питания арктического шлемоносца составляли амфиподы и полихеты (31 и 24 %m соответственно), а также кумовые раки и двустворчатые моллюски (18 и 12 %m соответственно).

В других районах Канадской Арктики в летний период в питании доминировали кумовые раки, а также амфиподы и полихеты (Green, 1983).

В целом арктический шлемоносец относится к типичным бентофагам.

*Арктический двурогий ицел *Icelus bicornis**

По данным М. М. Брискиной (1939), в питании арктического ицела в Баренцевом море преобладали донные организмы (суммарно 48,1 %m): полихеты, гаммариды, изоподы, сипункулиды. В прибрежных водах архипелага Шпицберген в питании ицела были отмечены ойкоплеуры (Weslawski, Kulinski, 1989).

В 1988-2010 гг. в желудках ицела встречались представители пяти таксонов (табл. 5.1.29). Основу питания рыбы составляли донные гаммариды (69 %m). Кроме того, значительную роль в питании ицела играли рыбы (триглопсы), которые составляли 13 %m. Значение других групп (полихет и планктонных крылоногих моллюсков и гипериид) было значительно ниже.

Таблица 5.1.29

Состав пищи арктического двурогого ицела в 1988-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании	
	%m	%f
Polychaeta	3,34	11,1
<i>Limacina</i> sp.	9,35	11,1
<i>Themisto libellula</i>	1,53	3,7
Gammaridea	69,09	66,7
<i>Triglops</i> sp.	13,35	3,7
Переваренная пища	3,34	14,8
Кол-во исследованных рыб	48	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %	43,8	
Ср. балл наполнения желудков	1,5	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰	169,99	

В Канадской Арктике (о-в Баффинова Земля) в желудках этого вида был отмечен 91 вид морских организмов, однако основу питания составляли амфиподы и изоподы (61 и 31 %m соответственно) (Atkinson, Percy, 1992). Кроме того, в питании были отмечены планктонные копеподы, в том числе *Calanus glacialis* и *C. hyperboreus*. В то же время, по другим данным из Канадской Арктики, в питании рыбы, кроме амфипод, важную роль играют также полихеты (Green, 1983).

Таким образом, арктический двурогий ицел относится к типичным бентофагам.

Восточный двурогий ицел *Icelus spatula*

Данные о питании восточного ицела в Баренцевом море отсутствуют.

В 1987-2010 гг. в желудках рыбы встречались представители семи таксонов (табл. 5.1.30). Основу питания ицела составляли рыбы (суммарно 48 %m), из которых наиболее интенсивно потреблялись триглопсы. Кроме того, значительную роль в питании ицела играли ракообразные: гаммариды, креветки и гиперииды (11-19 %m). Значение других групп (полихет и копепод) было существенно ниже.

В Канадской Арктике (о-в Баффинова Земля) в желудках рыбы было отмечено 22 вида морских организмов, состав пищи значительно различался в различных районах (Atkinson, Percu, 1992). На одной станции основу питания составляли мизиды и амфиподы (38 и 34 %m соответственно), а также полихеты, на другой – кумовые раки и амфиподы (59 и 30 %m соответственно). По другим данным из Канадской Арктики, в летний период питание ицела состояло исключительно из мизид и полихет (Green, 1983).

Таблица 5.1.30

Состав пищи восточного двурогого ицела в 1987-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании	
	%m	%f
Polychaeta	1,44	5
Copepoda	2,56	10
<i>Themisto</i> sp.	11,15	25
Gammaridea	19,18	25
<i>Heterurus polaris</i>	14,86	5
<i>Triglops</i> sp.	43,62	20
<i>Liparis</i> sp.	4,31	5
Переваренная пища	2,88	15
Кол-во исследованных рыб		25
Кол-во рыб с пустыми желудками, %		20,0
Ср. балл наполнения желудков		2,4
Ср. индекс наполнения желудков, ‰		342,37

В то же время в тихоокеанских водах северных Курильских о-вов при относительно узком спектре основу питания ицела (более 89 %m) составляли креветки (*Nectocrangon*, *Lebbeus*, *Eualus* и *Spirontocaris*) и рыбы (мелкие особи Cottidae, Agonidae, Liparidae, Stichaeidae длиной 12-55 мм) (Орлов, Токранов, 2005).

Таким образом, в Баренцевом море восточный двурогий ицел является хищно-бентоядным видом.

Европейский керчак *Myoxocephalus Scorpius*

До начала 1990-х годов данные о питании европейского керчака в Баренцевом море отсутствовали. Имелись лишь общие указания на питание преимущественно рыбой (молодь трески и камбала, корюшка, сельдь, навага, колюшки) и крупными ракообразными (*Hyas*, *Crangon*, *Sclerocrangon*, *Mesidothea* и др.), а также полихетами и амфиподами (Андряшев, 1954). А. П. Андряшев относил этот вид к группе донных хищников подстерегающего типа.

В прибрежных водах архипелага Шпицберген в питании керчака были отмечены 27 таксонов жертв (Weslawski, Kulinski, 1989). Основу составляли полихеты и гаммариды, значение креветок и рыб даже у крупных особей было очень невелико.

В 1987-2010 гг. в желудках европейского керчака встречались представители 28 таксонов (табл. 5.1.31). Основу питания составляли крупные донные декаподы (крабы и креветки) (суммарно 65 %m), из которых наиболее интенсивно потреблялись крабы рода *Hyas*. Из других декапод потреблялись также раки-отшельники и различные виды креветок. Кроме того, значительную роль в питании керчака играли рыбы (25 %m), из которых наибольшее значение в питании этого вида имели тресковые (сайка и треска) и камбала-ерш. Значение других таксонов было существенно ниже.

Пелагическая молодь длиной до 5 см питалась почти исключительно гипериидами *T. abyssorum* и *T. libellula* (суммарно 75 %m) и гаммаридами (25 %m). По мере роста керчака в питании снижалась доля гаммарид и рыб, а значение декапод (особенно крабов) возрастало.

Таблица 5.1.31

Состав пищи европейского керчака в 1987-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m*	%f	
Ctenophora	0,05	0,9	
Polychaeta	1,03	5,6	
Crustacea	+	0,9	
Hyperiididae	0,05	10,2	
<i>Themisto abyssorum</i>	0,05	6,5	
<i>Themisto libellula</i>	0,02	1,9	
Euphausiidae	0,44	5,6	
Gammaridea	5,07	14,8	
Isopoda	0,02	0,9	
Decapoda	0,52	1,9	
<i>Pandalus</i> sp.	0,07	0,9	
<i>Pandalus borealis</i>	1,84	4,6	
<i>Sabinea</i> sp.	0,84	1,9	
<i>Heterurus polaris</i>	1,13	2,8	
<i>Sclerocrangon</i> sp.	4,68	3,7	7
<i>Spirontocaris</i> sp.	0,22	0,9	
<i>Hyas</i> sp.	48,20	37,0	
<i>Eupagurus</i> sp.	7,52	7,4	
Pantopoda	1,60	0,9	
Pisces var.	1,50	1,9	
<i>Mallotus villosus</i>	0,63	0,9	
<i>Clupea harengus</i>	4,30	1,9	
Gadidae var.	6,14	0,9	
<i>Boreogadus saida</i>	4,27	1,9	
<i>Gadus morhua</i>	1,82	1,9	9,0-9,5
Cottidae var.	1,13	0,9	
<i>Liparis</i> sp.	2,53	1,9	
<i>Hippoglossoides platessoides</i>	3,09	0,9	
Переваренная пища	1,23	2,8	
Количество исследованных желудков		196	
% пустых желудков		44,9	
Средний балл наполнения (СБН)		1,5	
Средний индекс наполнения (СИН), ‰		156,26	

*+ – значение менее 0,01 %.

В Белом море основу питания рыбы составляют амфиподы и брюхоногие моллюски (Калякина, Цветков, 1984). По другим данным, в Белом море в питании керчака также доминируют рыбы и крупные ракообразные (Ершов, Польштерманн, 2001; Ершов, 2002).

В Канадской Арктике (о-в Баффинова Земля) в желудках рыбы было встречено 26 видов морских организмов (Atkinson, Percu, 1992). Основу питания составляли рыбы, в основном собственная молодь, и декаподы (40 и 28 %m соответственно), кроме того, значительную роль в питании играли также полихеты, брюхоногие моллюски и амфиподы.

В других районах Канады в питании керчака (особи длиной более 15 см) доминировали планктонные амфиподы (в том числе гиперииды *P. libellula*) (Камберлэнд Саунд) или брюхоногие и двустворчатые моллюски (Пангниртунг-фьорд) (Moore I., Moore J., 1974).

Сходные данные по этому виду получены и из более южных районов Атлантики (Ennis, 1969; Raciborski, 1984).

Таким образом, европейский керчак относится к хищным видам.

*Атлантический триглонс *Triglops murrayi**

По данным М. М. Брискиной (1939), в питании атлантического триглопса в Баренцевом море доминировали полихеты (43,8 %m). Кроме того, в желудках в значительных количествах встречались также донные (гаммариды, капреллиды и раки-отшельники) и планктонные (гиперииды, копеподы) ракообразные. М. М. Брискина отмечала также, что в северной части Баренцева моря триглопс питается преимущественно полихетами, в то время как в прибрежных районах Мурмана доминирующую роль играют гаммариды.

В 1990-2010 гг. в желудках атлантического триглопса были найдены представители 18 таксонов (табл. 5.1.32). Основу питания составляли рыбы (суммарно 33 %m), в том числе мойва, а также планктонные (эвфаузииды и гиперииды – по 8 %m) и донные (гаммариды – 14 %m) ракообразные.

Четко выраженных изменений состава пищи у рыб разного размера выявлено не было.

В Канадской Арктике (о-в Баффинова Земля) в желудках триглопса был отмечен 31 вид морских организмов, однако основу питания составляли эвфаузииды и копеподы (57 и 11 %m соответственно) (Atkinson, Percu, 1992). В заливе Мэн в питании преобладали мизиды (Musick, Able, 1969).

Таким образом, атлантический триглопс, в отличие от других районов, вероятно, в Баренцевом море относится к хищно-бентоядным видам.

Таблица 5.1.32

Состав пищи атлантического триглопса в 1990-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании	
	%m	%f
Annelida	1,54	1,1
Polychaeta	6,05	9,3
Gastropoda	0,21	2,2
<i>Limacina</i> sp.	0,67	1,6
Bivalvia	0,77	0,5
Crustacea	3,43	4,4
Copepoda	1,72	4,9
Hyperiididae	2,89	6,0
<i>Themisto abyssorum</i>	0,46	1,6
<i>Themisto libellula</i>	5,40	6,6
Gammaridea	14,51	22,5
Euphausiidae	8,22	7,7
Mysidae	0,18	1,1
Cumacea	0,33	1,1
Decapoda	1,41	2,2
Caridea	3,18	1,6
Teleostei var.	24,33	4,9
<i>Mallotus villosus</i>	11,01	0,5
Переваренная пища	13,69	29,1
Кол-во исследованных рыб	552	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %	67,0	
Ср. балл наполнения желудков	0,67	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰	63,39	

Полярный триглопс Triglops nybelini

Данные о питании полярного триглопса в Баренцевом море отсутствуют, хотя, возможно, часть данных М. М. Брискиной (1939) об атлантическом триглопсе относится к этому виду. Имеются указания на питание этого вида (в отличие от двух других) планктонными ракообразными (*T. inermis*, *T. libellula*, *C. hyperboreus* и др.) (Андряшев, 1954).

В 1998-2010 гг. в желудках полярного триглопса были найдены представители 16 таксонов (табл. 5.1.33). Основу питания составляли две группы зоопланктона – гиперииды, преимущественно *T. libellula*, и эвфаузииды (58 и 27 %m соответственно). Следует отметить также встречаемость в питании триглопса бентосных организмов (полихеты), рыб (сайка, триглопс) и даже отходов промысла.

Четко выраженных изменений в составе пищи выявлено не было, отмечалось только некоторое снижение массовой доли гипериид и возрастание значения эвфаузиид по мере роста рыб.

Таким образом, полярный триглопс относится к типичным планктофагам.

Состав пищи полярного триглопса в 1998-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, мм
	%m*	%f	
Ctenophora	+	0,3	
Polychaeta	2,81	3,7	
Pteropoda	0,50	0,7	
Cephalopoda	0,16	0,2	
Crustacea	2,55	8,1	
Copepoda	0,06	0,8	
Euphausiidae	27,36	15,0	
Hyperiidae	36,17	43,7	11-26
<i>Themisto abyssorum</i>	0,76	2,0	11-23
<i>Themisto libellula</i>	18,90	24,45	7-23
Gammaridea	2,52	3,9	11-24
Decapoda	1,1	1,5	
<i>Oicopleura</i> sp.	+	0,3	
Pisces var.	0,44	0,7	
<i>Boreogadus saida</i>	1,28	0,2	
<i>Triglops</i> sp.	0,20	0,2	
Переваренная пища	5,16	11,8	
Отходы промысла	0,02	0,2	
Кол-во исследованных рыб		773	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %		23,3	
Ср. балл наполнения желудков		2,1	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰		207,2	

*+ – значение менее 0,01 %

Остроносый триглопс Triglops pingelii

Данные о питании остроносого триглопса в Баренцевом море отсутствуют. Имеются лишь общие указания на питание триглопса мелкими ракообразными (Amphipoda, Mysidae) (Андрияшев, 1954).

В 1998-2010 гг. в желудках остроносого триглопса были встречены представители 10 таксонов (табл. 5.1.34). В питании доминировали представители двух групп – рыбы, сеголетки сайки и люмпеновых (суммарно 38 %m) и гаммариды (23 %m). Кроме того, в питании была достаточно велика роль креветок и крылоногих моллюсков (11 и 9 %m соответственно).

Следует отметить, что вывод о доминировании рыб в питании триглопса основан на 2 пробах (17 экз.) в сентябре 2008 г., собранных в районах п-ова Адмиралтейства и архипелага Земля Франца-Иосифа, где интенсивность питания этого вида была очень высока (ИН желудков достигали 288 и 372 ‰ соответственно). При исключении этих проб, ведущая роль в питании переходит к гаммаридам и другим мелким беспозвоночным (креветки, гиперииды), что в большей степени соответствует данным А. П. Андрияшева (1954).

Состав пищи остроносого триглопса в 1998-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m	%f	
Polychaeta	4,03	5,4	
Pteropoda	9,45	5,4	
Crustacea	1,06	2,7	
Euphausiidae	5,10	5,4	
Hyperiidae	3,56	5,4	
<i>Themisto libellula</i>	4,19	10,8	
Gammaridea	23,46	54,0	
Decapoda	11,68	5,4	
<i>Boreogadus saida</i>	27,39	16,2	3-6
<i>Lumpenus</i> sp.	10,80	5,4	
Кол-во исследованных рыб		92	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %		59,8	
Ср. балл наполнения желудков		1,13	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰		113,74	

Четко выраженных изменений состава пищи у рыб разного размера выявлено не было.

В Канадской Арктике (о-в Баффинова Земля и море Бофорта) в желудках триглопса были отмечены 39 видов морских организмов, однако основу питания составляли пелагические виды: в зависимости от места лова – мизиды и амфиподы, крылоногие моллюски, гиперииды и личинки асцидий или гиперииды и эвфаузииды соответственно (Atkinson, Percy, 1992). Кроме того, в питании достаточно высоко было значение копепод и щетинкочелюстных.

Таким образом, остроносый триглопс, вероятно, относится к бентоядным видам.

Семейство Psychrolutidae

Малоглазый коттункул Cottunculus microps

По данным М. М. Брискиной (1939), основу питания малоглазого коттункула в Баренцевом море составляли гаммариды и полихеты (суммарно 69,4 %m) и, в меньшей степени, морские пауки Pispogonida, однако количество исследованных рыб было очень мало (8 экз.).

По данным 1988-2010 гг., в желудках коттункула встречались представители 27 таксонов. Основу питания рыбы в Баренцевом море составляли представители двух таксономических групп – гаммариды и пантоподы (морские пауки), которые составляли 32 и 26 %m соответственно (табл. 5.1.35). При этом частота встречаемости гаммарид была вдвое выше частоты встречаемости пантопод (62,5 %f против 30,5 %f). Кроме того, в желудках коттункула в значительных количествах встречались также различные черви (преимущественно полихеты), брюхоногие моллюски, головоногие моллюски (кальмары и осьминоги), креветки (северная креветка *P. borealis* и *Sabinea* sp.), а также рыбы (не идентифицированные до вида). Несмотря на то, что основу питания рыбы составляют донные организмы, также были отмечены и пелагические организмы (гребневики, копеподы, эвфаузииды, щетинкочелюстные).

Анализ данных о питании выявил некоторые изменения в составе пищи по мере роста малоглазого коттункула (рис. 5.1.18). У наиболее мелких и среднеразмерных особей длиной до 15 см в питании доминировали гаммариды, у рыб длиной 15-19 см доля гаммарид значительно снизилась и продолжала оставаться неизменной и у более крупных рыб, при этом возросла массовая доля пантопод и червей. У крупных особей длиной более 20 см значение пантопод несколько снизилось, при этом возросла массовая доля более крупных пищевых организмов – брюхоногих и головоногих моллюсков, креветок и рыб.

Таблица 5.1.35

Состав пищи малоглазого коттункула в 1988-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании	
	%m	%f
Ctenophora	0,20	0,6
Vermes	4,33	1,4
Polychaeta	5,89	10,9
Bivalvia	0,13	1,1
<i>Lacuna pallidula</i>	0,69	1,4
Gastropoda	5,06	5,0
<i>Margarites</i> sp.	0,06	0,3
<i>Polynices nanus</i>	0,06	0,6
Cephalopoda	3,88	1,7
Theutida	0,22	0,6
Octopodida	1,05	0,6
Crustacea	1,04	0,8
Copepoda	0,64	1,4
Anisopoda	0,15	0,6
Isopoda	0,38	0,3
Caprellida	0,43	2,5
Gammaridea	32,88	62,5
Mysidacea	0,08	2,0
Euphausiidae	0,83	2,8
Decapoda	5,50	3,6
<i>Pandalus borealis</i>	2,39	2,0
<i>Sabinea</i> sp.	0,95	1,1
Pantopoda	26,34	30,5
Holothuroidea	0,55	0,3
Ophiuroidea	0,46	0,3
Chaetognatha	0,07	0,3
Pisces	1,52	1,4
Икра рыб	0,05	0,8
Переваренная пища	4,13	7,5
Кол-во исследованных рыб		367
Кол-во рыб с пустыми желудками, %		2,7
Ср. балл наполнения желудков		2,5
Ср. индекс наполнения желудков, ‰		202,94

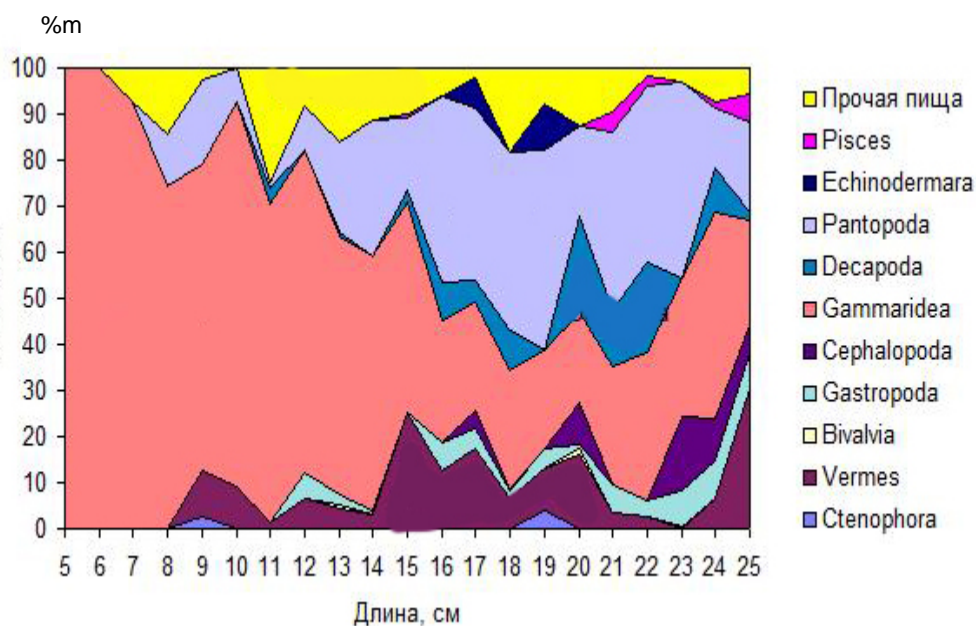


Рис. 5.1.18. Состав пищи малоглазого коттункула различной длины в Баренцевом море в 1998-2008 гг.

В Норвежском море Р. Коллетт (1905) отмечал в питании рыбы полихет, морских пауков и гаммарид. Современные исследования показали, что основу питания коттункула в этом районе составляли морские пауки (род *Nymphon*) и полихеты (67 и 14 %m соответственно), значение других пищевых объектов (гаммариды) было незначительным (Trophic ecology..., 2000).

В Северо-Западной Атлантике (Ньюфаундленд) основу питания рыбы составляли амфиподы, в желудках отмечались также эвфаузииды, кумовые, полихеты и моллюски (Houston, Haedrich, 1986).

Таким образом, малоглазый коттункул является типичным бентофагом.

Коттункул Садко Cottunculus sadko

До настоящего времени данные о питании коттункула Садко в Баренцевом море отсутствовали.

По данным 1998-2010 гг., в Баренцевом море в желудках коттункула отмечались представители 20 таксонов. Основу питания составляли гаммариды, доля которых достигала 49 %m (табл. 5.1.36). Кроме того, в питании рыбы значительную роль также играли брюхоногие моллюски (11 %m) и морские пауки (7 %m). В то же время следует отметить, что значение морских пауков было в питании коттункула Садко значительно ниже, чем в питании малоглазого коттункула.

Четко выраженных изменений состава пищи у разноразмерных особей этого вида выявлено не было.

Таким образом, коттункул Садко относится к бентофагам.

Состав пищи коттункула Садко в 1998-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании	
	%m	%f
Algae	0,12	0,8
Vermes	0,69	1,5
Polychaeta	3,68	7,6
Mollusca	1,89	0,9
Bivalvia	1,75	4,5
Gastropoda	11,85	9,1
Pteropoda	0,12	0,8
Copepoda	0,26	2,3
Isopoda	4,39	6,1
Caprellida	1,08	4,5
Gammaridea	49,16	57,6
Hyperiididae	0,07	1,5
Mysidacea	0,02	0,8
Euphausiidae	3,35	8,3
<i>Pandalus borealis</i>	1,74	3,8
<i>Pasifea</i> sp.	1,23	0,8
<i>Pontophilus norvegicus</i>	0,32	0,8
Pantopoda	7,05	14,4
Ophiuroidea	3,15	1,5
Pisces	3,77	2,3
Переваренная пища	4,52	6,8
Кол-во исследованных рыб		145
Кол-во рыб с пустыми желудками, %		8,9
Ср. балл наполнения желудков		2,3
Ср. индекс наполнения желудков, ‰		177,09

Семейство Agonidae

Морская лисичка Leptagonus decagonus

По данным М. М. Брискиной (1939), в питании морской лисички в Баренцевом море доминировали донные (гаммариды) и планктонные (копеподы) ракообразные, значение которых составляло 41,8 и 40,8 %m соответственно. Кроме того, в желудках встречались полихеты.

По данным 1988-2008 гг., в Баренцевом море в желудках лисички встречались представители 18 таксонов. Основу питания составляли гаммариды (60 %m). Кроме того, в питании была значительна роль пелагических ракообразных (эвфаузииды, копеподы и гиперииды), которые составляли от 4 до 9 %m соответственно (табл. 5.1.37).

По мере роста рыб отмечалось снижение роли гаммарид, гипериид и эвфаузиид и возрастание значения мизид и изопод.

В целом морская лисичка относится к бентофагам.

Состав пищи морской лисички в 1994-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m	%f	
Annelida	0,30	0,3	
Polychaeta	0,81	2,3	
Bivalvia	0,22	0,5	
Gastropoda	0,04	0,3	
Crustacea	8,01	10,3	
Copepoda	5,73	7,8	
<i>Pareuchaeta</i> sp.	0,01	0,5	
Euphausiidae	9,00	8,8	
Hyperiidae	0,31	0,5	
<i>Themisto libellula</i>	4,19	3,5	
Gammaridea	59,27	62,3	0,8
<i>Anonyx</i> sp.	0,60	0,3	
Isopoda	0,14	1,5	0,5
<i>Aega</i> sp.	0,05	1,0	0,8
Mysidacea	5,03	8,0	1,5
Decapoda	0,04	0,3	
<i>Pandalus borealis</i>	0,09	0,5	
<i>Liparis</i> sp.	0,22	0,3	
Переваренная пища	5,92	8,0	
Кол-во исследованных рыб		667	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %		40,3	
Ср. балл наполнения желудков		1,4	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰		85,15	

*Ледовитоморская лисичка *Ulcina olrikii**

По данным М. М. Брискиной (1939), в питании ледовитоморской лисички в Баренцевом море доминировали гаммариды (70,4 %m). Кроме того, в желудках также отмечались остракоды и немертины.

В 2005-2007 гг. у 36 проанализированных особей в желудках были отмечены только донные гаммариды.

В Канадской Арктике в желудках лисички встречались более 20 видов, но в питании доминировали 2 группы – гаммариды (на мелководных участках) и двустворчатые моллюски *Macoma calcarea* (на больших глубинах) (Atkinson, Percy, 1992).

В целом ледовитоморская лисичка относится к бентофагам.

Семейство Cyclopteridae

*Пинагор *Cyclopterus lumpus**

А. П. Андрияшев (1954) указывал на ярко выраженный сезонный характер питания пинагора: в зимнее время взрослые особи усиленно питаются мелкими ракообразными (амфиподы, мизиды, изоподы, копеподы, личинки *Balanus* и др.), полихетами, медузами, личинками рыб и прочими, а в нерестовый сезон прекращают питание.

По данным С. М. Русяева (2001), личинки пинагора питались планктоном (копеподы и, в меньшей степени, остракоды и циррипедии), а в питании молоди по мере ее роста до возраста 1 года увеличивается доля донных видов (гаммариды, капреллиды, полихеты и др.).

О. Ю. Кудрявцева (2008) на основе данных полевого анализа изучила сезонные, локальные и межгодовые особенности питания взрослого пинагора в 1996-2001 г., согласно которым основу питания в течение большей части года составляли гребневики.

В 2004-2010 гг. основу питания пинагора составляли гребневики (более 97 %m) (табл. 5.1.38). Из других пищевых объектов в питании пинагора встречались различные планктонные и бентосные организмы, а также рыбы, однако их значение было невелико.

Таблица 5.1.38

Состав пищи пинагора в 2004-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании	
	% m	% f
Cnidaria	0,22	3,2
Stenophora	97,44	90,91
Hyperiididae	0,52	14,3
Gammaridea	0,07	1,3
Caridea	0,01	1,3
<i>Sagitta</i> sp.	0,55	1,3
Teleostei	0,15	2,6
Переваренная пища	1,05	5,2
Кол-во исследованных рыб	121	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %	36,4	
Ср. балл наполнения желудков	2,1	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰	191,78	

Наши данные о питании пинагора в целом соответствуют литературным (Кудрявцева, 2008).

В Белом море основу питания молоди пинагора составляют различные ракообразные: гарпактициды, амфиподы, изоподы, копеподы, декаподы, клядоцеры, мизиды и др. (Цветков, Калякина, 1987).

У побережья Исландии сеголетки пинагора питаются в основном различными пелагическими ракообразными (гарпактикоиды, каляноидные копеподы, а также клядоцеры, гаммариды и капреллиды), причем в желудках отмечалась и собственная молодь (Ingólfsson, Kristjánsson, 2002).

В открытых районах Северной Атлантики в питании пинагора доминируют различные виды планктона, кишечнополостные, ракообразные и пелагические черви (Joensen, Taning, 1970; Garrod, Harding, 1981; Able, Irion, 1985).

Таким образом, пинагор относится к планктофагам.

Круглопер Дерюгина Eumicrotremus derjugini

Данные о питании круглопера Дерюгина в Баренцевом море, а также в других районах Мирового океана отсутствуют.

В 1999-2010 гг. в желудках круглопера были обнаружены представители четырех таксонов (табл. 5.1.39). В питании доминировали гиперииды (суммарно 99 %m), из которых преобладал *T. libellula*. Следует отметить нахождение в питании рыбы молоди чернобрюхого липариса.

Таким образом, круглопер Дерюгина, вероятно, относится к планктофагам.

Таблица 5.1.39

Состав пищи круглопера Дерюгина в 1999-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m	%f	
Gammaridea	0,08	9,1	
Hyperiidae	40,30	27,3	
<i>Themisto libellula</i>	58,57	54,5	
<i>Liparis fabricii</i>	0,68	9,1	3
Переваренная пища	0,38	9,1	
Кол-во исследованных рыб		21	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %		47,6	
Длина рыб, см		4,3-9,0	
Ср. балл наполнения желудков		1,7	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰		509,21	

Шиповатый круглопер Eumicrotremus spinosus

Данные о питании шиповатого круглопера в Баренцевом море до последнего времени отсутствовали, за исключением указания Р. Колета (Collett, 1905) об обнаружении в желудках рыбы около архипелага Шпицберген гипериид *T. libellula*.

В прибрежных водах архипелага Шпицберген в питании круглопера были отмечены гаммариды и гиперииды (Weslawski, Kulinski, 1989).

По данным Е. А. Рощина (2006), основу питания рыбы в Баренцевом море составляли гиперииды (*T. abyssorum* и *T. libellula*) а также, в меньшей степени, гаммариды, северная креветка и эвфаузииды.

В 1988-2008 гг. в желудках шиповатого круглопера были обнаружены представители 14 таксонов (таблица 5.1.40). В питании рыбы доминировали гиперииды (суммарно 78 %m), из которых преобладал *T. libellula*. В питании достаточно велико также было значение гаммарид, эвфаузиид и северной креветки (2-8 %m). Следует отметить также нахождение в желудках 0-группы липариса (вероятно, чернобрюхого липариса) и морской лисички.

Четких различий в питании разноразмерных особей круглопера выявлено не было (рис. 5.1.19), основу питания рыб всех размерных групп составляли гиперииды.

В целом шиповатый круглопер является типичным планктофагом.

Таблица 5.1.40

Состав пищи шиповатого круглопера в 1988-2008 гг.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m	%f	
Ctenophora	0,16	0,9	
Actiniaria	0,15	0,5	
Polychaeta	0,45	2,3	
Pteropoda	0,80	4,7	
Cumacea	0,03	0,9	
Gammaridea	8,73	21,6	
Hyperiidae	61,75	61,5	
<i>Themisto libellula</i>	16,84	17,8	1,0-3,1
Euphausiidae	5,33	13,6	
Decapoda (личинки)	2,2	0,9	
<i>Pandalus borealis</i>	2,54	5,6	
Pisces	0,05	0,9	
<i>Leptagonus decagonus</i> (0-группа)	0,77	1,9	
<i>Liparis</i> sp. (0-группа)	0,20	1,4	
Переваренная пища	0,01	0,5	
Кол-во исследованных рыб		240	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %		11,3	
Длина рыб, см		4,2-14,0	
Ср. балл наполнения желудков		2,8	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰		603,33	

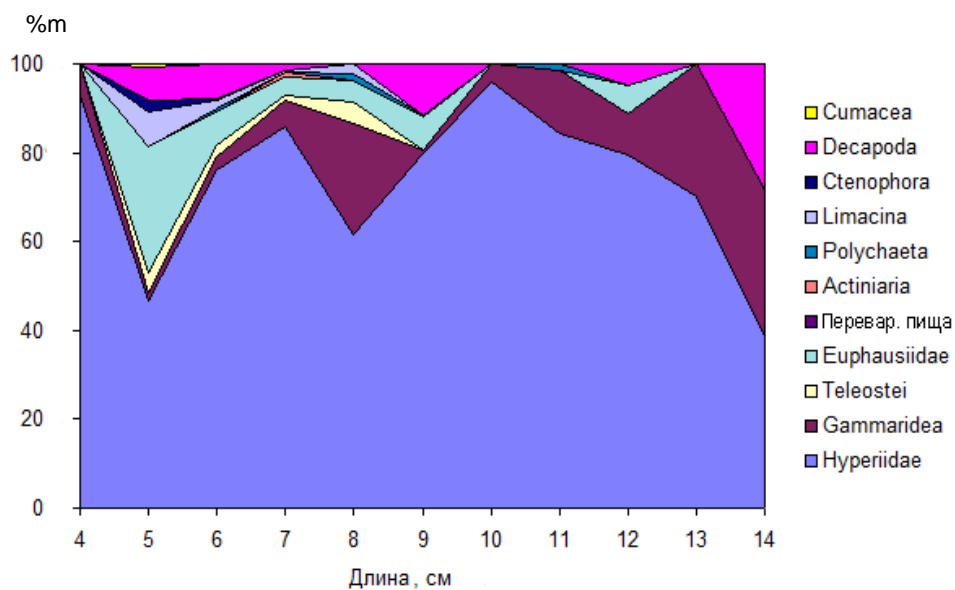


Рис. 5.1.19. Состав пищи шиповатого круглопера различной длины

Семейство Liparididae

Карепрокт Рейнгардта *Careproctus cf. Reinhardti*

По данным М. М. Брискиной (1939), в питании карепрокта Рейнгардта в Баренцевом море доминировали гиперииды *T. abyssorum* и *T. libellula* (68,9 %m) и гаммариды (27,4 %m). Кроме того, в желудках были отмечены прочие бентосные организмы и рыбы (люмпенус).

По данным норвежских ученых (Age/size relations..., 1988), в питании рыбы в Баренцевом море встречались представители 32 таксонов. По частоте встречаемости в питании доминировали ракообразные – гаммариды и креветки (в основном северная креветка). Мелкие рыбы длиной до 10 см питались гипериидами и гаммаридами, а у более крупных особей возрастало значение гаммарид и креветок. Кроме того, в питании встречались рыбы (сайка, молодь морских окуней), но частота их встречаемости была низкой (1 %f).

Таблица 5.1.41

Состав пищи карепрокта Рейнгардта в 1988-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании	
	%m*	%f
Stenophora	0,77	1,0
Actiniaria	0,03	0,2
Polychaeta	0,60	1,0
Gastropoda	0,23	0,2
Pectenidae	0,02	0,2
Crustacea	1,96	1,7
Copepoda	0,03	0,2
Gammaridea	69,85	88,3
<i>Anonyx</i> sp.	1,13	0,7
<i>Stegocephalus</i> sp.	0,31	0,2
<i>Parathemisto</i> sp.	0,26	0,8
<i>Parathemisto abyssorum</i>	+	0,2
<i>Parathemisto libellula</i>	0,22	0,3
Euphausiidae	2,81	3,9
Decapoda	0,43	0,3
<i>Pandalus borealis</i>	3,73	1,5
Pantopoda	0,40	0,2
Chaetognatha	0,09	0,5
Pisces	2,97	2,4
<i>Clupea harengus</i>	0,54	0,2
<i>Mallotus villosus</i>	5,78	1,5
<i>Boreogadus saida</i>	1,53	0,3
<i>Liparis</i> sp.	0,92	0,2
<i>Liparis fabricii</i>	0,71	0,2
<i>Triglops</i> sp.	0,53	0,2
<i>Triglops nybelini</i>	1,49	0,3
Икра (неидентифицированная)	0,01	0,2
Переваренная пища	2,66	1,9
Кол-во исследованных рыб	632	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %	6,5	
Длина рыб, см	5-25	
Ср. балл наполнения желудков	2,4	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰	250,04	

*+ – значение менее 0,01 %

Н. В. Чернова (1991) отмечала, что в питании рыб из северной части Баренцева моря встречались ракообразные (северная креветка *P. borealis*, гаммариды), реже – рыбы (сайка, триглопс).

В 1988-2008 гг. в желудках карепрокта Рейнгардта в Баренцевом море встречались представители 26 таксонов (табл. 5.1.41). В то же время основу питания составляли донные амфиподы (гаммариды), которые отмечались в почти 90 % желудков с пищей, составляя более 70 %m. Кроме того, в питании рыбы достаточно большое значение имели северная креветка и эвфаузииды – 3,7 и 2,8 %m соответственно. Следует отметить также хищничество карепрокта по отношению к рыбам различных видов (всего 7 видов), которые, несмотря на низкую встречаемость, суммарно составляли 14,4 %m. Наиболее интересно нахождение в желудках карепрокта молоди сельди, мойвы и сайки.

Четко выраженных изменений в составе пищи разноразмерных особей не отмечалось (рис. 5.1.20). В питании карепрокта всех размерных групп доминировали гаммариды (от 65 до 93 %m). Только в питании наиболее крупных особей длиной более 15 см несколько повышалось значение креветки, а также в желудках появлялись рыбы различных видов, отсутствовавшие у более мелких особей

Таким образом, карепрокт Рейнгардта относится к бентофагам.

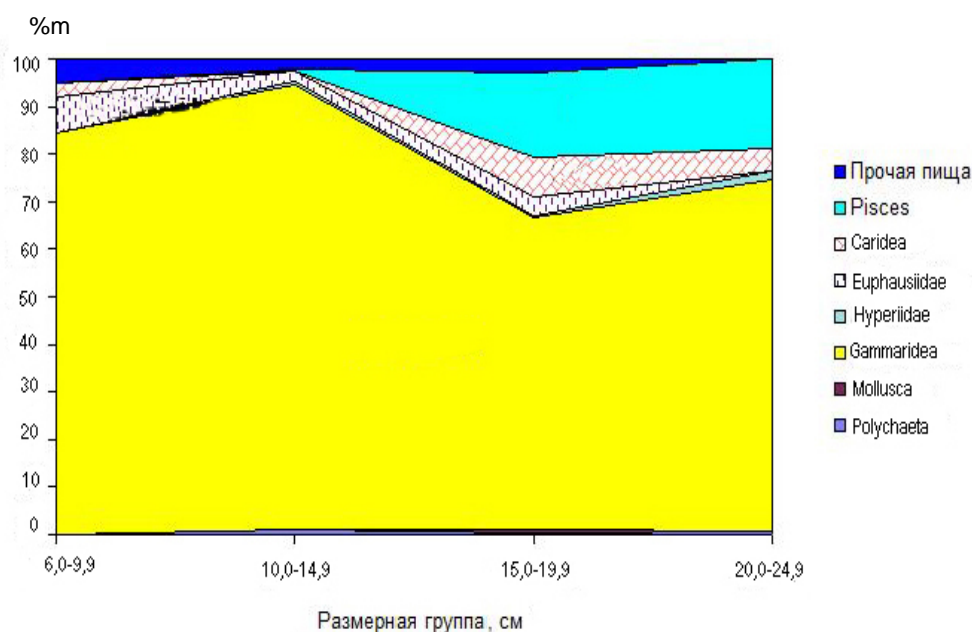


Рис. 5.1.20. Состав пищи карепрокта Рейнгардта различных размерных групп

Европейский липарис Liparis liparis

Данные о питании европейского липариса в Баренцевом море до начала 1990-х годов отсутствовали. По данным А. П. Андрияшева (1954), в питании липариса в Карском море отмечались остатки амфипод и полихет, а также Cumacea и Crandonidae и др.

Однако имеются указания на состав пищи рыбы из других районов. Так, в проливе Св. Георгия и Бристольском заливе (Ирландия) основу питания липариса составляли декаподы и амфиподы (Quero, Dunne, Labastie, 1980).

В целом липарис питается мелкими ракообразными: амфиподы, изоподы, декаподы (Wheeler, 1969).

В прибрежных водах архипелага Шпицберген в питании рыбы были отмечены 15 таксонов жертв, основу питания составляли донные ракообразные, преимущественно гарпактициды и гаммариды (Weslawski, Kulinski, 1989).

Таким образом, европейский липарис относится к бентофагам.

*Липарис Монтэгю *Liparis montagui**

Данные о питании липариса Монтэгю в Баренцевом море до начала 1990-х годов отсутствовали, имелись лишь указания общего характера о питании мелкими ракообразными (*Caprella*, *Podocerus*, *Idothea*, *Amathilla* и др.) (Андряшев, 1954).

Кроме того, имеются указания на состав пищи рыбы из других районов. Так, в Северной Атлантике в питании липариса отмечались донные и пелагические ракообразные (гаммариды, копеподы, остракоды, изоподы), полихеты, реже – рыбы (Gibson, 1972; Dunne, 1981).

Таким образом, липарис Монтэгю относится к бентофагам.

*Арктический липарис *Liparis tunicatus**

Данные о питании арктического липариса в Баренцевом море отсутствуют.

В Канадской Арктике основу питания рыбы составляли донные беспозвоночные (гаммариды) (Byers, Prach, 1988).

Таким образом, арктический липарис относится к бентофагам.

*Чернобрюхий липарис *Liparis fabricii**

Первые данные о питании чернобрюхого липариса были получены в 1930-е годы. По данным М. М. Брискиной (1939), в питании липариса в Баренцевом море преобладали пелагические ракообразные (44,7 %m), главным образом гиперииды *T. libellula* и *T. abyssorum*. В желудках также были отмечены донные организмы – гаммариды (28,7 %m) и полихеты. При этом состав пищи рыбы был практически одинаковым во всех исследованных районах.

Г. П. Низовцев с соавторами (1963) отмечали в желудках липариса в Баренцевом море только беспозвоночных – как пелагических (мизиды, эвфаузииды), так и донных (полихеты, сипункулиды, гаммариды, северная креветка)

В Центральном Арктическом бассейне в желудках липариса были обнаружены только остракоды и копеподы (Циновский, Мельников, 1980).

В 1988-2010 гг. в желудках чернобрюхого липариса в Баренцевом море встречались представители 19 таксонов (табл. 5.1.42). Основу питания составляли планктонные и бентосные беспозвоночные (44 и 35 %m соответственно). Из планктона наиболее важную роль в питании этого вида играли гиперииды (22 %m) и крылоногие моллюски лимацины (14 %m), из бентоса – гаммариды (24 %m). Кроме того, в питании липариса достаточно большое значение имели рыбы (в том числе сайка и собственная молодь) и креветки (сабинья, панцирная креветка), доля которых составляла 11 и 9 %m соответственно.

В питании чернобрюхого липариса были выявлены изменения состава пищи у рыб разного размера (рис. 5.1.21). У особей длиной до 8 см основу питания составляли гиперииды. У среднеразмерных рыб значение гипериид постепенно снижалось, и они

замещались гаммаридами, крылоногими моллюсками и креветками. Наиболее крупные особи длиной более 14 см питались рыбой, гаммаридами и крылоногими моллюсками.

Таким образом, чернобрюхий липарис относится к планктоноядным видам.

Таблица 5.1.42

Состав пищи чернобрюхого липариса в 1988-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m	%f	
Ctenophora	4,42	7,7	
Polychaeta	0,43	1,1	
Bivalvia	0,14	0,4	
<i>Limacina</i> sp.	14,83	6,6	
Crustacea	0,89	4,4	
Copepoda	0,84	3,3	
Gammaridea	24,36	36,9	
Hyperiidae	22,29	28,5	
<i>Themisto abyssorum</i>	0,16	0,7	
<i>Themisto libellula</i>	0,43	0,4	
Euphausiidae	1,03	2,2	
<i>Thysanoessa</i> sp.	0,55	0,4	
Mysidae	0,12	0,7	
Decapoda spp.	1,99	0,7	
<i>Sabimeia</i> sp.	1,84	0,7	
<i>Sclerocrangon</i> sp.	6,10	0,7	
Pisces	1,96	2,6	
<i>Boreogadus saida</i> (0-группа)	0,21	0,4	
<i>Liparis fabricii</i>	9,43	1,1	6-8
Переваренная пища	8,00	14,2	
Кол-во исследованных рыб		385	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %		30,6	
Длина рыб, см		4,4-21,0	
Ср. балл наполнения желудков		1,9	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰		176,63	

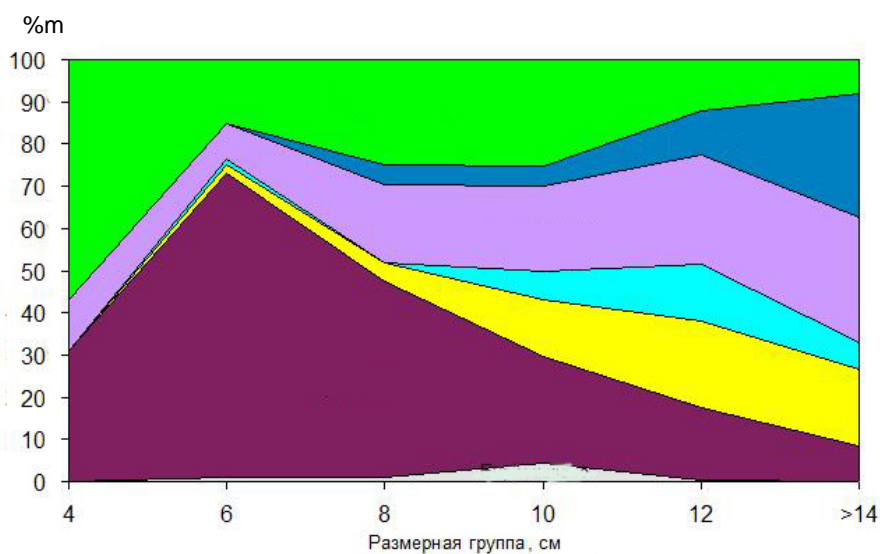


Рис. 5.1.21. Состав пищи чернобрюхого липариса различных размерных групп в 1988-2010 гг.

Горбатый липарис Liparis gibbus

Г. П. Низовцев с соавторами (1963) отмечали в питании горбатого липариса в Баренцевом море северную креветку *P. borealis*, амфипод и сайку.

Более детальные данные о питании липариса в Баренцевом море появились только в конце 1980-х – начале 90-х годов.

По данным Н. В. Черновой (1986, 1989), в питании молоди длиной до 7,5 см доминировали ракообразные, преимущественно эвфаузииды, а также, в меньшей степени, гиперииды и креветки (главным образом *P. borealis*). Основу питания более крупных особей составляли рыбы (суммарно 70-73 %m), из которых встречались люмпеновые, рогатковые, а также молодь промысловых рыб (морской окунь, треска и сайка). Из ракообразных в питании рыб длиной более 7,5 см доминировала северная креветка. Этим автором был сделан вывод о том, что горбатый липарис является единственным видом североатлантических липарисов, основу питания которого составляет рыба.

Таблица 5.1.43

Состав пищи горбатого липариса в 1998-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m	%f	
Stenophora	0,03	0,6	
Polychaeta	0,33	1,1	
Copepoda	0,24	1,7	
Mysidae	0,32	1,7	
Gammaridea	8,32	31,1	
Hyperiididae	2,62	4,0	
<i>Themisto libellula</i>	0,62	4,5	
Euphausiidae	7,78	26,0	
Decapoda	3,44	4,5	
<i>Pandalus borealis</i>	13,05	16,4	
<i>Sabinea</i> sp.	16,27	12,4	6,5-9,0
<i>Hetairus polaris</i>	1,89	2,3	
<i>Sclerocrangon</i> sp.	0,55	0,6	
Pisces	9,75	9,0	
<i>Mallotus villosus</i> (и 0-группа)	23,77	4,5	5,5
<i>Boreogadus saida</i>	7,77	2,8	
Cottidae	0,39	1,1	
<i>Artedilellus atlanticus</i>	0,17	0,6	
<i>Icelus spatula</i>	0,29	0,6	4
Stichaeidae	0,55	0,6	7
<i>Leptoclinus maculatus</i>	1,42	0,6	
Икра	0,03	0,6	
Переваренная пища	0,40	1,7	
Кол-во исследованных рыб		248	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %		28,6	
Длина рыб, см		3,8-31,8	
Ср. балл наполнения желудков		2,0	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰		210,97	

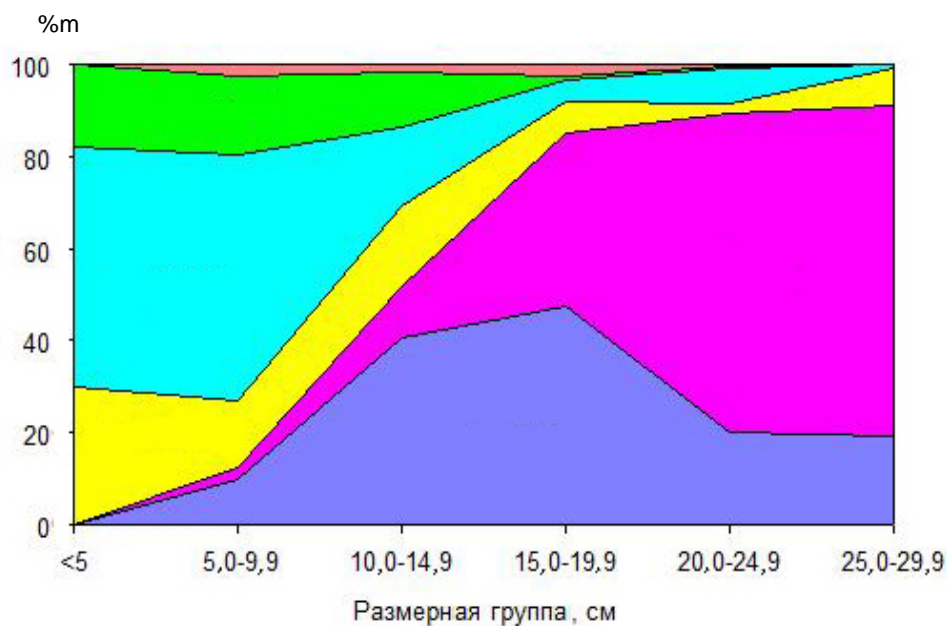


Рис. 5.1.22. Состав пищи горбатого липариса различных размерных групп в 1998-2010 гг.

У архипелага Шпицберген в питании липариса встречались представители 17 таксонов (Age/size relations..., 1988). По частоте встречаемости в питании доминировали ракообразные – креветки (в основном северная креветка) и гиперииды, причем последние были основой питания мелких рыб (длиной до 10 см), а у более крупных особей возрастало значение креветок. Кроме того, в питании встречались рыбы (крючкорогий бычок, молодь липарисов и люмпенусы), но частота их встречаемости была очень низкой (0,4 %f).

В 1988-2010 гг. в желудках липариса в Баренцевом море встречались представители 21 таксона (табл. 5.1.43). Основу питания составляли рыба и декаподы (41 и 35 %m соответственно). Из креветок наиболее значимыми были северная креветка и *Sabinea* sp., из рыб – мойва и сайка. Кроме того, достаточно важную роль в питании липариса играли гаммариды и эвфаузииды (7-8 %m).

В питании горбатого липариса четко прослеживалась смена доминирующих видов жертв по мере роста рыб (рис. 5.1.22). В питании мелких рыб длиной менее 10 см доминировали мелкие планктонные и бентосные ракообразные (эвфаузииды, гаммариды и гиперииды). Среднеразмерные рыбы длиной 10-20 см питались преимущественно креветками, в то время как значение мелких ракообразных резко снижалось. Наиболее крупные особи длиной более 20 см питались в основном различными видами рыб и, в меньшей степени, креветками.

В бухте Провидения (Чукотка) в питании липариса были отмечены остатки краба и креветка (Барсуков, 1958).

В Канадской Арктике (Баффинова земля) в желудках липариса был отмечен 31 вид морских организмов, однако в питании доминировали амфиподы и полихеты (45 и 24 %m соответственно) (Atkinson, Percy, 1992).

Таким образом, горбатый липарис относится к хищно-бентоядным видам.

Королевский родихт *Rhodichthys regina*

Данные о питании королевского родихта в Баренцевом море отсутствуют. Данные о составе пищи родихта из других районов также крайне немногочисленны.

В желудках рыбы были отмечены ракообразные: копеподы *C. hyperboreus*, мизиды *Pseudomysis abyssii*, креветки *B. leucopsis* и гиперииды (Collett, 1880, 1905). В Норвежском море в желудках встречались остатки грунта с донными фораминиферами (которые, вероятно, не являются полноценными пищевыми объектами, а были заглочены в трале), а также *H. glacialis* (Trophic ecology..., 2000).

Таким образом, королевский родихт, вероятно, является планктофагом.

Полярный паралипарис *Paraliparis bathybius*

Данные о питании полярного паралипариса в Баренцевом море крайне немногочисленны.

У архипелага Шпицберген у рыб длиной 19-25 см в желудках были найдены остатки мизид и донных амфипод (Неелов, Чернова, 2005).

По данным авторов начала XX в. (Collett, 1905; Johnsen, 1921), в питании паралипариса встречались в основном пелагические и придонные ракообразные (гиперииды *T. libellula*, гаммариды, мизиды), а также мелкие брюхоногие моллюски. В Норвежском море в желудках рыбы по массе доминировали остатки грунта с донными фораминиферами, которые, вероятно, не являются полноценными пищевыми объектами, а были заглочены в трале. В желудках были отмечены донные ракообразные: креветки *Pasiphaea sivado* и *H. glacialis* и гиперииды *T. abyssorum* и *Cyclocaris guilelmi* (Trophic ecology..., 2000).

На глубинах у банки Поркьюпайн паралипарис питался донными амфиподами *Paralicella* spp., *Orchomene cavimanus* и *Eurythenes gryllus* (Lampitt, Merrett, Thurston, 1983).

Таким образом, паралипарис, вероятно, относится к планктофагам.

Семейство Zoarcidae

Род *Gymnelus*

Данные о питании гимнелисов в Баренцевом море отсутствуют.

В желудках *Gymnelus viridis* в Канадской Арктике (о-в Баффина Земля) встречались девять видов морских организмов, но основу питания (почти 99 %) составляли полихеты (Atkinson, Percy, 1992). Сходный тип питания для этого вида был отмечен также в других районах Канадской Арктики (51 % – полихеты), однако большое значение имели также амфиподы (Green, 1983).

Таким образом, все виды гимнелисов в Баренцевом море, вероятно, относятся к бентофагам.

Пятнистый лиценхел *Lycenchelys kolthoffi*

По данным А. П. Андрияшева (1954), в питании нескольких особей лиценхела были обнаружены двусторчатые моллюски *Yoldiella frigida*.

В сентябре – октябре 1999-2000 гг. в питании питавшихся двух особей (из десяти исследованных) были обнаружены только двустворчатые моллюски *Portlandia* sp.

Таким образом, пятнистый лиценхел является бентофагом.

Муреновидный лиценхел *Lycenchelys muraena*

Данные о питании муреновидного лиценхела в Баренцевом море отсутствуют. Имеются лишь общие указания на питание рыбы мелкими ракообразными (*Podocerus assimilis*, *Astacilla granulata*) (Collett, 1905).

В Норвежском море Р. Коллетт (1880, 1905) отмечал в желудках лиценхела амфипод *Themisto* sp. и *P. (Ischyrocerus) assimilis*, изопод (*A. granulata* и *Nannoniscus bicuspis*). Позднее в этом же районе в желудках рыбы были найдены также гаммариды (*Maera tenera*), капреллиды (*Caprella septentrionalis*) и остатки изопод (Trophic ecology..., 2000).

Таким образом, муреновидный лиценхел является бентофагом.

Лиценхел *Carca Lycenchelys sarsii*

Данные о питании лиценхела *Carca* в Баренцевом море отсутствуют. А. П. Андрияшев (1954) указывал на питание рыбы полихетами, мелкими ракообразными (*Amphipoda*, *Isopoda*, *Cumacea*, *Copepoda*) и моллюсками (*Yoldiella*, *Pecten*), а также корненожками.

В Северо-Западной Атлантике (Ньюфаундленд) в питании лиценхела встречались различные донные беспозвоночные: амфиподы, кумовые, танаиды, изоподы, полихеты, иглокожие и моллюски (Houston, Haedrich, 1986).

Таким образом, лиценхел *Carca* является бентофагом.

Узорчатый ликод *Lycodes esmarki*

Данные о питании узорчатого ликода в Баренцевом море отсутствуют. Имеются лишь общие указания на питание ликода офиурами (*Ophiura*, *Ophiocantha*), морскими ежами (*Echinus norvegicus*, *Strongylocentrotus droebachiensis*), звездами (*Ctenodiscus crispatus*), лилиями (*Antedon sarsi*) и др. (Андрияшев, 1954).

В 1991-2009 гг. в желудках узорчатого ликода встречались представители 13 таксонов (табл. 5.1.44). Основу питания рыбы составляли иглокожие (суммарно 44 %m), из которых наибольшее значение имели офиуры, и рыбы – мойва и сайка (суммарно 20 %m).

В Норвежском море в питании мелких рыб отмечались мизиды (*Pseudomma affine*), изоподы (*Munnopsis typica*), эвфаузииды (*M. norvegica*), двустворчатые моллюски и остатки креветок, в то время как крупные особи питались в основном иглокожими (морские лилии и офиуры) и гаммаридами (*Epimeria loricata*) (Trophic ecology..., 2000). Питание взрослых рыб иглокожими отмечалось и другими авторами (Collett, 1905). При этом указывалось, что при длине рыбы от 30 до 40 см происходит переход от питания ракообразными и двустворчатыми моллюсками на питание почти исключительно иглокожими.

В Северо-Западной Атлантике (Ньюфаундленд) в питании ликода встречались только рыбы (Houston, Haedrich, 1986).

Таким образом, узорчатый ликод относится к бентофагам. Рыбы, найденные в желудках, вероятно, поедаются уже в мертвом виде.

Таблица 5.1.44

Состав пищи узорчатого ликода в 1991-2009 гг.

Пищевой организм	Значение в питании	
	%m*	%f
Bivalvia	+	1,3
<i>Potlandia arctica</i>	0,02	1,3
Octopoda	5,04	1,3
Gammaridea	0,24	8,8
Caridea	1,91	1,3
Chaetognatha	0,04	1,3
Echinodermata	3,36	6,3
Ophiuroidea	31,31	77,5
Holothuroidea	1,16	1,3
Asteroidea	3,28	2,5
Echinoidea	5,18	10,0
<i>Mallotus villosus</i>	18,91	5,0
<i>Boreogadus saida</i>	1,19	1,3
Отходы промысла	28,37	2,5
Кол-во исследованных рыб	315	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %	74,6	
Ср. балл наполнения желудков	0,4	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰	24,38	

*+ – значение менее 0,01 %.

Двуперый ликод *Lycodes eudipleurostictus*

Данные о питании двуперого ликода в Баренцевом море отсутствуют. А. П. Андрияшев (1954) указывал на питание рыбы различными ракообразными (в том числе *P. tarda*, *T. libellula*), полихетами, офиурами, приапулидами и пр.

В 1998-2008 гг. в желудках полуголого ликода были отмечены представители 14 таксонов (табл. 5.1.45). Основу питания составляли полихеты, северная креветка *P. borealis* и сипункулиды (37, 25 и 12 %m соответственно). Значение иглокожих было существенно ниже и не превышало 11 %m. В то же время в питании встречались и пелагические ракообразные – гиперииды.

Четко выраженных изменений состава пищи у рыб разной длины выявлено не было. Отмечалось лишь некоторое снижение значения в питании ликода полихет и возрастание роли северной креветки.

У архипелага Шпицберген у рыб длиной 4,7-29,0 см в желудках были найдены амфиподы, полихеты, приапулиды и офиуры (Неелов, Чернова, 2005).

В Норвежском море Р. Коллетт (1880, 1905) отмечал в питании рыбы пелагические (креветка *P. tarda*, эвфаузида *T. inermis* и гипериида *T. libellula*) и донные виды беспозвоночных (офиура *Ophiocten sericeum*, изоподы, полихеты и приапулиды).

Таким образом, двуперый ликод является бентофагом.

Состав пищи двуперого ликода в 1998-2008 гг.

Пищевой организм	Значение в питании	
	%m	%f
Actiniaria	1,99	5,0
Polychaeta	37,11	42,5
<i>Themisto libellula</i>	0,66	5,0
Cumacea	0,99	2,5
Caprellida	0,25	2,5
Gammaridea	6,12	25,0
<i>Pandalus borealis</i>	25,63	7,5
Isopoda	0,33	2,5
<i>Mesodotea sabini</i>	0,58	2,5
Ophiuroidea	5,41	25,0
Holothuroidea	5,79	2,5
Sipunculida	0,99	2,5
<i>Priapulus caudatus</i>	10,75	5,0
Pisces (икра)	0,66	2,5
Переваренная пища	1,74	5,0
Кол-во исследованных рыб	91	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %	44,0	
Ср. балл наполнения желудков	1,1	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰	56,90	

Абиссальный ликод Lycodes frigidus

Данные о питании абиссального ликода в Баренцевом море отсутствуют. А. П. Андрияшев (1954) указывал на обнаружение в желудках рыбы глубоководных ракообразных (в том числе *P. tarda*, *T. libellula*), а также остатков рыб, офиур, головоногих моллюсков, сипункулид и др.

В Норвежском море в желудках ликода отмечались глубоководные ракообразные и остатки головоногих моллюсков (Collett, 1880). Более поздние исследования в этом районе показали, что в питании рыб длиной менее 22 см доминировали полихеты, а также мелкие ракообразные (копеподы, остракоды, амфиподы), а более крупные рыбы питались преимущественно рыбой (в том числе пелагические сельдь и путассу и донные липаровые и паралипарис) и, в меньшей степени, головоногими моллюсками и крупными ракообразными (*Pasiphaea* spp., *H. glacialis*) и амфиподами (Trophic ecology..., 2000).

Таким образом, абиссальный ликод относится к хищно-бентоядным видам, который, кроме того, может питаться падающей на дно пищей.

Ликод Люткена Lycodes luetkeni

Данные о питании ликода Люткена в Баренцевом море отсутствуют. Имеются лишь общие указания на обнаружение в желудках типовых экземпляров коттункула длиной 11 см и остатков мелкой рыбы (Collett, 1880).

В апреле – мае 2000 г. в районе Западного Шпицбергена в желудках одного питавшегося экземпляра длиной 50 см (из трех исследованных) были обнаружены переваренная пища и собственная молодь длиной 20 см (в желудке которой были найдены только гаммариды).

Таким образом, ликод Люткена, вероятно, относится к хищно-бентоядным видам.

Бледный ликод *Lycodes pallidus*

По данным М. М. Брискиной (1939), в питании бледного ликода в Баренцевом море встречались полихеты, двустворчатые моллюски и офиуры, а также, в незначительных количествах, гаммариды. При этом состав пищи рыбы был практически одинаковым во всех исследованных районах.

В 1999-2008 гг. в желудках ликода были отмечены представители десяти таксонов (табл. 5.1.46). Основу питания рыбы составляли иглокожие, панцирная и северная креветки и полихеты (38, 24 и 18 %m соответственно). В то же время в питании были отмечены и планктонные ракообразные – гиперииды и эвфаузииды, доля которых достигала 8 и 2 %m соответственно.

У архипелага Шпицберген в желудке рыбы длиной 20 см были найдены остатки офиур (Неелов, Чернова, 2005).

В Норвежском море в питании ликода доминировали полихеты и ракообразные, в том числе *Harpinia abyssi*, *Caprella* sp. и гаммариды (Trophic ecology..., 2000).

Таким образом, бледный ликод является бентофагом.

Таблица 5.1.46

Состав пищи бледного ликода в 1999-2008 гг.

Пищевой организм	Значение в питании	
	%m	%f
Polychaeta	18,08	11,8
Bivalvia	0,14	2,9
Hyperiididae	8,49	8,8
Euphausiidae	2,07	8,8
Gammaridea	8,28	17,6
<i>Mesidothea</i> sp.	0,69	2,9
<i>Pandalus borealis</i>	2,76	2,9
<i>Sclerocrangon</i> sp.	21,39	2,9
Echinodermata	12,84	5,9
Ophiuroidea	25,26	47,1
Кол-во исследованных рыб	112	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %	69,6	
Ср. балл наполнения желудков	0,7	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰	54,39	

Полярный ликод *Lycodes polaris*

По данным М. М. Брискиной (1939), в питании полярного ликода в Баренцевом море преобладали гаммариды (81,9 %m). Кроме того, в желудках были обнаружены полихеты, двустворчатые моллюски, а также рыбы (люмпенус, полуголый и сетчатый ликоды и ликод Росса).

В 1999-2010 гг. в желудках ликода были встречены представители шести таксонов (табл. 5.1.47). Основу питания составляли полихеты (38 %m) и креветки (34 %m). Кроме того, в питании присутствовали другие бентосные организмы.

В Канадской Арктике (о-в Баффинова Земля) в желудках ликода было отмечено 53 вида морских организмов, однако основу питания (59 %m) составляли двустворчатые моллюски, преимущественно *M. calcarea* (Atkinson, Percy, 1992). В то же время в питании неожиданно велико было значение пелагических копепод, которые составляли 6 %m.

В других районах Канадской Арктики в питании рыбы доминировали сайка, морские звезды и изоподы, а также копеподы (Green, 1983).

Таким образом, полярный ликод относится к бентофагам. Присутствие рыб в желудках, вероятно, объясняется поеданием мертвых рыб.

Таблица 5.1.47

Состав пищи полярного ликода в 1999-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании	
	%m	%f
Polychaeta	34,54	33,3
<i>Harmatoe</i> sp.	3,57	8,3
Gammaridea	22,86	50
<i>Lebbeus</i> sp.	1,07	8,3
<i>Sabinea</i> sp.	33	4,96
<i>Cucumaria</i> sp.	4,96	8,30
Кол-во исследованных рыб	27	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %	44,4	
Ср. балл наполнения желудков	1,3	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰	169,31	

Сетчатый ликод Lycodes reticulatus

Данные о питании сетчатого ликода в Баренцевом море до последнего времени отсутствовали.

В 1994-2010 гг. в желудках ликода были отмечены представители 29 таксонов (табл. 5.1.48). Основу питания составляли рыбы различных видов (суммарно 73 %m), из которых наибольшее значение имела сайка (35 %m). Из других групп в питании ликода отмечались креветки, гаммариды, полихеты и головоногие моллюски, но их доля не превышала 2-3 %m.

Четко выраженных изменений в составе пищи рыб разной длины выявлено не было.

По ранее опубликованным данным (Dorrien, 1993), в Баренцевом море ликод питался в основном декаподами, рыбой и амфиподами.

Таким образом, сетчатый ликод относится к хищным видам.

Состав пищи сетчатого ликода в 1994-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m	%f	
Polychaeta	1,47	18,3	
Gastropoda	3,99	5,8	
Bivalvia	0,01	1,0	
Pteropoda	0,63	1,9	
Octopoda	1,60	1,0	
Sepiida	1,68	2,9	2
Gammaridea	2,13	18,3	
<i>Anonyx</i> sp.	0,18	1,0	
<i>Stegocephalus</i> sp.	0,16	1,0	
<i>Themisto</i> sp.	0,06	2,9	
Decapoda	2,19	3,8	6
<i>Pandalus borealis</i>	0,25	1,0	
<i>Sabinea</i> sp.	0,43	2,9	
<i>Eualus gaimardi</i>	0,05	1,0	
<i>Sclerocrangon</i> sp.	2,02	1,0	
Pisces	1,88	2,9	
<i>Mallotus villosus</i>	3,25	4,8	
<i>Boreogadus saida</i>	35,29	18,3	12,0-15,5
Cottidae	0,05	1,0	2,5
<i>Artedilellus atlanticus</i>	0,61	1,0	7
<i>Triglops</i> sp.	1,14	1,9	8
<i>Triglops nybelini</i>	1,90	3,8	6-11
Agonidae	0,11	1,0	
<i>Liparis</i> sp.	7,56	2,9	
<i>Liparis fabricii</i>	3,07	4,8	
<i>Liparis gibbus</i>	1,98	1,0	10
<i>Lycodes</i> sp.	4,50	1,9	16
<i>Lumpenus</i> sp.	2,55	1,0	27
<i>Hippoglossoides platessoides</i>	9,86	1,0	11-19
Отходы промысла	8,53	1,9	
Переваренная пища	0,89	4,8	
Кол-во исследованных рыб		426	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %		24,4	
Длина рыб, см		8-70	
Ср. балл наполнения желудков		0,6	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰		98,44	

Ликод Росса Lycodes rossi

Данные о питании ликода Росса в Баренцевом море отсутствуют. Имеются лишь общие указания на обнаружение в желудках ликода остатков амфипод и полихет, а также двустворчатых моллюсков (Андрияшев, 1954).

В 1994-2008 гг. в желудках ликода встречались представители четырех таксонов (табл. 5.1.49). Основу питания составляли полихеты (73 %m). Кроме того, в питании отмечались двустворчатые моллюски, гаммариды и креветки.

У архипелага Шпицберген в желудках рыбы были найдены остатки полихет, амфипод и молоди ликодов (Неелов, Чернова, 2005).

Таким образом, ликод Росса является бентофагом.

Таблица 5.1.49

Состав пищи ликода Росса в 1994-2008 гг.

Пищевой организм	Значение в питании	
	%m	%f
Polychaeta	73,13	64,3
Pectinidae	9,03	14,3
Gammaridea	7,22	14,3
Decapoda	0,99	7,1
Переваренная пища	9,63	7,1
Кол-во исследованных рыб	100	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %	86,0	
Ср. балл наполнения желудков	0,3	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰	16,12	

Полуголый ликод *Lycodes seminudis*

Данные о питании полуголого ликода в Баренцевом море отсутствуют. Имеются лишь общие указания на питание ликода донными амфиподами, декаподами (*Sabinea*), изоподами и полихетами (Андряшев, 1954).

Таблица 5.1.50

Состав пищи полуголого ликода в 1994-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m	%f	
Polychaeta	5,45	33,3	
Pectinidae spp.	0,23	1,2	
Octopoda	2,82	1,2	
Hyperiididae	1,90	2,5	
Gammaridea	1,95	21,0	
<i>Pandalus borealis</i>	2,41	8,6	
<i>Sabinea</i> sp.	4,24	7,4	
<i>Sclerocrangon ferox</i>	1,22	1,2	
Echinodermata	0,02	1,2	
Ophiuroidea	0,23	4,9	
Pisces var.	2,51	6,2	
<i>Mallotus villosus</i>	40,18	7,4	15
<i>Boreogadus saida</i>	20,34	12,3	15
<i>Triglops nybelini</i>	1,98	1,2	8
<i>Icelus</i> sp.	0,80	1,2	5
<i>Leptagonus decagonus</i>	0,53	1,2	
<i>Liparis</i> sp.	3,24	1,2	
<i>Liparis fabricii</i>	6,79	4,9	
<i>Lycodes reticulatus</i>	2,40	1,2	
<i>Leptoclinus maculatus</i>	0,27	1,2	
<i>Lumpenus</i> sp.	0,46	1,2	
Кол-во исследованных рыб	186		
Кол-во рыб с пустыми желудками, %	56,5		
Ср. балл наполнения желудков	1,2		
Ср. индекс наполнения желудков, ‰	162,18		

В 1994-2010 гг. в желудках рыбы встречались представители 21 таксона (табл. 5.1.50). Основу питания составляли рыбы (суммарно почти 80 %m), из которых

наибольшее значение имели мойва и сайка (40 и 20 %m соответственно). Кроме того, в питании отмечались бентосные организмы (полихеты, гаммариды и пр.) и креветки (примерно по 8 %m). В то же время в питании были отмечены и планктонные организмы – гипериды, хотя их массовая доля была крайне незначительна.

У архипелага Шпицберген в желудках рыбы были найдены остатки фораминифер, полихет и ракообразных (Неелов, Чернова, 2005).

Таким образом, полуголый ликод относится к хищно-бентоядным видам.

Тонкий ликод *Lycodes vahli gracilis*

Данные о питании тонкого ликода в Баренцевом море отсутствуют. А. П. Андрияшев (1954) указывал на питание ликода полихетами, мелкими ракообразными и моллюсками, офиурами, гефиреями и корненожками.

В 1993-2010 гг. в желудках тонкого ликода были обнаружены представители 15 таксонов (табл. 5.1.51). Основу питания составляли бентосные организмы (суммарно 75 %m), преимущественно полихеты и черви, двустворчатые моллюски, иглокожие и гаммариды. Следует отметить также присутствие в желудках тонкого ликода рыб (мойва и лептоклин), а также планктонных эвфаузиид, но их значение в питании было невелико – при относительно высокой массовой доле (до 10 %m) частота встречаемости не превышала 0,9 и 4,5 %f.

Таблица 5.1.51

Состав пищи тонкого ликода в 1993-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании	
	%m	%f
Annelida	11,17	9,0
Polychaeta	14,40	21,6
Bivalva	12,94	23,4
Pectinidae	8,19	15,3
<i>Arca glacialis</i>	1,20	2,7
Crustacea	0,65	0,9
Euphausiidae	6,96	4,5
Gammaridea	12,14	18,9
Isopoda	0,65	0,9
Decapoda	0,65	0,9
Echinodermata	1,62	1,8
Ophiuroidea	11,42	16,2
Sipunculida	0,97	0,9
<i>Mallotus villosus</i>	10,03	0,9
<i>Leptoclinus maculatus</i>	3,88	0,9
Переваренная пища	3,14	2,7
Кол-во исследованных рыб	597	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %	81,4	
Ср. балл наполнения желудков	0,3	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰	9,88	

Существенных изменений в составе пищи рыб разных размерных групп выявлено не было.

На стыке Норвежского и Северного морей в питании рыбы были обнаружены десять таксонов, основу питания составляли кумовые (34 %m) и офиуры (32 %m), а также другие ракообразные (24 %m) (Albert, 1993).

Таким образом, тонкий ликод относится к бентофагам.

В целом наши данные о питании ликодов в Баренцевом море полностью соответствуют выводам Х. Т. Вальтиссона (Valtysson, 1995), полученным о ликодах в районе Исландии, о том, что в питании так называемых короткохвостых ликодов (например, *L. reticulatus* и *L. seminudus*) рыба играет значительную роль по сравнению с так называемыми длиннохвостыми видами (например, *L. esmarkii*, *L. vahlii* и *L. pallidus*).

Тонкохвостый ликодон *Lycodonus flagellicauda*

Данные о питании тонкохвостого ликодона в Баренцевом море отсутствуют. А. П. Андрияшев (1954) указывал на питание ликодона мелкими ракообразными (*T. libellula*, *P. assimilis*, *Hemilamprops uniplicata*).

По данным Р. Коллетта (1880, 1905), в питании рыбы были отмечены *Th. libellula*, гаммариды *Podocerus* sp. и кумовый рак *Hemilamprops uniplicata*. В Норвежском море в желудках ликодона встречались гаммариды (*Byblis minuticornis* и *Ischyroceirus megacheir*), мизиды (*Pseudomma truncatum*) и изоподы (*Munnopsis typica*) (Trophic ecology..., 2000).

Таким образом, тонкохвостый ликодон является бентофагом.

Семейство Stichaeidae

Средний люмпен *Anisarchus medius*

По данным М. М. Брискиной (1939), в питании среднего люмпена в Баренцевом море доминировали полихеты (55,7 %m), а также двустворчатые моллюски и донные ракообразные (изоподы, гаммариды, корофииды и пр.).

Таким образом, средний люмпен относится к типичным бентофагам.

Люмпен Фабрициуса *Lumpenus fabricii*

Данные о питании люмпена Фабрициуса в Баренцевом море отсутствуют.

В Канадской Арктике (море Бофорта) в желудках люмпена было отмечено 86 видов морских организмов, однако основу питания составляли полихеты, амфиподы и двустворчатые моллюски *M. calcarea* (56, 22 и 13 %m соответственно) (Atkinson, Percy, 1992). В водах западной Гренландии в питании рыбы также доминировали различные черви

Таким образом, люмпен Фабрициуса относится к типичным бентофагам.

Миноговидный люмпен *Lumpenus lampretiformis*

Данные о питании миноговидного люмпена в Баренцевом море отсутствуют. Имеются лишь общие указания на питание люмпена мелким ракообразными, двустворчатыми моллюсками, голотуриями, полихетами и мелкими офиурами (Андрияшев, 1954).

В прибрежных водах архипелага Шпицберген в питании рыбы были отмечены гаммариды, полихеты и гарпактициды (Weslawski, Kulinski, 1989).

В 1990-2002 гг. в желудках люмпена были обнаружены представители 11 таксонов (табл. 5.1.52). Основу питания составляли бентосные организмы (суммарно 76 %m, без учета переваренной пищи), из которых наиболее важными были полихеты

(60 %m, без учета переваренной пищи). В то же время в питании довольно значительную роль играли планктонные организмы (суммарно 23 %m, без учета переваренной пищи) – гиперииды, а также аппендикулярии.

Таблица 5.1.52

Состав пищи многовидного люмпена в 1990-2002 гг.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, мм
	%m	%f	
Polychaeta	28,21	37,5	15
Oweniidae	5,60	28,7	
Bivalva	0,25	22,5	1-2
Arca sp.	0,03	2,5	1-2
Portlandia sp.	1,21	35,0	1-4
Scaphander sp.	0,03	2,5	1,5-2,0
Lepeta sp.	0,07	1,3	4
Crustacea	0,20	2,5	
Hyperiididae	11,03	6,3	23-25
Ostracoda	0,16	22,5	0,5-1,0
Appendicularia	0,02	11,3	1,0-1,5
Переваренная пища	53,21	55,0	
Кол-во исследованных рыб		106	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %		24,5	
Ср. балл наполнения желудков		1,8	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰		83,70	

У западного побережья Шотландии люмпен питается мейобентосом с доминированием в питании полихет, гарпактикоид, остракод и нематод (Gordon, Duncan, 2009).

Таким образом, многовидный люмпен относится к типичным бентофагам.

Пятнистый лептоклин *Leptoclinus maculatus*

Данные о питании пятнистого лептоклина в Баренцевом море отсутствуют.

В 1988-2002 гг. в желудках лептоклина встречались представители 15 таксонов (табл. 5.1.53). Основу питания составляли бентосные организмы (суммарно 51 %m), из которых наибольшее значение имели полихеты (44 %m). В то же время в питании неожиданно значительную роль играли планктонные организмы (суммарно 12 %m) – эвфаузииды, гиперииды, а также крылоногие моллюски и аппендикулярии.

Таким образом, пятнистый лептоклин относится к типичным бентофагам.

Состав пищи пятнистого лептоплина в 1988-2002 гг.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, мм
	%m	%f	
Foraminifera	0,01	1,3	1
Polychaeta	41,79	40,3	15-75
<i>Anaitides</i> sp.	2,10	3,9	
Oweniidae	0,57	1,3	
Bivalva	0,65	6,5	1,5-2,0
<i>Portlandia</i> sp.	1,10	23,4	1-3
Pteropoda	0,12	1,3	8
Crustacea	0,56	1,3	
Euphausiidae	7,39	3,9	
Hyperiididae	4,68	11,7	
Gammaridea	3,25	7,8	
Ostracoda	0,11	3,9	2
Cumacea	0,01	1,03	
Echinodermata	1,02	2,6	
Appendicularia	0,03	2,6	1
Переваренная пища	36,62	57,1	
Кол-во исследованных рыб		130	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %		40,8	
Ср. балл наполнения желудков		1,4	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰		87,35	

Семейство Pholidae

Атлантический маслюк Pholis gunnellus

По данным Н. В. Мироновой (1957), в прибрежной зоне Мурмана (губа Дальнезеленецкая) в питании атлантического маслюка встречались амфиподы и гарпактикоиды (Haracticoida), в меньшей степени – молодь брюхоногих моллюсков (*Margarites helcinus*, *Littorina obtusata* и др.), а также капреллиды, остракоды и полихеты (Герасимов, Цееб, 1961). Этими авторами было также отмечено, что из-за особенностей устройства рта маслюк может питаться только очень небольшими по размерам тела кормовыми объектами.

Таким образом, маслюк относится к бентофагам.

Семейство Anarhichadidae

В Баренцевом море обитают три вида зубаток. В годовом ходе питания зубаток четко выражены сезонные особенности, связанные со сменой зубов. В октябре – мае, когда происходит смена зубов, зубатки полностью прекращают питаться (Барсуков, Низовцев, 1960).

Питание молоди зубаток было изучено А. С. Бараненковой с соавторами (1960). Пелагические мальки питались зоопланктоном различных групп (копеподы, гиперииды, птероподы, молодь эвфаузиид), а также икрой и личинками рыб (треска, пикши, морской окунь). Донная молодь переходила на питание бентосными

организмами: полосатая зубатка питалась иглокожими и моллюсками, а пятнистая – морскими ежами и офиурами, а также рыбой.

По данным за 1951-1958 гг. было выявлено, что состав пищи трех видов зубаток значительно отличается и подвержен возрастным и сезонным изменениям (Барсуков, Низовцев, 1960). Основными объектами питания синей зубатки являются рыбы и гребневики, в то время как значение иглокожих, моллюсков и ракообразных невелико. Пятнистая зубатка питается в основном иглокожими, а также моллюсками и ракообразными, а значение рыб гораздо меньше. Полосатая зубатка потребляет преимущественно моллюсков и раков-отшельников, а также морских ежей.

Кроме полевых исследований питания зубаток, были также выполнены работы по изучению питания и поведения зубаток в аквариальных условиях в ММБИ (Карамушко, Орлова, Петров, 1988; Карамушко, Шатуновский, 1994; Карамушко, 2007).

Синяя зубатка *Anarhichas denticulatus*

Первые предварительные сведения о составе пищи синей зубатки в Баренцевом море были получены уже в начале XX в. на очень небольшом материале (9 желудков) (Зенкевич, Брочкая, 1931). А. П. Андрияшев (1954) указывал на питание синей зубатки преимущественно иглокожими (офиуры, *Ctenodiscus*, *Strongylocentrotus*), двустворчатыми моллюсками (*Chlamys isandicus*, *Cardium ciliatum*), отчасти – рыбами.

По данным Э. Л. Орловой с соавторами (Возрастные изменения..., 1989), в летний период в питании небольшого количества особей были отмечены иглокожие (морские звезды, ежи и офиуры) и рыбы (треска, камбала-ерш и менек)

В 2000-2010 гг. в желудках синей зубатки были обнаружены представители 36 таксонов (табл. 5.1.54). В питании рыбы в Баренцевом море доминировали отходы промысла (61 %m). Различные виды рыб (всего 11 видов) и гребневики доминировали по массе (12 и 9 %m). Бентосные организмы (моллюски, иглокожие и донные ракообразные) составляли лишь 1-3 %m.

Четко выраженных закономерностей в составе пищи синей зубатки разной длины выявлено не было (рис. 5.1.23). Прослеживалось лишь увеличение значения отходов промысла в ее питании.

В Северо-Западной Атлантике (Гранд-банка) основу питания синей зубатки составляли гребневики (60 %m) и рыбы (26 %m), из которых в основном встречалась молодь морских окуней (Feeding Habits..., 2006). Доминирование гребневиков в питании зубатки в Северо-Западной Атлантике отмечалось ранее многими авторами (Albikovskaya, 1983; Torres, Rodríguez-Marín, Loureiro, 2000; Román, González, Ceballos, 2004).

Таким образом, синяя зубатка относится к бентофагам.

Таблица 5.1.54

Состав пищи синей зубатки в 1993-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m*	%f	
Phaeophyta	0,11	1,4	
Cnidaria	0,22	0,3	
Ctenophora	9,78	6,3	
<i>Beroe cucumis</i>	0,45	0,1	
Annelida	0,02	0,1	
Polychaeta	0,07	0,8	
Gastropoda	0,25	0,9	5,0-5,9
Bivalvia	0,01	0,4	
Pectinidae	0,02	0,1	
Pantopoda	0,01	0,4	
Isopoda	0,02	0,6	
Gammaridea	0,33	1,0	
Hyperiidae	0,01	0,1	
<i>Parathemisto</i> sp.	0,01	0,1	
<i>Pandalus borealis</i>	0,22	2,1	
Crangonidae	0,08	0,3	
Paguridae	0,08	0,3	
<i>Hyas</i> sp.	0,44	1,3	
Echinodermata	0,04	0,4	
Asteroidea	0,31	2,4	
Ophiuroidea	2,52	8,3	
Echinoidea	1,28	3,1	
<i>Strongylocentrotus</i> sp.	0,01	0,1	
Crinoidea	+	0,1	
Teleostei	6,56	4,3	
<i>Clupea</i> sp.	0,02	0,1	17,0-17,9
<i>Mallotus villosus</i>	1,00	4,1	15,0-15,9
<i>Arctozenus risso</i>	0,02	0,1	
<i>Gadus morhua</i>	3,82	1,8	
<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	1,07	1,0	11,0-23,9
<i>Micromesistius poutassou</i>	0,26	0,3	20,0-30,9
<i>Lycodes</i> sp.	+	0,1	24,0-24,9
<i>Sebastes</i> sp.	1,32	0,6	
Ammodytidae	0,05	0,1	
<i>Hippoglossoides platessoides</i>	4,80	2,7	17,0-35,9
<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	2,51	0,7	40,0-40,9
Переваренная пища	0,37	1,3	
Отходы промысла	61,92	20,3	
Кол-во исследованных рыб		725	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %		47,6	
Ср. балл наполнения желудков		1,0	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰		312,71	

*+ – значение менее 0,01 %.

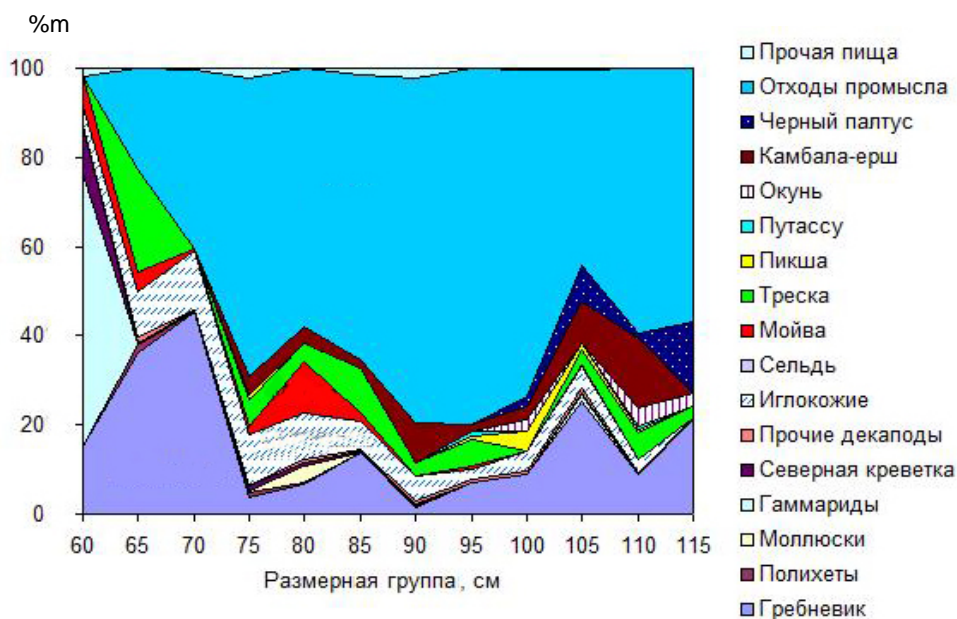


Рис. 5.1.23. Состав пищи синей зубатки различных размерных групп в 1993-2010 гг.

Полосатая зубатка Anarhichas lupus

А. П. Андрияшев (1954) указывал на питание полосатой зубатки брюхоногими и двустворчатыми моллюсками, а также иглокожими (ежи, офиуры, звезды) и донными ракообразными (*Hyas* sp., рак-отшельник и др.).

По данным Э. Л. Орловой с соавторами (Возрастные изменения..., 1989; О питании и распределении..., 1990), в питании сеголеток длиной 3-7 см отмечались планктонные организмы (гиперииды, эвфаузииды, постличинки декапод, личинки рыб [треска, крючкорог]), в питании более крупных особей длиной 12-21 см встречались крабы *Hyas araneus*. Основу питания взрослых рыб в разных районах моря составляли крабы и раки-отшельники, исландский гребешок и офиуры, а у самых крупных особей – рыбы (треска, морской окунь), кроме того, в желудках встречались морские ежи, звезды и актинии.

У побережья Северной Норвегии в 1989 и 1993 гг. в питании зубатки были отмечены представители 96 таксонов, однако основу (более 2 %m) составляли только 12 видов: морские ежи, двустворчатые моллюски, ракообразные и брюхоногие моллюски (Size, locality..., 2010). Состав пищи зубаток изменялся в зависимости от сезона и района сбора проб. Кроме того, были выявлены изменения состава пищи у рыб разной длины – особи длиной до 75 см питались преимущественно иглокожими, ракообразными и брюхоногими моллюсками, а более крупные особи – двустворчатыми моллюсками и рыбой.

В 2000-2010 гг. в желудках рыбы были обнаружены представители 29 таксонов (табл. 5.1.55). В питании зубатки в Баренцевом море доминировали отходы промысла (47 %m). Из других объектов питания существенную роль играли брюхоногие и двустворчатые моллюски (11 и 10 %m соответственно), иглокожие (10 %m), декаподы (8 %m) и рыбы (7 %m). Из рыб в питании зубатки встречались мойва, сайка, пикша, пинагор и собственная молодь.

Состав пищи полосатой зубатки в 1996-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m	%f	
Anthozoa	0,37	0,5	
Actinaria	0,14	0,4	
Ctenophora	1,05	0,5	
Annelida	0,02	0,1	
Polychaeta	0,61	1,3	
Gastropoda	11,50	8,3	0,7-0,9
Bivalvia	4,49	3,7	4,0-4,9
Pectinidae	2,13	1,3	
<i>Serripes groenlandicus</i>	3,40	0,5	
<i>Cardium edule</i>	0,66	0,1	
Gammaridea	0,01	0,1	
Caridea	0,01	0,1	
<i>Pandalus borealis</i>	0,05	0,1	
<i>Sabinea</i> sp.	0,12	0,1	
<i>Pagurus</i> sp.	4,65	4,2	0,7-0,9
Brachyura	0,06	0,1	
Нyas	3,69	1,1	1,0-1,4
Echinodermata	0,22	0,4	
Asteroidea	0,59	0,7	2,0-3,9
Ophiuroidea	5,58	5,6	1,0-1,4
Echinoidea	3,37	3,4	
Holothuroidea	0,37	0,4	
Teleostei	4,77	0,9	
<i>Mallotus villosus</i>	0,14	0,2	
<i>Boreogadus saida</i>	0,24	0,1	
<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	1,75	0,1	35,0-35,9
Agonidae	0,22	0,2	17,0-17,9
<i>Cyclopterus lumpus</i>	0,12	0,1	
<i>Anarhichas</i> sp. (икра)	1,41	0,2	
Переваренная пища	0,73	0,3	
Отходы промысла	47,50	5,1	
Кол-во исследованных рыб		995	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %		73,7	
Ср. балл наполнения желудков		0,5	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰		200,07	

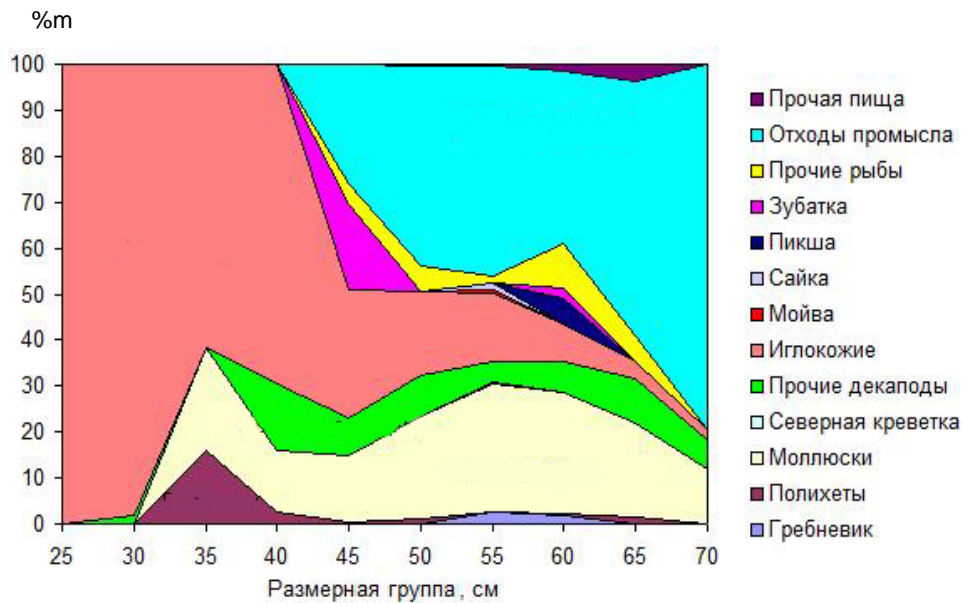


Рис. 5.1.24. Состав пищи полосатой зубатки различных размерных групп в 1996-2010 гг.

В питании полосатой зубатки четко прослеживались изменения состава пищи у разноразмерных особей (рис. 5.1.24). Основу питания рыб длиной до 35 см составляли иглокожие (до 60-90 %m), у более крупных особей доля иглокожих резко снижается, и в питании появляются моллюски и декаподы, значение которых остается неизменным у рыб разной длины. У крупных рыб длиной более 45-50 см основу питания составляют отходы промысла (до 50-70 %m).

В Белом море в питании зубатки были отмечены представители 28 таксонов, но основу питания составляли двустворчатые и брюхоногие моллюски, а также ракообразные (крабы хиасы и раки-отшельники) (Ершов, 2010б). Сходные данные по Белому морю были получены и другими авторами (Алтухов, Михайловская, Мухомедияров, 1958; Кудерский, Русанова, 1963; Новиков, 1995).

В Северо-Западной Атлантике (Гранд-банка) основу питания полосатой зубатки составляли моллюски (48 %m), в основном брюхоногие, а также гребневиками, иглокожие и ракообразные (Feeding Habits..., 2006). При этом рыбы длиной до 30 см питались полихетами, крабами и офиурами, особи длиной 30-69 см – брюхоногими моллюсками, морскими ежами и крабами, а наиболее крупные рыбы длиной более 70 см – гребневиками и брюхоногими моллюсками. В заливе Мэн и на банке Джорджес рыба питалась двустворчатыми и брюхоногими моллюсками, декаподами и иглокожими (Nelson, Ross, 1992). В целом в Северо-Западной Атлантике полосатая зубатка рассматривается как бентофаг (Albikovskaya, 1983; Templeman, 1985; Food of Northwest Atlantic fishes..., 2000), однако в последние годы в некоторых локальных районах было отмечено увеличение значения северной креветки в питании зубатки (Feeding of most abundant fish..., 1994; Torres, Rodríguez-Marín, Loureiro, 2000; Román, González, Ceballos, 2004). Кроме того, зубатка может питаться и рыбами (Munk, 2002).

В Северном море основу питания полосатой зубатки составляли иглокожие и моллюски (70 %m). Рыбы длиной до 55 см питались морскими ежами и офиурами, а более крупные особи – полихетами и брюхоногими моллюсками (Liao, Lucas, 2000).

В целом полосатая зубатка относится к типичным бентофагам. По сравнению с пятнистой зубаткой, полосатая питается организмами с более твердыми покровами (моллюски, крабы).

Пятнистая зубатка *Anarhichas minor*

Первые предварительные сведения о составе пищи пятнистой зубатки в Баренцевом море были получены в начале XX в. на небольшом материале (25 желудков) (Зенкевич, Броцкая, 1931). А. П. Андрияшев (1954) указывал на питание рыбы иглокожими (офиуры, *Ctenodiscus*, *Strongylocentrotus*), крабами (*Hyas*), раками-отшельниками, моллюсками и отчасти рыбами (треска, камбала-ерш).

По данным Э. Л. Орловой с соавторами (Возрастные изменения..., 1989; О питании и распределении..., 1990), в питании молоди длиной 14-22 см встречались иглокожие (офиуры, морские ежи, моллюски и амфиподы) и крабы *H. araneus*. Взрослые особи в разных районах моря питались в основном морскими ежами, офиурами, морскими звездами, раками-отшельниками и рыбой (треска, камбала-ерш).

В 2000-2010 гг. в желудках зубатки были обнаружены представители 60 таксонов (табл. 5.1.56). В питании рыбы в Баренцевом море доминировали отходы промысла (47 %m). Из других объектов питания существенную роль играли иглокожие (20 %m) и рыбы (суммарно 15 %m). Из рыб в желудках пятнистой зубатки встречались 13 видов, наибольшее значение имели молодь пикши, трески и камбалы-ерша (2-5 %m), а также отмечались сельдь, мойва, сайка и путассу.

В питании пятнистой зубатки четко прослеживались изменения состава пищи у разноразмерных рыб (рис. 5.1.25). Основу питания рыб длиной до 45-50 см составляли иглокожие (40-80 %m). У более крупных особей значение иглокожих постепенно снижалось, и возрастало – отходов промысла, доля которых у рыб длиной более 65 см достигала 50-60 %m.

Таблица 5.1.56

Состав пищи пятнистой зубатки в 1996-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	% m*	% f	
Phaeophyta	0,93	1,6	
Cnidaria	0,01	0,1	
Anthozoa	0,10	0,9	
Actinaria	0,29	0,4	
Ctenophora	0,14	0,4	
Annelida	0,02	0,1	
Polychaeta	0,10	1,3	
<i>Spiochaetopterus typicus</i>	0,01	0,1	
Mollusca	0,01	0,2	
Gastropoda	2,26	7,8	
<i>Buccinum</i> sp.	0,01	0,1	
Bivalvia	2,79	6,3	
Nuculoida	0,04	0,3	
Pectinidae	1,29	1,9	
<i>Chlamys islandica</i>	0,02	0,1	
<i>Serripes groenlandicus</i>	0,04	0,2	
Octopodida	0,07	0,2	
Pantopoda	+	0,2	
Isopoda	0,16	0,6	3,0-3,9
Idoteidae	0,01	0,1	
Gammaridea	0,04	0,6	
Euphausiidae	+	0,1	
Decapoda	0,04	0,2	12,0-12,9

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m*	%f	
Caridea	0,02	0,2	
<i>Pandalus borealis</i>	0,06	0,7	5,0-9,9
Crangonidae	0,08	0,1	
<i>Sclerocrangon</i> sp.	0,03	0,2	11,0-12,9
<i>Pagurus</i> sp.	0,97	2,9	
<i>Pagurus pubescens</i>	+	0,1	
Brachyura	0,57	0,8	
<i>Hyas</i> sp.	2,37	2,7	7,0-7,9
Echiura	+	0,1	
Echinodermata	1,25	1,3	
Asteroidea	2,06	5,0	2,0-3,9
<i>Ctenodiscus crispatus</i>	+	0,1	
Solasteridae	0,48	0,4	
Asteriidae	0,02	0,1	
Ophiuroidea	9,16	18,5	
<i>Gorgonocephalus</i> sp.	0,22	0,1	
Echinoidea	5,89	8,3	2,0-2,4
<i>Strongylocentrotus</i> sp.	0,19	0,2	
Holothuroidea	0,02	0,1	
Cucumaridae	+	0,1	
Crinoidea	1,03	1,8	
Rajidae	0,08	0,1	
Teleostei	3,84	2,8	
<i>Clupea harengus</i>	0,02	0,1	
<i>Mallotus villosus</i>	0,70	1,3	10,0-14,9
<i>Boreogadus saida</i>	0,15	0,1	
<i>Gadus morhua</i>	2,65	0,9	2-38
<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	5,66	1,1	19-35
<i>Micromesistius poutassou</i>	0,05	0,1	
<i>Lycodes</i> sp.	0,19	0,1	
Cottidae	0,03	0,1	9,0-12,9
<i>Triglops</i> sp.	0,02	0,1	
<i>Careproctus</i> sp.	0,11	0,2	10,0-17,9
<i>Eumicrotremus</i> sp.	0,02	0,1	
<i>Liparis</i> sp.	+	0,1	
<i>Liparis fabricii</i>	0,02	0,1	12-12,9
<i>Hippoglossoides platessoides</i>	2,41	1,4	15-35,9
Отходы промысла	47,74	17,5	
Переваренная пища	3,48	2,5	
Кол-во исследованных рыб			1917
Кол-во рыб с пустыми желудками, %			38,1
Ср. балл наполнения желудков			1,3
Ср. индекс наполнения желудков, ‰			310,02

*+ – значение менее 0,01 %.

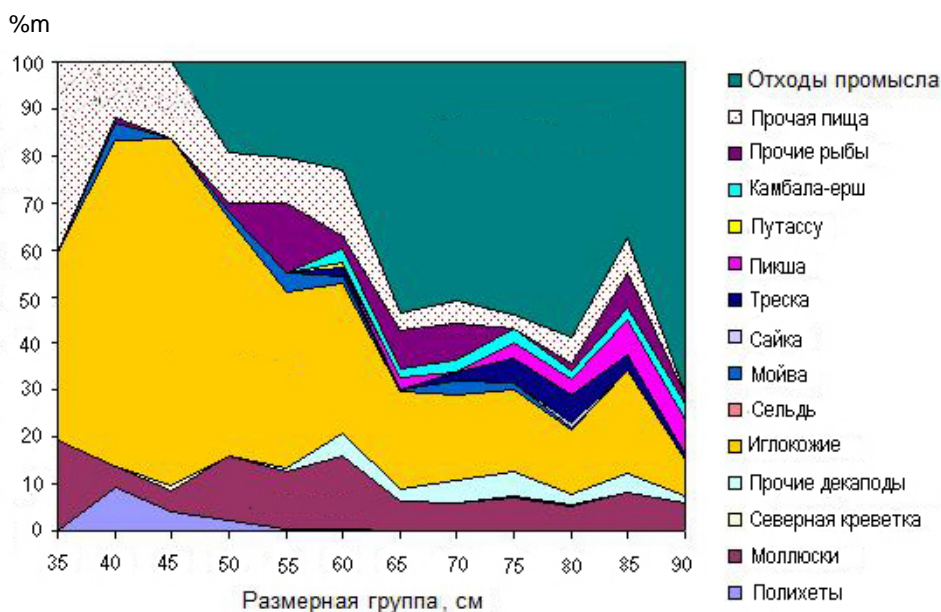


Рис. 5.1.25. Состав пищи пятнистой зубатки различных размерных групп в 1996-2010 гг.

В Северо-Западной Атлантике (Гранд-банка) основу питания пятнистой зубатки составляли иглокожие (65 %m), из которых доминировали морские ежи и звезды, а также молодь морских окуней (17 %m) (Feeding Habits..., 2006). В питании особей длиной до 40 см преобладали офиуры, а наиболее крупные особи питались крабами, иглокожими и рыбами. В Северо-Западной Атлантике пятнистая зубатка рассматривается как бентофаг (Albikovskaya, 1983; Templeman, 1986), однако в последние годы отмечалось возрастание потребления морских окуней и северной креветки в ряде локальных районов (Feeding of most abundant fish..., 1994; Torres, Rodríguez-Marín, Loureiro, 2000; Román, González, Ceballos, 2004).

В целом пятнистая зубатка относится к типичным бентофагам. По сравнению с полосатой зубаткой, пятнистая питается организмами с более мягкими покровами (морские ежи, морские звезды, рыбы).

Семейство Ammodytidae

В Баренцевом море встречаются три вида песчанок. Личинки разных видов песчанок в различных районах Атлантики питаются копеподами (Production studies..., 1969; Monteleone, 1983; Feeding ecology..., 2006).

Европейская многопозвонковая песчанка Ammodytes marinus

По данным В. Г. Богорова с соавторами (1939), многопозвонковая песчанка является типичным планктофагом. В питании песчанки в Баренцевом море доминировали копеподы (преимущественно *C. finmarchicus*), а также другие планктонные организмы (эвфаузииды, амфиподы, щетинкочелюстные). В то же время иногда в больших количествах в желудках отмечались Harpacticoida, встречались также икра и личинки рыб.

В других районах Атлантики основу питания рыбы составляли зоопланктонные организмы (Macer, 1966). Отмечалось также питание песчанки икрой и личинками рыб других видов (сельдь) (Rankine, Morrison, 1989).

Таким образом, европейская многопозвонковая песчанка относится к планктофагам.

Европейская малопозвонковая песчанка *Ammodytes tobianus*

Данные о питании малопозвонковой песчанки в Баренцевом море отсутствуют.

У Ирландии основу питания песчанки составляли копеподы и мизиды (O'Connell, Fives, 1995).

Таким образом, европейская малопозвонковая песчанка относится к планктофагам.

Большая песчанка *Huperoplus lanceolatus*

Данные о питании большой песчанки в Баренцевом море отсутствуют. Имеются лишь указания А. П. Андрияшева (1954) на нахождение в ее желудках песчанок *Ammodytes* и мальков трески.

В других районах Атлантики основу питания песчанки составляли рыбы различных видов (Macer, 1966), в том числе икра и личинки сельди (Rankine, Morrison, 1989).

Таким образом, большая песчанка относится к хищникам.

Семейство *Scophthalmidae*

Тюрбо *Psetta maxima*

Данные о питании тюрбо в Баренцевом море отсутствуют. Имеются лишь общие указания на питание тюрбо главным образом рыбами (пикша, морская камбала, песчанки, морские иглы и др.) и крупными ракообразными (Андрияшев, 1954).

Данные о питании рыбы в других районах Атлантики более многочисленны.

В питании личинок были отмечены копеподы, а также аппендикулярии и личинки двустворчатых моллюсков (Last, 1979). В Балтийском море в питании молоди тюрбо были отмечены десять таксонов, особи длиной до 30 мм питались амфиподами, а более крупные – креветками и рыбой (Kostrzewska-Szlakowska, Szlakowski, 1990; Aarnio, Bonsdorff, Rosenback, 1996). У западного побережья Ирландии сеголетки тюрбо питались в основном ракообразными и полихетами различных групп (The feeding ecology..., 2011). У побережья Португалии в питании тюрбо доминировали рыбы различных видов, а также бентосные организмы (Diet and niche overlap..., 2011).

Таким образом, молодь тюрбо является бентофагами, а взрослые особи – хищниками.

Гладкий ромб *Scophthalmus rhombus*

Данные о питании гладкого ромба в Баренцевом море отсутствуют.

У западного побережья Ирландии сеголетки ромба питались почти исключительно мизидами (The feeding ecology..., 2011). У побережья Португалии в питании ромба доминировали рыбы различных видов, а также бентосные организмы (Diet and niche overlap..., 2011).

Таким образом, молодь гладкого ромба является бентофагами, а взрослые особи – хищниками.

Норвежская карликовая камбала *Phrynorhombus norvegicus*

Данные о питании норвежской карликовой камбалы в Баренцевом море отсутствуют. Имеются лишь общие указания на питание камбалы мальками рыб, амфиподами, мизидами, полихетами и пр. (Андряшев, 1954).

Мегрим *Lepidorhombus whiffiagonis*

Данные о питании мегрима в Баренцевом море отсутствуют.

В других районах Северной Атлантики основу питания мегрима составляют рыбы различных видов (песчанки, бычки, молодь мерланга и др.), декаподы, мизиды и головоногие моллюски (Bennet, 1963; Rae, 1963; Steinarsson, 1979; Du Buit, 1984, 1992; Morte, Redon, Sanz-Brau, 1999; Feeding habits..., 2009).

Таким образом, мегрим относится к хищно-бентоядным видам.

Семейство *Pleuronectidae*

Длинная (красная) камбала *Glyptocephalus cynoglossus*

Данные о питании длинной камбалы в Баренцевом море отсутствуют. Имеются лишь общие сведения о питании рыбы преимущественно полихетами, гефиреями (*Priapulid*), а также ракообразными (*Amphipoda*, *Crangon*), мелкими моллюсками, реже – офиурами и мелкими донными рыбами (Андряшев, 1954).

В 1993-2010 гг. был проанализирован только 21 желудок длинной камбалы. В питании встречались только 3 таксона: полихеты, которые составляли основу (70 %m), а также гаммариды и северная креветка (по 15 %m).

В проливе Скагеррак в питании длинной камбалы доминировали бентосные организмы – полихеты и двустворчатые моллюски, а также, в меньшей степени, ракообразные (креветки, крабы и раки-отшельники) (Bergstad, Wik, Hildre, 2003). Сходный характер питания рыбы отмечался и в других европейских морях (Mattson, 1981; Steinarsson, 1979; Amezcua, Nash, Veale, 2003).

В Северо-Западной Атлантике (залив Мэн и Новая Скотия) молодь длиной 1-5 см питалась амфиподами (87 %m) и мизидами (13 %m) (Food and distribution..., 1987; Food of Northwest Atlantic fishes..., 2000). Более крупная молодь длиной 5-10 см питалась преимущественно полихетами (38 %m), креветками *C. septemspinosa* (35 %m) и амфиподами (6 %m). В то же время, по данным других авторов, на шельфе США и Канады (Witch Flounder..., 1999; Link, Bolles, Milliken, 2002) и на Гранд-банке (Feeding Habits..., 2006) основу питания камбалы составляли полихеты (около 70 %m), а также гаммариды и другие бентосные организмы. При этом четких изменений в составе пищи рыб разного размера на шельфе выявлено не было, а на Гранд-банке по мере роста рыб ракообразные замещались полихетами.

Таким образом, длинная камбала относится к бентофагам.

Камбала-ерш *Hippoglossoides platessoides*

Впервые исследования питания камбалы-ерша в Баренцевом море были выполнены на довольно обширном материале (1432 желудка) в 1930-е годы (Зенкевич,

Броцкая, 1931; Комарова, 1939), в результате было выявлено доминирование в ее пище бентосных организмов и рыб.

Многолетние данные по полевому анализу камбалы-ерша за 1969-1984 гг. были обобщены И. Н. Симачевой и А. А. Глуховым (1990).

Затем, после длительного перерыва, детальные исследования питания и пищевых взаимоотношений этого вида были выполнены в 1980-90-е годы Е. Г. Берестовским (Берестовский, 1989а,б, 1995, 1996; Берестовский, Ахметчина, 2007).

Было изучено также питание личинок камбалы-ерша (Карамушко, Дегтерева, Мухина, 1989), которые питаются преимущественно науплиями копепод, копеподами и взрослыми особями *C. finmarchicus*, *Appendicularia*, *Euphausiidae* (*Calyptopis*, *Furcilia*).

В 1991-2010 гг. в желудках камбалы-ерша были обнаружены представители 108 таксонов (табл. 5.1.57). В питании в Баренцевом море доминировали рыбы и отходы промысла (31 %). В желудках встречались 35 видов рыб, однако наибольшее значение в питании имела мойва (25 %), а также сайка и молодь трески (8 и 6 % соответственно).

В питании камбалы-ерша разной длины четко прослеживались изменения в составе пищи (рис. 5.1.26). Основу питания молоди длиной до 15 см составляли бентосные организмы – иглокожие и полихеты. Более крупные рыбы переходили на питание различными видами рыб – сначала сайкой, затем мойвой и молодь трески. В питании крупных особей длиной более 30 см, при сохранении в питании доминирующей роли рыб, большое значение имели также отходы промысла.

В составе пищи рыбы довольно четко прослеживалась межгодовая динамика (рис. 5.1.27). В 2000-2003 гг. в питании камбалы-ерша (как и в питании других донных рыб – трески и пикши) доминировала мойва, что соответствовало высокому уровню запаса последней. В питании в 1996-1997 гг. отмечалось увеличение значения молоди трески, что было связано с появлением в эти и предшествующие годы ряда богатых поколений трески.

В отличие от Баренцева моря, у побережья Норвегии (Боргенфьорд, Бальсфьорд) камбала-ерш питалась преимущественно эпифауной – иглокожими (*Ophiura albida*), полихетами и ракообразными (мизиды, гаммариды и креветки *Crangon vulgaris*), а также, в меньшей степени, мелкими моллюсками (Lande, 1976a; Klemetsen, 1993). Кроме того, в отличие от морской камбалы и лиманды, в питании которых доминировали моллюски и полихеты, сезонные изменения состава пищи камбалы-ерша в этом фьорде были выражены слабо.

В европейских морях основу питания камбалы-ерша также составляют бентосные организмы различных групп (Pihl, 1985; Ntiba, Harding, 1993; Amezcua, Nash, Veale, 2003).

В Северо-Западной Атлантике (шельф США и Канады) основу питания камбалы-ерша составляли бентосные организмы – иглокожие (в основном офиуры), а также моллюски и черви (Константинов, Турук, Плеханова, 1990; Pitt, 1973; Zamarro, 1992; Feeding chronology..., 2000; Link, Bolles, Milliken, 2002; González, Román, Paz, 2003, 2005).

В то же время, по данным других авторов (Packer, Watling, Langton, 1994; Link, Bolles, Milliken, 2002), основу питания камбалы-ерша на шельфе США и Канады составляли почти исключительно офиуры, причем четко выраженных изменений в составе пищи рыб разного размера выявлено не было. В связи с этим ими был сделан

вывод о том, что камбала-ерш является уникальным и нетипичным видом в Северо-Западной Атлантике, специализирующимся на питании иглокожими.

В питании молоди в возрасте до 1 года доминировали полихеты, а также ракообразные (гаммариды и мизиды) и моллюски (Bowman, 1981).

Таким образом, в Баренцевом море молодь камбалы-ерша относится к бентофагам, а взрослые особи – к хищно-бентоядным видам.

Таблица 5.1.57

Состав пищи камбалы-ерша в 1991-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m*	%f**	
Phaeophyta	0,02	0,1	
Foraminiferida	+	+	
Porifera	+	+	
Scyphozoa	0,01	+	
Anthozoa	+	+	
Actinaria	0,58	0,8	0,4-3,9
Ctenophora	0,06	0,2	
Rhynchocoela (nemertina)	0,02	+	
Annelida	1,34	1,6	10-37
Polychaeta	1,68	2,4	2-35
Mollusca	0,01	+	
Gastropoda	0,26	0,4	1,0-2,4
Bivalvia	1,11	1,9	0,5-3,0
<i>Nucula</i> sp.	0,02	0,1	4,0-4,9
<i>Arca</i> sp.	+	+	0,5-0,69
Pectinidae	0,11	0,4	0,3-2,5
<i>Pecten</i> sp.	+	+	1,0-2,4
Articidae	+	+	
Scaphopoda	+	+	
Cephalopoda	0,02	+	
Theutida	0,13	+	
Octopodida	0,03	+	
Pantopoda	0,02	+	
Crustacea	0,03	+	
Mysidacea	+	+	
Isopoda	0,06	0,2	2,5-3,9
Idoteidae	0,04	0,1	4,0-4,9
<i>Mesidotea</i> sp.	+	+	
Gammaridea	0,14	0,6	0,5-4,0
Hyperiididae	0,08	0,1	3,0-3,5
<i>Parathemisto</i> sp.	0,17	0,1	
<i>Parathemisto libellula</i>	0,07	+	
<i>Parathemisto abyssorum</i>	+	+	1,5-1,9
Euphausiidae	0,88	1,1	1,5-3,0
Decapoda	0,01	+	
Caridea	0,32	0,4	1,0-6,9
<i>Pasiphaea</i> sp.	0,04	+	
<i>Spirontocaris</i> sp.	+	+	
Pandalidae	0,04	+	
<i>Pandalus</i> sp.	0,14	0,1	4,0-7,9
<i>Pandalus borealis</i>	1,44	1,5	1-12
Crangonidae	0,06	0,1	4,0-7,9
<i>Crangon</i> sp.	0,02	+	

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m*	%f**	
<i>Sclerocrangon</i> sp.	0,09	0,2	3,0-9,9
<i>Sabinea</i> sp.	0,07	0,1	6,0-8,9
<i>Sabinea septemcarinata</i>	0,08	0,1	
<i>Pagurus</i> sp.	0,26	0,3	0,5-2,0
<i>Brachyura</i>	0,03	0,1	
<i>Hyas</i> sp.	0,11	0,1	1,0-2,4
<i>Sipuncula</i>	+	+	
<i>Priapulida</i>	0,01	+	17,0-17,9
<i>Echinodermata</i>	0,09	0,1	
<i>Asteroidea</i>	0,09	0,2	1,5-3,9
<i>Ctenodiscus crispatus</i>	0,01	+	
<i>Ophiuroidea</i>	1,97	3,7	0,1-2,4
<i>Ophiura</i> sp.	0,01	0,1	0,3-1,9
<i>Ophiopholis aculeata</i>	0,01	0,1	0,5-1,4
<i>Echinoidea</i>	0,18	0,2	0,1-1,4
<i>Strongylocentrotus</i> sp.	+	+	0,1-0,9
<i>Strongylocentrotus droebachiensis</i>	+	+	0,7-1,9
<i>Holothuroidea</i>	0,07	0,1	9,0-9,9
<i>Crinoidea</i>	0,01	+	
<i>Asciacea</i>	+	+	
<i>Appendicularia</i> (larvacea)	0,01	+	
<i>Rajidae</i>	0,01	+	3,0-5,9
<i>Teleostei</i> var. (и личинки)	5,84	3,5	8,0-17,9
<i>Clupea</i> spp.	0,21	0,1	8,0-17,9
<i>Clupea harengus</i>	0,11	0,1	7,0-15,9
<i>Mallotus villosus</i>	25,45	7,2	3,0-18,9
<i>Myctophidae</i>	+	+	6,0-6,9
<i>Gadidae</i>	0,10	0,1	9,0-13,9
<i>Boreogadus saida</i>	8,11	2,8	3,0-22,9
<i>Gadus morhua</i>	6,55	2,3	6,0-19,9
<i>Pollachius virens</i>	0,02	+	
<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	1,84	0,5	6,0-17,9
<i>Trisopterus esmarkii</i>	0,02	+	
<i>Gymnelis</i> sp.	0,02	+	7,0-14,9
<i>Lycodes</i> sp.	0,10	0,1	10,0-18,9
<i>Lycodes seminudus</i>	0,01	+	10,0-10,9
<i>Lycodes pallidus</i>	0,01	+	14,0-14,9
<i>Lycodonus flagellicauda</i>	0,01	+	25,0-25,9
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	0,01	+	6,0-6,9
<i>Sebastes</i> sp.	0,08	0,1	7,0-11,9
<i>Sebastes mentella</i>	0,03	+	8,0-10,9
<i>Icelus</i> sp.	0,02	+	
<i>Cottidae</i>	0,43	0,3	2,5-10,9
<i>Artediellus atlanticus</i>	0,02	+	3,0-5,9
<i>Gymnocanthus tricuspis</i>	0,04	+	4,0-10,9
<i>Triglops</i> sp.	1,40	0,6	4,0-13,9
<i>Triglops pingelii</i>	0,01	+	
<i>Triglops murrayi</i>	0,08	+	5,0-12,9
<i>Triglops nybelini</i>	0,01	+	
<i>Cottunculus microps</i>	0,01	+	
<i>Agonidae</i>	0,03	+	6,0-14,9
<i>Ulcina olriki</i>	+	+	7,0-7,9
<i>Leptagonus decagonus</i>	0,01	+	7,0-9,9
<i>Careproctus</i> sp.	0,01	+	9,0-9,9

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m*	%f**	
<i>Liparis</i> spp.	0,09	0,1	6,0-12,9
<i>Liparis fabricii</i>	0,05	+	6,0-12,9
<i>Anarhichas</i> sp.	+	+	3,0-3,9
Stichaeidae	0,15	0,1	7,0-12,9
<i>Lumpenus</i> sp.	1,00	0,7	4,0-32,9
<i>Lumpenus lampraeformis</i>	+	+	
<i>Leptoclinus</i> sp.	0,03	+	7,0-18,9
<i>Leptoclinus maculatus</i>	0,11	0,1	8,0-16,9
Ammodytidae	0,18	0,1	8,0-10,9
Pleuronectidae	0,01	+	
<i>Hippoglossoides platessoides</i>	0,14	0,1	4,0-15,9
<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	+	+	
Прочая пища			
Отходы промысла	31,12	4,8	
Кол-во исследованных рыб		23699	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %		60,0	
Ср. балл наполнения желудков		0,7	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰		282,63	

*+ – значение менее 0,01 %.

**+ – значение менее 0,1 %.

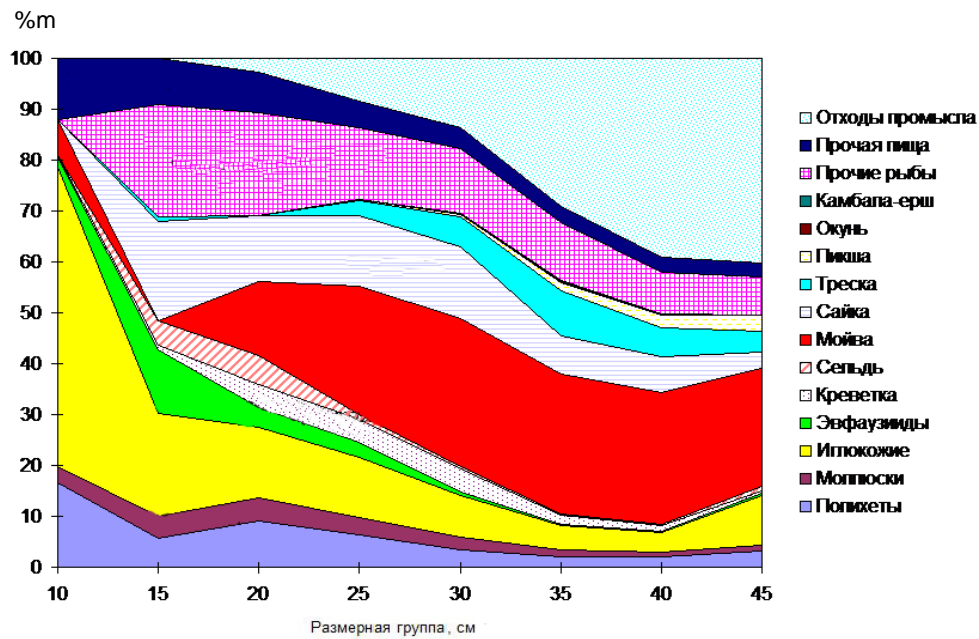


Рис. 5.1.26. Состав пищи камбалы-ерша различных размерных групп в 1991-2010 гг.

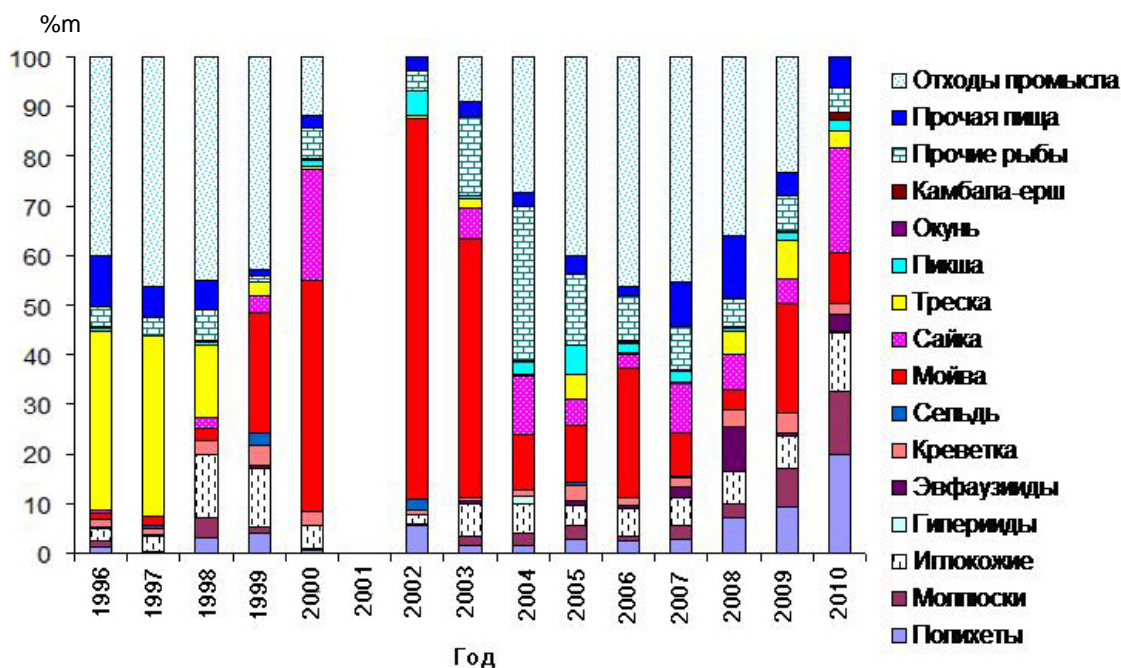


Рис. 5.1.27. Межгодовая динамика состава пищи камбалы-ерша в 1996-2010 гг.

Атлантический белокопый палтус Hippoglossus hippoglossus

Данные о питании белокопорого палтуса в Баренцевом море отсутствуют. Имеются лишь указания на питание молоди палтуса крупными ракообразными (крабы, креветки) и рыбами, а особей длиной более 30-35 см – исключительно рыбами различных видов (треска, пикша, окунь, песчанка, сельдь, мойва и пр.) (Андрияшев, 1954).

В 2000-2010 гг. в желудках рыбы были обнаружены представители 11 таксонов (табл. 5.1.58). В питании палтуса в Баренцевом море доминировали рыбы (суммарно 69 %m), из которых встречались только треска и пикша. Кроме того, значительную роль в питании этого вида играли отходы промысла, доля которых составляла 24 %m. Значение донных декапод (крабы и креветки) было невелико и не превышало 5 %m. В небольших количествах в желудках встречались также кальмары.

Незначительное количество имеющегося материала не позволяет проследить какие-либо закономерности в размерной, сезонной, пространственной или межгодовой динамике питания этого вида.

Данные о питании рыбы в других районах Северной Атлантики также немногочисленны.

В Северо-Западной Атлантике (шельф США и Канады) в питании белокопорого палтуса доминировали рыбы (тресковые, песчанки, мелкие пелагические рыбы), а также головоногие моллюски и крабы (McIntyre, 1953; Bolles, Milliken, 2002).

Особей длиной менее 30 см питаются исключительно ракообразными (раки-отшельники, креветки, крабы и мизиды) (Haug, 1990). Среднеразмерные особи длиной 30-60 см у Фарерских о-вов, Исландии и Шотландии питались декаподами (раки-отшельники) и рыбами различных видов, в основном молодь тресковых и песчанками (McIntyre, 1953; Rae, 1959; Kohler, 1967).

Таким образом, атлантический белокорый палтус относится к типичным хищным видам, основу питания которого составляют рыбы различных видов и, в меньшей степени, крупные донные ракообразные.

Таблица 5.1.58

Состав пищи атлантического белокорого палтуса в 2000-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m	%f	
Theutida	0,72	1,3	
<i>Spirontocaris</i> sp.	0,78	3,8	
<i>Pandalus borealis</i>	0,08	1,3	
<i>Crangon</i> sp.	0,25	1,3	
<i>Sabinea</i> sp.	0,37	5,1	
Paguridae	1,57	7,6	
Brachyura	1,13	2,5	
<i>Hyas</i> sp.	1,02	5,1	
Teleostei var.	19,97	8,9	
<i>Gadus morhua</i>	23,97	8,9	20-21
<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	25,33	7,6	
Отходы промысла	24,83	10,1	
Кол-во исследованных рыб		85	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %		52,9	
Ср. балл наполнения желудков		0,9	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰		173,45	

Лиманда Limanda limanda

Первые данные о питании лиманды в Баренцевом море были получены еще в довоенный период. По данным В. К. Есипова и Г. С. Слестникова (1932), в питании рыбы доминировали брюхоногие моллюски (*Margarita helicina* и *Lacuna divaricata*), а также встречались капреллиды, крабы *H. araneus*, офиуры и трубки полихет. По данным А. И. Булычевой (1948), основу питания в Баренцевом море составляли двустворчатые моллюски (*Pecten islandicus*), рак-отшельник *Eupagurus pubescens* и офиуры *Ophiura robusta*, а также полихеты.

В 1999-2001 гг. было выявлено (Руднев, Тростянский, 2005), что в осенне-зимний период интенсивность питания лиманды была низкая, в питании доминировали двустворчатые моллюски (октябрь – декабрь) и рыбы, в том числе мойва (январь – март). Кроме того, в этот период в питании встречались черви (сипункулиды и полихеты), песчанка, ракообразные, офиуры, брюхоногие моллюски и офиуры. В весенне-летний период интенсивность питания лиманды повышается, а в пищевом составе преобладают черви, песчанка и двустворчатые моллюски.

В 2002-2010 гг. в желудках рыбы были отмечены представители 16 таксонов (табл. 5.1.59). Основу питания лиманды составляли рыбы (суммарно 49 %m) и, в меньшей степени, черви и моллюски (19 и 6 %m соответственно). Из рыб лиманда питалась преимущественно песчанкой, кроме того, в желудках отмечалась мойва, но ее доля не превышала 1 %m.

Четко выраженных изменений в составе пищи лиманды различных размерных групп не отмечалось (рис. 5.1.28). Можно лишь отметить доминирование брюхоногих

моллюсков в питании рыб длиной до 15 см и возрастание значения песчанок у рыб длиной 30-35 см.

Таблица 5.1.59

Состав пищи лиманды в 2002-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m	%f	
Actinaria	0,73	1,1	
Annelida	18,44	20,9	
Polychaeta	0,83	3,0	
Gastropoda	0,73	2,3	
Bivalvia	5,68	6,8	
<i>Serripes groenlandicus</i>	0,25	0,4	
Octopodida	0,95	0,4	
Crustacea	1,99	0,8	
Gammaridea	0,01	0,4	
Euphausiidae	0,66	2,7	
<i>Eupagurus</i> sp.	0,09	0,4	
Ophiuroidea	0,24	1,5	
Holothuroidea	0,37	0,8	
Teleostei var.	11,38	6,5	
<i>Mallotus villosus</i>	0,95	0,4	
<i>Ammodytes</i> sp.	37,34	11,0	10,0-14,9
Переваренная пища	4,45	3,8	
Отходы промысла	14,92	6,1	
Кол-во исследованных рыб			263
Кол-во рыб с пустыми желудками, %			41,4
Ср. балл наполнения желудков			0,9
Ср. индекс наполнения желудков, ‰			242,02

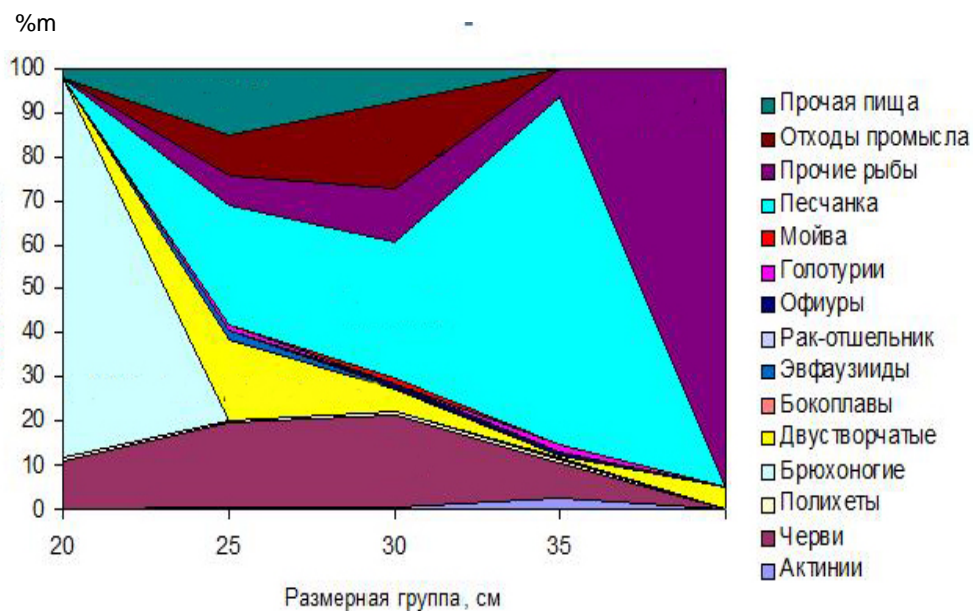


Рис. 5.1.28. Состав пищи лиманды различных размерных групп в 2002-2010 гг.

В других европейских морях (Северное море, Балтийское море, побережье Норвегии и др.) основу питания лиманды также составляли бентосные организмы различных групп – двустворчатые моллюски, полихеты и др. (Braber, Groot, 1973; Lande, 1976b; Pihl, 1985; Creutzberg, Dunievel, 1986; Knust, 1986, 1987; Clerck, Torreele, 1988; Carter C., Grove, Carter D., 1991; Amezcua, Nash, Veale, 2003; Macro-benthic prey availability..., 2011)

Таким образом, лиманда относится к бентофагам.

Полярная камбала *Liopsetta glacialis*

Данные о питании полярной камбалы в Баренцевом море немногочисленны. В Печорском заливе камбала питается в основном мелкими полихетами и моллюсками, преимущественно *Macoma baltica* (Корнилова, 1971а). В питании встречались также рыбы (навага).

В Карской губе рыба питается в основном мелкими двустворчатыми моллюсками (*Tellina*, *Cyrtodaria*), а также ракообразными (*Mesidothea*, *Pontoporeia*, *Gammarus*), гефиреями, полихетами и другими мелкими донными беспозвоночными (Андрияшев, 1954).

В Канадской Арктике (море Бофорта) в желудках рыбы отмечено 19 видов морских организмов (Atkinson, Percu, 1992). Основу питания составляли полихеты, асцидии и двустворчатые моллюски *M. baltica* (61, 32 и 5 %m соответственно).

В Белом море камбала питается моллюсками, полихетами и гаммаридами (всего 17 таксонов) в весенне-осенний период, практически не питаясь зимой (Кудерский, Русанова, 1963; Никольская, Веригина, 1974; Калякина, Цветков, 1984).

Таким образом, полярная камбала является типичным бентофагом.

Малоротая камбала *Microstomus kitt*

Данные о питании малоротой камбалы в Баренцевом море отсутствуют. Имеются лишь общие указания на питание рыбы бентосными организмами – полихетами (Sabellidae, Maldanidae, Owenidae) и, в меньшей степени, ракообразными (Amphipoda, рак-отшельник и пр.), мелкими моллюсками, офиурами, актиниями и др. (Андрияшев, 1954).

В 1993-2007 гг. были анализированы только 13 желудков малоротой камбалы, из которых 61,5 % были пустыми, интенсивность питания очень низкая (средний БН – 0,8, средний ИН – 10,73 ⁰/000). В желудках были отмечены всего три таксона – полихеты (88 %m), которые составляли основу питания, а также гаммариды и хитоны (Loricata) (по 6 %m.)

В питании рыбы в морях Северо-Восточной Атлантики также доминируют бентосные организмы различных групп с преобладанием полихет и других червей (Bennet, 1956; Rae, 1956; Steinarsson, 1979; Amezcua, Nash, Veale, 2003).

Таким образом, малоротая камбала относится к типичным бентофагам.

Речная камбала *Platichthys flesus*

Исследований питания этого вида камбал в Баренцевом море крайне немного.

По данным А. И. Булычевой (1948), основу питания речной камбалы на литорали Баренцева моря составляли двустворчатые моллюски (мидия *Mytilus edulis*), полихеты (пескожил *Arenicola marinus*) и приапулиды (*Priapulid caudatus*).

По данным В. П. Корниловой (1971а), в различных частях Печорского залива основу питания камбалы составляют моллюски, гаммариды, полихеты, кумовые, кроме того, в питании отмечались рыбы (колюшка, навага и рогатка).

Исследования питания речной камбалы в других районах Северной Атлантики более многочисленны.

Молодь речной камбалы у европейского побережья питается различными бентосными организмами – ракообразными, полихетами, двустворчатыми и брюхоногими моллюсками (Vlas, 1979; Summers 1980; Pihl, 1982; Beaumont, Mann, 1984; Kostrzewska-Szlakowska, Szlakowski, 1990; Jager, Kleef, Tydeman, 1993; Aarnio, Bonsdorff, Rosenback, 1996; Aarnio, Mattila, 2000; The diet and consumption..., 2003; Niche overlap..., 2005). У побережья Дании в зарослях макрофитов 0-группа речной камбалы питалась копеподами, полихетами, гаммаридами и рыбами (бычки), а на песчаных грунтах – гаммаридами и, в меньшей степени, копеподами, мизидами и рыбами (бычки) (Feeding ecology..., 2005).

Таким образом, речная камбала является бентофагом.

Морская камбала *Pleuronectes platessa*

По данным А. И. Булычевой (1948), основу питания морской камбалы в Баренцевом море составляли двустворчатые моллюски (*Macra elliptica* и *Cyprina islandica*), полихеты (*Onuphis conchilega*) и рак-отшельник *E. pubescens*.

В 1970-1980-х гг. были изучены особенности питания морской камбалы в полевых (Антипова, Ковцова, 1982) и экспериментальных (Чинарина, Трошичева, 1983) условиях.

В 1998-2010 гг. в желудках морской камбалы встречались представители 26 таксонов (табл. 5.1.60). Основу питания составляли двустворчатые моллюски и черви (48 и 41 %m соответственно). В то же время следует отметить присутствие в желудках рыбы – мойвы и песчанок, хотя их значение было невелико (менее 1 %m).

В питании морской камбалы были четко выражены изменения состава пищи по мере роста рыб (рис. 5.1.29). У особей длиной до 40 см в питании доминировали черви и полихеты (суммарно 50-61 %m), после чего их значение у более крупных рыб длиной 50-60 см резко снижалось до 13-20 %m. Одновременно отмечалось возрастание значения двустворчатых моллюсков: от 7 %m у рыб длиной до 20 см до 36 %m у рыб длиной до 25 см, а у рыб длиной более 45 см они составляли основу питания (53-69 %m).

Состав пищи морской камбалы в 1980-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m	%f*	
Actinaria	0,40	0,5	
Stenophora	0,29	+	
Rhynchocoela (nemertina)	0,02	0,1	5,0-6,9
Annelida	31,65	27,3	
Polychaeta	9,57	6,4	
Mollusca	0,13	+	
Gastropoda	1,14	1,5	0,7-3,9
Bivalvia	45,41	33,1	
Pectinidae	0,56	0,2	
<i>Serripes groenlandicus</i>	2,14	0,4	
Crustacea	0,05	0,1	
Gammaridea	0,12	0,4	
Euphausiacea	0,07	0,3	
Decapoda var.	0,01	0,1	
Pandalidae var.	0,04	+	
<i>Eupagurus</i> sp.	1,94	0,9	
Brachyura var.	0,07	0,1	
<i>Hyas</i> sp.	0,25	0,1	
Echinodermata	0,24	0,2	
Ophiuroidea	0,63	1,3	
Echinoidea	0,15	0,2	
Holothuroidea	1,93	1,3	
Appendicularia (larvacea)	0,31	0,1	
Pisces var.	0,14	0,1	
<i>Mallotus villosus</i>	0,06	+	
Ammodytidae var.	0,45	2,1	
Прочая пища	1,26	1,9	
Отходы промысла	0,99	0,1	
Кол-во исследованных рыб		4298	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %		50,8	
Ср. балл наполнения желудков		1,0	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰		90,13	

*+ – значение менее 0,1 %.

В связи с относительно небольшим количеством проанализированного материала значительных межгодовых изменений выявить не удалось.

В других европейских морях молодь морской камбалы питается планктонными организмами (копеподы, аппендикулярии, личинки донных беспозвоночных и пр.) (Ryland, 1964; Macro-benthic prey availability..., 2011), а основу питания взрослых особей составляют полихеты, двустворчатые моллюски, а также мелкие ракообразные (гаммариды, мизиды, мелкие креветки и пр.) (Braber, Groot, 1973; Lande, 1973; Vlas, 1979; Pihl, 1985; Clerck, Buseyne, 1989; Carter C., Grove, Carter D., 1991; Rijnsdorp, Vingerhoed, 2001; Amezcua, Nash, Veale, 2003).

В целом морская камбала относится к типичным бентофагам с преобладанием в питании двустворчатых моллюсков, червей и полихет.

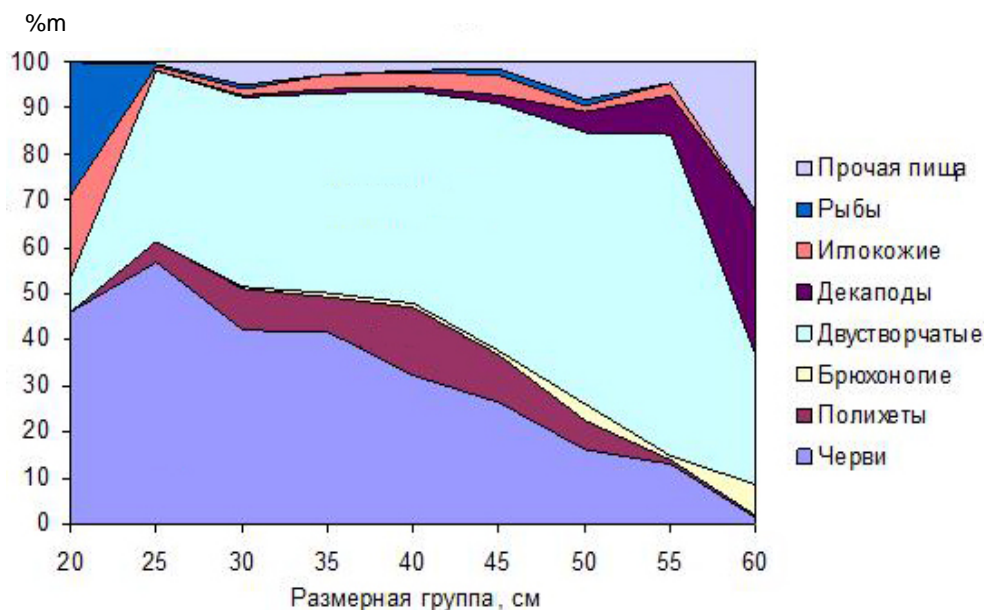


Рис. 5.1.29. Состав пищи морской камбалы различных размерных групп в 1980-2010 гг.

*Атлантический черный (синекорый) палтус *Reinhardtius hippoglossoides**

Широкомасштабные исследования питания черного палтуса в Баренцевом море были начаты Г. П. Низовцевым в 1960-е годы. В этот период на основе данных полевого анализа питания были выявлены основные закономерности сезонной и межгодовой динамики интенсивности питания и состава пищи черного палтуса разных размеров и полов (Низовцев, 1975, 1978, 1989; Nizovtsev, 1969).

А. П. Швагждис обобщил данные полевого анализа палтуса за 1980-1988 гг. (Shvagzhdis, 1990) и выявил сезонные, межгодовые и пространственные изменения в его питании. Было изучено также питание личинок рыбы (Haug, Bjorke, Falk-Petersen, 1989).

Опубликованные более современные данные о питании черного палтуса показали значительные различия в составе его пищи в разных районах моря.

У западного побережья архипелага Шпицберген (Ис-фьорд и Конгс-фьорд) в летний период в питании молоди палтуса доминировали сайка (62,1 %f) и северная креветка (18,4 %f) (Haug, Gulliksen, 1982; Vollen, 1998; Vollen, Albert, Nielssen, 2004).

В юго-западной части моря в 1992-1994 гг. основу питания палтуса составляли головоногие моллюски (*Gonatus fabricii*) и рыбы различных видов, преимущественно сельдь и путассу (Michalsen, Nedreaas, 1998; Hovde, Albert, Nielssen, 2002). Также в питании были отмечены собственная молодь и отходы промысла.

В Медвежинско-Шпицбергенском районе в 1997-2002 гг. в питании палтуса доминировали рыбы (собственная молодь, путассу) и глубоководная креветка *P. tarda*, кроме того, значительную роль в питании играли отходы промысла (Román, González, Paz, 2005).

В 1990-2010 гг. в желудках черного палтуса в Баренцевом море были отмечены представители 97 таксонов (табл. 5.1.61). Основу питания составляли рыбы (суммарно 61 %m), однако из 45 видов рыб только сельдь, мойва, путассу и собственная молодь потреблялись в значительных количествах (9, 5, 4 и 11 %m соответственно). Кроме того, в питании встречались также головоногие моллюски и донные ракообразные (6 и

2 %m соответственно). Значительную долю пищевого комка (27 %m) составляли отходы промысла.

В питании черного палтуса были четко выражены онтогенетические изменения состава пищи (рис. 5.1.30). Особи длиной до 15 см питались почти исключительно планктонными гипериидами (до 50-60 %m). Мелкие и среднеразмерные рыбы длиной 15-40 см переходили на питание мелкими рыбами, в том числе сайкой и мойвой. В питании крупных особей длиной 40-65 см появлялись головоногие моллюски и более крупные виды рыб – сельдь, путассу и молодь трески. Рыбы длиной более 70-75 см интенсивно питались также собственной молодью.

В питании палтуса отмечались межгодовые изменения состава пищи (рис. 5.1.31). В этот период наблюдалось снижение значения головоногих моллюсков от 12-29 %m в 1997-2000 гг. до 2-5 %m в 2004-2010 гг. В то же время следует отметить наметившуюся тенденцию возрастания уровня каннибализма у черного палтуса. Значение собственной молоди в питании взрослых особей возросло от 1-3 %m в 1997-2000 гг. до 15-17 %m в 2005-2006 гг. и даже до 30 %m в 2007 г. Это было обусловлено увеличением перекрытия ареалов молоди и взрослого черного палтуса, а также появлением в последние годы нескольких урожайных поколений этого вида. Отмечалось также возрастание значения путассу как объекта питания черного палтуса, совпавшее с увеличением ее численности в Баренцевом море (от 0,8-2,0 %m в 1997-1999 гг. до 5-12 %m в 2005-2008 гг.).

Более подробно пространственно-временные изменения в питании черного палтуса в последние годы рассмотрены в соответствующих работах (Бензик, 2008, 2010; Бензик, Четыркин, 2010).

Следует отметить, что в Баренцевом море черный палтус потреблял также собственную молодь (Бензик, 2008; Román, González, Paz, 2005). Каннибализм отмечен также у палтуса у побережья Лабрадора, Западной Гренландии (Bowering, Lilly, 1992; Pedersen, Riget, 1992) и Ньюфаундленда (Rodriguez-Marin, Punzón, Paz, 1995; Rodriguez-Marin, Cardenas, Paz, 1997).

Питание черного палтуса в морях Атлантики сходно с питанием палтуса в Баренцевом море. Основу рациона палтуса в Норвежском море (Trophic ecology..., 2000), у Исландии (Solmundsson, 2007), Гренландии (Pedersen, Riget, 1993; Michalsen, Nedreaas, 1998; Woll, Gundersen, 2004; Feeding ecology..., 2006) и в Северо-Западной Атлантике (Chumakov, Podrazhanskaya, 1986; Bowering, Parsons, Lilly, 1984; Bowering, Lilly, 1992; Orr, Bowering, 1997; Rodriguez-Marin, Punzón, Paz, 1995; Rodriguez-Marin, Cardenas, Paz, 1997; Dawe, Bowering, Joy, 1998; Pedersen, Riget, 1992, 1993; Román, González, Paz, 2005; Dwyer, Buren, Koen-Alonso, 2010) составляют рыбы различных видов, состав которых определяется условиями конкретного района, а также кальмары и пелагические ракообразные (гиперииды, северная креветка).

Таким образом, черный палтус относится к хищникам.

Состав пищи атлантического черного (синекорого) палтуса в 1990-2010 гг.

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m*	%f**	
Scyphozoa	0,04	+	
Actinaria	0,02	+	
Ctenophora	0,02	+	
Rhynchozoela (nemertina)	+	+	
Annelida	0,01	+	
Polychaeta	+	+	
<i>Nereis</i> sp.	+	+	
Mollusca	+	+	
Gastropoda	0,02	+	
Limacinidae	+	+	
Clionidae	+	+	
Bivalvia	+	+	
Nuculoida	+	+	
Pectinidae	+	+	
Cephalopoda	0,17	0,02	
Rossia sp.	0,03	+	
Theuthida	4,64	2,2	4,0-33,9
Gonatidae	0,06	0,1	5,0-30,9
<i>Gonatus fabricii</i>	0,01	+	
<i>Ommastrephes sagittatus</i>	0,43	0,2	4,0-4,9
Octopodida	0,96	0,3	8,0-8,9
<i>Bathypolypus arcticus</i>	+	+	
Pantopoda	+	+	
Crustacea	+	+	
Copepoda	+	+	
Mysidacea	+	+	
Idoteidae	+	+	5,0-5,9
Gammaridea	0,10	0,7	1,5-5,9
Hyperiidia	0,30	0,13	1,0-3,9
<i>Parathemisto libellula</i>	0,08	0,1	2,0-2,5
<i>Parathemisto abyssorum</i>	+	+	
Euphausiidae	0,12	0,7	4,0-4,9
Caridea	0,35	1,0	1,0-11,9
Pasiphaeidae	0,03	0,1	7,0-15,9
<i>Pasiphaea</i> sp.	0,14	0,3	
<i>Spirontocaris</i> sp.	+	+	
<i>Hetairus polaris</i>	+	+	
Pandalidae	0,21	0,4	9,0-10,9
<i>Pandalus borealis</i>	1,66	3,5	3,0-12,9
<i>Sclerocrangon</i> sp.	0,02	+	4,0-7,9
<i>Sabinea</i> sp.	+	+	
<i>Sabinea septemcarinata</i>	+	+	
Brachyura	+	+	
Echinodermata	+	+	
Ophiuroidea	+	+	
Echinoidea	+	+	
<i>Strongylocentrotus droebachiensis</i>	+	+	
Holothuroidea	+	+	
Rajidae var.	0,04	0,1	
<i>Raja</i> sp.	+	+	
<i>Raja radiata</i>	0,12	+	40
Teleostei var.	15,46	7,5	14-22

Пищевой организм	Значение в питании		Размерная группа, см
	%m*	%f**	
<i>Clupea harengus</i>	9,75	1,1	10-38
<i>Salmo salar</i>	0,08	+	34
<i>Mallotus villosus</i>	5,78	3,1	4-20
<i>Argentina</i> sp.	0,14	+	30-37
<i>Arctozenus rissoi</i>	0,06	+	11-25
Myctophidae var.	0,09	+	4-15
Gadidae var.	0,33	0,2	10-25
<i>Boreogadus saida</i>	2,85	2,9	3-22
<i>Gadus morhua</i>	2,82	0,5	7-45
<i>Pollachius virens</i>	0,13	+	18-39
<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	2,46	0,4	10-55
<i>Rhinonemus cimbrius</i>	0,02	+	19-28
<i>Micromesistius poutassu</i>	4,93	1,0	13-36
<i>Gaidropsarus argentatus</i>	0,06	+	
<i>Lycodes</i> sp.	1,51	0,2	12-47
<i>Lycodes vahlii</i>	0,01	+	25
<i>Lycodes esmarkii</i>	+	+	12
<i>Lycodes squamiventer</i>	+	+	17
<i>Macrourus berglax</i>	0,17	+	19-44
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	+	+	
Syngnathidae var.	+	+	
<i>Sebastes</i> sp.	1,04	0,1	5-30
<i>Sebastes mentella</i>	0,34	+	14-35
<i>Icelus bicornis</i>	+	+	7
Cottidae var.	0,18	0,1	5-14
<i>Arctodiellus atlanticus</i>	0,04	+	9-12
<i>Triglops</i> sp.	0,06	0,1	2-10
<i>Triglops nybelini</i>	0,01	+	7-10
<i>Cottunculus</i> sp.	0,02	+	15-19
<i>Cottunculus microps</i>	0,06	+	18
Agonidae var.	+	+	
<i>Careproctus</i> sp.	0,05	+	15-16
<i>Careproctus reinhardtii</i>	0,01	+	17
<i>Liparis</i> sp.	0,24	0,4	3-14
<i>Liparis fabricii</i>	0,08	0,1	5-9
<i>Paraliparis bathybius</i>	0,18	0,1	16-25
<i>Cyclopterus lumpus</i>	0,03	+	18
<i>Anarhichas</i> sp.	0,01	+	
Stichaeidae var.	0,01	+	7-13
<i>Lumpenus</i> sp.	0,05	+	9-24
<i>Leptoclinus maculatus</i>	0,01	+	8-13
Pleuronectidae spp.	0,70	0,1	44
<i>Hippoglossoides platessoides</i>	0,70	0,1	4-30
<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	11,04	0,4	10-51
<i>Hippoglossus hippoglossus</i>	0,10	+	
Прочая пища			
Отходы промысла	27,33	3,1	
Кол-во исследованных рыб		40281	
Кол-во рыб с пустыми желудками, %		58,0	
Ср. балл наполнения желудков		0,7	
Ср. индекс наполнения желудков, ‰		279,54	

*+ – значение менее 0,01 %

**+ – значение менее 0,1 %

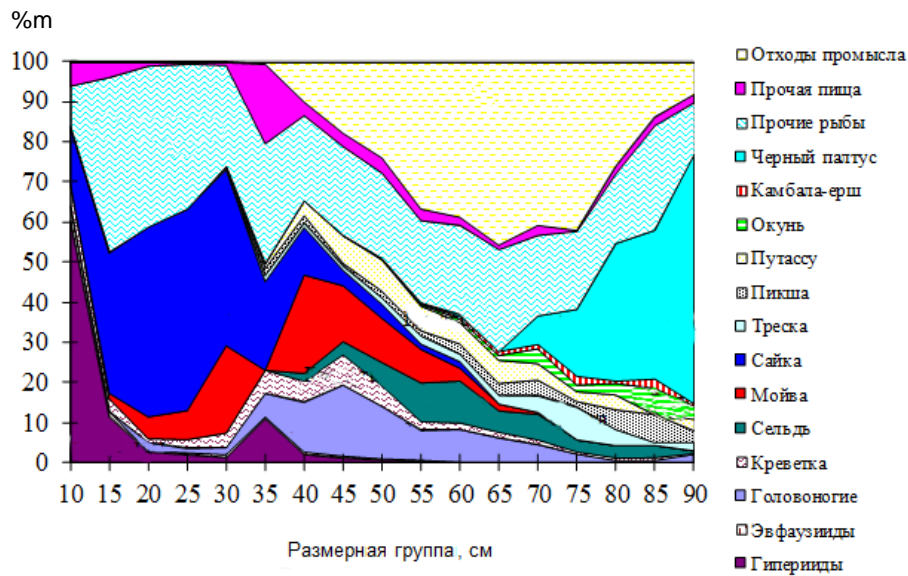


Рис. 5.1.30. Состав пищи атлантического черного (синекорого) палтуса различных размерных групп в 1997-2010 гг.

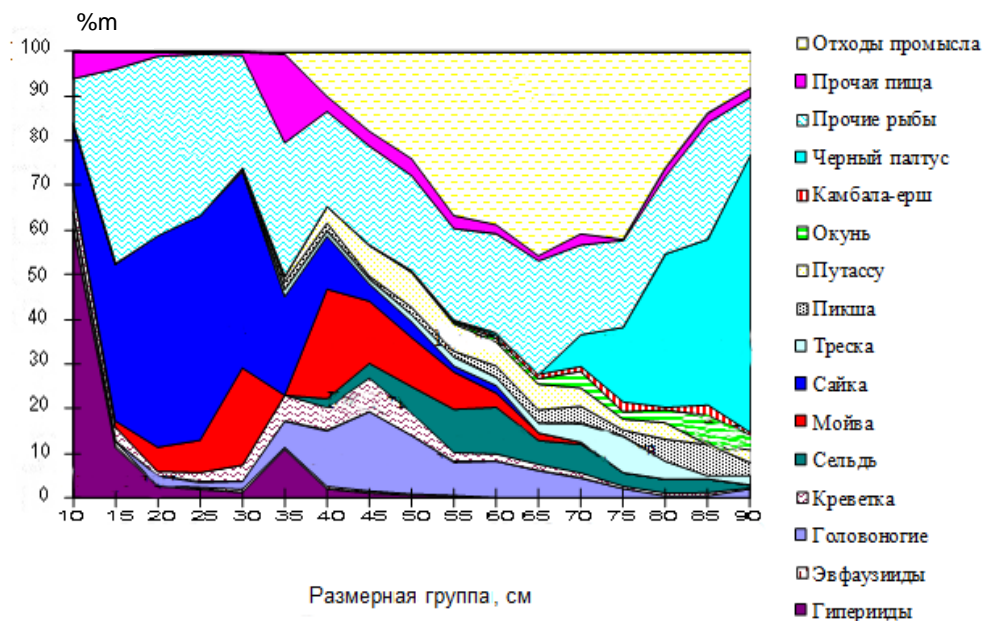


Рис. 5.1.31. Межгодовая динамика состава пищи атлантического черного (синекорого) палтуса в 1997-2010 гг.

5.2. Трофические группировки рыб

Количественные данные о питании рыб массовых видов Баренцева моря, собранные в 1985-2010 гг., позволили выполнить анализ межвидовых трофических связей в ихтиоценозе и выделить трофические группировки рыб Баренцева моря. Такой анализ был выполнен отдельно для промысловых и наиболее массовых крупных видов рыб (у которых было собрано довольно значительное количество желудков в различные годы) и непромысловых мелких видов (у которых, как правило, количество

исследованных желудков было относительно невелико и желудки собирались нерегулярно).

Среди массовых промысловых видов рыб четко выделяются планктофаги (мойва, сайка и сельдь), бентофаги (пикша, морская камбала, лиманда, зубатки, круглый скат) и хищники, включая хищно-бентоядные и планкто-бентоядные виды (треска, черный и белокорый палтусы, окунь-клювач, золотистый окунь, сайда, камбала-ерш, северный макрурус, скаты) (рис. 5.2.1).

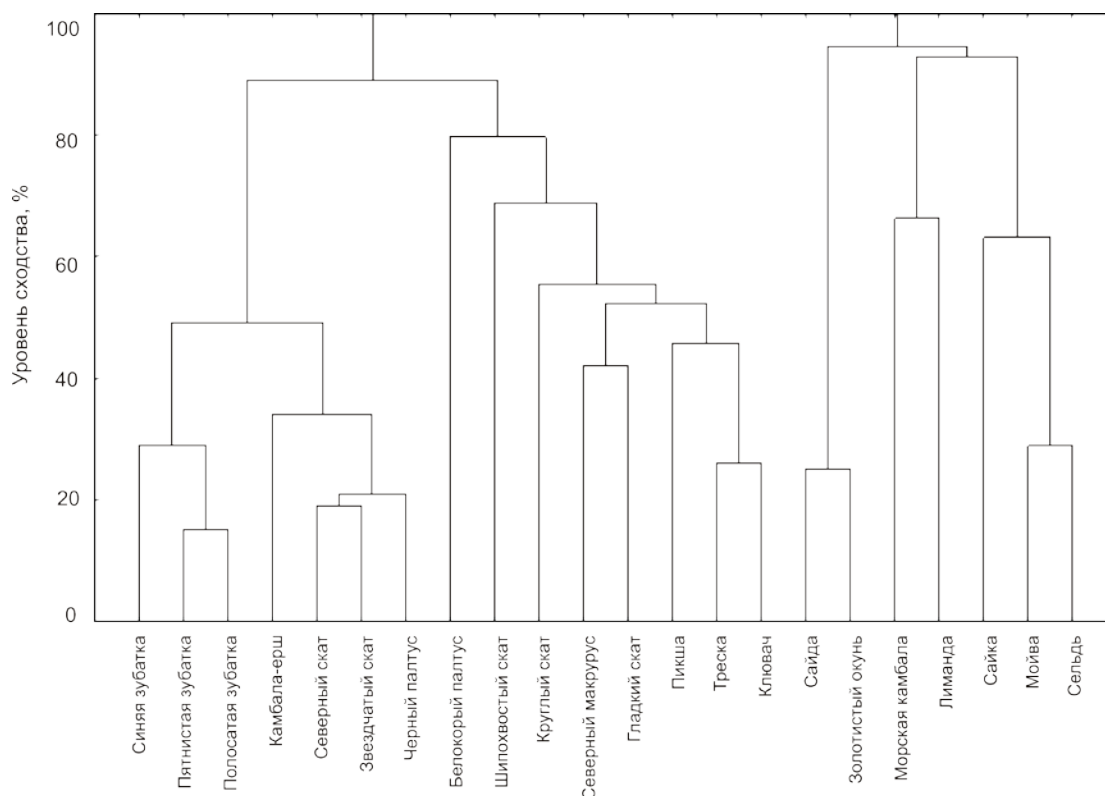


Рис. 5.2.1. Кластерный анализ состава пищи рыб промысловых и крупных непромысловых видов Баренцева моря (по осредненным данным за 1994-2010 гг.)

Следует отметить в питании рыб ряда видов (черный палтус, зубатки, камбала-ерш, звездчатый скат) большую долю отходов промысла (желудочно-кишечные тракты, наживка, в меньшей степени – печень и головы), что ранее не отмечалось. Это может быть вызвано, с одной стороны, возможным недостатком пищи для рыб этих видов в связи с возросшими в последнее десятилетие запасами трески, пикши и черного палтуса, с другой стороны, это можно рассматривать как использование рыбами этих видов дополнительных пищевых ресурсов, что в целом благоприятно сказывается на переносе энергии в экосистеме Баренцева моря.

Данные о питании рыб непромысловых и ряда других крупных видов, не являющихся промысловыми в Баренцевом море, показали, что эти виды относятся к тем же трофическим группам, что и промысловые (рис. 5.2.2).

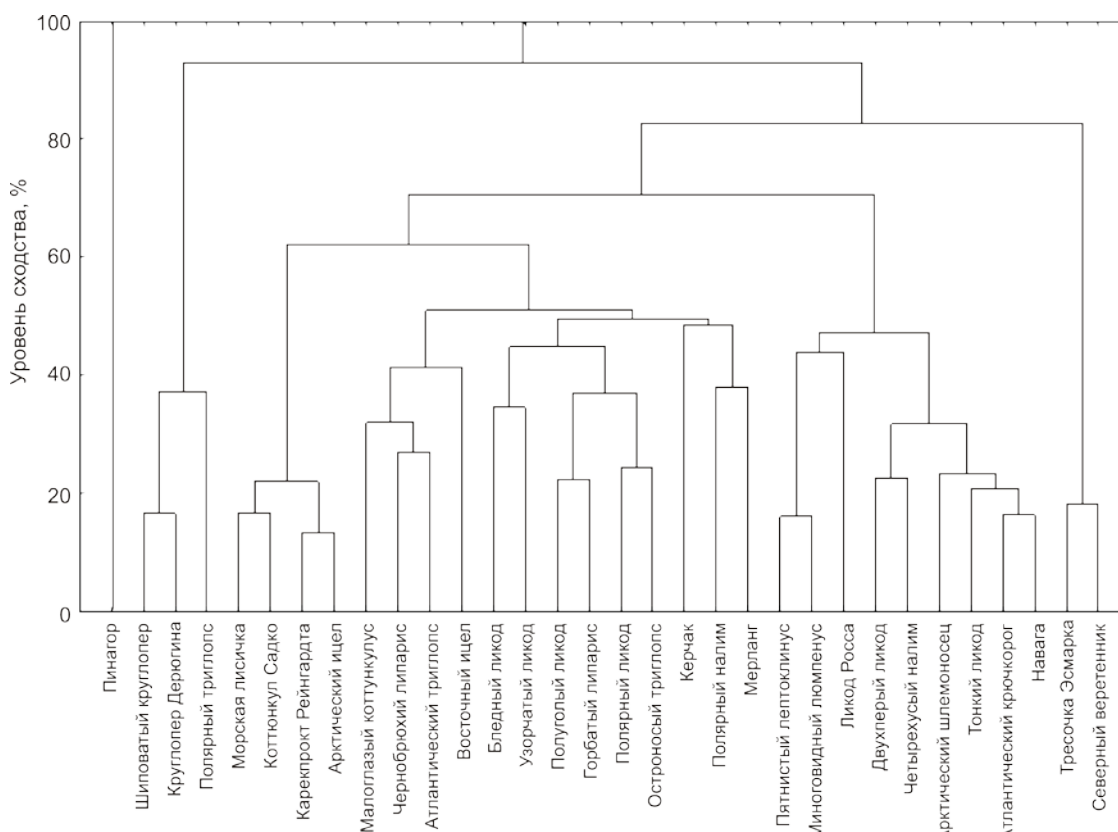


Рис. 5.2.2. Кластерный анализ состава пищи рыб непромысловых и малоизученных видов Баренцева моря (по осредненным данным за 1994-2010 гг.)

Из непромысловых и малоизученных видов рыб Баренцева моря большинство являются бентофагами, в питании которых доминирует бентос различных таксономических групп. У рыб некоторых из этих видов в питании также может быть велико значение планктона (чернобрюхий липарис) или рыб (горбатый липарис, полуголый ликод). Только шесть видов относятся к планктофагам с доминированием в питании эвфаузиид (тресочка Эсмарка и северный веретенник), гипериид (круглоперы и полярный триглопс) или гребневиков (пинагор). Три вида относятся к хищникам или хищно-бентоядным видам (европейский керчак, полярный налим и мерланг). В связи с этим экологическая роль рыб непромысловых видов в экосистеме Баренцева моря может быть весьма значительной.

В северной части моря одними из наиболее массовых видов являются такие непромысловые виды, как полярный триглопс и чернобрюхий липарис, которые питаются зоопланктоном (гиперииды, эвфаузииды) и являются пищевыми конкурентами для мойвы и сайки. В то же время триглопс и липарис интенсивно потребляются треской, заходящей в летний период на откорм в северную часть моря, и молодью черного палтуса, в течение всего года распределяющейся в этих районах. В связи с этим триглопсы и липарисы (наряду с мойвой и сайкой) играют значительную роль в переносе энергии из северной части моря в южные районы.

Увеличение численности тепловодных видов, заходящих на откорм в Баренцево море, может привести к усилению пресса хищничества на планктонные сообщества (тресочка Эсмарка, аргентина), а также выеданию массовых пелагических рыб и молоди промысловых донных рыб, в частности трески и пикши (путассу, мерланг, крупные скаты)

Среди исследованных видов рыб по характеру питания выделены несколько групп: планктофаги (9 видов), бентофаги (27 видов), хищно-бентоядные (5 видов), хищники (11 видов). Наибольшее количество видов являются бентофагами, на втором месте по количеству видов находятся хищники (включая хищно-бентоядные виды), доля планктофагов невелика.

Трофическая структура ихтиоценоза Баренцева моря в целом сходна со структурами морей Северной Атлантики (табл. 5.2.1). В то же время, по сравнению с морями Арктики, в Баренцевом море отмечается более высокая доля хищных видов (24 % против 5-15 %) и более низкая доля бентоядных видов (38 % против 44-67 %) (табл. 5.2.2). При этом суммарная доля планктоядных и хищно-бентоядных видов в Баренцевом море сходна с долей в других арктических морях.

Таблица 5.2.1

Соотношение видов различных трофических групп в Баренцевом море и других частях Северной Атлантики (%)

Трофическая группа	Шельф Лабрадора-Ньюфаундленда	Шельф Скотии	Исландия	Гренландский шельф	Баренцево море	Фарерское плато	Северное море
Детритоядные	0,6	-	-	-	0,5	-	0,5
Планктоядные	25,1	20,1	24,1	27,9	24,8	25,2	22,1
Бентоядные	37,4	36,5	37,1	37,9	38,3	40,2	39,5
Хищно-бентоядные	17,0	15,1	11,5	7,3	12,1	13,9	14,5
Рыбоядные	19,9	28,2	27,3	26,9	24,3	20,7	23,9
Общее кол-во видов	171	197	242	219	222	174	188

Таблица 5.2.2

Соотношение видов различных трофических групп в Баренцевом море и других морях Арктики (%)

Трофическая группа	Белое море	Баренцево море	Карское море	Море Лаптевых	Восточно-Сибирское море	Чукотское море
Детритоядные	-	0,5	-	-	-	-
Планктоядные	23,1	24,8	25,0	23,1	28,0	15,8
Бентоядные	44,2	38,3	53,3	66,7	44,0	57,9
Хищно-бентоядные	17,3	12,1	11,7	10,3	20,0	21,1
Рыбоядные	15,4	24,3	10,0	-	8,0	5,3
Общее кол-во видов	52	222	58	39	25	32

6. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ДАННЫХ О СТРУКТУРЕ И ТРОФИЧЕСКИХ СВЯЗЯХ В ИХТИОЦЕНЕ ДЛЯ РЕГУЛИРОВАНИЯ МНОГОВИДОВОГО ПРОМЫСЛА В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ

На протяжении последних двух столетий Северная Атлантика, включающая в себя Баренцево море, является одним из наиболее важных районов рыболовства как для России, так и для других стран. В течение последних 50-60 лет здесь были отмечены значительные флюктуации численности и биомассы наиболее важных промысловых видов рыб (Livingston, Tjelmeland, 2000). Почти полное исчезновение атлантическо-скандинавской сельди в Норвежском море на 20 лет (1968-1988 гг.) и повторяющиеся коллапсы запаса мойвы в Баренцевом море после 1984 г. – наиболее яркие примеры того, как драматические изменения в состоянии запасов пелагических рыб оказывали влияние на всю экосистему этих районов в целом (Hamre, 1994). Увеличивающийся пресс промысла на экосистемы и вовлечение в промысел видов с более низких трофических уровней были наиболее характерны для морей Северного полушария (Fishing down marine..., 1998; Fishing down Canadian..., 2001; Fishing down the deep..., 2006 и др.), что привело к существенным изменениям в трофических связях этих морей. Увеличение интенсивности эксплуатации не гарантировало получение долгосрочного устойчивого вылова и после кратковременного увеличения уловов структура экосистем могла изменяться таким образом, что могло привести к потере важных промысловых объектов. Наиболее характерным примером этого является, например, Северо-Западная Атлантика, где чрезмерный вылов трески в конце XX в. привел к тому, что ее место в экосистеме заняли другие малоценные в промысловом отношении рыбы, в том числе хрящевые (скаты) (Fogarty, Murawski, 1998; Garrison, Link, 2000; Link, 2007), а роль наиболее важного высшего хищника стал играть гренландский тюлень (Seals, cod and forage fish..., 2009). Кроме того, на функционирование и структуру морских экосистем влияют также климатические изменения, и часто воздействие промысла и климата не могут быть разделены (Loeng, Drinkwater, 2007).

Снижение численности промысловых гидробионтов и изменения в видовом разнообразии организмов на различных трофических уровнях привели ученых и рыбопромышленников к пониманию того, что управление одновидовым промыслом является неэффективным, и при управлении рыболовством необходимо учитывать межвидовые взаимоотношения в экосистеме (Link, 2002; Garcia, Leiva Moreno, 2003; Browman, Stergiou, 2004; Jennings, 2004). В связи с этим в мировой практике управления рыболовством был принят так называемый экосистемный подход, который стал использоваться многими международными научными организациями, в том числе Международным Советом по изучению моря – ИКЕС (International Council on the Exploration of Sea [ICES]). Несмотря на довольно ограниченное практическое использование подхода в настоящее время, это позволило получить значительно больше информации о процессах, происходящих в экосистемах, выявить основные пути переноса энергии в них и оценить устойчивость экосистем к влиянию условий окружающей среды и антропогенному воздействию. Например, К. Т. Франк с соавторами (Frank, Petrie, Shackell, 2007) предложил дать количественную оценку взаимодействий, связывающих промысловую эксплуатацию, видовое богатство и изменчивость климата, что могло бы обеспечить прямое измерение возможных уровней рыболовства и обеспечить лучшее понимание устойчивости и трофического контроля в морских экосистемах.

В Баренцевом море в течение длительного периода при регулировании рыболовства использовался одновидовый подход, при котором оценивались различные показатели популяции одного вида (величина запаса, вылов, пополнение, биологические характеристики и т.д.). Однако с середины 1980-х годов, после первого коллапса запаса мойвы и снижения запаса трески, стала очевидной необходимость учета многовидовых взаимоотношений в экосистеме Баренцева моря в целом.

В связи с этим в ПИНРО (совместно с ВНИРО) и БИМИ начались работы по разработке сначала двухвидовых моделей: треска – креветка, треска – мойва и т.д. (Влияние трески на динамику..., 1992; Коржев, Третьяк, 1992; Ушаков, Коржев, Третьяк, 1992; Беренбойм, Коржев, 1997), а затем и многовидовых моделей промыслового сообщества Баренцева моря: многовидовой MSVPA (Коржев, Третьяк, Долгов, 1996; Коржев, Долгов, 1999; Третьяк, Коржев, Долгов, 1999), MULTSPEC (Description of a multispecies model..., 1992; Bogstad, Hiis Hauge, Ulltang, 1995a,b, 1997; Tjelmeland, Bogstad, 1998), GADGET (Modelling multispecies interactions..., 2009; Howell, Bogstad, 2010), CONCOD (Филин, Гаврилик, 2001), STOCOBAR (Filin, 2005) и др. (Ecosystem model..., 2001; Froysa, Bogstad, Skagen, 2002; Gjøsaeter, Bogstad, Tjelmeland, 2002; Tjelmeland, 2005). Некоторые из этих моделей стали использовать для оценки запасов промысловых рыб с учетом их питания или потребления другими хищниками.

Для Баренцева моря характерны 5-6 трофических уровней, что сходно с другими похожими морскими экосистемами (Christensen, Pauly, 1993; Trites, 2003). Пищевая цепь Баренцева моря может быть представлена в обобщенном виде следующим образом: фитопланктон → *Calanus* spp./эвфаузииды → мойва → треска → морские млекопитающие/птицы → белый медведь. Кроме того, часть энергии уходит в донные сообщества, которые менее энергетически эффективны с точки зрения ассимиляции и продуктивности из-за твердых покровов тела у многих бентосных организмов.

Короткие пищевые цепи могут быть биологически более эффективны с точки зрения формирования вторичной продукции, но в то же время это может оказывать негативное влияние на успешность откорма конкретных хищников. Как было показано ранее (Ярагина, Долгов, Киселева, 2003), переход трески на питание зоопланктоном (эвфаузииды и гиперииды) при низком запасе мойвы не может обеспечить высокий уровень жирности рыбы вследствие более низкой калорийности ракообразных. Калорийность эвфаузиид и гипериид составляет в среднем 0,93 ккал (3,89 кДж) на 1 г сырой массы, по сравнению с 1,67 ккал (6,99 кДж) у мойвы (Jobling, 1982). Поэтому питание баренцевоморской трески более крупной и более энергетически ценной мойвой обеспечивает более высокий темп роста и созревания (Dependence of the Barents sea cod..., 1994; Growth of Arcto-Norwegian cod..., 1995).

Особенности трофической структуры экосистемы Баренцева моря состоят в том, что кормовая база и характерные черты контроля переноса энергии в трофических цепях обеспечивают благоприятные условия для существования и восстановления запасов рыб, в том числе промысловых.

В течение последних 30 лет в Баренцевом море произошли три коллапса запаса мойвы – в 1986-1988, 1994-1996 и 2003-2005 гг. (Report of the Arctic Fisheries..., 2011). С одной стороны, это может характеризовать экосистему Баренцева моря как неустойчивую и подверженную сильным изменениям под воздействием промысла и климатических изменений, с другой стороны, быстрое восстановление мойвы (не более 3-5 лет) свидетельствует скорее о высокой степени устойчивости экосистемы и способности к быстрому возвращению к исходному (или близкому к исходному)

состоянию. Быстрое восстановление запаса мойвы особенно наглядно по сравнению с длительным периодом восстановления запаса сельди в Норвежском море, сходном по своим биопродукционным характеристикам с Баренцевым, но имеющим более простую трофическую структуру (Yaragina, Dolgov, 2009). Устойчивость экосистемы Баренцева моря подтверждается также ростом запасов многих донных рыб (трески, пикши) (Report of the Arctic Fisheries..., 2011) и одновременно высоким уровнем численности макрозоопланктона (Structural changes..., 2013) и запасов пелагических рыб (мойва, сайка) (Survey report..., 2010; Report of the Arctic Fisheries..., 2011)

В связи с этим в настоящей главе будут рассмотрены два наиболее интересных, на наш взгляд, аспекта – воздействие хищничества наиболее массовых видов рыб на состояние запасов промысловых гидробионтов и значение особенностей видовой и трофической структуры сообществ рыб для популяции трески как ключевого вида в экосистеме Баренцева моря.

6.1. Использование данных по потреблению промысловых гидробионтов в оценке запасов рыб

Для ведения рационального промысла морских биологических ресурсов необходимо иметь достоверные данные о величинах запасов промысловых гидробионтов, а также о процессах, регулирующих их численность и биомассу, – пополнение и убыль популяций промысловых видов. Знания о пополнении промыслового запаса различных видов рыб и факторах, на него влияющих (состояние нерестового запаса, урожайность поколений, условия выживания и пр.), а также об убыли популяций промысловых гидробионтов в результате промысла (промысловая смертность), были получены для большинства промысловых видов рыб Баренцева моря уже достаточно давно и активно используются в промысловом прогнозировании и оценке величины возможного вылова рыб этих видов.

В то же время естественная смертность промысловых гидробионтов по причине хищничества для Баренцева моря долгое время оставалась неизученной и не учитывалась при прогнозировании состояния запасов рыб и оценке величины их возможного вылова.

Только с 1984 г., в связи с широкомасштабным сбором данных по питанию и экспериментами в аквариальных условиях, стало возможным получить надежные оценки выедания промысловых гидробионтов сначала треской, а затем и некоторыми другими видами массовых рыб Баренцева моря.

6.1.1. Потребление пищи рыбами массовых видов

Полноценные данные о составе пищи и разработанные методические подходы по оценке суточных рационов, а также надежные оценки численности и биомассы имеются только для некоторых наиболее массовых видов рыб Баренцева моря. В связи с этим оценки потребления пищи для различных лет с учетом размерных/возрастных групп могли быть сделаны только для трески, пикши, черного палтуса, звездчатого ската и камбалы-ерша. Кроме того, для некоторых видов (северный, шипохвостый, гладкий и круглый скаты, сайда, золотистый окунь, окунь-клювач, морская камбала) возможно получение более общих оценок потребления пищи за весь период исследований.

Треска. В 1984-2010 гг. треска ежегодно потребляла от 1,5 до 6,1 до млн т пищи (табл. 6.1.1.1). Среднемноголетнее значение за этот период составило 3,8 млн т.

Оценки потребления пищи треской во многом определяются величиной запаса самой трески. Так, при низком уровне запаса трески в 1988-1990 (1,1-1,2 млн т) общая биомасса пищи не превышала 1,5-2,3 млн т, а при повышении до 2,2-2,6 млн т в 2008-2010 гг. треска стала потреблять 5,3-6,1 млн т пищи.

Наиболее интенсивно треска потребляла мойву, которая в среднем составляла около 40 % от всей потребленной пищи, или 1,3 млн т в год. Четко прослеживались периоды значительного и незначительного потребления мойвы, совпадающие с динамикой ее запаса. В годы с низким запасом мойвы (1985-1989, 1993-1997 и 2003-2006 гг.) треска потребляла от 0,2 до 1,2 млн т, а при высоком уровне запаса (1990-1992, 1998-2002 и 2007-2010 гг.) биомасса потребленной мойвы составляла 2,0-3,2 млн т.

Беспозвоночные (эвфаузииды, креветка и гиперииды) были на втором по значимости месте и составляли 11, 7 и 6,0 % соответственно от общей биомассы пищи.

Потребление эвфаузиид в среднем составляло 400 тыс. т. До 2003-2004 г. потребление рачков изменялось асинхронно с величиной запаса и потреблением мойвы, в то же время уровень их выедания в разные периоды также различался. До 1993 г. треска потребляла не более 200 тыс. эвфаузиид в год, после чего интенсивность их выедания резко возросла. В годы с низким запасом мойвы (1993-1997 и 2003-2006 гг.), треска потребляла от 350 до 900 тыс. т эвфаузиид. При высоком уровне ее запаса (1998-2002) биомасса потребленных эвфаузиид составляла 300-600 тыс. т. С 2005 г. потребление эвфаузиид и мойвы стало изменяться почти синхронно при уровне выедания рачков от 300 тыс. до 1 млн т.

Потребление северной креветки было относительно стабильным и составляло от 100 до 300 тыс. т. (в среднем 252 тыс. т). Только в 1994-1995 гг. треска более интенсивно выедала креветку – 465-542 тыс. т. В последние годы потребление креветки несколько снизилось – до 196-288 тыс. т в 2002-2010 гг. по сравнению с 306-366 тыс. т в 2000-2001 гг.

Потребление гипериид в среднем составляло 205 тыс. т, но было подвержено значительным межгодовым изменениям. В целом потребление гипериид изменялось асинхронно с величиной запаса и потреблением мойвы. В годы с низким запасом мойвы (1985-1989, 1993-1997 и 2003-2006 гг.) треска потребляла от 290 до 860 тыс. т гипериид. При высоком уровне ее запаса (1990-1992, 1998-2002 и 2007-2010 гг.) биомасса потребленных гипериид составляла 30-100 тыс. т.

Потребление сайки составляло в среднем 191 тыс. т в год. До 1991 г. ее потребление было довольно низким и не превышало 44 тыс. т, за исключением 1986-1987 гг., когда треска выедала 105-159 тыс. т сайки. В последующие годы уровень потребления сайки увеличился и изменялся от 100 до 487 тыс. т. Очень высокое потребление сайки треской отмечалось в 2008 и 2009 гг. (520 и 592 тыс. т соответственно), затем оно снизилось до 383 тыс. т в 2010 г.

Биомасса потребленной молоди трески в среднем составляла 132 тыс. т. В 1986-1990 гг. ее выедание было невысоким – 20-34 тыс. т в год. В 1991 г. отмечалось постепенное увеличение ее потребления, и в 1994-1997 гг. оно достигло 380-550 тыс. т. После этого пика потребленная биомасса трески снизилась до 47-98 тыс. т в 1999-2002 гг., а в 2003-2010 гг. составляла 90-180 тыс. т.

Потребление молоди пикши в среднем составляло 116 тыс. т. в год. Уровень ее выедания треской был низким в 1996-2002 гг. (14-76 тыс. т). С 2003 г., в связи с

появлением целого ряда богатых поколений пикши, ее потребление резко возросло и в 2003-2010 гг. составляло 228-318 тыс. т, лишь в отдельные годы снижаясь до 148 тыс. т.

Потребление сельди составляло в среднем 104 тыс. т. В 1984-1991 гг. ее потребление треской было низким и не превышало 47-64 тыс. т. В 1992-1995 гг. потребление сельди резко возросло до 104-374 тыс. т, а затем снова снизилось до 48-87 тыс. т в 1996-2002 гг. В 2003-2007 гг. потребление сельди увеличилось до 120-264 тыс. т, а в 2008-2010 гг. снова снизилось до 99-163 тыс. т.

Биомасса молоди морских окуней (в основном окуня-клювача), ежегодно потребляемой треской, в среднем составляла 72 тыс. т. В то же время четко прослеживалась межгодовая динамика их выедания. В 1984-1992 гг. при относительно хорошем состоянии запаса окуней и наличии богатых и средних по численности поколений треска ежегодно выедала 97-230 тыс. т. Затем отмечалось снижение их потребления с 112 тыс. т в 1995 г. до 13-15 тыс. т. в 1998-1998 гг. и практически полное их выпадение из питания трески в 2000-2005 гг. С 2006 г. их потребление стало вновь увеличиваться и в 2010 г. возросло до 143 тыс. т.

Потребление треской камбалы-ерша составляло 50 тыс. т в год. Низкий уровень выедание этого вида отмечался в 1984-1988 и 1997-2002 гг. – 6-30 тыс. т. В 1989-1996 и 2003-2005 гг. ее потребление увеличилось до 38-80 тыс. т. С 2006 г. отмечалось увеличение потребления камбалы-ерша треской до 92-186 тыс. т.

Потребленная треской биомасса молоди черного палтуса составляла в среднем 1,9 тыс. т. В целом его потребление треской было невелико и только с 2000-х годов несколько возросло и в отдельные годы (2004 и 2008 гг.) достигало 12-14 тыс. т.

Потребление путассу треской в среднем составляло 27 тыс. т в год. До 1997 г. треска слабо выедала путассу (4-9 тыс. т). Затем, в 1997-2000 гг., отмечалось увеличение ее потребления до 17-26 тыс. т. В 2001-2006 гг., в связи с резким увеличением численности путассу в Баренцевом море, ее потребление треской резко возросло до 101-136 тыс. т в 2001-2002 гг. и 66-101 тыс. т в 2005-2006 гг. В 2007-2010 гг. потребление путассу снова снизилось до уровня 8-32 тыс. т.

В связи с высоким уровнем хищничества трески, оценки потребления ею молоди трески и пикши, а также мойвы с 1995 г. используются для оценки запасов этих видов и разработки рекомендаций по величине возможного общего допустимого улова на Рабочей группе ИКЕС по арктическому рыболовству (Report of the Arctic Fisheries..., 2011).

Пикша. Общая биомасса пищи, потребленной пикшей в 1986-2010 гг., изменялась от 494 до 3517 тыс. т, составив в среднем 1,26 млн т (табл. 6.1.1.2). До 2004 г. пикша потребляла не более 1,5 млн т, а затем, по мере роста биомассы запаса пикши, потребление пищи пикшей постоянно возрастало и в 2009-2010 гг. достигло максимума – 3,5 млн т.

Большую часть потребленной пищи составляли бентосные организмы (в среднем 56 %). Из ракообразных и промысловых видов гидробионтов наибольшее значение в потреблении пикши имели эвфаузииды (19 %), промысловые виды рыб (суммарно 16,8 %), а также креветка и гиперииды (1-2 %). Потребление пикшей эвфаузиид в среднем составляло 243 тыс. т. Потребление креветки и гипериид было невысоким и в среднем не превышало 30 и 18 тыс. т соответственно. Каких-либо четких закономерностей в потреблении этих беспозвоночных выявлено не было.

Из рыб наиболее интенсивно пикша потребляла мойву – в среднем 151 тыс. т в год. Межгодовая динамика потребления мойвы соответствовала динамике ее запаса. При повышении запаса мойвы ее потребление пикшей возрастало до 180-300 тыс. т в

1990-1991 и 1998-2002 гг. и даже до 535-618 тыс. т в 2009-2010 гг. При низком уровне запасов мойвы ее потребление обычно не превышало 20-60 тыс. т.

Среднегодовое потребление пикшей других видов промысловых рыб составляло от 13 и 26 тыс. т сельди и морского окуня до 2-7 тыс. т молоди трески и пикши, сайки, путассу и камбалы-ерша, хотя в отдельные годы их потребление могло быть весьма высоко и достигать 254 тыс. т сельди и 50-60 тыс. т других видов. Четко выраженных закономерностей в межгодовой динамике потребления большинства промысловых видов рыб выявлено не было. Только для трески отмечалось некоторое увеличение ее потребления в годы появления богатых поколений этого вида (1994-1997 и 2007-2010 гг.).

Потребление морского окуня наблюдалось только 1986-1990 гг., после чего он практически исчез из питания пикши.

Черный палтус. В 1994-2010 гг. рыбы промысловой части популяции черного палтуса (в возрасте более 5 лет) за год потребляли от 155 до 565 тыс. т пищи (в среднем 325 тыс. т) (табл. 6.1.1.3). В связи с ростом запасов палтуса общая биомасса потребленной пищи в течение этого периода постоянно возрастала с 155-250 тыс. т в 1994-2000 гг. до 400-565 тыс. т в 2007-2010 гг.

Из промысловых видов гидробионтов черный палтус наиболее интенсивно потреблял мойву (3-150 тыс. т в год, в среднем 53 тыс. т), головоногих моллюсков (4-94 тыс. т в год, в среднем 45 тыс. т) и северную креветку (3-218 тыс. т в год, в среднем 35 тыс. т), а также сельдь, сайку и путассу (19-22 тыс. т в год). Четко выраженной межгодовой динамики потребления отдельных видов жертв не отмечалось.

Камбала-ерш. В 1994-2010 гг. рыбы популяции камбалы-ерша ежегодно потребляли в среднем 249 тыс. т пищи (табл. 6.1.1.4).

Большую часть потребленной рыбой пищи приходилось на бентос – более 50 %. Из промысловых видов гидробионтов камбала-ерш наиболее интенсивно потребляла мойву и сайку – в среднем 35 и 30 тыс. т соответственно, при этом в разные годы потребление рыб этих видов изменялось в значительном диапазоне – от 4 до 85 тыс. т.

Кроме того, камбала-ерш довольно интенсивно выедала молодь трески, эвфаузиид и северную креветку – в среднем от 7 до 13 тыс. т в год.

Звездчатый скат. Средняя годовая биомасса пищи, потребляемая особями популяции звездчатого ската в 1994-2000 гг., составляла около 150 тыс. т, из которых около 73 тыс. т приходилось на промысловые виды рыб и беспозвоночных (табл. 6.1.1.5). Наиболее интенсивно выедались креветка и треска – 31 и 16 тыс. т соответственно. Среднегодовая потребленная биомасса других видов промысловых рыб (сайка, морской окунь, камбала-ерш) не превышала 3-4 тыс. т.

Таблица 6.1.1.1

Потребление треской жертв различных видов в 1984-2010, тыс. т

Год	Эвфаузииды	Гиперииды	Креветка	Сельдь	Мойва	Сайка	Треска	Пикша	Путассу	Тресочка Эсмарка	Морские окуни	Камбала-ерш	Черный палтус	Прочие рыбы	Прочая пища	Общее потребление
1984	93,0	31,1	351,1	33,3	591,9	17,1	13,2	49,7	4,7	1,2	194,9	51,5	0,0	269,4	285,7	1987,7
1985	30,0	431,6	202,1	24,4	989,3	0,0	97,7	34,3	17,6	14,8	97,1	22,7	0,0	518,9	198,0	2678,7
1986	56,7	859,6	147,7	47,0	806,7	159,4	28,0	102,5	3,5	26,9	157,7	24,3	0,7	371,5	169,7	2961,9
1987	69,3	508,1	201,0	7,5	161,4	104,6	26,5	1,8	10,2	14,6	117,5	5,6	0,4	268,2	188,4	1685,1
1988	209,0	168,4	117,8	18,5	291,5	0,0	19,7	92,5	0,0	0,0	126,7	20,0	0,0	238,4	241,6	1544,0
1989	166,5	290,0	103,7	3,8	678,9	33,7	34,1	2,1	0,0	0,0	157,4	56,0	0,0	201,2	247,7	1975,1
1990	100,7	29,5	270,0	64,3	1252,9	7,5	21,4	16,4	39,1	14,7	231,7	78,5	0,0	101,1	166,4	2394,1
1991	54,3	83,4	286,4	28,1	3285,9	43,6	52,1	22,3	6,6	6,0	143,6	45,5	5,5	132,4	157,6	4353,4
1992	210,5	37,7	261,8	373,8	2019,9	190,0	82,9	37,6	0,0	76,7	120,6	43,2	0,8	294,4	415,1	4165,1
1993	176,0	174,9	219,1	176,7	2772,1	170,0	146,5	151,8	3,8	25,3	40,7	47,3	4,9	159,4	380,2	4648,7
1994	358,2	293,7	465,3	104,1	1292,7	486,7	384,3	71,0	1,1	1,5	55,9	40,0	0,1	98,7	347,0	4000,3
1995	390,3	458,1	541,9	189,8	678,9	198,6	548,9	128,0	0,4	0,6	112,0	53,0	2,6	164,5	352,3	3819,8
1996	972,8	360,8	200,2	76,4	478,5	78,6	473,2	60,3	8,9	36,5	70,6	47,4	0,1	470,1	174,7	3509,0
1997	509,0	132,2	260,1	54,2	522,5	110,3	387,1	35,1	16,7	0,1	31,2	16,8	1,6	96,7	366,3	2540,0
1998	615,6	204,8	264,6	69,7	851,9	128,8	128,7	22,6	23,3	18,3	15,0	19,1	0,0	52,5	225,6	2640,4
1999	450,4	76,8	241,5	73,7	1399,6	164,1	47,4	14,2	24,8	0,8	13,0	8,4	0,5	57,5	107,4	2680,2
2000	409,3	111,0	366,1	48,2	1659,9	157,0	56,6	28,5	26,2	8,3	4,1	20,3	0,1	35,3	180,6	3111,7
2001	412,5	73,7	305,7	87,2	1427,3	139,8	58,7	48,6	136,4	28,5	4,0	30,3	2,2	144,7	188,5	3088,0
2002	304,4	44,9	195,6	53,9	2308,9	279,5	98,4	76,0	101,1	3,5	3,4	16,6	0,0	43,6	168,9	3698,8
2003	235,1	138,2	209,5	142,6	1139,5	201,4	125,6	318,5	25,4	5,0	1,5	38,0	0,0	86,0	266,6	2932,8
2004	344,0	369,8	237,9	120,1	1027,0	342,4	81,2	148,1	46,8	19,9	6,8	57,4	14,7	174,9	261,6	3252,6
2005	529,0	130,7	220,1	165,3	937,6	308,3	110,3	266,9	65,9	40,4	6,8	43,8	2,1	159,3	197,9	3184,5
2006	902,5	60,0	211,3	231,4	1176,0	106,5	91,3	257,9	101,1	85,5	16,1	92,4	0,5	91,6	334,2	3758,4
2007	912,3	155,1	288,2	264,1	1448,5	242,8	69,9	311,4	31,5	21,0	22,0	62,3	0,8	203,3	389,1	4422,4
2008	662,4	38,7	243,0	102,5	2418,9	520,2	132,6	318,3	16,0	16,1	43,6	106,8	12,6	312,1	438,5	5382,6
2009	531,9	105,9	197,6	163,2	2344,8	591,9	108,7	306,0	7,6	80,6	24,3	185,7	0,5	129,6	527,8	5306,0
2010	1078,4	182,2	198,7	99,0	2867,3	382,9	143,7	227,6	8,3	53,7	143,0	120,2	1,2	178,2	436,7	6121,1
<i>Среднее</i>	<i>399,4</i>	<i>205,6</i>	<i>252,1</i>	<i>104,5</i>	<i>1364,1</i>	<i>191,3</i>	<i>132,2</i>	<i>116,7</i>	<i>26,9</i>	<i>22,2</i>	<i>72,6</i>	<i>50,1</i>	<i>1,9</i>	<i>187,2</i>	<i>274,6</i>	<i>3401,6</i>

Таблица 6.1.1.2

Потребление пикшей жертв различных видов в 1986-2010, тыс. т

Год	Эвфаузииды	Гиперииды	Креветка	Сельдь	Мойва	Сайка	Треска	Пикша	Морские окуни	Пугассу	Камбала-ерш	Черный палтус	Тресочка Эсмарка	Прочие рыбы	Прочая пища	Общее потребление
1986	35,6	41,3	19,1	18,8	38,6	0,0	0,0	6,2	66,1	0,0	1,2	0,0	90,9	0,9	292,6	611,4
1987	60,4	9,8	35,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	102,1	0,0	0,0	0,0	0,0	4,2	440,2	652,5
1988	71,9	2,9	83,5	1,9	1,6	0,0	0,0	0,0	40,7	15,9	0,3	0,0	2,4	5,0	325,0	551,3
1989	92,5	8,9	30,7	0,7	87,6	0,0	0,0	0,0	40,2	0,0	5,6	0,0	0,0	12,0	216,1	494,2
1990	73,0	0,8	55,0	2,4	73,8	0,0	0,0	6,4	16,8	4,1	1,3	0,0	10,9	46,4	243,7	534,7
1991	0,9	32,2	3,2	0,0	303,7	0,0	2,1	0,0	0,6	0,0	0,5	0,0	2,4	150,8	312,1	808,3
1992																
1993																
1994	70,3	25,0	23,7	31,8	298,3	0,0	5,3	0,0	0,0	0,0	3,2	0,0	0,0	42,3	907,5	1407,3
1995	58,6	2,3	22,5	254,8	20,8	0,0	7,0	23,9	1,2	0,0	0,6	0,0	0,0	21,5	920,7	1333,9
1996	327,2	66,9	8,0	0,3	152,6	0,0	3,1	2,0	0,3	0,0	0,1	0,0	0,0	151,5	398,5	1110,5
1997	90,6	34,3	53,9	4,4	26,4	0,0	33,7	0,0	1,1	0,0	0,0	0,0	1,9	10,2	583,8	840,2
1998	105,3	5,9	12,9	2,9	181,8	0,0	4,9	0,2	0,0	19,0	1,4	0,0	0,4	4,2	372,4	711,4
1999	37,9	26,1	11,7	0,0	171,6	0,0	0,0	0,0	0,0	9,4	2,2	0,2	0,0	16,5	483,3	758,9
2000	81,8	29,1	25,9	5,1	122,0	0,5	3,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	9,9	593,6	871,0
2001	72,2	9,7	20,9	6,0	97,5	1,4	2,0	0,0	0,0	0,9	0,0	0,0	0,1	16,8	846,2	1073,6
2002																
2003	213,0	30,2	11,0	49,7	12,6	0,1	4,6	22,3	0,0	0,0	0,2	0,0	0,2	38,0	1087,3	1469,2
2004	216,7	9,2	11,9	35,5	137,0	1,2	5,3	24,1	0,0	0,0	1,2	0,0	2,3	21,8	911,3	1377,3
2005	513,9	5,8	40,9	47,0	226,5	0,0	0,1	3,6	0,0	0,2	0,6	0,0	1,8	21,5	771,4	1633,4
2006	737,3	14,3	53,9	21,6	23,8	3,2	0,1	3,6	0,1	0,0	33,7	0,0	5,7	45,7	788,9	1731,8
2007	825,1	20,2	26,7	12,6	55,2	1,4	17,4	3,7	1,6	0,0	12,1	0,0	13,7	17,9	1199,9	2207,4
2008	645,8	4,1	46,2	30,6	535,7	41,8	5,4	3,3	3,1	0,0	7,4	0,0	3,1	59,5	1454,7	2840,7
2009	786,5	3,9	45,6	13,9	618,0	5,0	54,2	28,8	1,4	0,0	5,5	0,0	20,3	63,9	1870,9	3517,9
2010	1024,7	2,2	32,9	5,9	710,1	6,4	29,3	8,9	2,9	0,0	1,1	0,0	14,2	12,2	1656,8	3507,6
<i>Среднее</i>	<i>243,6</i>	<i>18,2</i>	<i>30,6</i>	<i>25,7</i>	<i>151,7</i>	<i>2,6</i>	<i>7,1</i>	<i>6,1</i>	<i>13,1</i>	<i>2,4</i>	<i>3,7</i>	<i>0,0</i>	<i>7,4</i>	<i>36,2</i>	<i>715,2</i>	<i>1263,7</i>

Таблица 6.1.1.3

Потребление черным палтусом жертв различных видов в 1994-2010, тыс. т

Год	Эвфаузииды	Гипериды	Креветка	Сельдь	Мойва	Сайка	Треска	Пикша	Морские окуни	Путасеу	Камбала-ерш	Черный палтус	Головоногие	Прочие рыбы	Прочая пища	Общее потребление
1994-1996	0,00	0,91	3,63	0,00	32,50	3,45	5,17	1,64	1,32	0,43	0,42	0,07	30,14	10,78	65,22	155,69
1997	0,10	1,44	5,66	42,20	3,91	0,00	4,30	12,28	0,78	6,10	0,44	0,77	33,77	17,44	67,62	196,78
1998	0,00	0,11	35,33	2,95	6,24	3,29	7,68	0,00	0,89	10,58	0,14	0,00	92,43	20,49	43,48	223,62
1999	1,66	0,00	9,43	39,76	50,70	12,23	17,20	0,00	2,76	0,55	2,55	0,44	46,81	4,75	34,25	223,10
2000	3,03	1,76	18,02	28,64	12,97	8,91	3,18	0,77	3,49	29,07	0,17	0,55	94,43	10,74	32,92	248,64
2001	0,15	1,05	14,84	15,31	0,00	0,50	1,72	0,00	5,81	12,94	0,00	1,16	94,91	71,04	54,52	273,95
2002	0,30	0,67	16,37	4,95	21,61	1,32	2,84	2,79	0,00	5,77	0,34	0,23	41,20	59,18	132,74	290,32
2003	0,00	0,28	43,75	1,90	89,66	0,66	47,13	0,03	0,00	3,93	0,11	0,00	28,63	45,28	66,09	327,46
2004	0,18	0,43	5,27	5,83	57,84	52,58	1,57	12,59	0,45	9,52	1,01	0,76	4,82	22,33	193,01	368,20
2005	1,71	0,73	8,80	39,48	66,02	47,10	0,00	24,06	0,61	48,13	11,16	9,24	14,33	17,33	60,71	349,40
2006	0,61	0,00	18,86	4,34	65,42	42,48	13,62	16,30	0,61	60,54	0,10	11,90	27,97	17,35	76,13	356,23
2007	3,40	0,54	36,01	17,06	41,37	11,81	3,57	30,68	1,40	38,63	0,50	20,08	20,33	124,32	78,18	427,89
2008	0,35	0,00	24,18	46,28	157,61	42,02	4,59	54,45	0,32	63,29	0,49	1,00	28,22	47,92	7,95	478,66
2009	1,31	82,01	70,96	47,29	154,48	8,05	10,28	0,00	17,48	18,01	4,18	5,66	65,10	13,01	0,00	497,81
2010	5,42	27,33	218,34	41,91	42,39	58,12	2,05	11,21	2,20	0,73	1,59	93,25	61,20	0,00	0,00	565,73
<i>Среднее</i>	<i>1,22</i>	<i>0,61</i>	<i>35,30</i>	<i>22,53</i>	<i>53,51</i>	<i>19,50</i>	<i>8,33</i>	<i>11,12</i>	<i>2,54</i>	<i>20,55</i>	<i>1,55</i>	<i>9,67</i>	<i>45,62</i>	<i>32,13</i>	<i>60,85</i>	<i>325,02</i>

Таблица 6.1.1.4

Потребление камбалой-ершом жертв различных видов в 1986-2010, тыс. т

Год	Эвфаузииды	Креветка	Сельдь	Мойва	Сайка	Треска	Пикша	Морские окуни	Камбала-ерш	Прочие рыбы	Прочая пища	Общее потребление
1994-1996	38,3	10,0	0,0	9,5	21,6	41,6	0,2	2,1	0,0	12,7	113,8	249,8
1997	5,8	4,4	7,2	12,5	0,0	54,5	0,0	0,0	0,0	0,2	165,2	249,8
1998	0,0	7,2	0,0	9,1	4,2	26,1	0,0	0,0	0,0	16,7	186,5	249,8
1999	2,4	8,0	5,2	77,1	17,0	4,2	0,0	0,0	0,0	3,7	132,3	249,8
2000	25,8	8,4	0,0	70,1	85,9	1,6	0,2	0,0	0,4	15,6	41,8	249,8
2001												
2002	26,1	2,6	0,5	84,0	26,1	7,7	0,5	0,0	0,1	14,9	87,3	249,8
2003	0,9	1,8	0,0	81,2	10,6	2,3	0,8	0,0	0,4	8,8	143,1	249,8
2004	0,4	2,9	0,1	14,6	46,4	2,5	12,2	0,0	0,1	59,4	111,3	249,8
2005	4,5	12,2	0,2	16,6	25,2	7,6	7,6	0,0	0,1	24,8	151,1	249,8
2006	7,6	3,7	0,0	45,9	34,9	0,9	1,6	0,3	0,8	13,8	140,3	249,8
2007	15,3	4,7	1,5	17,8	58,5	0,8	1,0	0,0	0,2	11,0	139,0	249,8
2008	23,3	8,8	0,0	4,7	33,6	18,1	0,7	0,0	0,5	14,5	145,6	249,8
2009	2,6	7,8	0,0	35,1	9,5	14,9	0,6	0,0	0,5	12,4	166,4	249,8
2010	9,6	19,6	0,0	24,9	48,0	5,9	0,7	0,0	1,6	8,7	130,9	249,8
<i>Среднее</i>	<i>11,4</i>	<i>7,2</i>	<i>1,0</i>	<i>35,9</i>	<i>30,0</i>	<i>13,2</i>	<i>1,9</i>	<i>0,2</i>	<i>0,3</i>	<i>15,4</i>	<i>131,8</i>	<i>249,4</i>

Таблица 6.1.1.5

Потребление пищи звездчатым скатом в 1994-2000 гг., тыс. т.
(оценки потребления рассчитаны при допущении постоянной величины запаса ската и постоянного суточного рациона в размере 0,8 % от массы тела рыбы)

Пищевой организм	Год					Среднее
	1994-1996*	1997	1998	1999	2000	
Эвфаузииды	1,8	1,7	0,9	0,5	1,1	1,2
Гиперииды	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0
Креветка	12,3	10,4	28,6	40,7	67,1	31,8
Сельдь	0,3	0,1	0,3	1,9	0,0	0,5
Мойва	3,0	6,2	21,1	40,1	0,0	14,1
Сайка	2,6	0,6	1,2	4,1	7,3	3,2
Треска	15,6	33,2	15,3	18,1	0,0	16,4
Пикша	1,3	0,0	0,6	2,0	0,0	0,8
Морской окунь	2,6	2,0	4,9	8,2	0,0	3,5
Камбала-ерш	4,7	5,6	2,4	2,0	2,0	3,4
Прочие рыбы	12,0	15,3	3,4	4,8	30,3	13,2
Прочая пища	109,5	90,5	87,1	43,2	57,8	77,6
Всего	165,7	165,7	165,7	165,7	165,7	165,7

*Данные за 1994-1996 гг. были объединены из-за небольшого количества собранных желудков в эти годы.

Таблица 6.1.1.6

Оценки потребления пищи скатами Баренцева моря по осредненным данным за период 1998-2000 гг., тыс. т

Пищевой организм	Вид ската				Всего
	круглый	северный	гладкий	шипохвостый	
Креветка	1,4	1,1	0,3	0,1	2,9
Сельдь		2,6			2,6
Мойва	0,2	2,6			2,8
Треска	0,1		1,4		1,5
Пикша			1,5	0,4	1,9
Морской окунь		1,0	3,6	1,5	6,1
Камбала-ерш			0,3		0,3
Прочая пища	3,5	5,4	4,1	0,2	13,2
Всего	5,2	12,7	11,3	2,2	31,4

Прочие виды рыб. Потребление пищи скатами других видов было гораздо меньше и изменялось от 2 тыс. т у шипохвостого ската до 12 тыс. т у северного (табл. 6.1.1.6). При допущении величины суточного рациона в размере 1 % от массы тела суммарное потребление пищи рыбами этих видов не превышало 31 тыс. т, из них около 18 тыс. т приходилось на промысловые виды гидробионтов.

Общая биомасса потребляемых скатами пищевых объектов, имеющих промысловое значение, невелика (около 18 тыс. т), как и биомасса отдельных видов гидробионтов. Наиболее интенсивно скаты выедали молодь морских окуней (6 тыс. т), а также креветок, мойву и сельдь (2,6-2,9 тыс. т). В то же время, учитывая, что у промысловых видов рыб скатами потребляется в основном молодь, хищничество со стороны скатов может оказывать определенное влияние на динамику пополнения промысловых рыб и беспозвоночных.

6.1.1.1. Сравнение оценок потребления пищи треской и другими хищниками

Сравнение оценок потребления пищи треской и другими массовыми донными рыбами Баренцева моря показало, что треска потребляет значительно большее количество пищи, чем все другие виды рыб вместе взятые (54 % от общей биомассы, потребленной всеми восемью видами наиболее массовых промысловых рыб) (рис. 6.1.1.1.1).

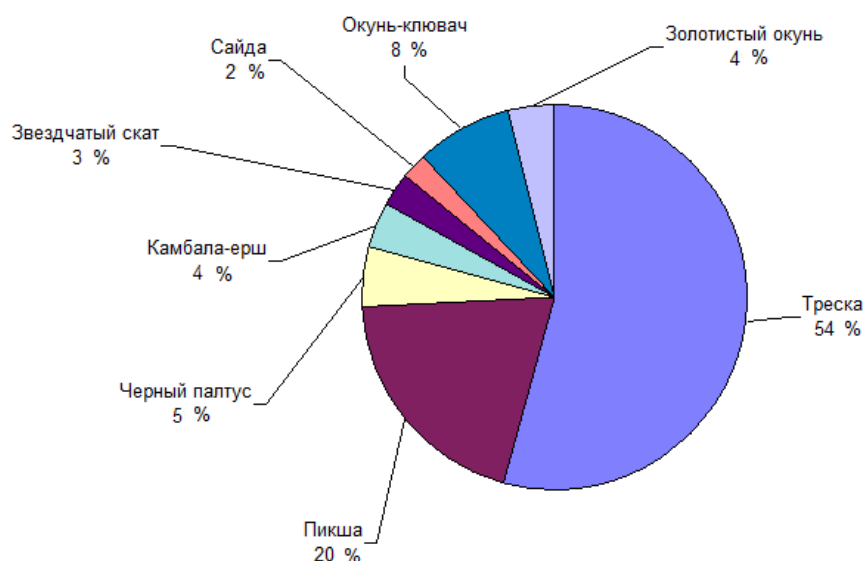


Рис. 6.1.1.1.1. Доля от общей биомассы пищи, потребленная донными рыбами различных массовых видов в Баренцевом море (по осредненным данным 1984-2010 гг.)

При сравнении потребления отдельных видов гидробионтов треской и другими хищниками также очевидно, что потребление треской всех промысловых гидробионтов значительно выше, чем их потребление как отдельными видами хищных рыб, так и их суммарное потребление рыбами всех видов вместе (рис. 6.1.1.1.2). Относительно близкие оценки потребления отмечались только для путассу (27 тыс. т треской и 20 тыс. т черным палтусом) и эвфаузиид (400 тыс. т треской и 244 тыс. т пикшей).

Сравнение оценок потребления пищи треской и морскими млекопитающими наиболее массовых видов в Баренцевом море (рис. 6.1.1.1.3) показало следующее. По расчетам норвежских исследователей, гренландский тюлень в 1990-1996 гг. ежегодно потреблял 3,3-3,5 млн т пищи (Food consumption estimates..., 2000; Bogstad, Naug, Mehl, 2000). Оценка потребления жертв различных видов проводилась отдельно для двух периодов – с высоким и низким уровнем запаса мойвы. В годы с ее высокой численностью популяция тюленя потребляла 812 тыс. т мойвы, 608 тыс. т сайки, 213 тыс. т сельди, 101 тыс. т трески и 1,2 млн т ракообразных (в основном гиперид и эвфаузиид). В период низкой численности мойвы ее потребление тюленем практически отсутствовало (всего 23 тыс. т), но увеличивалось потребление сайки (до 880 тыс. т), сельди (до 394 тыс. т) и трески (до 298 тыс. т).

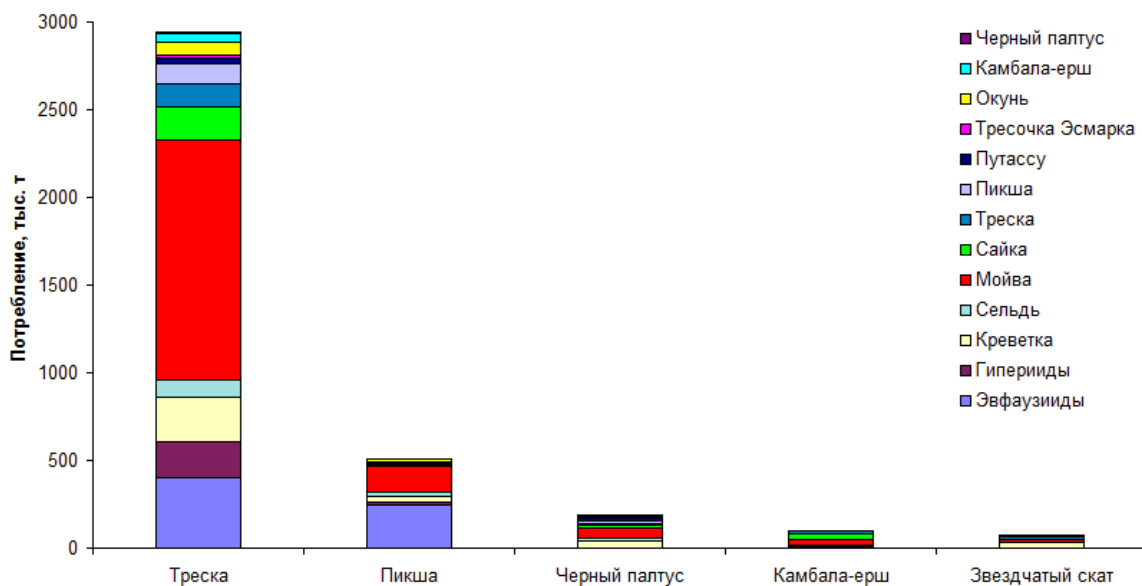


Рис. 6.1.1.1.2. Потребление промысловых гидробионтов рыбами различных донных видов (по осредненным данным 1984-2010 гг.)

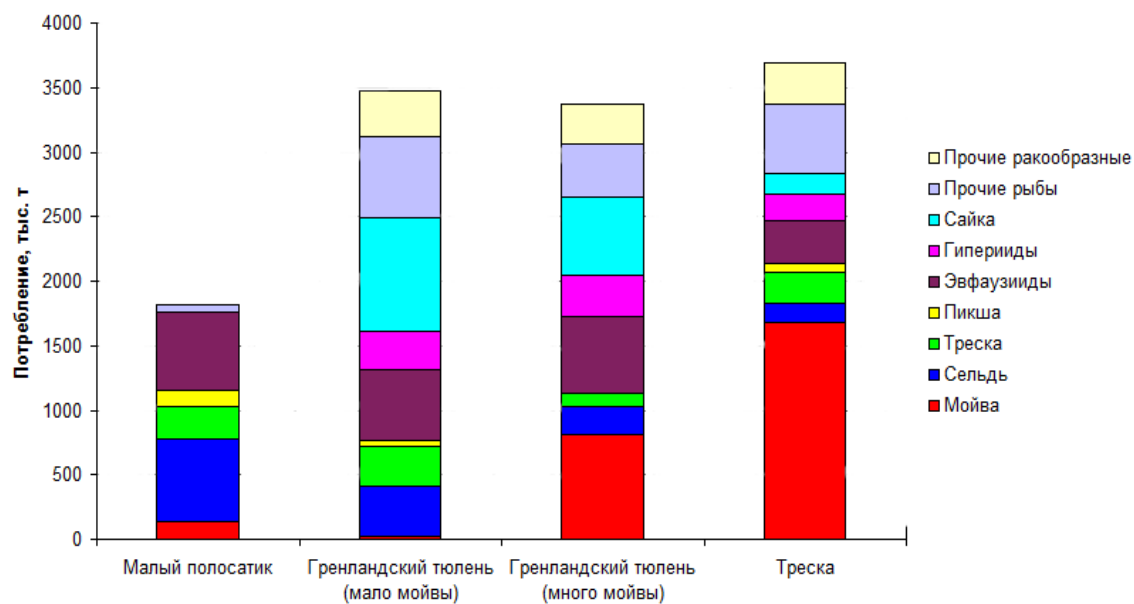


Рис. 6.1.1.1.3. Потребление различных кормовых объектов малым полосатиком в 1992-1996 гг. (Estimated food consumption..., 2000), гренландским тюленем в 1990-1992 гг. (высокий запас мойвы) и 1993-1996 гг. (низкий запас мойвы) (Food consumption estimates..., 2000) и треской в 1990-1996 (наши данные), тыс. т

По оценкам норвежских исследователей, малый полосатик в 1992-1995 гг. потреблял около 1,8 млн т пищи (Estimated food consumption..., 2000; Bogstad, Naug, Mehl, 2000). Наиболее интенсивно полосатик выедал рыб – сельдь (633 тыс. т), мойву (142 тыс. т), молодь трески и пикши (256 и 128 тыс. т соответственно), а также эвфаузиид (602 тыс. т).

Потребление треской мойвы было почти в два раза выше (1,6 млн т), чем суммарное потребление морскими млекопитающими даже в периоды ее высокой численности (800 и 142 тыс. т).

В то же время морские млекопитающие потребляли больше эвфаузиид (550-600 тыс. т против 320 тыс. т у трески). Кроме того, гренландский тюлень потреблял значительно больше сайки (600-800 тыс. т против 168 тыс. т у трески).

Потребление треской и морскими млекопитающими гипериид (200-300 тыс. т), а также молоди трески (240-300 тыс. т) и пикши (47-120 тыс. т) было сходным.

Таким образом, треска является наиболее важным хищником в экосистеме Баренцева моря. Потребление пищи треской превышает потребление пищи рыбами других донных видов, а также наиболее массовыми видами морских млекопитающих в Баренцевом море (гренландский тюлень и малый полосатик).

6.2. Влияние структуры ихтиоцена Баренцева моря на способность запаса трески к восстановлению

Атлантическая треска является одной из наиболее важных рыб промысловых видов и одновременно ключевым видом в различных районах Северной Атлантики. В последние десятилетия отмечается депрессия запасов трески в большинстве районов Северной Атлантики.

Запасы трески у берегов Канады от южного Лабрадора до континентального шельфа восточной Новой Скотии в конце 1980-х годов по неизвестным причинам резко снизились, что привело к мораторию на промысел шести запасов/популяций трески в этом районе с 1992-1993 гг. (Myers, Hutchings, Barrowman, 1996). Снижение запасов трески в конце XX в. отмечалось также у Западной Гренландии (Report of the North Western..., 2006) и в Северном море (Report of the Working Group..., 2006).

Запас трески в Баренцевом море является одним из немногих, современное состояние которых находится на достаточно высоком уровне и обеспечивает наиболее высокие уловы этой рыбы в Северной Атлантике (Report of the Arctic Fisheries..., 2006).

Среди возможных причин, препятствующих восстановлению запасов трески, назывались особенности биологии и промысла самой рыбы: влияние промысла (Hutchings, Myers, 1994; Myers, Cadigan, 1995; The collapse of cod..., 1996; Myers, Hutchings, Barrowman, 1996; Rose, 2004), возросшая естественная смертность (Fu, Mohn, Fanning, 2001), снизившаяся устойчивость к воздействию промысла (Rose, Kulka, 1999), изменения в распределении трески (Changes in distribution..., 1994; Distribution shifts..., 2000), низкий уровень пополнения (Young, Rose, 1993; Shelton, Healy, 1999) и др. (Myers, Cadigan, 1995; Hutchings, 1996; Walters, Maguire, 1996; Myers, Hutchings, Barrowman, 1996; Brander, 2007). Некоторые исследователи связывают возможность восстановления запасов трески с трофическими взаимоотношениями трески и других видов в экосистеме – хищничество со стороны гренландского тюленя (Sinclair, Murawski, 1997) или рыб пелагических видов (сельдь и скумбрия) на молодь трески (Swain, Sinclair, 2000). Многие из вышеперечисленных авторов указывают также на комплексное влияние различных факторов окружающей среды и особенностей биологии трески. В работах А. Банди, при изучении структуры сообщества рыб и трофических связей трески, была высказана гипотеза о том, что восстановление запаса рыбы ограничивается хищничеством на молодь трески и пищевой конкуренцией между молодь трески и рыбами других видов (Bundy, 2005; Bundy, Fanning, 2005).

По нашему мнению, одним из условий успешного восстановления запаса рыб любого вида может являться наличие достаточной кормовой базы, отсутствие многочисленных пищевых конкурентов, которые могут препятствовать восстановлению запаса рыб этого вида, и многочисленных хищников, которые могут выедать молодь, и, даже в случае появления богатого поколения, снижать вероятность восстановления запаса рыб. Поэтому при изучении возможности восстановления запаса необходимо учитывать видовой состав и структуру ихтиоценов района обитания промыслового вида, а также трофические взаимоотношения в данном ихтиоценозе.

Мы попытались выявить особенности ихтиоценоза Баренцева моря и его трофической структуры в сравнении с сообществами рыб из других экосистем и влияние этой структуры на способность трески к восстановлению.

Для сравнения состава ихтиоценоза и его трофической структуры были выбраны три больших морских экосистемы, в которых обитают или обитали ранее значительные популяции трески: Баренцево море, Северное море и Ньюфаундлендско-Лабрадорский шельф. Кроме того, использовались некоторые данные по району Западной Гренландии и Исландии.

Данные по видовому составу ихтиоценозов и экологической характеристике отдельных видов рыб были заимствованы из FishBase (URL: <http://www.fishbase.org/>).

Для анализа трофической структуры ихтиоценоза Баренцева моря использованы данные по биомассе основных промысловых рыб Баренцева моря (Report of the Arctic Fisheries..., 2011). Данные о биомассе запасов промысловых рыб Северного моря и Ньюфаундлендско-Лабрадорского шельфа заимствовали из соответствующих работ (Hislop, 1996; Harding, Woolner, Daan, 1986; NAFO, 2006). Кроме того, использовались данные о биомассах запасов рыб Западной Гренландии (Sunksen, Storr-Paulsen, Jorgensen, 2006).

6.2.1. Состав и структура ихтиоценоза

В Баренцевом море могут встречаться рыбы 222 видов (см. гл. 2; Долгов, 2004а).

По данным экосистемных и осенне-зимних съемок, наиболее массовыми видами рыб в Баренцевом море являются камбала-ерш, треска, звездчатый скат, пикша, черный палтус и пинагор, средние уловы которых составляли более 50 экз. на 1 ч траления и которые встречались в более чем 30-40 % тралений (см. рис. 4.2.1, 4.2.2).

По многолетним данным (1946-2010 гг.), биомасса трески изменялась от 739 до 4169 тыс. т, в среднем составляя 1988 тыс. т. (рис. 6.2.1.2Б). В то же время биомасса каждого из прочих видов донных рыб (даже максимальная) была ниже, чем минимальная биомасса трески. Биомасса пикши изменялась от 68 до 582 тыс. т, в среднем составляя 348 тыс. т. Вероятно, примерно на таком же уровне находится и запас сайды, но при этом необходимо учитывать, что оценка запаса сайды проводилась для Норвежского и Баренцева морей и точно определить, какая часть ее запаса распределяется в Баренцевом море, весьма затруднительно. Биомасса запасов других донных рыб Баренцева моря еще ниже и составляет от 50 тыс. т (морская камбала) до 194 тыс. т (окунь-клювач).

В среднем биомасса запаса трески составляла около 56 % от общей биомассы донных и придонных промысловых рыб (рис. 6.2.1.1Б). При этом доля каждого из других видов не превышала 10 %, за исключением пикши (12 %).

Для Баренцева моря, по сравнению с морями Северной Атлантики, характерна высокая доля донных видов рыб (44 % от общего количества видов) (см. табл. 2.4.2). В

других районах доля донных видов не превышает 20-30 %. Сходное соотношение видов наблюдалось только в Северном море, где доля донных видов несколько выше, чем в Баренцевом, и составляет 49 %.

По данным английских съемок донных рыб (Harding, Woolner, Daan, 1986), в трех основных районах Северного моря (шельф, центральная часть и юго-восточная часть моря) доля трески составляла не более 6-9 % от общей биомассы рыб. При этом доля других донных рыб, которые потенциально могут выступать в роли пищевых конкурентов или хищников трески (сайда, мерланг, в меньшей степени – пикша, морская камбала, лиманда и др.), в сумме была в 4-6 раз больше.

Такая же относительно низкая доля трески в экосистеме Северного моря наблюдалась, вероятно, и в начале XX в. при значительно более низком уровне промысла. По данным А. Д. Рийнсдорпа с соавторами (Changes in abundance..., 1996), доля трески по численности в уловах донных съемок, выполняемых в Северном море бим- и оттер-тралами, в 1906-1909 и 1990-1995 гг. была крайне низкой и не превышала 0,2-3,5 % от общей численности донных видов рыб. У побережья Великобритании в Ирландском и Северном морях, а также заливе Старт доля трески в 1901-1907 гг. была в 2-3 раза выше, чем в 1989-1997 гг., но не превышала 2-3 % от общей численности донных видов рыб (Rogers, Ellis, 2000).

По данным испанской съемки 2002-2005 гг., на Гранд-банке треска составляла 0,8-6,8 % от общего улова, а в них доминировали камбала-ерш, желтохвостая камбала и окунь-клювач (от 8 до 34 % каждый вид), кроме того, численность каждого из еще трех видов (звездчатый скат, северный макрурус и черный палтус) была близка к численности трески (Feeding Habits..., 2006).

На банке Джорджес в 1991-1997 г. доля трески в уловах на различных участках составляла от 2,2-5,2 % по массе весной и до 10,4-13,8 % по массе осенью (Garrison, 2000).

Треска является одним из доминирующих или доминирующим видом в ихтиоценое Баренцева моря и на ранних стадиях развития. Так, по данным российской ихтиопланктонной съемки 1959-1990 гг. (Мухина, 1992, 2005б), треска была доминирующим видом на разных ранних стадиях развития. Доля икринок трески в апреле – мае в среднем составляла 64,1 %, а доля личинок трески – 26,7 % от общей численности икры и личинок рыб всех видов соответственно.

В то же время доля трески в составе ихтиопланктона на шельфе Скотии в 1978-1982 гг. составляла всего 4,39 % от общей численности личинок рыб всех видов (Shackell, Frank, 2000).

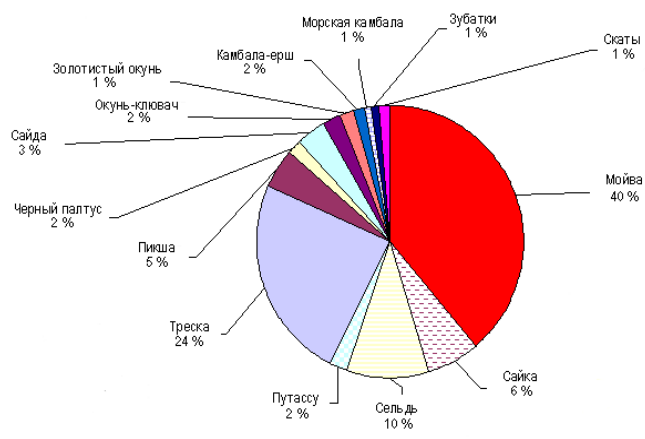
В целом в Баренцевом море треска является доминирующим или одним из доминирующих видов в уловах на всех этапах своего развития от икры до взрослого состояния.

Таким образом, сообщества рыб можно разделить на несколько основных типов по степени доминирования того или иного вида:

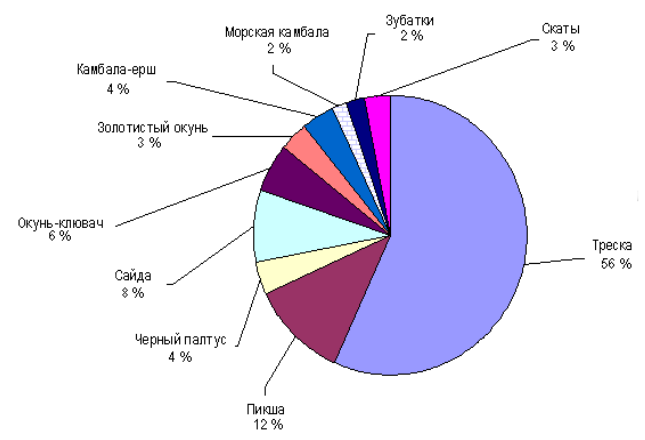
– *монодоминантные*. Сообщества, в которых по биомассе преобладает один вид рыб;

– *бидоминантные*. Сообщества, в которых преобладают два вида рыб;

– *полидоминантные*. Сообщества, в которых нет четко выраженного доминирования какого-либо одного вида, а основу ихтиоценоза по биомассе составляют несколько видов.



А



Б

Рис. 6.2.1.1. Соотношение биомассы запасов рыб всех наиболее многочисленных (А) и донных (Б) видов Баренцева моря (мойва – общая биомасса запаса рыб в возрасте 1 год и более, по данным акустической съемки в сентябре 1972-2010 гг. (Report of the Arctic Fisheries..., 2011); сайка – биомасса запаса рыб в возрасте 1 год и более, по данным акустической съемки в сентябре 1972-2010 гг. (Survey report..., 2010); сельдь – биомасса запаса рыб в возрасте 1 и 2 года, по расчетам Рабочей группы ИКЕС по широко распределяющимся запасам (Report of the Working Group..., 2010); путассу – биомасса запаса рыб в возрасте 1 год и более, по данным акустической съемки в сентябре 2004-2010 гг. (Survey report..., 2010); треска – биомасса запаса рыб в возрасте 3 года и более в 1946-2010 гг., по расчетам Рабочей группы ИКЕС по арктическому рыболовству (Report of the Arctic Fisheries..., 2011); пикша – биомасса запаса рыб в возрасте 3 года в 1950-2010 гг., по расчетам Рабочей группы ИКЕС по арктическому рыболовству (Report of the Arctic Fisheries..., 2011); черный палтус – биомасса запаса рыб в возрасте 5 лет и более в 1964-2010 гг., по расчетам Рабочей группы ИКЕС по арктическому рыболовству (Report of the Arctic Fisheries..., 2011); сайда – биомасса запаса рыб в возрасте 3 года и более в 1960-2010 гг., по расчетам Рабочей группы ИКЕС по арктическому рыболовству (Report of the Arctic Fisheries..., 2011) (величина запаса в Баренцевом море принята как 40 % от общего запаса сайды); окунь-клювач – биомасса запаса в 1986-2010 гг. (Report of the Arctic Fisheries..., 2011); золотистый окунь – биомасса запаса в 1986-2010 гг., по расчетам модели Gadget (Report of the Arctic Fisheries..., 2011); камбала-ерш – биомасса промыслового запаса, по данным осенне-зимней съемки в 1998-2003 гг. (Мокеева, 1992; Dolgova, Albert, 2012) и экосистемной съемки в 2004-2010 гг. (Амелькин, Мурашко, 2011); морская камбала – биомасса промыслового запаса, по данным донной съемки в 1976-2010 гг. (Ковцова, 1996; Руднев, Руднева, 2003); зубатки – суммарная биомасса запаса трех видов зубаток (синяя, пятнистая и полосатая), по данным осенне-зимней съемки в 1979-2010 гг. (Shevelev, Johannesen, 2011); скаты – суммарная биомасса пяти видов скатов (звездчатый, круглый, северный, гладкий и шипохвостый), по данным осенне-зимней съемки в 1998-2003 гг. (Dolgov, Drevetnyak, Gusev, 2005; Skates in the Barents Sea..., 2005) и экосистемной съемки в 2004-2009 гг. [The Barents Sea skates..., 2010])

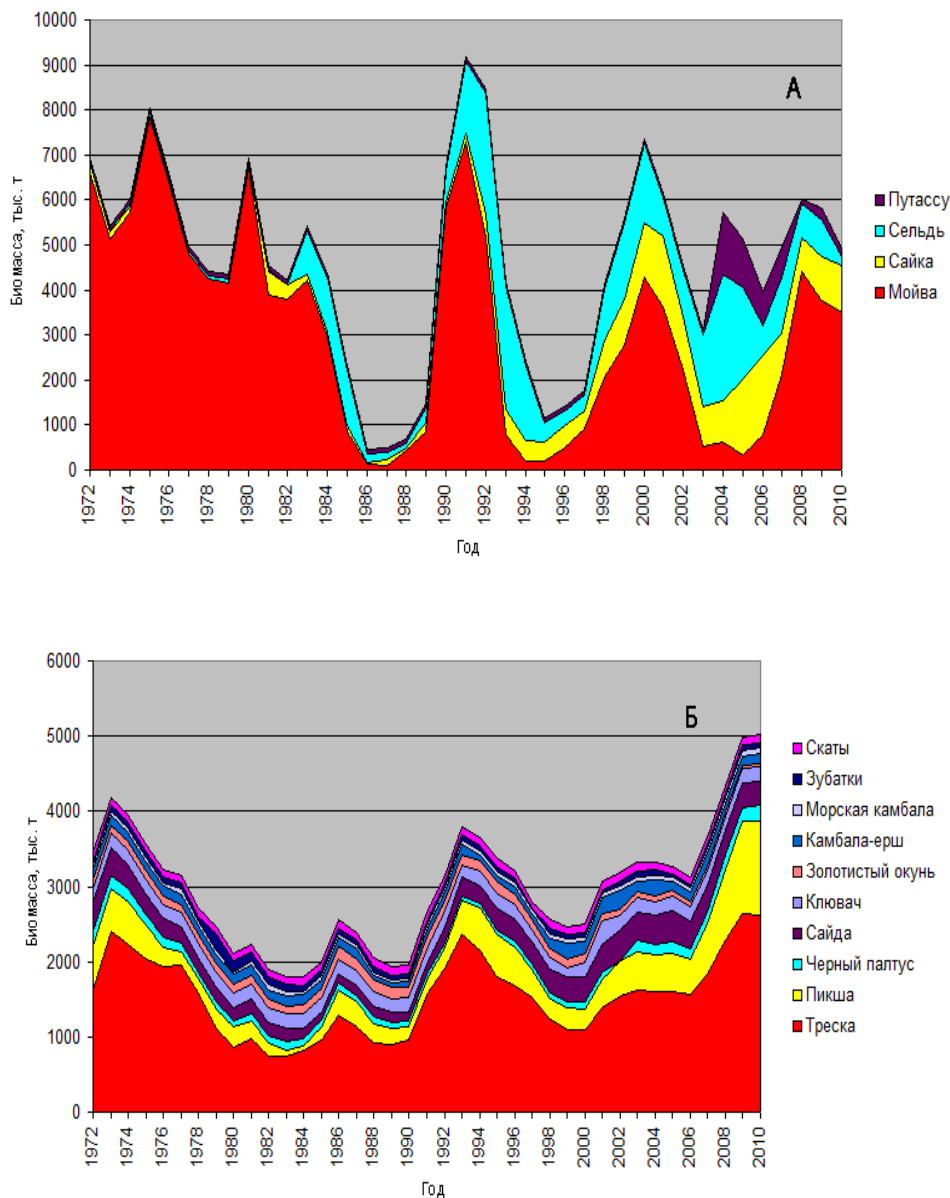


Рис. 6.2.1.2. Динамика биомассы запасов наиболее массовых видов пелагических (А) и донных (Б) рыб в Баренцевом море в 1972-2010 гг.

Для сообщества рыб Баренцева моря характерна монодоминантность среди бентофагов и хищников. В Баренцевом море биомасса трески наиболее высока и составляет около 56 % от общей биомассы наиболее многочисленных крупных видов рыб (включая промысловых и непромысловых) (см. рис. 6.2.1.1). Биомасса рыб других видов по крайней мере в 2-3 раза меньше биомассы трески. В то же время для сообщества рыб-планктофагов прослеживается полидоминантность. Среди пелагических рыб наиболее высока биомасса запаса мойвы, которая может достигать 6-7 млн т. В то же время запас мойвы подвержен чрезвычайно значительным флюктуациям под воздействием промысла, хищничества и условий окружающей среды. В такие годы биомасса запаса мойвы может быть сравнима с биомассой сайки или сельди (см. рис. 6.2.1.2А). Указанные особенности структуры ихтиоценоза Баренцева

моря обеспечивают устойчивость ихтиоценоза за счет постоянного поддержания в экосистеме высокой численности и биомассы пелагических рыб в различные климатические периоды, тем самым обеспечивая достаточную кормовую базу многих донных видов рыб, для которых рыбы-планктофаги являются основой питания.

Таким образом, очевидно, что донный ихтиоценоз Баренцева моря относится к монодоминантному типу, а пелагический – к би- или полидоминантному типу в зависимости от условий отдельных лет. В то же время ихтиоценозы большинства экосистем морей Северной Атлантики (Северное море, Кельтское море, район Исландии и др.) относятся к полидоминантному типу.

6.2.2. Трофические группы и сходство питания рыб

Данные по составу пищи массовых видов рыб Баренцева моря за период 1984-2010 гг. показали, что в ихтиоценозе четко выделяются три группы видов – планктофаги, бентофаги и хищники (см. гл. 5). Очевидно, что, с точки зрения возможной пищевой конкуренции, для трески наиболее важными видами являются камбала-ерш, черный палтус, звездчатый, северный и гладкий скаты, сайда и морские окуни. В то же время при анализе сходства питания массовых видов рыб Баренцева моря по осредненным данным за период 1984-2006 гг. было выявлено, что наиболее высокие значения индексов пищевого сходства (53-54 %) отмечались между треской и камбалой-ершом, а также окунем-клювачом (табл. 6.2.2.1). Для трески и сайды, звездчатого ската, золотистого окуня ИПС составлял 41-47 %, а у трески и черного палтуса, северного и гладкого скатов – 31-34 %. У остальных рыб степень сходства питания была значительно ниже (не более 24 %), причем минимальные значения ИПС отмечались между треской и мойвой, сельдью, морской камбалой (3-8 %).

Таблица 6.2.2.1

Индекс пищевого сходства массовых рыб Баренцева моря в период 1984-2010 гг.

Вид	Индекс пищевого сходства, %
Камбала-ерш	54,6
Окунь-клювач	53,6
Сайда	47,8
Золотистый окунь	47,7
Звездчатый скат	41,8
Черный палтус	34,4
Северный скат	33,0
Гладкий скат	31,2
Шипохвостый скат	24,6
Пикша	23,7
Северный макрурус	23,6
Пятнистая зубатка	18,9
Сайка	24,2
Круглый скат	17,6
Лиманда	15,6
Синяя зубатка	17,3
Белокорый палтус	12,5
Полосатая зубатка	10,5
Атлантическая сельдь	6,4
Мойва	8,2
Морская камбала	3,6

Количество видов, входящих в одну трофическую группу с треской, достаточно невелико (около 9-10), причем треска достаточно обособлена по составу пищи от других видов группы. В других районах Северной Атлантики количество видов со сходным питанием значительно отличалось от Баренцева моря. Так, на Гранд-банке в 1991-1997 гг. в весенний и осенний периоды количество видов в одной трофической группе с треской длиной более 20 см составляло 6 и 2 вида соответственно (Garrison, 2000). В Северном море, напротив, количество видов, входящих в группу донных ихтиофагов, превышает 40 (Heath, 2005).

Наши данные о высокой степени сходства питания между треской, черным палтусом и камбалой-ершом в 1990-е годы подтверждают уже опубликованные выводы. При этом в 1960-80-е гг. наиболее высокая степень пищевого сходства отмечалась между треской и черным палтусом (Низовцев, 1978) – в 1964-1970 гг. КПС в среднем составлял 46,1, причем в южной части и северо-западных районах моря сходство питания было максимальным в первом, третьем и четвертом кварталах года, а в районе Копытова и на Западном склоне Медвежинской банки – в третьем и четвертом кварталах. Высокая степень пищевого сходства (КПС – до 50) в отдельные периоды могла отмечаться и между треской и камбалой-ершом (Берестовский, 1996). Однако Е. Г. Берестовским (1996) отмечалось, что в период интенсивного весеннего мойвенного откорма трески камбала-ерш практически не питается, а максимальное сходство питания наблюдается в период летне-осеннего откорма. Анализ питания трески и пикши в 1930-х годах показал, что, несмотря на то что в целом сходство питания трески и пикши было значительным (ИПС – 40 %), отмечались существенные пространственно-временные различия в этом показателе (Петрова-Гринкевич, 1944). Кроме того, было выявлено, что пищевая конкуренция между треской и пикшей происходила из-за основных пищевых объектов трески (мойва, эвфаузииды).

В других районах Северной Атлантики степень сходства питания была значительно выше. Так, на Гранд-банке коэффициент перекрывания пищевых ниш, который варьирует от 0 (отсутствие сходства) до 1 (полное сходство), между треской и звездчатым скатом достигал 0,94 на глубинах менее 200 м, 0,69 – на глубинах 200-399 м, 0,89 – на глубинах 400-599 м (Feeding Habits..., 2006).

6.2.3. Пространственно-временная дифференциация скоплений трески и других рыб

Данные траловых съемок показали значительную пространственную разобщенность скоплений трески и рыб других массовых донных видов. Так, по данным экосистемной съемки Баренцева моря в августе – сентябре 2006 г., наблюдалась различная степень совпадения распределения скоплений трески и других видов (рис. 6.2.3.1). Этот период характеризуется активной миграцией трески на окраины своего нагульного ареала. Треска встречалась в 72 % тралений на акватории съемки. Почти так же широко распределялась камбала-ерш, которая встречалась в 69 % тралений. Остальные рыбы отмечались в тралениях значительно реже: от 9 % (сайда) до 33 % (черный палтус). Наибольшее совпадение ареалов также отмечалось для трески и камбалы-ерша (76 % от количества тралений с треской). Черный палтус, звездчатый скат и окунь-клювач встречались в уловах в 30-40 % тралений с треской, а сайда – лишь в 11 % тралений.

Кроме того, помимо пространственной дифференциации скоплений трески и ее возможных пищевых конкурентов, отмечалось и значительное разобшение скоплений по глубинам (рис. 6.2.3.2). Так, по данным осенне-зимних съемок донных рыб в октябре – декабре 1998-2010 гг., треска встречалась в диапазоне глубин от 30 до 700 м, а максимальные уловы отмечались на глубинах 50-350 м. Сходное распределение по глубинам наблюдалось у камбалы-ерша и звездчатого ската, но уловы рыб этих видов были достаточно большие и на несколько больших глубинах, чем у трески. Сайда встречалась в уловах в широком диапазоне глубин (30-700 м), однако максимальные уловы отмечались только на глубинах 50-200 м, а на больших глубинах уловы резко снижались. Окунь-клювач и черный палтус распределялись преимущественно на больших глубинах, максимальные уловы рыб этих видов отмечались на глубинах 400-600 м и 500-850 м соответственно.

Площадь нагульной акватории взрослой трески в Баренцевом море значительно больше, чем у других массовых видов рыб во взрослом состоянии. По литературным данным, крайняя северная граница ее нагульного ареала в теплые годы может доходить до о-ва Надежды, а восточная – до архипелага Новая Земля (Ярагина, Пономаренко, Шевелев, 2003). В то же время ареал пикши больше приурочен к южной части моря (хотя ее промысловые скопления могут встречаться и у берегов архипелага Шпицберген) (Сонина, 1969). Ареал сайды в целом ограничен водами у побережья Норвегии и Мурмана (Лукманов, 1986), а черный палтус обитает преимущественно вдоль склона континентального шельфа у западной границы Баренцева моря и на больших глубинах, чем треска (Низовцев, 1978; Ковцова, 1986б). Кроме того, следует отметить, что площадь ареала трески в Баренцевом море самая большая по сравнению с другими ее популяциями (592 тыс. км² против 36-250 тыс. км²) и сравнима только с Северным морем (539 тыс. км²) (What is the carrying..., 2001). Это позволяет треске интенсивно использовать пищевые ресурсы Баренцева моря, недоступные другим донным рыбам.

Разобшение скоплений трески и других донных рыб в Баренцевом море по глубинам также способствует снижению пищевой конкуренции. Наиболее плотные скопления массовых видов рыб с достаточно высокой степенью пищевого сходства с треской встречаются преимущественно на значительно больших (черный палтус, окунь-клювач) или меньших (сайда) глубинах, чем треска. Исключения составляют лишь камбала-ерш и звездчатый скат, которые встречаются на тех же глубинах, что и треска.

Кроме того, снижение пищевой конкуренции в Баренцевом море происходит за счет различий в сезонном ходе питания трески и других видов донных рыб. Так, в южной части Баренцева моря звездчатый скат не питается в летний период (Антипова, Никифорова, 1990), когда у трески отмечается традиционный откорм эвфаузидами (Зацепин, Петрова, 1939). Наиболее интенсивный откорм камбалы-ерша, напротив, отмечался исключительно в летний период, в то время как в осенне-зимний период питание рыбы этого вида, как правило, очень слабое (Берестовский, 1996).

Таким образом, несмотря на высокую степень пищевого сходства трески и ее возможных пищевых конкурентов, степень конкуренции между треской и этими рыбами значительно снижается за счет пространственно-временного разделения откорма.

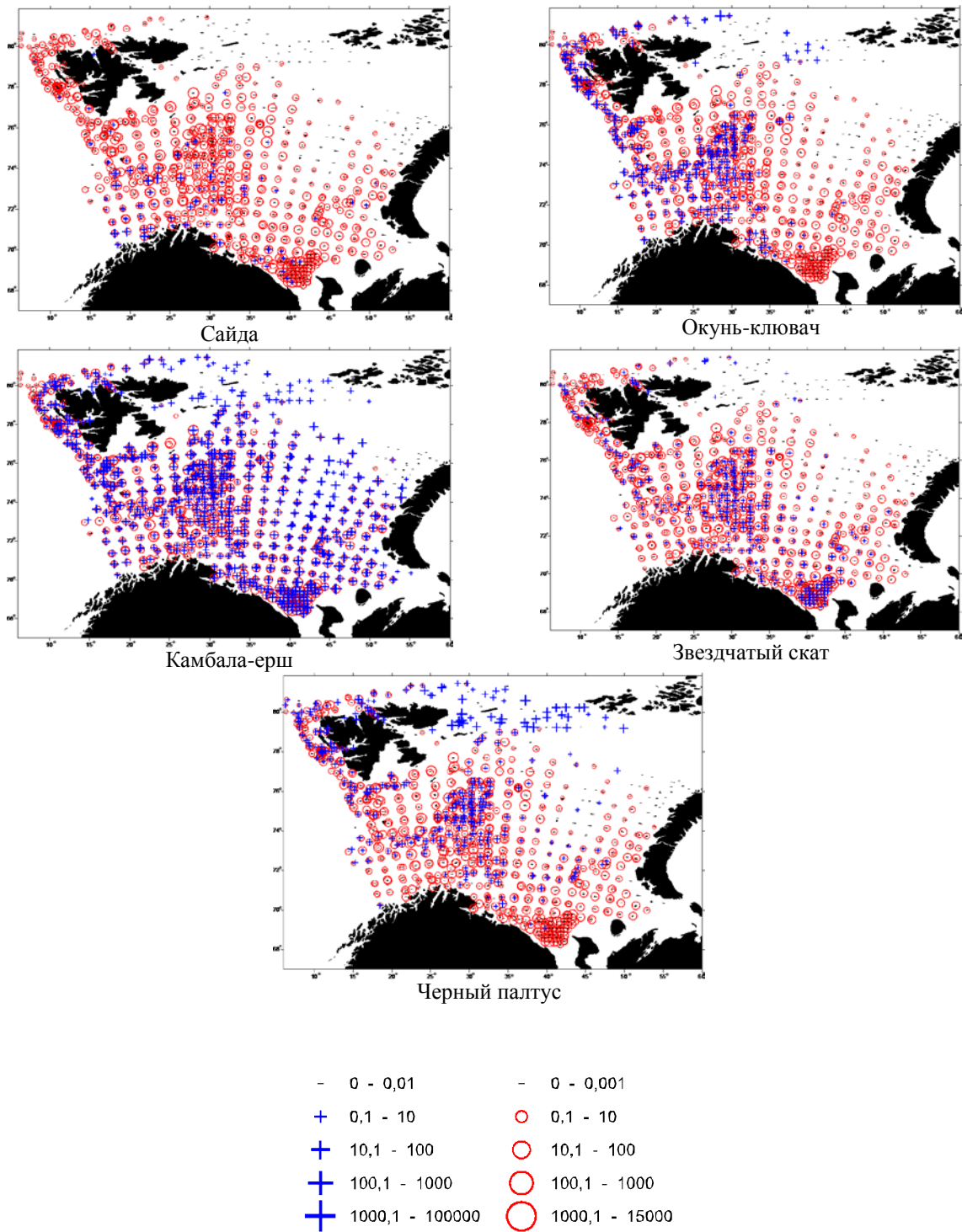
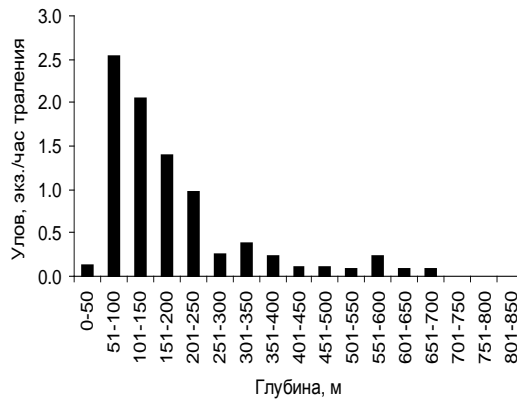
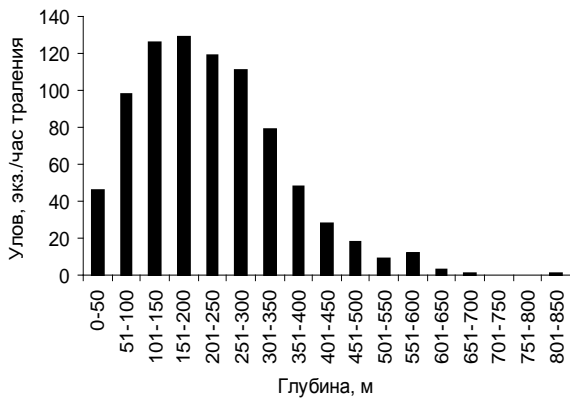
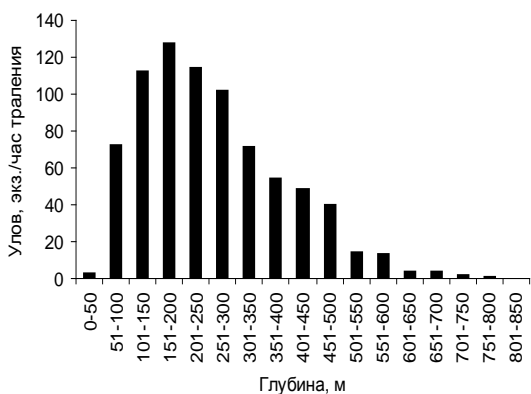


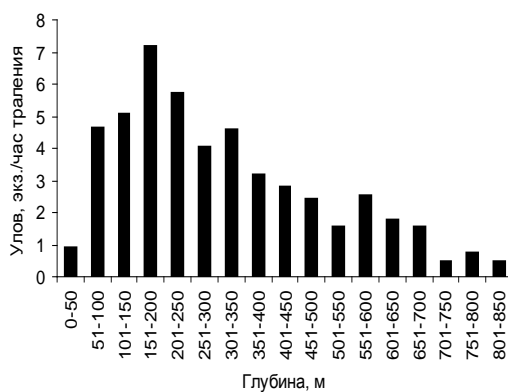
Рис. 6.2.3.1. Распределение трески (круги) и ее основных пищевых конкурентов (кресты), по данным совместной российско-норвежской экосистемной съемки в Баренцевом море в августе – сентябре 2006 г. Размер фигур соответствует количеству экз. на 1 ч траления



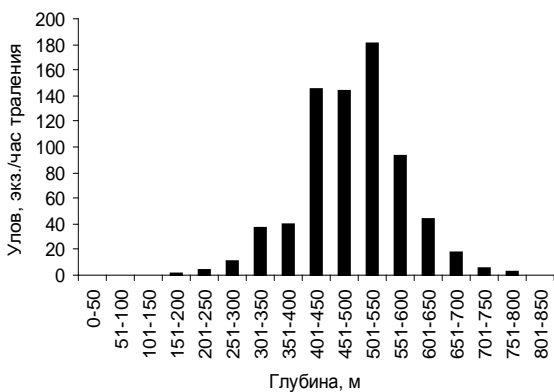
Треска



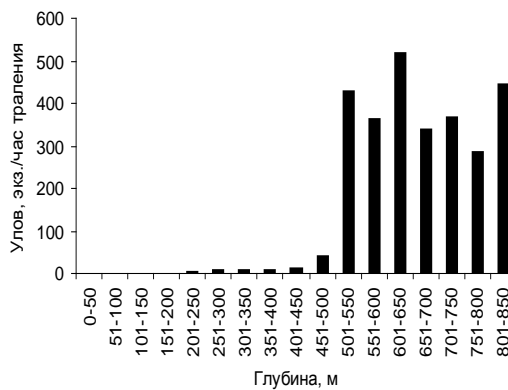
Сайда



Камбала-ерш



Звездчатый скат



Окунь-клювач

Черный палтус

Рис. 6.2.3.2. Глубина обитания трески и ее основных пищевых конкурентов в Баренцевом море, по данным российских осенне-зимних съемок 1998-2006 гг.

6.2.4. Сравнение особенностей сообществ рыб Баренцева моря и других важных экосистем для восстановления запаса трески

При анализе биомассы запасов трески в Северной Атлантике было выяснено, что по сравнению с другими районами Северной Атлантики (Северное море и Ньюфаундлендско-Лабрадорский шельф) в Баренцевом море треска является наиболее многочисленным видом из хищных и бентоядных рыб.

В Северном море только среди наиболее многочисленных промысловых тресковых рыб (треска, пикша, мерланг и сайда), которые составляют группу донных ихтиофагов в Северном море (Heath, 2005), в период 1970-1995 гг. наиболее высокая биомасса общего запаса отмечалась у пикши – от 0,5 до 2,0 млн т, а биомасса общего запаса остальных трех видов была примерно одинакова и составляла от 0,3 до 1,4 млн т для каждого вида (Hislop, 1996).

По данным съемок у Западной Гренландии (Sunksen, Storr-Paulsen, Jorgensen, 2006), большая часть биомассы донных рыб была представлена черным палтусом и морским окунем (47 и 37 % от общей биомассы соответственно). Биомасса трески составляла только 4 % от общей биомассы донных рыб. Это соответствовало доле других донных видов (звездчатый скат, полосатая и пятнистая зубатки, камбала-ерш), которая не превышала 1,1-4,0 %.

Сходное соотношение биомассы донных рыб отмечалось также на Ньюфаундлендско-Лабрадорском шельфе (NAFO, 2006). В среднем за период 1988-2005 гг. биомасса трески составляла около 18 % от общей биомассы промысловых видов донных рыб, а биомасса видов со сходным характером питания (черный палтус и звездчатый скат) – 53 и 21 % соответственно.

По результатам расчетов с использованием модели ЕСОРАТН для экосистемы шельфа Скотии (Bundy, 2005), суммарная биомасса трески в этом районе составляла от 15 % в начале 1980-х годов до 18 % в конце 1990-х годов от общей биомассы донных рыб на 1 км².

Таким образом, очевидно, что в других районах Северной Атлантики биомасса рыб со сходным характером питания и образом жизни значительно выше, чем в Баренцевом море, и значительно превышает биомассу самой трески.

Таким образом, по результатам анализа состава и трофической структуры сообществ донных рыб в Баренцевом море и других районах Северной Атлантики было выявлено, что в Баренцевом море треска является наиболее многочисленным видом среди донных рыб, а ее биомасса в среднем составляет около 57 % от общей биомассы всех видов рыб. Относительно небольшое количество видов рыб со сходным питанием, которые могли бы занять пищевую нишу трески при снижении ее численности, значительно более низкая биомасса возможных пищевых конкурентов и более широкое распространение трески за счет протяженных миграций создают в Баренцевом море благоприятные условия для успешного и быстрого восстановления запаса трески после снижения ее численности по сравнению с другими районами Северной Атлантики. Кроме того, несмотря на относительно высокую степень пищевого сходства, степень конкуренции между треской и возможными пищевыми конкурентами дополнительно снижается за счет пространственно-временного разделения откорма.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты наших исследований, проведенных в современный теплый климатический период (1990-2010 гг.), показали, что обновленный список морских рыб Баренцева моря (в качестве большой морской экосистемы) включает в себя 222 вида и подвида морских рыб из 70 семейств и 27 отрядов. Наибольшим числом видов представлены семейства Zoarcidae (23), Gadidae (14), Cottidae (12), Liparidae (11), Rajidae (9), Pleuronectidae (9) и Lotidae (9).

Современная ихтиофауна Баренцева моря представляет собой комплекс рыб тепловодных бореальных видов и холодноводных арктических видов, соотношение численности и биомассы которых определяется биотопическими и океанографическими условиями. По сравнению с морями Северной Атлантики, для ихтиофауны Баренцева моря характерна высокая доля донных видов (44 % против 24-35 % в других морях). В то же время, по сравнению с арктическими морями, ихтиофауна Баренцева моря отличается более низкой долей донных видов (44 % против 53-72 % в других морях) и относительно высокой долей пелагических видов (12 % против 6-8 %).

По предпочтительным условиям обитания рыб различных видов Баренцева моря выполнена классификация видов и выделено несколько групп по отношению к глубине, температуре и солености воды. Большинство видов баренцевоморских рыб (85-90 %) встречается в относительно широком диапазоне этих характеристик окружающей среды, в то время как доля видов рыб с узким диапазоном не превышает 10-15 %. Распределение отдельных видов рыб и ихтиоценов в целом в большей степени определяется температурой воды и глубиной моря. Различия в условиях обитания (преимущественно глубина и температура воды) определяют границы распространения отдельных видов в Баренцевом море и структуру сообществ рыб в различных районах моря. Наиболее широкое распространение характерно для видов с широким диапазоном глубины, температуры и солености (треска, камбала-ерш, пикша, звездчатый скат). Виды рыб, обитающие при узких диапазонах одного или нескольких абиотических факторов, как правило, встречаются в небольших по площади районах моря, ограниченных глубиной (европейский керчак, шиповатый круглопер) или температурой воды (ледовитоморская лисичка, мерланг).

В Баренцевом море выделены шесть устойчивых типов донных ихтиоценов: три тепловодных (атлантический, а также прибрежные – юго-западный и юго-восточный) и три холодноводных (арктический и высокоарктический, а также прибрежный новоземельский). Видовой состав, структура, доминирующие виды и их расположение в Баренцевом море определяются глубинами и океанографическими условиями, а также предпочтительными условиями обитания и распределением отдельных видов рыб. В теплый и аномально теплый период 1998-2010 гг. выявлена общая тенденция снижения уловов рыб холодноводных видов (арктические, преимущественно арктические и аркто-бореальные) и одновременное увеличение уловов рыб тепловодных видов (широко распространенные, южно-бореальные и бореальные).

Среди баренцевоморских рыб по характеру питания выделено несколько экологических групп: планктофаги (9 видов), бентофаги (27 видов), хищно-бентоядные (5 видов), хищники (11 видов). Трофическая структура ихтиоценов Баренцева моря сходна со структурой других районов Северной Атлантики. По сравнению с другими

морями Арктики, в Баренцевом море отмечается более высокая доля хищных видов (24 % против 5-15 %) и более низкая доля бентоядных видов (38 % против 44-67 %).

Для ихтиоцены Баренцева моря характерно наличие нескольких ключевых видов пелагических (мойва, сайка, сельдь) и донных (треска) рыб, пищевые взаимодействия между которыми определяют состояние запасов и биологическое состояние многих промысловых гидробионтов в этом районе. Треска доминирует в ихтиоцене Баренцева моря практически на всех этапах ее жизненного цикла и, как ключевой хищник, оказывает наибольшее воздействие на большинство видов промысловых рыб и беспозвоночных.

Видовая, зоогеографическая и трофическая структура сообщества рыб Баренцева моря обеспечивает наиболее благоприятные условия для существования популяции трески по сравнению с морями Северной Атлантики, а также для быстрого и успешного восстановления даже в случае потенциального коллапса ее запаса. Это обеспечивает возможность более высокой степени эксплуатации промыслового запаса трески в Баренцевом море, чем других ее популяций в морях Северной Атлантики.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Аldонов, В. К. Ихтиопланктонные исследования в районе Норвежского мелководья / В. К. Алдонов, В. П. Серебряков // Особенности биологии рыб северных морей. – Л.: Наука, 1983. – С. 13-35.

Альбиковская, Л. К. Сезонные и годовые особенности откорма трески на банке Флемиш-Кап / Л. К. Альбиковская, О. В. Герасимова // Исслед. биоресурсов Северной Атлантики: сб. научн. тр. / ПИНРО. – Мурманск, 1992. – С. 153-165.

Амелькин, А. В. Распределение и оценка запаса камбалы-ерша в Баренцевом море и сопредельных водах в 2004-2010 гг. / А. В. Амелькин, П. А. Мурашко // Материалы XXIX конференции молодых ученых Мурманского морского биологического института, посвящ. 140-летию со дня рождения Г. А. Клюге «Морские исследования экосистем Европейской Арктики» (Мурманск, май 2011 г.). – Мурманск: ММБИ КНЦ РАН, 2011. – С. 8-11.

Андрияшев, А. П. Рыбы северных морей СССР / А. П. Андрияшев. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – 566 с. – (Определители по фауне, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР / АН СССР; 53).

Андрияшев, А. П. Аннотированный список рыбообразных и рыб морей Арктики и сопредельных вод / А. П. Андрияшев, Н. В. Чернова // Вопр. ихтиологии. – 1994. – Т. 34, № 4. – С. 435-456.

Андрияшев, А. П. О массовых скоплениях криопелагических тресковых рыб (*Boreogadus saida* и *Arctogadus glacialis*) в околуполюсных районах Арктики / А. П. Андрияшев, Б. Ф. Мухомедияров, Е. А. Павштикс // Биология Центрального Арктического бассейна. – М.: Наука, 1980. – С. 196-211.

Антипова, Т. В. Особенности питания колючего ската в Баренцевом море / Т. В. Антипова, Т. Б. Никифорова // Кормовые ресурсы и пищевые взаимоотношения рыб Северной Атлантики. – Мурманск, 1990. – С. 167-172.

Антипова, Т. В. Питание пикши Баренцева моря в 1964 и 1965 гг. / Т. В. Антипова // Материалы рыбохоз. исслед. Сев. бас. – Мурманск, 1967. – Вып. 10. – С. 145-160.

Антипова, Т. В. Питание и упитанность пикши южной части Баренцева моря в 1964-1968 гг. / Т. В. Антипова // Материалы рыбохоз. исслед. Сев. бас. – Мурманск, 1971. – Вып. 17. – С. 138-145.

Антипова, Т. В. Сезонные и годовые изменения в питании пикши Баренцева моря / Т. В. Антипова, И. Я. Пономаренко, Н. А. Ярагина // Кормовые ресурсы и пищевые взаимоотношения рыб Северной Атлантики. – Мурманск, 1990. – С. 131-147.

Антипова, Т. В. Сравнительная характеристика суточного хода питания трески и пикши Баренцева моря / Т. В. Антипова, Н. А. Ярагина // Экология биологических ресурсов Северного бассейна и их промысловое использование. – Мурманск: ПИНРО, 1984. – С. 3-11.

Антипова, Т. В. Суточные, сезонные и годовые изменения питания и упитанности морской камбалы Баренцева моря / Т. В. Антипова, М. В. Ковцова // Экология и промысел донных рыб Северо-Европейского бассейна. – Мурманск, 1982. – С. 43-56.

Антонов, С. Г. О пищевых взаимоотношениях некоторых донных рыб южной части Баренцева моря / С. Г. Антонов, И. И. Петров, Е. А. Фролова // Трофические взаимоотношения организмов бентоса и донных рыб Баренцева моря. – Апатиты: КНЦ АН СССР, 1989. – С. 36-42.

Астафьева, А. В. К сравнительной характеристике избирательности питания трески и пикши (сообщение 2) / А. В. Астафьева // Труды ММБИ. – 1967. – Вып.15 (19). – С. 62-88.

Атлантический лосось / под ред. Р. В. Казакова. – СПб.: Наука, 1998. – 575 с.

Атлас количественного распределения nekтона в западной части Берингова моря / под ред. В. П. Шунтова, Л. Н. Бочарова. – М.: «Нацрыбресурсы, 2006. – 1072 с.

Атлас количественного распределения nekтона в Охотском море / под. ред. В. П. Шунтова, Л.Н.Бочарова. – М.: Нацрыбресурсы, 2003. – 1036 с.

Атлас количественного распределения nekтона в северо-западной части Японского моря / под. ред. В. П. Шунтова, Л. Н. Бочарова. – М.: Нацрыбресурсы, 2004. – 988 с.

Атлас количественного распределения nekтона в северо-западной части Тихого океана / под ред. В. П. Шунтова, Л. Н. Бочарова. – М.: Нацрыбресурсы, 2005. – 1080 с.

Атлас океанов. Термины, понятия, справочные таблицы. – Л.: Изд-во ВМФ СССР, 1980. – 156 с.

Атлас пресноводных рыб России: в 2 т. / под ред. Ю. С. Решетникова. – М.: Наука, 2002. – Т. 1. – 379 с., Т. 2. – 253 с.

Бараненкова, А. С. Вертикальные миграции и питание мальков трески Баренцева моря в сентябре – октябре / А. С. Бараненкова, С. С. Дробышева, И. Я. Пономаренко // Материалы рыбохоз. исслед. Сев. басс. – 1964. – Вып. 2. – С. 28-34.

Бараненкова, А. С. К методике исследования ранних стадий промысловых рыб / А. С. Бараненкова // НТБ ПИНРО. – 1961. – № 2-3 (16-17). – С. 10-13.

Бараненкова, А. С. Многолетние колебания численности икринок и личинок рыб Баренцева моря / А. С. Бараненкова // Тр. ПИНРО. – 1974. – Вып. 21. – С. 93-100.

Барсуков, В. В. О питании баренцевоморских зубаток (*Anarhichas latifrons* Steenstrup et Hallgrimsson, *A. minor* Olafsen, *A. lupus* L.) / В. В. Барсуков, Г. П. Низовцев // Тр. ММБИ. – 1960. – Вып. 2 (6). – С. 203-206.

Барсуков, В. В. Рыбы бухты Провидения и сопредельных вод Чукотского полуострова / В. В. Барсуков // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1958. – Т. 25. – С. 130-163.

Батыцкая, Л. В. Изменения в составе сообществ донных рыб на восточно-сахалинском шельфе в условиях интенсивного рыболовства / Л. В. Батыцкая // Биология моря. – 1984. – № 2. – С. 45-53.

Беликов, С. В. Путассу / С. В. Беликов, А. М. Соколов, А. В. Долгов // Исследования ПИНРО в районе архипелага Шпицберген. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2004. – С. 167-177.

Белова, А. В. Материалы по питанию сайки / А. В. Белова, М. И. Тарвердиева // Тр. ММБИ. – М.;Л.: Наука, 1964. – Вып. 5 (9). – С. 143-147.

Белова, А. В. Питание наваги Печорского залива / А. В. Белова // Тр. ММБИ. – 1962. – Вып. 4 (8) – С. 146-152.

Бензик, А. Н. К вопросу о каннибализме черного палтуса в Баренцевом море / А. Н. Бензик // Материалы Всероссийской конференции молодых ученых и специалистов, посвящ. 90-летию К. Г. Константинова (Мурманск, 30-31 окт. 2008 г.) / ПИНРО. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2008. – С. 54-61.

Бензик, А. Н. Межгодовая динамика питания черного палтуса в Баренцевом море в 1997-2008 гг. / А. Н. Бензик // Материалы XXVIII конференции молодых ученых Мурманского морского биологического института, посвящ. 100-летию со дня рождения М. М. Камшилова. – Мурманск: ММБИ КНЦ РАН, 2010. – С. 15-19.

Бензик, А. Н. Пространственная изменчивость питания черного палтуса в Баренцевом море / А. Н. Бензик, А. А. Четыркин // Материалы Всероссийской конференции молодых ученых и специалистов, посвящ. 125-летию со дня рождения И. И. Месяцева (Мурманск, 20-22 окт. 2010 г.). – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2010. – С. 35-37.

Берг, Л. С. Появление бореальных рыб в Баренцевом море / Л. С. Берг // Сборник, посвящ. научной деятельности Н. М. Книповича. М.; Л.: Пищепромиздат, 1939. – С. 207-208.

Бергер, Т. С. Распределение и миграции баренцевоморской трески в зависимости от ее откорма в условиях холодных лет / Т. С. Бергер // Материалы рыбохоз. исслед. Сев. бас. – 1968. – Вып. 11. – С. 51-70.

Беренбойм, Б. И. Новый вид краба *Geryon tridens* в питании трески в Баренцевом море / Б. И. Беренбойм, А. В. Долгов // Исследования промысловых беспозвоночных в Баренцевом море: сб. науч. трудов / ПИНРО. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1997. – С. 15-19.

Беренбойм, Б. И. О возможности использования продукционной модели Стефансона для оценки запаса северной креветки *Pandalus borealis* в Баренцевом море / Б. И. Беренбойм, В. А. Коржев // Исслед. промысловых беспозвоночных в Баренцевом море: сб. науч. тр. / ПИНРО. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1997. – С. 20-34.

Беренбойм, Б. И. Связь типа хищник-жертва между треской и северной креветкой в Баренцевом море / Б. И. Беренбойм, Н. А. Ярагина, И. Я. Пономаренко // Рыбное хоз-во. – 1987. – № 3. – С. 24-27.

Берестовский, Е. Г. Видовой и размерный состав гидробионтов в рационе камбалы-ерша, звездчатого и шиповатого скатов / Е. Г. Берестовский, О. Ю. Ахметчина // Современные исследования ихтиофауны арктических и южных морей европейской части России. – Мурманск: ММБИ КНЦ РАН, 2007. – С. 107-116.

Берестовский, Е. Г. Питание и рост камбалы-ерша *Hippoglossoides platessoides limandoides* младших возрастных групп в некоторых районах Баренцева моря / Е. Г. Берестовский // Трофические взаимоотношения организмов бентоса и донных рыб Баренцева моря. – Апатиты: КНЦ АН СССР, 1989а. – С. 14-26.

Берестовский, Е. Г. Питание камбалы-ерша *Hippoglossoides platessoides limandoides* в некоторых районах Баренцева и Норвежского морей / Е. Г. Берестовский // Суточные ритмы и рационы питания промысловых рыб Мирового океана. – М., 1989б. – С. 109-123.

Берестовский, Е. Г. Питание скатов *Raja radiata* Donovan и *R. fyllae* (Lutken) (Rajidae) в Баренцевом и Норвежском морях / Е. Г. Берестовский // Вопр. ихтиологии. – 1989в. – Т. 29, вып. 6. – С. 994-1002.

Берестовский, Е. Г. Питание и пищевая стратегия камбалы-ерша в Баренцевом и Норвежском морях / Е. Г. Берестовский // Вопр. ихтиологии. – 1995. – Т. 35, вып. 1. – С. 94-104.

Берестовский, Е. Г. Питание камбалы-ерша в Баренцевом и Норвежском морях: дис. канд. биол. наук / Е. Г. Берестовский. – Дальние Зеленцы, 1996. – 118 с.

Благодаров, А. И. Качественные и количественные изменения состава донных рыб на шельфе западного побережья Камчатки / А. И. Благодаров, Н. Г. Колесова // Вопр. ихтиологии. – 1985. – Т. 25, вып. 4. – С. 590-596.

Богоров, В. Г. Питание песчанки (*Ammodytes tobianus*) в Мурманских водах / В. Г. Богоров, Б. П. Мантейфель, А. П. Павлова // Тр. ВНИРО. – 1939. – Т. 4. – С. 355-366.

Богстад, Б. Потребление различных видов жертв северо-восточной арктической треской в 1984-1989 гг. / Б. Богстад, С. Мель // Исследования взаимоотношений популяций рыб в Баренцевом море: сб. докл. V сов.-норв. симп. – Мурманск: ПИНРО, 1992. – С. 101-117.

Бойцов, В. Д. Роль абиотических факторов в формировании биомасс зоопланктона центральной части Баренцева моря и его принос из других регионов / В. Д. Бойцов, Э. Л. Орлова // Изв. ТИНРО. – 2004. – Т. 137. – С. 101-118

Болдовский, Г. В. Питание мойвы в Баренцевом море / Г. В. Болдовский // За рыбную индустрию Севера. – 1936. – № 4. – С. 25-26.

Болдовский, Г. В. Тепловодные тресковые (*Gadidae*) в Баренцевом море / Г. В. Болдовский // Докл. АН СССР, 1939. – Т. 24. – № 3. – С. 307-309.

Болдовский, Г. В. Пища и питание сельдей Баренцева моря / Г. В. Болдовский // Тр. ПИНРО. – 1941. – Т. 7. – С. 219-286.

Болдовский, Г. В. Питание морского окуня Баренцева моря / Г. В. Болдовский // Тр. ПИНРО. – 1944. – Вып. 8. – С. 324-329.

Борец, Л. А. Аннотированный список рыб дальневосточных морей / Л. А. Борец. – Владивосток: Изд-во ТИНРО-центра, 2000. – 192 с.

Борец, Л. А. Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение / Л. А. Борец. – Владивосток: ТИНРО-центр, 1997. – 217 с.

Борец, Л. А. Состав и современное состояние сообщества донных рыб Карагинского залива / Л. А. Борец // Изв. ТИНРО. – 1985. – Т. 110. – С. 20-27.

Боркин, И. В. Результаты исследований ихтиофауны в районе Земли Франца-Иосифа и к северу от Шпицбергена / И. В. Боркин // Исследования биологии, морфологии и физиологии гидробионтов. – Апатиты: Изд-во КФ АН СССР, 1983. – С. 34-42.

Боркин, И. В. Ихтиопланктон / И. В. Боркин // Экосистема Карского моря. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2008. – С. 124-129.

Боркин, И. В. Ихтиофауна / И. В. Боркин, А. В. Васильев, О. Ю. Четыркина // Экосистема Карского моря. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2008. – С. 130-206.

Боркин, И. В. Ихтиофауна вод района Земли Франца-Иосифа / И. В. Боркин, Н. В. Чернова // Среда обитания и экосистемы Земли Франца-Иосифа. – Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1994. – С. 177-187.

Бородулина, О. Д. Некоторые данные по биологии аргентины *Argentina silus* (Ascanius) / О. Д. Бородулина // Вопр. ихтиологии. – 1964. – Т. 4, вып. 1 (30). – С. 68-81

Брискина, М. М. Питание непромысловых рыб Баренцева моря / М. М. Брискина // Тр. ВНИРО. – 1939. – Т. 4. – С. 339-354.

Булычева, А. И. Материалы по питанию камбаловых рыб Восточного Мурмана / А. И. Булычева // Тр. МБС АН СССР. – 1948. – Т. 1. – С. 261-275.

Бурькин, Ю. Б. Ихтиопланктон Кандалакшского залива Белого моря: состав, численность, сезонные изменения / Ю. Б. Бурькин, Е. А. Кублик // Вопр. ихтиологии. – 1991. – Т. 31, № 3. – С. 459-466.

Виноградов, В. И. Питание личинок и мальков клюворылого окуня моря Ирмингера / В. И. Виноградов // АтлантНИРО. – Калининград, 1987. – 12 с. – Деп. 07.07.87, № 860-рх87.

Влияние сайки на эффективность откорма мойвы в центральной части Баренцева моря / Э. Л. Орлова, И. А. Оганин, В. Д. Бойцов [и др.] // Рыб. хоз-во. – 2005. – № 2. – С. 52-55.

Влияние трески на динамику биомассы креветки *Pandalus borealis* в Баренцевом море / Б. И. Беренбойм, В. А. Коржев, В. Л. Третьяк [и др.] // Исследования взаимоотношений популяций рыб в Баренцевом море: сб. докл. V сов.-норв. симп. – Мурманск: ПИНРО, 1992. – С. 249-261.

Возрастные изменения в питании баренцевоморских зубаток *Anarhichas lupus*, *A. minor*, *A. denticulatus* / Э. Л. Орлова, Е. Г. Берестовский, Л. И. Карамушко [и др.] // Трофические взаимоотношения организмов бентоса и донных рыб Баренцева моря. – Апатиты, КНЦ АН СССР, 1989. – С. 4-13.

Волвенко, И. В. Проблемы количественной оценки обилия рыб по данным траловой съемки / И. В. Волвенко // Изв. ТИНРО. – 1998. – Т. 124. – С. 473-500.

Волвенко, И. В. Динамика интегральных характеристик биоценологических группировок северной части Охотского моря в конце XX века / И. В. Волвенко // Изв. ТИНРО. – 2001. – Т. 128. – С. 3-44.

Герасимов, В. В., Цееб Р.Я. Некоторые наблюдения над беспозвоночными и рыбами в морском аквариуме / В. В. Герасимов, Р. Я. Цееб // Гидрологические и биологические особенности прибрежных вод Мурмана. – Мурманск: Мурманское книжное изд-во, 1961. – С. 220-228.

Герасимова, О. В. Состав пищи и интенсивность откорма мойвы на шельфе Ньюфаундленда в весенне-летний период 1988-1989 гг. / О. В. Герасимова // Исследования биоресурсов Северной Атлантики: сб. научн. тр. / ПИНРО. – Мурманск, 1992. – С. 137-152.

Герасимова, О. В. Питание пелагической молоди трески и пикши в Северо-Восточной Атлантике / О. В. Герасимова // Материалы V научной конференции Беломорской биологической станции им. Н. А. Перцова, 10-11 августа 2000 года: сб. ст. – М.: Рус. ун-т, 2001. – С. 73-75.

Гиперииды и их роль в питании баренцевоморских рыб / Э. Л. Орлова, Г. Б. Руднева, А. В. Долгов [и др.] // Вопр. рыболовства. – 2004. – Т. 5. – № 4 (20). – С. 633-655.

Горелова, Т. А. О питании мавролика *Maurolicus muelleri* в районах подводных возвышенностей Дискавери, Наска и вблизи горы Африкана / Т. А. Горелова, Н. А. Красильникова // Вопросы ихтиологии. – 1990. – Т. 30, вып. 2. – С. 238-245.

Гошева, Т. Д. Питание и обеспеченность пищей личинок беломорской сельди *Clupea harengus maris-albi* Berg / Т. Д. Гошева, С. А. Слонова // Вопросы ихтиологии. – 1975. – Т. 5, вып. 3. – С. 463-472.

Гринкевич, Н. С. Годовые изменения в питании трески Баренцева моря / Н. С. Гринкевич // Тр. ПИНРО. – 1957. – Вып. 10. – С. 88-105.

Денисенко, С. Г. Многолетние изменения донной фауны Баренцева моря и гидрологические флюктуации вдоль разреза «Кольский меридиан» / С. Г. Денисенко // 100 лет океанографических наблюдений на разрезе «Кольский меридиан» в Баренцевом море: сб. докл. Междунар. симп. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2005. – С. 65-76.

Дехтерева, А. И. Материалы по питанию рыб Баренцева моря. Питание пикши / А. И. Дехтерева // Докл. Первой сессии ГОИН – 1931. – № 4. – С. 35-44.

Динамика годового откорма трески / Э. Л. Орлова, Е. Г. Берестовский, С. Г. Антонов [и др.] // Апатиты: Изд-во КФ АН СССР, 1988. – 16 с.

Добровольский, А. Д. Моря СССР / А. Д. Добровольский, Б. С. Залогин // М.: Изд-во МГУ, 1982. – 192 с.

Долгов, А. В. Суточный рацион и ритм питания пикши Баренцева моря / А. В. Долгов // Кормовые ресурсы и пищевые взаимоотношения рыб Северной Атлантики: сб. науч. тр. / ПИНРО, Ихтиол. комис. МРХ СССР. – Мурманск, 1990. – С. 173-183.

Долгов, А. В. Потребление аркто-норвежской треской промысловых рыб и беспозвоночных / А. В. Долгов // Проблемы рыбохозяйственной науки в творчестве молодых: сб. докл. конф.-конкурса молодых ученых и специалистов ПИНРО (20-21 апр. 1995) / ПИНРО. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1995а. – С. 3-24.

Долгов, А. В. Некоторые вопросы биологии непромысловых рыб Баренцева моря / А. В. Долгов // Проблемы рыбохозяйственной науки в творчестве молодых: сб. докл. конф.-конкурса молодых ученых и специалистов ПИНРО (20-21 апр. 1995) / ПИНРО. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1995б. – С. 69-94.

Долгов, А. В. Методическое пособие по сбору материалов для изучения питания и пищевых взаимоотношений рыб Баренцева моря / А. В. Долгов. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1996. – 16 с.

Долгов, А. В. Видовой состав ихтиофауны и структура ихтиоценов Баренцева моря / А. В. Долгов // Изв. ТИНРО. – 2004а. – Т. 137. – С. 177-195.

Долгов, А. В. Непромысловые рыбы / А. В. Долгов // Исследования ПИНРО в районе архипелага Шпицберген. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2004б. – С. 230-265.

Долгов, А. В. Новые данные о распространении парусного ската *Raja lintea* Fries в Норвежском и Баренцевом морях / А. В. Долгов, Т. М. Игашов // Вопр. ихтиологии. – 2001. – Т. 41, № 2. – С. 270-273.

Долгов, А. В. Новые данные о распространении редких видов рыб в российских водах Баренцева моря / А. В. Долгов // Вопр. ихтиологии. – 2006. – Т. 46, № 2. – С. 203-210.

Долгов, А. В. Пищевые потребности окуня-клювача Баренцева моря / А. В. Долгов, К. В. Древетняк // Исследования взаимоотношений популяций рыб в Баренцевом море: сб. докл. V сов.-норв. симп. – Мурманск, 1992. – С. 286-300.

Долгов, А. В. Результаты исследований питания окуня-клювача Баренцева и Норвежского морей в 1968-1991. / А. В. Долгов, К. В. Древетняк // Материалы отчетной сессии по итогам НИР ПИНРО в 1992 г. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1993. – С. 43-53.

Долгов, С. В. Состав пищи и динамика питания разновозрастной сайды в отсеченной полтиной ПЭС губе Кислая Баренцева моря / С. В. Долгов // Биоресурсы и аквакультура в прибрежных районах Баренцева и Белого морей: сб. науч. тр. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2002. – С. 78-90.

Долгов, С. В. Питание неполовозрелой сайды (*Pollachius virens* L.) в губах Западного Мурмана / С. В. Долгов // Тр. ВНИРО. – М.: Изд-во ВНИРО, 2005. – Т. 144: Прибрежные гидробиологические исследования. – С. 222-235.

Дробышева, С. С. Влияние некоторых сторон биологии Euphausiacea на условия летнего откорма баренцевоморской трески / С. С. Дробышева // Тр. ПИНРО. – 1957. – Вып. 10. – С. 37-48.

Дробышева, С. С. Значение эвфаузиид в питании баренцевоморских рыб / С. С. Дробышева, Н. А. Ярагина // Кормовые ресурсы и пищевые взаимоотношения рыб Северной Атлантики. – Мурманск, 1990. – С. 184-206.

Дробышева, С. С. Эвфаузииды Баренцева моря и их роль в формировании промысловой биопродукции / С. С. Дробышева. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1994. – 139 с.

Дударев, В. А. Некоторые особенности структуры сообществ рыб и их сезонного распределения на шельфе северного Приморья / В. А. Дударев // Изв. ТИНРО. – 1996. – Т. 119. – С. 194-207.

Дулепова, Е. П. Состав, трофическая структура и продуктивность донных сообществ на шельфе Охотского моря / Е. П. Дулепова, Л. А. Борец // Изв. ТИНРО. – 1990. – Т. 111. – С. 39-48.

Ершов, П. Н. Материалы по биологии европейского керчака *Myoxocephalus scorpius* L. губы Чупа Белого моря / П. Н. Ершов // Современные проблемы физиологии и экологии морских животных (рыбы, птицы, млекопитающие): тез. докл. междунар. конф. (Ростов-на-Дону, 11-13 сент. 2002 г.). – Ростов н/Д: Изд-во ЦВВР, 2002. – С. 74-76.

Ершов, П. Н. Изменения характера питания прибрежной трески *Gadus morhua marisalbi* в Кандалакшском заливе Белого моря в условиях возросшей численности трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* / П. Н. Ершов // Вопр. ихтиологии. – 2010а. – Т. 50, № 1. – С. 84-88.

Ершов, П. Н. Структура популяции, рост и питание полосатой зубатки *Anarhichas lupus marisalbi* Barsukov, 1956 в Кандалакшском заливе Белого моря / П. Н. Ершов // Тр. Зоол. ин-та РАН. – 2010б. – Т. 314, № 3. – С. 343-356.

Ершов, П. Н. К биологии европейского керчака *Myoxocephalus scorpius* L. в Кандалакшском заливе Белого моря / П. Н. Ершов, М. Польштерманн // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: материалы VIII регион. науч.-практ. конф. (Беломорск, 16-18 апр. 2001). – Архангельск: Правда Севера, 2001. – С. 142-143.

Есипов, В. К. Рыбы Карского моря / В. К. Есипов. – Л.: Изд-во АН СССР, 1952. – 145 с.

Есипов, В. К., Слестников Г.С. Камбала *Pleuronectes limanda* L. (*Limanda limanda* L.) Баренцева моря / В. К. Есипов, Г. С. Слестников // Сборник научно-промысловых работ на Мурмане / под ред. С. Я. Миттельмана. – М.;Л.: Снабтехиздат, 1932. – С. 180-189.

Жабрева, А. В. Питание трески в прибрежной зоне восточного Мурмана / А. В. Жабрева // Тр. Мурманской биологической станции. – 1957. – Т. 3. – С. 140-147.

Жабрева, А. В. Питание трески / А. В. Жабрева // Закономерности скоплений и миграций промысловых рыб в прибрежной зоне Мурмана. – М.: Изд-во АН СССР. – 1958. – С. 211-222.

Желтенкова, М. В. Критическая оценка современных методов изучения питания рыб в естественных условиях / М. В. Желтенкова // Тр. совещания по методике изучения кормовой базы рыб. – М., 1955. – С. 22-39.

Задульская, Е. С. Суточный ход питания трески в промысловых районах Баренцева моря / Е. С. Задульская, К. С. Смирнов // Тр. ВНИРО. – 1939. – Т. 4. – С. 321-338.

Залесских, Л. М. Питание молоди наваги Печорского залива Баренцева моря / Л. М. Залесских // Биология моря. – 1978. – № 6. – С. 70-72.

Зацепин, В. И. Питание пикши (*Melanogrammus aeglefinus* L.) в районе Мурманского побережья в связи с донной фауной / В. И. Зацепин // Тр. ПИНРО. – 1939. – Т. 3. – С. 39-96.

Зацепин, В. И. Питание промысловых косяков трески в южной части Баренцева моря (по наблюдениям 1934-1939 гг.) / В. И. Зацепин, Н. С. Петрова // Тр. ПИНРО. – 1939. – Т. 5. – 170 с.

- Зенкевич, Л. А. Биология морей СССР / Л. А. Зенкевич. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – 634 с.
- Зенкевич, Л. А. Материалы по питанию рыб Баренцева моря / Л. А. Зенкевич, В. А. Броцкая // Докл. Первой сессии ГОИН. – 1931. – № 4. – С. 1-35.
- Зернов, М. С. О нахождении редких видов рыб на Восточном Мурмане / М. С. Зернов // Природа. – 1950. – № 9. – С. 66-67.
- Зиланов, В. К. О пищевой конкуренции между путассу и сельдью в Норвежском море / В. К. Зиланов // Материалы рыбохоз. исслед. на Сев. бас. – 1964. – С. 45-48.
- Зиланов, В. К. Путассу Северной Атлантики / В. К. Зиланов. – М.: Легкая и пищевая пром-ть, 1984. – 160 с.
- Извекова, Э. И. О питании трески (*Gadus morhua maris-albi* Der.) в западной части Белого моря (Великая Салма) / Э. И. Извекова // Вопр. ихтиологии. – 1964. – Т. 4, № 2 (31). – С. 354-364.
- Ильинский, Е. Н. Состав и структура нектонного сообщества мезопелагиали Охотского моря / Е. Н. Ильинский // Изв. ТИНРО. – 1998. – Т. 124. – С. 55-107.
- Инструкции и методические рекомендации по сбору и обработке биологической информации в районах исследований ПИНРО. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2001. – 291 с.
- Исследования питания полосатой *Anarhichas lupus* и пятнистой *A. minor* зубаток в экспериментальных условиях / Э. Л. Орлова, Л. И. Карамушко, Е. Г. Берестовский [и др.] // Вопр. ихтиологии. – 1989. – Т. 29, вып. 5. – С. 792-801.
- Исследования питания рыб рода *Sebastes* / С. Г. Антонов, Е. Г. Берестовский, Э. Л. Орлова [и др.] // Кормовые ресурсы и пищевые взаимоотношения рыб Северной Атлантики. – Мурманск, 1990. – С. 75-89.
- К вопросу о потреблении креветок некоторыми донными рыбами Баренцева моря / Э. Л. Орлова, Л. И. Карамушко, Е. Г. Берестовский [и др.] // Апатиты: Изд-во КФ АН СССР, 1987. – 9 с. – Деп. в ВИНТИ.
- К вопросу об интенсивности питания баренцевоморской трески в экспериментальных условиях / Э. Л. Орлова, А. А. Петров, О. А. Попова [и др.] // Суточные ритмы и рационы питания промысловых рыб Мирового океана. – М.: ВНИРО, 1989. – С. 109-123.
- Калякина, Н. М. Питание рыб, приходящих на беломорскую литораль / Н. М. Калякина, В. И. Цветков // Вестник МГУ. Сер. 16, Биология. – 1984. – № 4. – С. 13-20.
- Карамушко, Л. И. Энергетический обмен трески *Gadus morhua morhua* (L.) Баренцева моря и факторы, определяющие его интенсивность / Л. И. Карамушко // Трофические взаимоотношения организмов бентоса и донных рыб Баренцева моря. – Апатиты: КНЦ АН СССР, 1989. – С. 45-50.
- Карамушко, Л. И. Биоэнергетика рыб северных морей / Л. И. Карамушко. – М.: Наука, 2007. – 256 с.
- Карамушко, Л. И. Ихтиофауна / Л. И. Карамушко, А. Г. Черницкий, О. В. Карамушко // Экосистемы, биоресурсы и антропогенное загрязнение Печорского моря. – Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1996. – С. 72-79.
- Карамушко, Л. И. Некоторые особенности питания камбаловых рыб в экспериментальных условиях / О. В. Карамушко, Э. Л. Орлова // Кормовые ресурсы и пищевые взаимоотношения рыб Северной Атлантики. – Мурманск, 1990. – С. 148-159.
- Карамушко, Л. И. Содержание и кормление баренцевоморских зубаток / Л. И. Карамушко, Э. Л. Орлова, И. И. Петров // Рыбное хозяйство. – 1988. – № 9. – С. 37-38.

Карамушко, Л. И. Энергетика питания трески *Gadus morhua morhua*, полосатой зубатки *Anarhichas lupus* и морской камбалы *Pleuronectes platessa* / Л. И. Карамушко, М. И. Шатуновский // Вопр. ихтиологии. – 1994. – Т. 34, вып. 2. – С. 260-265.

Карамушко, О. В. Биоразнообразии рыбной части сообществ северных морей / О. В. Карамушко, Е. В. Таскина // Комплексные исследования процессов, характеристик и ресурсов морей Северо-Европейского бассейна (проект подпрограммы «Исследования природы Мирового океана» федеральной целевой программы «Мировой океан»). – Вып. 1. – Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2004. – С. 265-272.

Карамушко, О. В. Видовой состав и структура ихтиофауны Баренцева моря / О. В. Карамушко // Современные исследования ихтиофауны арктических и южных морей европейской части России. – Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2007. – С. 33-55.

Карамушко, О. В. Питание личинок мойвы в Баренцевом и Норвежском морях / О. В. Карамушко // Трофические взаимоотношения организмов бентоса и донных рыб Баренцева моря. – Апатиты: КНЦ АН СССР, 1989. – С. 81-92.

Карамушко, О. В. Видовой состав и структура ихтиофауны Баренцева моря / О. В. Карамушко // Вопр. ихтиологии. – 2008. – Т. 48, № 3. – С. 293–308.

Карамушко, О. В. Ихтиофауна / О. В. Карамушко, Е. Г. Берестовский, Л. К. Карамушко // Кольский залив. Океанография, биология, экосистемы, поллютанты. – Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1997. – С. 144-155.

Карамушко, О. В. К вопросу о питании личинок и пелагической молоди треска (*Gadus morhua*) в Норвежском и Баренцевом морях / О. В. Карамушко, Н. В. Мухина // Эколого-физиологические исследования промысловых рыб Северного бассейна. – Л.: Наука, 1987. – С. 32-37.

Карамушко, О. В. Некоторые аспекты питания и поведения личинок баренцевоморской мойвы *Mallotus villosus villosus* (Salmoniformes, Osmeridae) в экспериментальных условиях / О. В. Карамушко, Й. Ш. Христиансен // Вопр. ихтиологии. – 2006. – Т. 46, № 3. – С. 378-383

Карамушко, О. В. Некоторые вопросы питания личинок камбалы-ерша *Hippoglossoides platessoides limandoides* (Bloch) в Баренцевом и Норвежском морях / О. В. Карамушко, А. А. Дегтерева, Н. В. Мухина // Суточные ритмы и рационы питания промысловых рыб Мирового океана. – М., 1989. – С. 96-109.

Карамушко, О. В. Питание и биоэнергетика основных промысловых рыб Баренцева моря на разных этапах онтогенеза / О. В. Карамушко, Л. И. Карамушко. – Апатиты, 1995. – 220 с.

Карамушко, О. В. Суточные рационы личинок мойвы и трески в Баренцевом и Норвежском морях / О. В. Карамушко, Ю. С. Решетников // Вопр. ихтиологии. – 1994. – Т. 34, № 1. – С. 48-57.

Карамушко, О. В., Александров Д.И. Разнообразие рыбных сообществ юго-восточной части Баренцева моря в летний период 2001 года / О. В. Карамушко, Д. И. Александров // Вопр. ихтиологии. – 2003. – Т. 43, вып. 4. – С. 464-468.

Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря / В. В. Федоров, И. А. Черешнев, М. В. Назаркин [и др.]. – Владивосток: Дальнаука, 2003. – 204 с.

Книпович, Н. М. Определитель рыб морей Баренцева, Белого и Карского / Н. М. Книпович // Тр. НИИ по изучению Севера. – 1926б. – Вып. 27. – 223 с.

Книпович, Н. М. Определительные таблицы морских и проходных рыб Европейского Ледовитого океана и морей Белого и Карского / Н. М. Книпович // Тр. Северной научно-промысловой экспедиции. – Вып. 2. – Петроград, 1920. – 20 с.

Книпович, Н. М. Определительные таблицы морских и проходных рыб Европейского Ледовитого океана и морей Белого и Карского (2-е изд.) / Н. М. Книпович // Тр. НИИ по изучению Севера. – Вып. 31. – М., 1926а. – 38 с.

Книпович, Н. М. Список рыб Белого и Мурманского морей / Н. М. Книпович // Ежегодник Зоол. музея. – 1897. – № 2. – С. 144-158.

Ковцова, М. В. Морская камбала / М. В. Ковцова // Ихтиофауна и условия ее существования в Баренцевом море. – Апатиты: КФ АН СССР, ММБИ. – 1986а. – С. 40-42.

Ковцова, М. В. Черный палтус / М. В. Ковцова // Ихтиофауна и условия ее существования в Баренцевом море. – Апатиты: КФ АН СССР, ММБИ. – 1986б. – С. 46-48.

Ковцова, М. В. Камбаловые рыбы Баренцева моря и сопредельных вод / М. В. Ковцова // Биологические ресурсы шельфовых и окраинных морей Советского Союза. – М.: Наука, 1990. – С. 250-268.

Ковцова, М. В. Динамика запаса и возможности специализированного промысла морской камбалы в прибрежных водах Кольского полуострова / М. В. Ковцова // Рыбное хозяйство. Сер. Биопромысловые и экономические вопросы мирового рыболовства. – М.: Наука, 1996. – С. 7-14.

Ковцова, М. В. Особенности откорма пикши *Melanogrammus aeglefinus* (L.) в Баренцевом море и динамика ее жирности / М. В. Ковцова, С. Г. Антонов, Э. Л. Орлова // Трофические взаимоотношения организмов бентоса и донных рыб Баренцева моря. – Апатиты: КНЦ АН СССР, 1989. – С. 27-36.

Комарова, И. В. Питание камбалы-ерша (*Hippoglossoides platessoides*) в Баренцевом море в связи с кормовыми ресурсами / И. В. Комарова // Тр. ВНИРО. – 1939. – Т. 4. – С. 297-320.

Константинов, К. Г. Серая тригла у берегов Мурмана / К. Г. Константинов // Природа. – 1963. – № 3. – С. 112-113.

Константинов, К. Г. Об оценке частоты встречаемости пищевых компонентов / К. Г. Константинов // Тр. ПИНРО. – 1972. – Т. 28. – С. 219-222.

Константинов, К. Г. Морфо-функциональные особенности черного палтуса и макрурусов, связанные с движением и питанием / К. Г. Константинов // Тр. ПИНРО. – 1976. – Т. 37. – С. 26-34.

Константинов, К. Г. Пищевые взаимоотношения некоторых промысловых рыб и беспозвоночных на банке Флемиш-Кап / К. Г. Константинов, Т. Н. Турук, Н. В. Плеханова // Кормовые ресурсы и пищевые взаимоотношения рыб Северной Атлантики: сб. науч. тр. / ПИНРО, Ихтиол. комис. МРХ СССР. – Мурманск: ПИНРО, 1990. – С. 57-79.

Кончина, Ю. В. Рост и питание молоди окуня-клювача районов Ньюфаундленда / Ю. В. Кончина // Материалы рыбохоз. исслед. Сев. бас. – 1968. – Вып. 12. – С. 49-61.

Кончина, Ю. В. Питание окуня-клювача *Sebastes mentella* в северо-западном секторе Атлантики / Ю. В. Кончина // Тр. молодых ученых ВНИРО. – Москва, 1970а. – С. 92-103.

Кончина, Ю. В. Питание личинок морского окуня в Баренцевом море / Ю. В. Кончина // Тр. молодых ученых ВНИРО. – 1970б. – С. 166-181.

Кончина, Ю. В. Питание неполовозрелых окуней Северо-Западной Атлантики рода *Sebastes* / Ю. В. Кончина // Тр. ВНИРО. – 1971. – Т. 87 (7). – С. 171-179.

Кончина, Ю. В. Основные трофические связи морских окуней *Sebastes mentella* Travin и *Sebastes fasciatus* Storer (Scorpaenidae) Северо-Западной Атлантики / Ю. В. Кончина // Вопр. ихтиологии. – 1985. – Т. 25, вып. 6. – С. 973-985.

Коржев, В. А. Влияние каннибализма на численность пополнения промыслового запаса аркто-норвежской трески / В. А. Коржев, В. Л. Третьяк // Исследования взаимоотношений популяций рыб в Баренцевом море: сб. докл. V сов.-норв. симп. – Мурманск: ПИНРО, 1992. – С. 238-248.

Коржев, В. А. Многовидовая модель MSVPA сообщества промысловых видов Баренцева моря / В. А. Коржев, А. В. Долгов. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1999. – 82 с.

Коржев, В. А. Многовидовая модель промыслового сообщества Баренцева моря / В. А. Коржев, В. Л. Третьяк, А. В. Долгов // Материалы отчетной сессии по итогам НИР ПИНРО в 1995 г. – Мурманск, 1996. – С. 28-29.

Корнилова, В. П. Питание и биологические характеристики массовых рыб Печорского залива / В. П. Корнилова // Материалы рыбохоз. исслед. Сев. бас.: работы Северного отделения ПИНРО / Тр. ПИНРО. – Мурманск, 1971а. – С. 29-47.

Корнилова, В. П. Питание наваги Печорского залива / В. П. Корнилова // Материалы рыбохоз. исслед. Сев. бас. – 1971б. – Вып. 18. – С. 82-95.

Краснопер, Е. В. Обзор методов определения рационов по величине наполнения пищеварительного тракта у рыб / Е. В. Краснопер // Вопр. ихтиологии. – 1988. – Т. 28, вып. 4. – С. 664-670.

Кудерский, Л. А. Питание наваги Онежского залива Белого моря в нерестовый период / Л. А. Кудерский // Тр. Карел. фил. АН СССР. – 1958. – Т. 13. – С. 123-129.

Кудерский, Л. А. О выедании навагой *Eleginus navaga* (Pallas) собственной икры / Л. А. Кудерский // Вопр. ихтиологии. – 1966а. – Т. 6, вып. 4 (41). – С. 749-751.

Кудерский, Л. А. Об условиях откорма донных рыб в Белом море / Л. А. Кудерский // Тр. Карел. отд-ния ГосНИОРХ. – 1966б. – Т. 4, вып. 2. – С. 189-198.

Кудерский, Л. А. Годовые различия в питании наваги Белого моря / Л. А. Кудерский, А. М. Анухина // Вопр. ихтиологии. – 1963. – Т. 3, вып. 3 (28). – С. 522-535.

Кудерский, Л. А. Питание донных рыб в западной части Белого моря / Л. А. Кудерский, М. Н. Русанова // Ученые записки Карельского педагог. ин-та. – 1963. – Т. 15. – С. 221-300.

Кудрявцева, О. Ю. Пинагор Баренцева моря и сопредельных вод / О. Ю. Кудрявцева. – М.: Наука, 2008. – 164 с.

Кузьмин, С. А. Особенности трофических взаимоотношений трески и мойвы на шельфе Ньюфаундленда / С. А. Кузьмин, О. В. Герасимова, Л. К. Альбиковская // Материалы отчетной сессии по итогам НИР ПИНРО в 1992 г. – Мурманск, 1993. – С. 189-209.

Лукманов, Э. Г. Биология и промысел сайды в североевропейских морях / Э. Г. Лукманов, А. С. Бараненкова, А. И. Клименков. – Мурманск: Книжное изд-во, 1975. – 64 с.

Лукманов, Э. Г. Сайда / Э. Г. Лукманов // Ихтиофауна и условия ее существования. – Апатиты, 1986. – С. 29-31.

Макаревич, П. Р. Сезонные циклические процессы в прибрежных планктонных альгоценозах северных морей / П. Р. Макаревич, Е. И. Дружкова. – Ростов н/Д: Изд-во ЮНЦ РАН, 2010. – 280 с.

Мальшев, В. И. Питание мерланга *Odontogadus merlangus* (L.) Северного моря / В. И. Мальшев // Исследования биологических ресурсов Атлантического океана. – Калининград, 1980. – С. 66-73.

Мантейфель, Б. П. Планктон и сельдь в Баренцевом море / Б. П. Мантейфель // Тр. ПИНРО. – 1941. – Вып. 7. – С. 125-218.

Межгодовые и локальные различия характера нагула мойвы (*Mallotus villosus*) в Баренцевом море (2002-2006 гг.) / Э. Л. Орлова, Г. Б. Руднева, Н. Г. Ушаков [и др.] // Природа шельфа и архипелагов европейской Арктики. – М.: ГЕОС, 2008. – Вып. 8. – С. 273-279.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. – М.: Наука, 1974. – 254 с.

Методическое пособие по проведению инструментальных съемок запасов промысловых гидробионтов в районах исследований ПИНРО. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2006. – 163 с.

Миронова, Н. В. Питание и рост молоди тресковых рыб в прибрежной зоне Восточного Мурмана / Н. В. Миронова. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. – 100 с.

Миронова, Н. В. Питание молоди трески, пикши и сайды / Н. В. Миронова // Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва. – 1957. – Т. 8. – С. 359-367.

Миронова, Н. В. Распределение трески / Н. В. Миронова // Закономерности скоплений и миграций промысловых рыб в прибрежной зоне Мурмана. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. – С. 234-253.

Миронова, Н. В. Миграции, состав косяков и питание сайды (*Pollachius virens* L.) в Баренцевом море / Н. В. Миронова // Гидрологические и биологические особенности прибрежных вод Мурмана. – Мурманское книжное изд-во, 1961. – С. 59-89.

Многолетняя динамика откорма мойвы в Баренцевом море и состояние ее популяции / Э. Л. Орлова, В. Д. Бойцов, Г. Б. Руднева [и др.] // Рыбное хозяйство. – 2006. – № 1. – С. 85-87.

Мокеева, Н. В. Распределение, численность и размерно-возрастная характеристика камбалы-ерша Баренцева моря и сопредельных вод в 1982-1991 гг. / Н. В. Мокеева // Экологические проблемы Баренцева моря. – Мурманск, 1992. – С. 124-136.

Морфологические особенности, распределение и питание молоди баренцевоморских зубаток (*Anarhichas lupus* L., *A. minor* Olafsen, *A. latifrons* Steenstrup et Hallgrímsson) / А. С. Бараненкова, В. В. Барсуков, И. Я. Пономаренко [и др.] // Зоол. журнал. – 1960. – Т. 39, вып. 8. – С. 1186-1200.

Мухина, Н. В. Результаты ихтиопланктонных съемок, выполненных в Норвежском и Баренцевом морях в 1959-1990 гг. / Н. В. Мухина // Экологические проблемы Баренцева моря. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1992. – С. 62-102.

Мухина, Н. В. Видовой состав личинок рыб, дрейфующих в район Шпицбергена / Н. В. Мухина // Исследования ПИНРО в районе архипелага Шпицберген / отв. ред. М. С. Шевелев. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2004а. – Гл. 4.4. – С. 100-109.

Мухина, Н. В. Особенности питания молоди трески в период первой зимовки / Н. В. Мухина // Исследования ПИНРО в районе архипелага Шпицберген / отв. ред. М. С. Шевелев. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2004б. – Гл. 5.8.2. – С. 185-194.

Мухина, Н. В. Видовой состав личинок рыб, дрейфующих в район архипелага Шпицберген с нерестилищ Лофотенского региона / Н. В. Мухина // Комплексные исследования природы Шпицбергена. – Апатиты, 2005а. – Вып. 5: сб. материалов Пятой междунар. конф. (Мурманск, окт. 2005 г.). – С. 438-447.

Мухина, Н. В. Распределение икры и личинок рыб в Норвежском и Баренцевом морях / Н. В. Мухина. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2005б. – 419 с.

Неелов, А. В. Результаты исследований ихтиофауны в районе шельфа и континентального склона архипелага Шпицберген в рейсе ледокола «Поларштерн» ARK VIII/2 1991 («ЕРОС II» = «SEAS») / А. В. Неелов, Н. В. Чернова // Арктика и Антарктика. – 2005. – Вып. 4 (38). – С. 130-170.

Некоторые особенности откорма баренцевоморской трески *Gadus morhua* в 80-е годы / Э. Л. Орлова, Е. Г. Берестовский, С. Г. Антонов [и др.] // Вопр. ихтиологии. – 1990. – Т. 30, № 4. – С. 634-643.

Нельсон, Д. С. Рыбы мировой фауны / Д. С. Нельсон. – М.: Книжный дом ЛИБРОКОМ, 2009. – 880 с.

Нестерова, В. Н. Поведение мойвы Баренцева моря в нагульный период 1985 г. / В. Н. Нестерова, Л. Д. Панасенко, Т. Е. Пашкова // Рыбное хозяйство. – 1987. – № 5. – С. 25-27.

Низовцев, Г. П. О питании черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* Walbaum в Баренцевом море / Г. П. Низовцев. – 1975. – № 44. – 44 с. – Деп. в ЦНИИТЭИРХ.

Низовцев, Г. П. Минтай финмаркенский / Г. П. Низовцев // Промысловые биологические ресурсы Северной Атлантики и прилегающих морей Северного Ледовитого океана. Ч. 1. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1977. – С. 314.

Низовцев, Г. П. Биология и промысел черного палтуса норвежско-баренцевоморского стада: дис. канд. биол. наук / Г. П. Низовцев. – Мурманск, 1978. – 225 с.

Низовцев, Г. П. Рекомендации по рациональной эксплуатации запасов черного палтуса норвежско-баренцевоморского стада / Г. П. Низовцев. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1989. – 93 с.

Низовцев, Г. П. Новые данные о представителях рода *Liparis* в Баренцевом море / Г. П. Низовцев, В. П. Пономаренко, Р. А. Шашлова // Зоол. журнал. – 1963. – Т. 42, № 9. – С. 1415-1418.

Никольская, Н. Г., Веригина И.А. Особенности строения органов питания и пищеварения трех видов камбал Белого моря в связи с характером потребляемой ими пищи / Н. Г. Никольская, И. А. Веригина // Вопросы ихтиологии. – 1974. – Т. 14, №1. – С. 117-127.

Новиков, Г. Г. Зубатка / Г. Г. Новиков // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. – 1995. – № 42 (50). – Ч. 2. – С. 67-77. – (Серия «Исследования фауны морей»).

Новикова, Н. С. Некоторые данные по пищевым рационам трески и пикши Баренцева моря / Н. С. Новикова // Докл. АН СССР. – 1962. – Т. 146, № 4. – С. 960-962.

Новикова, Н. С. Некоторые вопросы питания и кормового поведения трески и пикши Баренцева моря / Н. С. Новикова // Тр. ММБИ. – 1965а. – Вып. 7 (11). – С. 3-48.

Новикова, Н. С. О роли гребневиков в питании баренцевоморской трески / Н. С. Новикова // Тр. ММБИ. – 1965б. – Вып. 7 (11). – С. 61-67.

Новикова, Н. С. Опыт многосуточных наблюдений за питанием трески и пикши Баренцева моря / Н. С. Новикова, В. И. Михалкович // Тр. ПИНРО. – 1963. – Вып. 15. – С. 131-148.

Новые данные о гидрологическом режиме и ихтиофауне архипелагов Шпицберген и Земля Франца-Иосифа / О. В. Смирнов, А. В. Долгов, В. В. Гузенко [и др.] // Материалы отчетной сессии ПИНРО по итогам НИР в 1998-1999 гг. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2000. – Ч. 1. – С. 79-92.

Новые данные по ихтиофауне Карского моря (по результатам исследований ПИНРО в 2007-2008 гг.) / А. В. Долгов, О. В. Смирнов, Е. В. Сентябов [и др.] // Наземные и морские экосистемы / гл. ред. Г. Г. Матишов, А. А. Тишков. – М.: Paulsen, 2011. – С. 112-128.

Норвилло, Г. В. Ихтиопланктон Фарерского мелководья / Г. В. Норвилло, В. П. Серебряков // Ихтиопланктонные исследования в районе Норвежского мелководья // Особенности биологии рыб северных морей. – Л.: Наука, 1983. – С. 36-47.

Норвилло, Г. В. Некоторые результаты ихтиопланктонных работ в Карском море / Г. В. Норвилло, С. Г. Антонов, А. А. Петров // Комплексные исследования природы северных морей. – Апатиты, 1982. – С. 47-52.

Норвилло, Г. В. Новые объекты в пищевом рационе аркто-норвежской трески / Г. В. Норвилло // Трофические взаимоотношения организмов бентоса и донных рыб Баренцева моря. – Апатиты: КНЦ АН СССР, 1989. – С. 42-44.

О питании и распределении молоди зубаток *Anarhichas lupus* и *A. minor* в Баренцевом и Норвежском морях / Э. Л. Орлова, Е. Г. Берестовский, О. В. Карамушко [и др.] // Вопр. ихтиологии. – 1990. – Т. 30, вып. 5. – С. 867-870.

Ожигин, В. К. Особенности сезонных миграций мойвы в зависимости от термических условий / В. К. Ожигин, Г. И. Лука // Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. 1.: Баренцево море; вып. 2. – СПб., 1992. – Ч. 2., гл. 6.1. – С. 136-140.

Океанографические основы формирования биопродуктивности Баренцева моря / Б. И. Беренбойм, И. В. Боркин, С. С. Дробышева [и др.] // Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. 1.: Баренцево море; вып. 2. – СПб., 1992. – Ч. 2, гл. 1. – С. 111-118.

Океанографические особенности формирования планктонного сообщества в северо-восточной части Баренцева моря в аномально теплые годы / Э. Л. Орлова, В. В. Гузенко, В. Н. Нестерова [и др.] // Вопр. рыболовства. – 2007. – Т. 8, № 2 (30). – С. 195-208.

Океанологические условия воспроизводства, распределения и поведения пелагических рыб / И. В. Боркин, Г. И. Лука, В. К. Ожигин [и др.] // Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. 1.: Баренцево море; вып. 2. – СПб., 1992а. – Ч. 2, гл. 6. – С. 136-145.

Океанологические условия воспроизводства, распределения и поведения донных рыб / М. В. Ковцова, Г. П. Низовцев, И. Я. Пономаренко [и др.] // Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. 1.: Баренцево море; вып. 2. – СПб., 1992б. – Ч. 2, гл. 7. – С. 145-161.

Орлов, А. М. Демерсальная ихтиофауна тихоокеанских вод северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки / А. М. Орлов // Биол. моря. – 1998. – Т. 24, № 3. – С. 146-160.

Орлов, А. М. Состав и динамика верхнебатиальных ихтиоценов тихоокеанских вод северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки / А. М. Орлов, А. М. Токранов, С. Н. Тарасюк // Вопр. рыболовства. – 2000. – Т. 1, № 4. – С. 21-45.

Орлова, Э. Л. О подходах к расчетам суточных рационов баренцевоморской трески при питании мойвой / Э. Л. Орлова // Океанология. – 1989. – Т. 29, вып. 4. – С. 663-667.

Орлова, Э. Л. Методы расчетов суточных рационов хищных рыб и некоторые предпосылки их использования (на примере трески Баренцева моря) / Э. Л. Орлова. – Апатиты: КНЦ, 1991. – 36 с.

Орлова, Э. Л. Влияние хищников на структуру популяций и численность некоторых промысловых рыб Баренцева моря / Э. Л. Орлова // *Вопр. ихтиологии* – 1992а. – Т. 32, № 3. – С. 83-93.

Орлова, Э. Л. Многолетняя динамика питания баренцевоморской трески как отражение ее пищевой стратегии / Э. Л. Орлова // *Теоретические подходы к изучению экосистем Арктики и Субарктики*. – Апатиты, 1992б. – С. 63-75.

Орлова, Э. Л. Возрастные и сезонные особенности питания трески / Э. Л. Орлова, О. Ю. Терещук, А. В. Долгов // *Закономерности формирования сырьевых ресурсов побережья Баренцева моря и рекомендации по их промысловому использованию*. – Апатиты, 1994. – С. 118-129.

Орлова, Э. Л. Количественные аспекты питания трески в Баренцевом море / Э. Л. Орлова, А. В. Долгов, О. Ю. Терещук // *Гидробиологические исследования в промысловых районах морей и океанов: сб. науч. тр.* – М.: Изд-во ВНИРО, 1995. – С. 46-74.

Орлова, Э. Л. Многолетние аспекты пищевой стратегии трески в условиях нестабильной кормовой базы / Э. Л. Орлова, А. В. Долгов // *Изв. ТИНРО*. – 2004. – Т. 137. – С. 85-100.

Орлова, Э. Л. Некоторые особенности роста и полового созревания трески в южной части Баренцева моря в связи с характером ее питания / Э. Л. Орлова, С. Г. Антонов, Н. А. Ярагина // *Рыбное хоз-во*. – 1990. – № 10. – С. 20-22.

Орлова, Э. Л. Об использовании величины наполнения желудка для количественной оценки питания баренцевоморской трески / Э. Л. Орлова, С. Г. Антонов, О. С. Попова // *АН СССР, КНЦ, ММБИ. – Дальние Зеленцы*, 1990. – 22 ч. – Деп. в ВИНТИ 17.05.90, № 2718-В90.

Орлова, Э. Л. Питание разновозрастных групп трески в Баренцевом море / Э. Л. Орлова, О. Ю. Терещук, А. В. Долгов // *Гидробиологические исследования в промысловых районах морей и океанов: сб. науч. тр.* – М.: Изд-во ВНИРО, 1995. – С. 74-92.

Орлова, Э. Л. Сравнительный анализ методических подходов и результатов многолетних исследований интенсивности питания баренцевоморской трески / Э. Л. Орлова, С. Г. Антонов // *Продукционно-деструкционные процессы пелагиали побережья Баренцева моря / АН СССР КНЦ*. – Апатиты, 1991. – С. 90-98.

Орлова, Э. Л. Структурно-функциональная роль трески в экосистеме Баренцева моря / Э. Л. Орлова, Г. Г. Матишов. – Апатиты: КФАН СССР, 1993. – 162 с.

Орлова, Э. Л. Условия летнего нагула и роста мойвы Баренцева моря / Э. Л. Орлова, В. Д. Бойцов, Н. Г. Ушаков. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2004. – 198 с.

Орлова, Э. Л. Эвфаузииды и их роль в откорме аркто-норвежской трески (80-90-е годы) / Э. Л. Орлова, В. Н. Нестерова, А. В. Долгов // *Вопр. рыболовства*. – 2001. – Т. 2, № 1 (15). – С. 86-103.

Основные пищевые взаимоотношения рыб полярных морей / Э. Л. Орлова, Е. Г. Берестовский, С. Г. Антонов [и др.] // *Жизнь и среда полярных морей*. – Л.: Наука. – 1989. – С. 182-198.

Особенности нагула мойвы в Медвежинско-Шпицбергенском районе в 1980-1990-е годы / Э. Л. Орлова, В. Д. Бойцов, В. Н. Нестерова [и др.] // *Комплексные исследования природы Шпицбергена*. – Апатиты. – 2002. – С. 175-182.

Особенности нагула трески в северо-западных промысловых районах с середины 80-х годов до 2000 г. / Э. Л. Орлова, А. В. Долгов, В. Д. Бойцов [и др.] // *Вопр. рыболовства*. – 2003. – Т. 4, №3 (15). – С. 451-489.

Особенности пищевого поведения трески (*Gadus morhua morhua*) в условиях антропогенного воздействия на ее кормовую базу: информ.-аналит. обзор / Э. Л. Орлова, Н. А. Пахомова, Г. Г. Матишов [и др.] // ММБИ. – Апатиты: КНЦ РАН, 1992. – 67 с.

Особенности распределения, питания атлантической сельди и уровень ее потребления треской в Баренцевом море в 1984-2002 гг. / Э. Л. Орлова, Е. И. Селиверстова, А. В. Долгов [и др.] // Исследования межвидовых взаимоотношений гидробионтов Баренцева и Норвежского морей: сб. научн. тр. / ПИНРО. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2006. – С. 130-154.

Павлов, А. И. Питание и особенности распределения окуня-клювача в пелагиали моря Ирмингера / А. И. Павлов // Исследования биоресурсов Северной Атлантики: сб. научн. тр. / ПИНРО. – Мурманск, 1992. – С. 96-116.

Павштикс, Е. А. Сезонные изменения в планктоне и кормовые миграции сельди / Е. А. Павштикс // Тр. ПИНРО. – 1956. – Вып. 9. – С. 93-123.

Паленичко, З. Г. Пища и питание наваги Белого моря / З. Г. Паленичко // Изв. Карело-Финского филиала АН СССР. – Петрозаводск. – 1949. – С. 52-81.

Панасенко, Л. Д. Многолетние изменения состава пищи и накормленности мойвы / Л. Д. Панасенко // Биология и промысел пелагических рыб Северного бассейна: сб. науч. тр. / ПИНРО. – Мурманск, 1978. – С. 44-52.

Панасенко, Л. Д. Суточные изменения в питании и рационы баренцевоморской мойвы (*Mallotus villosus*) в летне-осенний период / Л. Д. Панасенко // Суточные ритмы и рационы питания промысловых рыб Мирового океана. – М.: ВНИРО, 1989. – С. 63-75.

Панасенко, Л. Д. Пищевые взаимоотношения мойвы и сайки Баренцева моря / Л. Д. Панасенко // Кормовые ресурсы и пищевые взаимоотношения рыб Северной Атлантики: сб. науч. тр. / ПИНРО. – Мурманск, 1990. – С. 80-92.

Парин, Н. В. Итхиофауна океанской пелагиали / Н. В. Парин. – М.: Наука, 1968. – 186 с.

Парин, Н. В. Рыбы открытого океана / Н. В. Парин. – М.: Наука, 1988. – 272 с.

Парухина, Л. В. О питании и суточном рационе трески Белого моря *Gadus morhua marisalbi* Derjugin / Проблемы изучения, рационального использования и охраны биоресурсов Белого моря: материалы IX междунар. конф. (Петрозаводск, 11-14 окт. 2004 г.). – Петрозаводск: ПИН, 2005. – С. 253-257.

Пашкова, Т. Е. Некоторые черты биологии малопозвонковой сельди юго-восточной части Баренцева моря / Т. Е. Пашкова // Биология и промысел пелагических рыб Северного бассейна. // Тр. ПИНРО. – Мурманск, 1983. – С. 12-30.

Перспективные объекты рыбного промысла в Баренцевом море (камбала-ерш, звездчатый скат, пинагор) / Е. Г. Берестовский, В. М. Муравейко, А. Д. Чинарина [и др.] // Апатиты, 1997. – 229 с.

Петрова-Гринкевич, Н. С. О пищевой конкуренции между пикшей и треской в Баренцевом море / Н. С. Петрова-Гринкевич // Тр. ПИНРО. – 1944. – Т. 8 – С. 416-427.

Питание трески / А. В. Долгов, Э. Л. Орлова, В. Д. Бойцов [и др.] // Исследования ПИНРО в районе архипелага Шпицберген. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2004. – С. 195-211.

Пищевые отношения мойвы, сайки и трески в период их нагула в Баренцевом море / Э. Л. Орлова, И. А. Оганин, А. В. Долгов [и др.] // Исследования межвидовых взаимоотношений гидробионтов Баренцева и Норвежского морей: сб. научн. тр. / ПИНРО. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2006. – С. 99-129.

Плеханова, Н. В. Условия откорма путассу в Норвежском море в весенне-летний период 1980-1987 гг. / Н. В. Плеханова // Биология и промысел норвежской весенне-нерестующей сельди и путассу Северо-Восточной Атлантики: сб. докл. IV сов.-норв. симп. – Мурманск: ПИНРО, 1990. – С. 400-419.

Подражанская, С. Г. Питание и пищевые взаимоотношения различных промысловых рыб Северо-Западной Атлантики / С. Г. Подражанская // Численность и образ жизни промысловых рыб Северо-Западной Атлантики: сб. научн. трудов. – Мурманск: Изд-во ПИНРО. – 1972. – С. 112-123.

Подражанская, С. Г. Питание промысловых видов макрурусов Северной Атлантики: тупорылого (*Macrourus rupestris*) и северного (*Macrourus berglax*): автореферат дис. ... канд. биол. Наук / С. Г. Подражанская. – М., 1975. – 30 с.

Подражанская, С. Г. Питание, пищевые рационы и пищевые потребности черного палтуса Северо-Западной Атлантики / С. Г. Подражанская, А. К. Чумаков // Суточные рационы и ритмы питания промысловых рыб Мирового океана. – М., 1989. – С. 123-140.

Поздняков, Ю. Ф. Некоторые данные по биологии и промыслу мойвы Баренцева моря / Ю. Ф. Поздняков // Закономерности скоплений и миграций промысловых рыб в прибрежной зоне Мурмана. – М.: Изд-во АН СССР. – 1958. – С. 150-175.

Полетаев, В. А. Вторая находка белого ската *Raja lintea* Fries, 1839 на границе Норвежского и Баренцева моря / В. А. Полетаев, В. Н. Шибанов // Вопр. ихтиологии. – 1982. – Т. 22, вып. 1. – С. 157-158.

Пономарева, Л. А. Икринки и мальки рыб из Карского моря / Л. А. Пономарева // Тр. ВНИРО. – 1949. – Т. 17. – С. 189-205.

Пономаренко, В. П. Тепловодные рыбы в северных морях / В. П. Пономаренко // Природа. – 1960. – № 12. – С. 110.

Пономаренко, В. П. *Raja lintea* Fries на границе Норвежского и Баренцева морей / В. П. Пономаренко // Зоол. журнал. – 1961. – Т. 40, вып. 8. – С. 1260-1261.

Пономаренко, В. П. Питание личинок и мальков сайки (*Boreogadus saida* Lerechin) в Баренцевом и Карском морях / В. П. Пономаренко // Материалы рыбохоз. исслед. Сев. бас. – 1967. – Вып. 10. – С. 20-27.

Пономаренко, В. П. Потребление баренцевоморской мойвы треской и пикшей в 1974-1976 гг. / В. П. Пономаренко, И. Я. Пономаренко, Н. А. Ярагина // Тр. ПИНРО. – 1978. – Вып. 41. – С. 53-66.

Пономаренко, В. П. Нахождения *Rhinonemus cimbrius* (L.) в Баренцевом море и *Gaidropsarus argentatus* (Reinh.) (Gadidae) в Гренландском море / В. П. Пономаренко // Вопр. ихтиологии. – 1984. – Т. 24, вып. 2. – С. 344.

Пономаренко, В. П. Сезонные изменения в питании сайки *Boreogadus saida* (Lerechin) Баренцева моря (по материалам 1956-1964 гг.) / В. П. Пономаренко // Морские гидробиологические исследования. – М.: ВНИРО, 2000. – С. 150-152

Пономаренко, В. П. Характеристика питания сайки (*Boreogadus saida*) в Баренцевом море / В. П. Пономаренко // Вопр. рыболовства. – 2008. – Т. 9, № 2 (34). – С. 330-343.

Пономаренко, И. Я. Питание молоди трески в южной части Баренцева моря зимой 1956/57 г. / И. Я. Пономаренко // НТБ ПИНРО. – 1958. – № 3 (7). – С. 28-32.

Пономаренко, И. Я. О возможном влиянии питания молоди трески на ее численность / И. Я. Пономаренко // Тр. Совещ. ихтиол. комис. АН СССР. – 1961. – С. 301-306.

Пономаренко, И. Я. Влияние гидрологического режима и условий питания на формирование численности поколений трески в период жизни ее сеголеток в придонных слоях Баренцева моря / И. Я. Пономаренко // Тр. ПИНРО. – 1964. – Вып. 16. – С. 235-249.

Пономаренко, И. Я. Питание сеголеток трески в 1956, 1958-1961 гг. в придонных слоях Баренцева моря / И. Я. Пономаренко // Тр. ММБИ. – 1965. – Вып. 7 (11). – С. 48-60.

Пономаренко, И. Я. Особенности питания и возможные причины снижения численности молоди трески поколений 1962 и 1963 гг. / И. Я. Пономаренко // Материалы рыбохоз. исслед. Сев. бас. – 1966. – Вып. 6. – С. 39-46.

Пономаренко, И. Я. Питание, биологические показатели и выживаемость «донной» молоди трески / И. Я. Пономаренко // Тр. ПИНРО. – 1968а. – Вып. 23. – С. 279-292.

Пономаренко, И. Я. Особенности питания молоди трески в южной части Баренцева моря в 1964 и 1965 гг. / И. Я. Пономаренко // Материалы рыбохоз. исслед. Сев. бас. – 1968б. – Вып. 12. – С. 24-32.

Пономаренко, И. Я. Влияние кормовых и температурных условий на выживаемость «донной» молоди трески Баренцева моря / И. Я. Пономаренко // Тр. ПИНРО. – 1973а. – Вып. 34. – С. 210-222.

Пономаренко, И. Я. Суточный ритм питания и пищевой рацион сеголеток трески и Баренцевом море / И. Я. Пономаренко // Тр. ПИНРО. – 1973б. – Вып. 33. – С. 104-118.

Пономаренко, И. Я. Распределение, питание, рост и выживание сеголеток трески урожайного поколения 1970 г. / И. Я. Пономаренко // Тр. ПИНРО. – 1979. – Вып. 43. – С. 77-114.

Пономаренко, И. Я. Выживаемость «донной» молоди трески в Баренцевом море и определяющие ее факторы / И. Я. Пономаренко // Воспроизводство и пополнение трески: сб. докл. I сов.-норв. симп. / ВНИРО. – М., 1985а. – С. 28-39.

Пономаренко, И. Я. Распределение и питание молоди 0-группы трески в зависимости от глубины, температуры воды и времени суток / И. Я. Пономаренко // Питание и обеспеченность пищей рыб на ранних стадиях развития как фактор формирования их численности, роста и скоплений: сб. науч. тр. / ВНИРО. – М., 1985б. – С. 28-39.

Пономаренко, И. Я. К вопросу о межвидовых взаимоотношениях трески (*Gadus morhua* L.) и креветки (*Pandalus borealis* Krøyer) Баренцева моря / И. Я. Пономаренко, Н. А. Ярагина // Биологические ресурсы шельфовых и окраинных морей. – М.: Наука, 1990а. – С. 206-215.

Пономаренко, И. Я. Многолетняя динамика питания трески Баренцева моря мойвой, эвфаузидами, креветкой и годовое потребление этих объектов / И. Я. Пономаренко, Н. А. Ярагина // Кормовые ресурсы и пищевые взаимоотношения рыб Северной Атлантики: сб. науч. тр. / ПИНРО, ихтиол. комис. МРХ СССР. – Мурманск, 1990б. – С. 109-130.

Пономаренко, И. Я. Формирование поколений и роль условий среды. Динамика численности / И. Я. Пономаренко // Треска Баренцева моря: биология и промысел / ред. В. Н. Шлейник. – 2-е изд. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003. – С. 169-213.

Пономаренко, И. Я. Питание, биологические показатели и выживаемость сеголеток трески поколения 1996 г. / И. Я. Пономаренко, Н. В. Мухина // Материалы

отчетной сессии ПИНРО по итогам НИР в 1996-1997 гг. / ПИНРО. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1998. – С. 70-79.

Пономаренко, И. Я. Сезонная и многолетняя динамика частоты встречаемости мойвы (*Mallotus villosus villosus*) в питании трески Баренцева моря / И. Я. Пономаренко, Н. А. Ярагина // Питание и обеспеченность пищей рыб на разных стадиях как фактор формирования их численности, роста и скоплений: сб. науч. тр. ВНИРО. – М., 1985. – С. 3-19.

Привалихин, А. М. О нахождении редкого вида – норвежского (атлантического) минтая – *Theragra finnmarchica* Koefoed, 1956 (Gadidae) в Баренцевом море / А. М. Привалихин, Г. В. Норвилло // Вопр. ихтиологии. – 2010. – Т. 50, вып. 2. – С. 143-147.

Пробатов, А. Н. Данные по изучению биологии наваги в районе Карской губы / А. Н. Пробатов // Уч. зап. Пермск. гос. ун-та. – 1936. – Т. 2, вып. 3. – С. 155-174.

Прокопчук, И. П. Распределение зоопланктона, питание и трофические связи сельди, скумбрии и путассу в Норвежском и юго-западной части Баренцева морей / И. П. Прокопчук // Исследования межвидовых взаимоотношений гидробионтов Баренцева и Норвежского морей: сб. науч. тр. / ПИНРО. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2006. – С. 155-176.

Прокопчук, И. П. Характеристика питания путассу в период летнего откорма в Норвежском море / И. П. Прокопчук // Материалы научной конференции, посвящ. 70-летию Беломорской биологической станции МГУ: Сборник статей. – М.: Изд-во Гриф и К, 2008. – С. 297-302.

Прокопчук, И. П. Распределение и питание неполовозрелой сельди в Баренцевом море в 2001-2008 гг. / И. П. Прокопчук, Т. А. Прохорова // Рыбное хозяйство. – 2010. – № 5. – С. 53-56.

Промысловые рыбы России: в 2 т. / под ред. О. Ф. Гриценко, А. Н. Котляра, Б. Н. Котенева. – М.: Изд-во ВНИРО, 2006. – 1280 с.

Прохоров, В. С. Экология мойвы Баренцева моря и перспективы ее промыслового освоения / В. С. Прохоров // Тр. ПИНРО. – 1965. – Вып. 19. – 68 с.

Пущаева, Т. Я. Кормовая база и питание личинок сельди в губе Палкина Белого моря в 1978 г. / Т. Я. Пущаева // Тр. ПИНРО, 1981. – Вып. 45. – С. 82-87.

Пущаева, Т. Я. Суточная динамика питания и пищевые взаимоотношения мойвы и сеголеток трески осенью 1990 г. / Т. Я. Пущаева // Экологические проблемы Баренцева моря: сб. науч. тр. / ПИНРО. – Мурманск, 1992. – С. 200-224.

Пущаева, Т. Я. Питание и пищевые взаимоотношения мойвы и сеголеток трески / Т. Я. Пущаева // Закономерности формирования сырьевых ресурсов побережья Баренцева моря и рекомендации по их промысловому использованию. – Апатиты, 1994. – С. 112-118.

Пущаева, Т. Я. Суточная динамика питания разноразмерных групп баренцевоморской мойвы в период откорма / Т. Я. Пущаева // Гидробиологические исследования в промысловых районах морей и океанов. – М.: Изд-во ВНИРО, 1996. – С. 110-124.

Распределение и условия нагула трески в Медвежинско-Шпицбергенском районе / Э. Л. Орлова, А. В. Долгов, В. Н. Нестерова [и др.] // Комплексные исследования природы Шпицбергена. – Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2002. – С. 183-186.

Распределение косяков трески и пикши и их связь с кормовой базой / Э. Л. Орлова, А. В. Долгов, Н. А. Пахомова [и др.] // Закономерности формирования сырьевых ресурсов побережья Баренцева моря и рекомендации по их промысловому использованию. – Апатиты, 1994. – С. 34-42.

Расс, Т. С. Ступени онтогенеза костистых рыб (*Teleostei*) / Т. С. Расс // Зоол. журнал. – 1946. – Т. 25, вып. 2. – С. 137-148.

Расс, Т. С. Общая характеристика ихтиофауны / Т. С. Расс // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. – СПб.: ЗИН РАН, 1995. – Ч. 2. – С. 3-13.

Решетников, Ю. С. Ихтиофауна Арктики / Ю. С. Решетников // Современные исследования ихтиофауны арктических и южных морей европейской части России. – Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2007. – С. 7-33.

Решетников, Ю. С. Современные представления о макросистематике рыб / Ю. С. Решетников // Актуальные вопросы рационального использования водных биологических ресурсов: материалы Первой науч. шк. молодых ученых и специалистов по рыб. хоз. и экологии, посвящ. 100-летию со дня рождения проф. П. А. Моисеева (Звенигород, 15-19 апр. 2013 г.). – М.: Изд-во ВНИРО, 2013. – С. 257-282.

Рощин, Е. А. Новые данные по морфометрии, питанию и паразитофауне шиповатого круглопера *Eumicrotremus spinosus* (Cyclopteridae) из Баренцева моря / Е. А. Рощин // Вопр. ихтиологии. – 2006. – Т. 46, вып. 5. – С. 611-615.

Рудакова, В. А. Условия и основные закономерности откорма атлантической сельди (*Clupea harengus harengus* L.) в Норвежском море (1951-1962) // Тр. ПИНРО. – 1966. – Вып. 17. – С. 5-53.

Руднев, В. Г. К вопросу оценки биомассы промысловой части популяции морской камбалы Баренцева моря / В. Г. Руднев, Г. Б. Руднева // Тр. ВНИРО. – М.: Изд-во ВНИРО, 2003. – Т. 142: Донные экосистемы Баренцева моря. – С. 250-263

Руднев, В. Г. Распределение, ресурсы и биология лиманды в южной части Баренцева моря / В. Г. Руднев, Н. Н. Тростянский // Тр. ВНИРО. – 2005. – Т. 144. – С. 236-244.

Русанова, М. Н. Питание наваги в губах Карельского побережья Белого моря / М. Н. Русанова // Проблемы использования промысловых ресурсов Белого моря и внутренних водоемов Карелии. – М.;Л.: Изв. АН СССР. – 1963. – Вып. 1. – С. 119-126.

Русяев, С. М. Некоторые аспекты питания молоди пинагора / С. М. Русяев // Вопр. рыболовства. – 2001 – Прил. 1. – С. 237.

Русяев, С. М. Случаи поимок змеевидной иглы-рыбы *Entelurus aequoreus* (Syngnathiformes, Syngnathidae) в Баренцевом и Гренландском морях / С. М. Русяев, А. В. Долгов, О. В. Карамушко // Вопр. ихтиологии. – 2007. – Т. 47, № 4. – С. 574-576.

Русяев, С. М., Шацкий А.В. Новые данные о распространении серой триглы *Eutrigla gurnardus* L. в Баренцевом море / С. М. Русяев, А. В. Шацкий // Вопр. ихтиологии. – 2001. – Т. 41, № 2. – С. 235-236.

Рыбы Белого моря / К. А. Алтухов, А. А. Михайловская, Ф. Б. Мухомедияров [и др.]. – Петрозаводск: Госиздат Карел. АССР, 1958. – 162 с.

Рябов, С. В. Комплекс программ обработки судовой промыслово-биологической информации BIOFOX для WINDOWS 9X/NT/2000/XP (версия 9) / С. В. Рябов // Изучение экосистем рыбохозяйственных водоемов, сбор и обработка данных о водных биологических ресурсах, техника и технология их добычи и переработки. – 2-е изд., испр. и доп. – М.: Изд-во ВНИРО, 2004. – Вып. 1. Инструкции и методические рекомендации по сбору и обработке биологической информации в морях Европейского Севера и Северной Атлантики. – С. 108-124.

Савватимский, П. И. Экологическая характеристика северного макруруса у Лофотенских островов / П. И. Савватимский // Вопр. ихтиологии. – 1985. – Т. 25, вып. 5. – С. 23-29.

Сезонная динамика интенсивности откорма трески Баренцева моря / Э. Л. Орлова, Е. Г. Берестовский, О. А. Попова [и др.] // Суточные ритмы и рационы питания промысловых рыб Мирового океана. – М., 1989. – С. 4-25.

Сезонная и межгодовая динамика рационов трески Баренцева моря / Т. И. Булгакова, Д. А. Васильев, А. В. Долгов [и др.] // Вопр. ихтиологии. – 1995. – Т.3 5, № 2. – С. 206-218.

Семушин, А. В. Видовой состав рыб траловых уловов в юго-восточной части Баренцева моря в 1980–2008 годах / А. В. Семушин, В. С. Шерстков, В. А. Рухлова // Вопр. ихтиологии. – 2011. – Т. 51, вып. 6. – С.749-769.

Симачева, И. Н. Камбала-ерш / И. Н. Симачева, Е. Г. Берестовский, Н. В. Мухина // Ихтиофауна и условия ее существования в Баренцевом море. – Апатиты: КФ АН СССР, ММБИ. – 1986. – С. 43-45.

Симачева, И. Н. Питание камбалы-ерша в Баренцевом море / И. Н. Симачева, А. А. Глухов // Кормовые ресурсы и пищевые взаимоотношения рыб Северной Атлантики. – Мурманск: ПИНРО. – 1990. – С. 160-166.

Слонова, С. А. Питание беломорской сельди *Clupea harengus maris-albi* / С. А. Слонова // Вопросы ихтиологии. – 1977. – Т. 17., вып. 6. – С. 1077-1082.

Соколовская, Т. Г. Список рыб залива Петра Великого (Японское море) / Т. Г. Соколовская, А. С. Соколовский, Е. И. Соболевский // Вопр. ихтиологии. – 1998. – Т. 38, № 1. – С. 5-15.

Сонина, М. А. Треска Белого моря / М. А. Сонина // Материалы по комплексному изучению Белого моря. – М.;Л., 1957. – Вып. 1. – С. 230-242.

Сонина, М. А. Миграции пикши Баренцева моря и факторы, их определяющие / М. А. Сонина // Тр. ПИНРО. – 1969. – Вып. 26. – 126 с.

Состояние донных ихтиоценов в северо-западной части Берингова моря в конце 90-х гг. / Л. А. Борец, А. Б. Савин, С. П. Бомко [и др.] // Вопр. рыболовства. – 2001. – Т. 2, № 2 (6). – С. 42-257.

Стасенкова, Н. И. О заходах беломорской сельди (*Clupea pallasii marisalbi* Berg, 1923) в юго-восточные районы Баренцева моря по материалам 2002-2003 гг. / Н. И. Стасенкова // Материалы IX Междунар. конф. «Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря» (11-14 окт. 2004 г.). – Петрозаводск, 2005. – С. 297-300.

Стасенкова, Н. И. Экология, биология и промысел чешско-печорской сельди / Н. И. Стасенкова. – Архангельск: КИРА, 2009. – 167 с.

Структура популяции, распределение и многолетняя динамика откорма мойвы в Медвежинско-Шпицбергенском районе / Э. Л. Орлова, Н. Г. Ушаков, Г. Б. Руднева [и др.] // Комплексные исследования природы Шпицбергена. – Апатиты, 2005. - Вып. 5: сб. материалов 5-й Междунар. конф. (Мурманск, окт. 2005 г.). – С. 461-480.

Суточные рационы трески Баренцева моря / А. В. Долгов, Н. А. Ярагина, А. Эйяд [и др.] // Исследования взаимоотношений популяций рыб в Баренцевом море: сб. докл. V сов.-норв.симп. – Мурманск, 1992. – С. 130-149.

Сысоева, Т. К. Питание трески Баренцева моря в 1957 г. / Т. К. Сысоева // НТБ ПИНРО. – 1958. – № 3 (7). – С. 17-22.

Сысоева, Т. К. Питание личинок и пелагических мальков трески аркто-норвежского стада / Т. К. Сысоева // Материалы сессии ученого совета ПИНРО по результатам исследований в 1962-1963 гг. – Мурманск, 1964. – С. 65-72.

Сысоева, Т. К. Характеристика питания пелагической молоди баренцевоморской трески поколений 1962 и 1963 гг. / Т. К. Сысоева // Материалы рыбохоз. исслед. Сев. бас. – 1971. – Вып. 17. – С. 113-137.

Сысоева, Т. К. Питание пелагической молоди трески в 1965 и 1968 гг. // Материалы рыбохоз. исслед. Сев. бас. – 1972. – Вып. 19. – С. 60-81.

Сысоева, Т. К. Питание и выживание личинок баренцевоморской трески / Т. К. Сысоева // Тр. ПИНРО. – 1973. – Вып. 33. – С. 82-103.

Сысоева, Т. К. Питание и выживание личинок морских окуней рода *Sebastes* в Норвежском море / Т. К. Сысоева // Морские гидробиологические исследования. – М.: ВНИРО, 2000. – С. 157-170.

Тарвердиева, М. И. Динамика суточных рационов баренцевоморской трески в зависимости от сезона, района, состава кормовых объектов / М. И. Тарвердиева, Н. А. Ярагина // Гидробиологические исследования в промысловых районах морей и океанов. – М.: Изд-во ВНИРО, 1996. – С. 93-98.

Тарвердиева, М. И. Материалы по питанию баренцевоморской трески в условиях эксперимента / М. И. Тарвердиева // Вопр. ихтиологии. – 1962. – Т. 2, вып. 4. – С. 703-716.

Тарвердиева, М. И. Питание сайки в Баренцевом море / М. И. Тарвердиева, Л. Д. Панасенко, В. Н. Нестерова // Гидробиологические исследования в промысловых районах морей и океанов: сб. научн. тр. / ВНИРО. – М., 1996. – С. 98-109.

Тарвердиева, М. И. Питание сельди (*Clupea harengus maris-albi* Berg) в разных районах моря / М. И. Тарвердиева, С. Г. Подражанская, Л. В. Гнетнева // Морские гидробиологические исследования. – М.: Наука, 2000. – С. 170-185.

Тарвердиева, М. И. Суточные ритмы и рационы питания трески Баренцева моря при питании различными объектами в летний период / М. И. Тарвердиева, Н. А. Ярагина // Суточные ритмы питания и суточные рационы рыб промысловых районов Мирового океана: сб. науч. тр. ВНИРО. – М., 1989. – С. 25-42.

Таскина, Е. В. Видовой состав и характеристика α -разнообразия рыб в некоторых районах Гренландского, Баренцева и Печорского морей / Е. В. Таскина // Материалы XXI конф. молодых ученых Мурманского морского биологического института (Мурманск, апр. 2003 г.). – Мурманск: Изд-во ММБИ КНЦ РАН, 2003. – С. 159-165.

Таскина, Е. В. Видовой состав и разнообразие ихтиофауны в некоторых районах Баренцева моря и сопредельных водах в августе 2003 г. / Е. В. Таскина // Материалы XXII конф. молодых ученых Мурманского морского биологического института (Мурманск, апр. 2004 г.). – Мурманск: Изд-во ММБИ КНЦ РАН, 2004а. – С. 172-176.

Таскина, Е. В. Некоторые данные по разнообразию рыб в Гренландском, Баренцевом и Печорском морях в 2002 г. / Е. В. Таскина // Актуальные проблемы изучения и использования водных биоресурсов: Материалы 2-й Всерос. Интернет-конф. молодых ученых (Владивосток, 24 мая – 4 июня 2004 г.). – Владивосток: Изд-во ТИНРО-Центр, 2004б. – С. 151-154.

Таскина, Е. В. Видовой состав и соотношение видов рыбной части донных сообществ Печорского моря в июле – сентябре 2000-2002 гг. / Е. В. Таскина // Материалы XXIII конф. молодых ученых, посвящ. 70-летию МБС-ММБИ (Мурманск, май 2005 г.). – Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2005. – С. 115-118.

Татьянкин, Ю. В. Влияние температуры предварительной адаптации на распределении молоди трески и сайды в температурном градиенте / Ю. В. Татьянкин // Вопр. ихтиологии. – 1974. – Т. 14, вып. 5 (88). – С. 869-874.

Татьянкин, Ю. В. Распределение молоди трески *Gadus morhua* L., сайды *Pollachius virens* L. и пикши *Melanogrammus aeglefinus* L. в термоградиентных условиях / Ю. В. Татьянакин // Вопр. ихтиологии. – 1972. – Т. 12, вып. 6 (77). – С. 1002–1011.

Терещенко, В. В. Некоторые результаты многолетних океанографических исследований на стандартных разрезах Баренцева моря в период проведения съемки 0-группы / В. В. Терещенко // Вопросы промысловой океанологии Северного бассейна: сб. науч. тр. / ПИНРО. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1995 – С. 29-48.

Тимакова, М. Н. Питание и пищевые взаимоотношения наваги и корюшки Онежского залива Белого моря / М. Н. Тимакова // Материалы по комплексному изучению Белого моря. – М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1957. – Вып. 1. – С. 155-221.

Тимофеев, С. Ф. Пелагическая экосистема моря Лаптевых / С. Ф. Тимофеев // Биология и океанография Карского и Баренцева морей (по трассе Севморпути). – Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1998. – С. 75-88.

Тимофеев, С. Ф. Экология морского зоопланктона / С. Ф. Тимофеев. – Мурманск: Изд-во МГПИ, 2000. – 216 с.

Тимохина, А. Ф. Питание и потребление пищи путассу (*Micromesistius poutassu*) в Норвежском море / А. Ф. Тимохина // Вопр. ихтиологии. – 1974. – Т. 14. – Вып. 5. – С. 760-765.

Токранов, А. М. Некоторые черты биологии восточного двурогого ицела *Icelus spatula* (Cottidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов / А. М. Токранов, А. М. Орлов // Вопр. ихтиологии. – 2005. – Т. 45, вып. 2. – С. 204-211.

Травин, В. Н. Новый вид морского окуня в Баренцевом море (*Sebastes mentella* Travin sp. nov.) // Докл. АН СССР. – 1951. – Т. 77, № 4. – С. 741-744.

Третьяк, В. Л. Опыт применения метода MSVPA для моделирования промыслового сообщества в Баренцевом море / В. Л. Третьяк, В. А. Коржев, А. В. Долгов // Биология и регулирование промысла донных рыб Баренцева моря и Северной Атлантики: сб. науч. тр. / ПИНРО. – Мурманск, 1999. – С. 119-134.

Трофические связи северо-восточной арктической трески и ее рост в зависимости от питания / А. Эйяд, С. Мель, К. Корсбрекке [и др.] // Исследования взаимоотношений популяций рыб в Баренцевом море: сб. докл. V сов.-норв. симп. – Мурманск, 1992. – С. 80-100.

Трошков, В. А. Питание и кормовая база личинок беломорской сельди / В. А. Трошков, С. А. Слонова, Л. В. Гнетнева // Материалы отчетной сессии ПИНРО по итогам НИР в 1996-1997 гг. – Мурманск, 1998. – С. 115-125.

Турук, Т. Н. О питании мойвой трески Лабрадора и Ньюфаундленда / Т. Н. Турук // Тр. ПИНРО. – 1978. – Вып. 61. – С. 67-73.

Условия нагула и жирность трески при минимальном уровне запаса мойвы (1995-1996 гг.) / Э. Л. Орлова, С. С. Дробышева, А. В. Долгов [и др.] // Материалы отчетной сессии ПИНРО по итогам НИР в 1996-1997 гг. – Мурманск, 1998. – С. 50-60.

Условия нагула трески в Медвежинско-Шпицбергенском районе при низкой численности мойвы / Э. Л. Орлова, А. В. Долгов, Д. И. Александров [и др.] // Комплексные исследования природы Шпицбергена. – Апатиты, 2005. – Вып. 5: сб. материалов 5-й Междунар. конф. (Мурманск, окт. 2005 г.). – С. 447-461.

Условия откорма, жирность и темп полового созревания мойвы в центральной широтной зоне Баренцева моря в 2001-2003 гг. / Э. Л. Орлова, В. Д. Бойцов, Г. Б. Руднева [и др.] // Исследования межвидовых взаимоотношений гидробионтов Баренцева и Норвежского морей: сб. науч. тр. / ПИНРО. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2006. – С. 71-98.

Ушаков, Н. Г. Роль аркто-норвежской трески в динамике запаса мойвы 1992 / Н. Г. Ушаков, В. А. Коржев, В. Л. Третьяк // Исследования взаимоотношений популяций рыб в Баренцевом море: сб. докл. V сов.-норв. симп. – Мурманск: ПИНРО, 1992. – С. 150-164.

Фельдман, В. Н. Об оценке суточного рациона и пищевой потребности сайды / В. Н. Фельдман, И. П. Голубятникова // Экологические рыбохозяйственные исследования в Атлантическом океане и Юго-Восточной части Тихого океана: сб. науч. тр. – Калининград, 1988. – С. 76-90

Филин, А. А. Модель CONCOD для оценки питания и роста трески в Баренцевом море / А. А. Филин, Т. Н. Гаврилик. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2001. – 32 с.

Цветков, В. И. О связи беломорских рыб с плавающими макрофитами / В. И. Цветков, Н. М. Калякина // Экология. – 1987. – № 6. – С. 40-43.

Цееб, Р. Я. Распределение и питание пикши в прибрежной зоне Восточного Мурмана / Р. Я. Цееб // Тр. Мурманской биологической станции. – 1957. – Т. 3. – С. 130-139.

Цееб, Р. Я. Питание пикши / Р. Я. Цееб // Закономерности скоплений и миграций промысловых рыб в прибрежной зоне Мурмана. – М.: Изд-во АН СССР. – 1958. – С. 190-210.

Цееб, Р. Я. К вопросу о ежегодных колебаниях питания пикши Мурманского побережья / Р. Я. Цееб // Тр. ММБИ. – 1960. – Вып. 2 (6). – С. 186-202.

Цееб, Р. Я. Наблюдения за питанием пикши в аквариуме / Р. Я. Цееб // Тр. Мурманской биологической станции. – 1962а. – Вып. 4 (8). – С. 153-161.

Цееб, Р. Я. О способе питания пикши бентосом / Р. Я. Цееб // Зоол. журнал. – 1962б. – Т. 41, вып. 1. – С. 110-115.

Цееб, Р. Я. К сравнительной характеристике избирательности питания трески и пикши (сообщение 1) / Р. Я. Цееб, А. В. Астафьева // Тр. ММБИ. – 1965. – Вып. 7 (11). – С. 79-84.

Цееб, Р. Я. Питание и пищевые адаптации пикши Баренцева моря / Р. Я. Цееб. – М.;Л.: Наука, 1964. – 135 с.

Цееб, Р. Я. Сравнение питания трески и пикши / Р. Я. Цееб, А. Ф. Жабрева // Закономерности скоплений и миграций промысловых рыб в прибрежной зоне Мурмана. – М.: Изд-во АН СССР. – 1958. – С. 223-227.

Цейтлин, В. Б. Рационы трески Баренцева моря (различные методы оценки) / В. Б. Цейтлин // Вопр. ихтиологии. – 1991. – Т. 31, вып. 6. – С. 959-964.

Циновский, В. Д. О нахождении *Liparis koefoedi* (Liparididae, Osteichthyes) в водах Центрального Арктического бассейна / В. Д. Циновский, М. А. Мельников // Биология Центрального Арктического бассейна. – М.: Наука, 1980. – С. 214-218.

Чаянова, Л. А. Питание беломорской сельди / Л. А. Чаянова // Сборник, посвященный научной деятельности Н. М. Книповича. – М.; Л.: Пищепромиздат, 1939. – С. 279-299.

Чернова, Н. В. О характере питания липаровой рыбы *Liparis gibbus* Bean (Scorpaeniformes, Liparidae) / Н. В. Чернова // Экология и биологическая продуктивность Баренцева моря: тез. докл. Всесоюзн. конф. Мурманск, 1986. – С. 221-223.

Чернова, Н. В. Рыбы сем. Liparididae Баренцева моря и сопредельных вод. I. Видовой состав рода *Liparis* / Н. В. Чернова // Вопр. ихтиологии. – 1988. – Т. 28, вып. 4. – С. 556-561.

Чернова, Н. В. Материалы по питанию *Liparis gibbus* (Scorpaeniformes: Liparididae) / Н. В. Чернова // Суточные ритмы и рационы питания промысловых рыб Мирового океана. – М.: Изд-во ВНИРО, 1989. – С. 89-96.

Чернова, Н. В. Липаровые рыбы евроазиатской Арктики / Н. В. Чернова. – Апатиты, КНЦ АН СССР, 1991. – 111 с.

Чернова, Н. В. Новый вид гимнелюса *Gymnelus andersoni* sp. nova из морей Арктики с уточнением видовой характеристики *G. retrodorsalis* Le Danois и *G. pauciporus* Anderson (Zoarcidae) / Н. В. Чернова // Вопр. ихтиологии. – 1998. – Т. 38, № 6. – С. 737-744.

Чернова, Н. В. Новый вид гимнелюса *Gymnelus knipowitschi* sp. nova из Арктики, с переописанием *G. hemifasciatus* Andriashev (Zoarcidae) / Н. В. Чернова // Вопр. ихтиологии. – 1999а. – Т. 39, № 1. – С. 5-13.

Чернова, Н. В. Четыре новых вида *Gymnelus* (Zoarcidae) из Арктики / Н. В. Чернова // Вопр. ихтиологии. – 1999б. – Т. 39, № 3. – С. 306-315.

Чернова, Н. В. Новые виды *Careproctus* (Liparidae) из Баренцева моря и сопредельных вод / Н. В. Чернова // Вопр. ихтиологии. – 2005. – Т. 45, № 6. – С. 725-736.

Чернова, Н. В. Ихтиофауна Земли Франца-Иосифа и севера Новой Земли / Н. В. Чернова // Современные исследования ихтиофауны арктических и южных морей европейской части России. – Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2007. – С. 55-74.

Чинарина, А. Д. К биологии ската *Raja radiata* Donovan / А. Д. Чинарина, Н. В. Трошичева // Тр. ММБИ. – 1980в. – Т. 19 (23). – С. 24-38.

Чинарина, А. Д. Питание и пищевое поведение ската *Raja radiata* Donovan в экспериментальных условиях / А. Д. Чинарина, Н. В. Трошичева // Сигнализация и поведение морских рыб. – Л.: Наука, 1980а. – С. 65-74.

Чинарина, А. Д. Питание и пищевое поведение ската *Raja radiata* Donovan в экспериментальных условиях / А. Д. Чинарина, Н. В. Трошичева // Тр. ММБИ. – 1980б. – Т. 19 (23). – С. 65-74.

Чинарина, А. Д. Пищевое поведение баренцевоморской камбалы в экспериментальных и естественных условиях / А. Д. Чинарина, Н. В. Трошичева. – М.: ИЭМЭЖ, 1983. – С. 36-46.

Чуксина, Н. А. Об обеспеченности пищей личинок беломорской сельди в 1967-1968 гг. / Н. А. Чуксина // Материалы рыбохоз. исслед. Сев. бас. – 1970. – Вып. 16. – Ч. 2. – С. 153-157.

Чумаевская-Световидова, Е. В. Видовой состав рыб в районе Мурманской биологической станции / Е. В. Чумаевская-Световидова // Тр. Мурманской биологической станции АН СССР. – 1955. – Т. 2. – С. 5-11.

Чучукало, В. И. Питание и пищевые взаимоотношения nekтона и nekтобентоса в дальневосточных морях / В. И. Чучукало. – Владивосток: ТИНРО-Центр, 2006. – 484 с.

Шейко, Б. А. Рыбообразные и рыбы / Б. А. Шейко, В. В. Федоров // Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. – Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор, 2000. – С. 7-69.

Шибанов, В. Н. Сезонная и суточная динамика питания тупорылого макруруса Срединно-Атлантического хребта / В. Н. Шибанов // Исследования биоресурсов Северной Атлантики: сб. науч. тр. / ПИНРО. – Мурманск: ПИНРО, 1992. – С. 31-44.

Шорыгин, А. А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря / А. А. Шорыгин. – М.: Пищепромиздат, 1952. – 268 с.

Шунтов, В. П. Современный статус и межгодовая динамика донных и пелагических сообществ экосистемы Охотского моря / В. П. Шунтов, Е. П. Дулепова // Изв. ТИНРО. – 1996. – Т. 119. – С. 3-32.

Шутова-Корж, И. В. Распределение малопозвоковой сельди в Баренцевом море / И. В. Шутова-Корж // НТБ ПИНРО, 1958. – № 3 (7). – С. 42-44.

Эйяд, А. Суточная динамика питания баренцевоморской мойвы различных размерных групп в период нагула / А. Эйяд, Т. Я. Пущаева // Исследования взаимоотношений популяций рыб в Баренцевом море: сб. докл. V сов.-норв. симп. – Мурманск: ПИНРО, 1992. – С. 262-285.

Эпштейн, Л. М. Зоопланктон Онежского залива и его значение в питании сельди и молоди рыб / Л. М. Эпштейн // Материалы по комплексному изучению Белого моря. – М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1957. –Т. 1. – С. 315-342.

Янулов, К. П. Питание окуня-клювача (*Sebastes mentella* Travin) в водах Ньюфаундленда и Лабрадора / К. П. Янулов // Вопр. ихтиологии. – 1963. – Т. 3, вып. 4 (29). – С. 708-725.

Ярагина, Н. А. Миграции / Н. А. Ярагина, В. П. Пономаренко, М. С. Шевелев // Треска Баренцева моря: биология и промысел. – 2-е изд. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003. – С. 20-29.

Ярагина, Н. А. Суточный ритм питания и рацион трески при откорме эвфаузидами / Н. А. Ярагина // Питание и обеспеченность пищей рыб на разных стадиях как фактор формирования их численности, роста и скоплений: сб. науч. тр. ВНИРО. – М., 1985. – С. 19-28.

Ярагина, Н. А. Суточный ход питания трески Баренцева моря креветкой / Н. А. Ярагина // Биология рыб в морях Европейского Севера: сб. науч. тр. / ПИНРО. – Мурманск, 1988а. – С. 25-34.

Ярагина, Н. А. Роль молоди окуня в питании баренцевоморской трески / Н. А. Ярагина // Питание морских рыб и использование кормовой базы как элементы промыслового прогнозирования: тез. докл. – Мурманск, 1988б. – С. 82-83.

Ярагина, Н. А. Энергетический потенциал трески и его влияние на воспроизводительную способность популяции / Н. А. Ярагина, А. В. Долгов, В. М. Киселева. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003. – 82 с.

20th anniversary of the PINRO-IMR cooperation in the investigations of fish feeding in the Barents Sea – results and perspectives / A. V. Dolgov, N. A. Yaragina, E. L. Orlova [et al.] // Long term bilateral Russian-Norwegian scientific co-operation as a basis for sustainable management of living marine resources in the Barents Sea: proc. of the 12th Norwegian-Russian Symp. (Tromsø, 21-22 August 2007). – IMR, Bergen. – 2007. – P. 44-78.

A checklist of the fish fauna of Greenland waters / P. R. Møller, J. G. Nielsen, S. W. Knudsen [et al.] // Zootaxa. – Vol. 2378. – 84 p.

A comparison of the deep-water demersal fish assemblages of the Rockall Trough and Porcupine Seabight, eastern North Atlantic: continental slope to rise / J. D. M. Gordon, N. R. Merrett, O. A. Bergstad [et al.] // J. Fish Biol. – 1996. – Vol. 49, Suppl. A. – P. 217-238.

A major increase in snake pipefish (*Entelurus aequoreus*) in northern European seas since 2003: potential implications for seabird breeding success / M. P. Harris, D. Beare, R. Toresen [et al.] // Marine Biology. – 2007. – Vol. 151, № 3. – P. 973-983

A missing piece in the Arctic food web puzzle? Stomach contents of Greenland sharks sampled in Svalbard, Norway / L.-M. Leclerc, C. Lydersen, T. Haug [et al.] // Polar Biology. – 2012. – Vol. 35, № 8. – P. 1197-1208.

A preliminary report on the analysis of the whiting stomachs collected during the 1981 North Sea stomach sampling project / J. R. G. Hislop, A. P. Robb, M. A. Brown [et al.] // ICES C.M. 1983/G:59. – 4 p.

Aarnio K., Bonsdorff E., Rosenback N. Food and feeding habits of juvenile flounder *Platichthys flesus* (L.), and turbot *Scophthalmus maximus* L. in the Aaland Archipelago, northern Baltic Sea / K. Aarnio, E. Bonsdorff, N. Rosenback // J. Sea Res. – 1996. – Vol. 36, № 3-4. – P. 311–320.

Aarnio, K. Predation by juvenile *Platichthys flesus* (L.) on shelled prey species in a bare sand and a drift algae habitat / K. Aarnio, J. Matilla // Hydrobiologia. – 2000. – Vol. 440, № 1-3. – P. 340-355.

Able, K. W. Distribution and reproductive seasonality of snailfishes and lumpfishes in the St. Lawrence River estuary and the Gulf of St. Lawrence / K. W. Able, W. Irion // Can. J. Zool. – 1985. – Vol. 63, № 7. – P. 1622-1628.

Adlerstein, S. A. Comparison of stomach contents of haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) from the 1981 and 1991 North Sea International Stomach Sampling Projects / S. A. Adlerstein, A. Temming, N. Mergardt // ICES J. Mar. Sci. – 2002. – Vol. 59, № 3. – P. 497-515.

Age/size relations of two snailfishes, *Liparis gibbus* and *Careproctus reinhardti* (Teleostei, Liparididae) from Spitsbergen coastal waters / I.-B. Falk-Petersen, V. Frivoll, B. Gulliksen [et al.] // Polar Biology. – 1988. – Vol. 8, № 5. – P. 353-358.

Ajiad, A. M. Diet of polar cod, *Boreogadus saida*, in the Barents Sea related to fish size and geographical distribution / A. M. Ajiad, H. Gjøsæter // ICES C.M. 1990/G:48. – 9 p.

Ajiad, A. M. Variabilities in stomach contents of cod, collected by demersal and pelagic trawl in the southern part of the Barents Sea / A. M. Ajiad // ICES C.M. 1990a/G:3. – 8 p.

Ajiad, A. M. Trophic interrelations between length groups of Northeast arctic cod in the Southern part of the Barents Sea / A. M. Ajiad // ICES C.M. 1990b/ G:4. – 12 p.

Ajiad, A. M. The daily feeding dynamics in various length groups of the Barents Sea capelin during the feeding period / A. M. Ajiad, T. Pushaeva // ICES C.M.1991/H:16. – 20 p.

Albert, O. T. Distribution, population structure and diet of silvery pout (*Gadiculus argenteus thori* J. Schmidt), poor cod (*Trisopterus minutus minutus* (L.)), four-bearded rockling (*Rhinonemus cimbrius* (L.)), and Vahl's eelpout (*Lycodes vahlii gracilis* Reinhardt) in the Norwegian Deep / O. T. Albert // Sarsia. – 1993. – Vol. 78, № 2. – P. 141-154.

Albert, O. T. Ecology of Haddock (*Melanogrammus aeglefinus* L.) in the Norwegian Deep / T. Albert // ICES J. Mar. Sci. – 1994a. – Vol. 51, № 1. – P. 31-44.

Albert, O. T. Biology and ecology of Norway Pout (*Trisopterus esmarki* Nilsson, 1855) in the Norwegian Deep / T. Albert // ICES J. Mar. Sci. – 1994b. – Vol. 51, № 1. – P. 45-61.

Albikovskaya, L. K. Feeding Characteristics of wolf fishes in the Labrador-Newfoundland region / L. K. Albikovskaya // NAFO Scientific Council Studies. – 1983. – Vol. 6. – P. 35-38.

Albikovskaya, L. K. Some aspects of the biology and distribution of glacier lanternfish (*Benthosema glaciale*) over the slopes of Flemish Cap and eastern Grand Bank / L. K. Albikovskaya // NAFO Scientific Council Studies. – 1988. – Vol. 12. – P. 37-72.

Albikovskaya, L. K. Food and feeding patterns of cod (*Gadus morhua* L.) and beaked-redfish (*Sebastes mentella* Travin) on Flemish Cap / L. K. Albikovskaya, O. V. Gerasimova // NAFO Scientific Council Studies. – 1993. – Vol. 19. – P. 31-39.

Amezcuca, F. Feeding habits of the Order Pleuronectiformes and its relation to the sediment type in the north Irish Sea / F. Amezcuca, R. D. M. Nash, L. Veale // J. Mar. Biol. Ass. UK. – 2003. – Vol. 83, № 3. – P. 593-601.

Analysis of stomach content of the porbeagle shark (*Lamna nasus*) in the Northwest Atlantic / W. Joyce, S. E. Campana, L. J. Natanson [et al.] // ICES J. Mar. Sci. – 2002. – Vol. 59, № 6. – P. 1263-1269.

Analysis of the whiting stomachs collected in the North Sea during the 1991 ICES stomach sampling project / A. P. Robb, M. A. Bell, J. MacMillan [et al.] // ICES CM 1994/G:42. – 21 p.

Anderson, M. E. Family Zoarcidae Swainson 1839 – eelpouts / M. E. Anderson, V. V. Fedorov // California Academy of Science. – Annotated Checklists of Fishes. – 2004. – Vol. 34. – 58 p.

Anderson, P. J. Community reorganization in the Gulf of Alaska following ocean climate regime shift / P. J. Anderson, J. F. Piatt // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1999. – Vol. 189. – P. 117-123.

Antipova, T. V. Seasonal and year-to-year dynamics of occurrence frequency of the main food objects for haddock and their stomach fullness degree in the Barents Sea / T. V. Antipova, I. Ya. Ponomarenko, N. A. Yaragina // ICES C.M. 1980/H:21. – 27 p.

Antipova, T. V. Some data on the nutrition of the thorny skate *Raja radiata* Donovan in the Barents Sea / T. V. Antipova, T. B. Nikiforova // ICES C.M. 1983/G:22. – 17 p.

Armstrong, M. J. The feeding ecology of a demersal fish community over a muddy substrate off the west coast of the Isle of Man: Ph.D. Thesis / M. J. Armstrong // University of Liverpool. – England. – 1980. – 182 p.

Armstrong, M. J. The predator-prey relationships of Irish Sea poor-cod (*Trisopterus minutus* L.), pouting (*Trisopterus luscus* L.) and cod (*Gadus morhua* L.) / M. J. Armstrong // ICES J. Mar. Sci. – 1982. – Vol. 40, № 2. – P. 135-152.

Aspects of the biology of Arctic cod (*Boreogadus saida*) and its importance in Arctic marine food chains / M. S. W. Bradstreet, K. J. Finley, A. D. Sekerak [et al.] // Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. – 1986. – Vol. 1491. – 193 p.

Astthorsson, O. S. On the food of capelin in the subarctic waters north of Iceland / O. S. Astthorsson, A. Gislason // Sarsia. – 1997. – Vol. 82, № 2. – P. 81-86.

Atkinson, E. G. Diet comparison among demersal marine fish from the Canadian Arctic / E. G. Atkinson, J. A. Percy // Polar Biology. – 1992. – Vol. 11, № 8. – P. 567-573.

Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories / A. Klemetsen, P.-A. Amundsen, J. B. Dempson [et al.] // Ecology of Freshwater Fish. – 2003. – Vol. 12, № 1. – P. 1-59.

Atlas of the Barents Sea Fishes / R. Wienerroither, E. Johannesen, A. Dolgov [et al.]; IMR, PINRO. – Bergen: IMR, 2011. – 272 p.

Atlas of the North Sea fishes / R. J. Knijn, T. W. Boon, H. J. L. Heessen [et al.] // ICES Cooperative Research Reports. – 1993. – № 194. – 268 p.

Avsar, D. Age, growth, reproduction and feeding of the spurdog (*Squalus acanthias* Linnaeus, 1758) in the South-eastern Black Sea / D. Avsar // Estuarine, Coastal and Shelf Science. – 2001. – Vol. 52, № 2. – P. 269-278.

Azevedo, M. Studying the feeding habits of anglerfish (*Lophius* spp.) in Portuguese waters: A qualitative approach / M. Azevedo // ICES C.M. 1996/G:19. – 9 p.

Azouz, J. Les relations alimentaires entre les Sélaciens et le zoobenthos des côtes nord de la Tunisie / J. Azouz, C. Capapé // Bulletin de l'institut national scientifique et technique d'océanographie et de pêche de Salammbô. – 1971. – Vol. 2. – P. 121-130.

Badsha, K. S. Aspects of the biology and heavy metal accumulation of *Ciliata mustela* / K. S. Badsha, M. Sainsbury // J. Fish Biol. – 1978. – Vol. 12, № 3. – P. 213-220.

Baduini, C. Feeding ecology of the basking shark (*Cetorhinus maximus*) relative to distribution and abundance of prey: MS Thesis [Electronic resource] / C. Baduini // Moss Landing Marine Laboratories, San Jose State University. – 1995. – 108 p. – Mode of access: http://scholarworks.sjsu.edu/etd_theses/972. – Загл. с экрана. – АНГЛ.

Bailey, R. The population biology of blue whiting / R. Bailey // Advances in Marine Biology. – 1982. – Vol. 19. – P. 257-355.

Bain, H. Aspects of biology of Arctic cod, *Boreogadus saida*, in the Central Canadian Arctic / H. Bain, A. D. Sekerak. – LGL Ltd, Toronto, Ontario, 1978. – 104 p.

Baltic cod recruitment – the impact of climate variability on key processes / F. W. Köster, C. Möllmann, H.-H. Hinrichsen [et al.] // ICES J. Mar. Sci. – 2005. – Vol. 62, № 7. – P. 1408-1425.

Beaumont, W. R. C. The age, growth and diet of a freshwater population of the flounder, *Platichthys flesus* (L.), in southern England / W. R. C. Beaumont, R. H. K. Mann // J. Fish Biol. – 1984. – Vol. 25, № 5. – P. 607-616.

Bello, G. Cephalopods in the stomach contents of *Galeus melastomus* (Selachii, Scyliorhinidae) from the Adriatic Sea / G. Bello // Atti della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano. – 1995. – Vol. 134. – P. 33-40.

Bello, G. The feeding ecology of the velvet belly, *Etmopterus spinax* (Chondrichthyes, Squalidae) of the Adriatic Sea on the basis of its stomach contents / G. Bello // Atti della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano. – 1998. – Vol. 139. – P. 187-193.

Bennet, B. The food and feeding habits of the Lemon Sole / B. Bennet // Marine Research. – 1956. – Vol. 3. – 32 p.

Bennet, B. The food of the Megrin / B. Bennet // Marine Research. – 1963. – Vol. 3. – 23 p.

Bergstad, O. A. Distribution and trophic ecology of some gadoid fish of the Norwegian Deep. 1. Accounts of individual species / O. A. Bergstad // Sarsia. – 1990a. – Vol. 75, № 4. – P. 269-313.

Bergstad, O. A. Ecology of the fishes of the Norwegian Deep: Distribution and species assemblages / O. A. Bergstad // Netherlands Journal of Sea Research. – 1990b. – Vol. 25, № 1-2. – P. 237-266.

Bergstad, O. A. Fish Communities on the slope of the eastern Norwegian sea / O. A. Bergstad, O. Bjelland, J. D. M. Gordon // Sarsia. – 1999. – Vol. 84, № 1. – P. 67-78.

Bergstad, O. A. Predator-prey relationships and food sources of the Skagerrak deep-water fish assemblage / O. A. Bergstad, Å. D. Wik, Ø. Hildre // J. Northw. Atl. Fish. Sci. – 2003. – Vol. 31. – P. 165-180.

Blaber, S. J. M. Diets of fishes of the upper continental slope of eastern Tasmania: content, calorific values, dietary overlap and trophic relationships / S. J. M. Blaber, C. M. Bulman // Marine Biology. – 1987. – Vol. 95, № 3. – P. 345-356.

Blue whiting (*Micromesistius poutassu*) as a forage fish in Portuguese waters / A. Silva, M. Azevedo, H. Cabral [et al.] // Forage Fishes in Marine Ecosystems: proc. of the Intern. Symp. on the Role of Forage Fishes in Marine Ecosystems (Anchorage, Alaska, USA,

13-16 Nov. 1996). – Fairbanks: Univ. of Alaska, 1997. – P. 127-146. – (Lowell Wakefield Fish. Symp.; 14th).

Bogtveit, F. R. The ability of gadoids to take advantage of a short-term high availability of forage fish: the example of spawning aggregations in Barents Sea capelin / F. R. Bogtveit, A. Slotte, A. Johannessen // J. Fish Biol. – 2008. – Vol. 72, № 6. – P. 1427-1449.

Bogstad, B. Results of simulation studies using a multispecies model for the Barents Sea (MULTSPEC) / B. Bogstad, K. Hiis Hauge, O. Ulltang // International Whaling Commission SC/47/NA/1. – 1995a. – 33 p.

Bogstad, B. MULTSPEC – A multispecies model for fish and marine mammals in the Barents Sea / B. Bogstad, K. Hiis Hauge, O. Ulltang // Joint ICES/NAFO Symposium on The Role of Marine Mammals in the Ecosystem (Dartmouth, Canada, 6-8 Sept. 1995). – NAFO SCR Doc. 95/83. – 1995b. – 47 p.

Bogstad, B. Interactions between Atlantic cod (*Gadus morhua*) and its prey in the Barents Sea / B. Bogstad, S. Mehl // Forage Fishes in Marine Ecosystems / Alaska Sea Grant College Program Publication AK-SG-97-01 // University of Alaska. – Fairbanks, 1997. – P. 591-616.

Bogstad, B. MULTSPEC – A multispecies model for fish and marine mammals in the Barents Sea / B. Bogstad, K. Hiis Hauge, O. Ulltang // J. Northw. Atl. Fish. Sci. – 1997. – Vol. 22. – P. 317-341.

Bogstad, B. The consumption rate of Northeast Arctic cod – a comparison of gastric evacuation models / B. Bogstad, S. Mehl // ICES C.M. 1990/G:22. – 12 p.

Bogstad, B. Who eats whom in the Barents Sea? / B. Bogstad, T. Haug, S. Mehl // NAMMCO Scientific Publication Series. – 2000. – Vol. 2. – P. 98-119.

Bonham, K. Food of the spiny dogfish *Squalus acanthias* / K. Bonham // Fish. Res. Pap. Washington Dept. Fish – 1954. – Vol. 1. – P. 25-36.

Bowering, W. R. Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) off Southern Labrador and Northeastern Newfoundland (Northwest Atlantic) feed primarily on capelin (*Mallotus villosus*) / W. R. Bowering, G. R. Lilly // Netherlands Journal of Sea Research. – 1992. – Vol. 29, № 1-3. – P. 211-222.

Bowering, W. R. Predation on shrimp (*Pandalus borealis*) by Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) and Atlantic cod (*Gadus morhua*) off Labrador / W. R. Bowering, D. G. Parsons, G. R. Lilly // ICES C.M. 1984/G:54. – 30 p.

Bowman, R. E. Diet and consumption of spiny dogfish in the Northwest Atlantic / R. E. Bowman, R. Eppi, M. D. Grosslein // ICES C.M. 1984/G:27. – 8 p.

Bowman, R. E. Food of 10 species of northwest Atlantic juvenile groundfish / R. E. Bowman // Fishery Bulletin. – 1981. – Vol. 79, № 1. – P. 200-206.

Braber, L. The food of five flatfish species (Pleuronectiformes) in the southern North Sea / L. Braber, S. J. de Groot // Netherlands Journal of Sea Research. – 1973. – Vol. 6, № 1-2. – P. 163-172.

Bradstreet, M. S. W., Cross W.E. Trophic relationships at high arctic ice edges / M. S. W. Bradstreet // Arctic. – 1982. – Vol. 35, № 1. – P. 1-12.

Brander, K. M. The role of growth changes in the decline and recovery of North Atlantic cod stocks since 1970 // K. M. Brander / ICES J. Mar. Sci. – 2007. – Vol. 64, № 2. – P. 211-217.

Bremner, J. Matching biological traits to environmental conditions in marine benthic ecosystems / J. Bremner, S. I. Rogers, C. L. J. Frid // J. Mar. Sys. – 2006. – Vol. 60, № 3-4. – P. 302-316.

Bromley, P. J. Diel feeding patterns and the development of food webs in pelagic 0-group cod (*Gadus morhua* L.), haddock (*Melanogrammus aeglefinus* L.), whiting (*Merlangius merlangus* L.), saithe (*Pollachius virens* L.), and Norway pout (*Trisopterus esmarkii* Nilsson) in the northern North Sea / P. J. Bromley, T. Watson, J. R. G. Hislop // ICES J. Mar. Sci. – 1997. – Vol. 54, № 5. – P. 846-853.

Bromley, P. J. Feeding in cod (*Gadus morhua* L.) and whiting (*Merlangius merlangus* L.) in the Southern Bight of the North Sea in autumn / P. J. Bromley // ICES C.M./G:28. – 1995. – 16 p.

Browman, H. I. Perspectives on ecosystem-based approaches to the management of marine resources / H. I. Browman, K. I. Stergiou // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 2004. – Vol. 274. – P. 296-303.

Brown, W. W. Investigations into the food of the cod (*Gadus callarias* L.) off Bear Island, and of the cod and haddock (*G. aeglefinus* L.) off Iceland and the Murman coast / W. W. Brown, C. Cheng // Hull Bulletins of Marine Ecology. – 1946. – Vol. 3, № 18. – P. 35-71.

Bundy, A. Can Atlantic cod (*Gadus morhua*) recover? Exploring trophic explanations for the non-recovery of the cod stock on the eastern Scotian Shelf, Canada / A. Bundy, L. P. Fanning // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 2005. – Vol. 62, № 7. – P. 1474-1489.

Bundy, A. Structure and functioning of the eastern Scotian Shelf ecosystem before and after the collapse of groundfish stocks in the early 1990s / A. Bundy // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 2005. – Vol. 62, № 7. – P. 1453-1473.

Burgos, G. Diet overlap between North-east Arctic cod and haddock in the southern part of the Barents Sea in 1984–1986 / G. Burgos, S. Mehl // ICES C.M. 1987/G: 50. – 22 p.

Burgos, G. E. The bottom fish community of the Barents Sea in the winters 1984 to 1987: Master of Philosophy Thesis / G. E. Burgos // University of Bergen. – 1989. – 77 p.

Byers, T. Diet of the kelp snailfish *Liparis tunicatus* in Jones Land, Canadian High Arctic / T. Byers, R. W. Prach // Canadian Field Naturalist. – 1988. – Vol. 102, Iss. – P. 242-248.

Byrkjedal, I. *Lycodes adolfi* Nielsen and Fosså, 1993 (Teleostei: Zoarcidae) recorded near Jan Mayen and on the eastern side of the Norwegian Sea / I. Byrkjedal, T. Brattegard, P. R. Møller // Fauna norvegica. – 2009. – Vol. 28. – P. 1-3.

Byrkjedal, I., Høines Å. Distribution of demersal fish in the south-western Barents Sea / I. Byrkjedal, Å. Høines // Polar Research. – 2007. – Vol. 26, № 2. – P. 135-151.

Byrkjedal, I., Lemvig S. Greenland argentine, *Nansenia groenlandica* (Reinhardt, 1840), recorded from the Barents Sea / I. Byrkjedal, S. Lemvig // Fauna. – 2002. – Vol. 55, № 2. – P. 57-59.

Cabral, H. N. The diet of blue whiting, hake, horse mackerel and mackerel off Portugal / H. N. Cabral, A. G. Murta // J. of Applied Ichthyology. – 2002. – Vol. 18, № 1. – P. 14-23.

Capapé, C. Contribution à la biologie des Scyliorhinidae des côtes tunisiennes. 2. *Scyliorhinus canicula* Linne 1758: Régime alimentaire / C. Capapé // Ann. Inst. Michel Pacha. – 1974. – Vol. 7. – P. 13-29.

Capapé, C. Contribution à la biologie des Scyliorhinidae des côtes tunisiennes. V. *Galeus melastomus* (Rafinesque, 1810). Régime alimentaire / C. Capapé, J. Zaouali // Les archives de l'Institut Pasteur Tunis. – 1976. – Vol. 53. – P. 281-292.

Carter, C. G. Trophic resource partitioning between two coexisting flatfish species off the North coast of Anglesey, North Wales / C. G. Carter, D. J. Grove, D. M. Carter // Netherlands Journal of Sea Research. – 1991. – Vol. 27, № 3-4. – P. 325-335.

Casey, J. Stomach contents of cod and whiting during the English groundfish survey of the North Sea in 1982 and 1984 / J. Casey, J. Dann, D. Harding // ICES C.M. 1986/G:14. – 8 p.

Catalog of Fishes. California academy of sciences [Electronic resource]. – 2016. – Mode of access: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp> – Загл. с экрана. – АНГЛ.

Catalog of fishes: in 3 vols. / ed. W. N. Eschmeyer. – San-Francisco: Publ. Calif. Acad. Sci., 1998. – 2905 p.

Changes in abundance of demersal fish species in the North Sea between 1906–1909 and 1990–1995 / A. D. Rijnsdorp, P. I. van Leeuwen, N. Daan [et al.] // ICES J. Mar. Sci. – 1996. – Vol. 53, № 6. – P. 1054-1062.

Changes in distribution of Atlantic cod and thermal variations in Newfoundland waters, 1980–1992 / G. A. Rose, B. A. Atkinson, J. Baird [et al.] // ICES Marine Science Symposia. – 1994. – Vol. 198. – P. 542-552.

Changes in the North Sea fish community: evidence of indirect effects of fishing? / N. Daan, H. Gislason, J. G. Pope [et al.] // ICES J. Mar. Sci. – 2005. – Vol. 62, № 2. – P. 177-188.

Checklist and status of fish species in the Baltic Sea / H. M. Winkler, K. Skóra, R. Repecka [et al.] // ICES C.M. 2000/Mini:11. – 15 p.

Chernova, N. V. Family Liparidae Scopoli 1777 – Snailfishes / N. V. Chernova, D. L. Stein, A. P. Andriashev // California Academy of Science. – Annotated Checklists Fishes. – 2004. – No. 31. – 72 p.

Chernova, N. V. Review of *Careproctus* (Liparidae) of the North Atlantic and adjacent Arctic, including the generic type *C. reinhardti*, with rehabilitation of *C. gelatinosus* (Pallas) from Kamchatka / N. V. Chernova // J. of Ichthyology. – 2005. – Vol. 45, Suppl. 1. – P. S1-S22.

Chernova, N. V. Systematics and phylogeny of the genus *Liparis* (Liparidae, Scorpaeniformes) / N. V. Chernova // J. of Ichthyology. – 2008. – Vol. 48, Suppl. 10. – P. 831-852.

Chernova, N. V. Distribution patterns and chorological analysis of fish fauna of the Arctic Region / N. V. Chernova // J. of Ichthyology. – 2011. – Vol. 51, № 10. – P. 825-924.

Christensen, V. Flow characteristics of aquatic ecosystems / V. Christensen, D. Pauly // Trophic models of aquatic ecosystems: 26th ICLARM Conference Proceedings / Eds.: V. Christensen, D. Pauly. – 1993. – P. 338-352.

Christiansen, J. S. The occurrence of *Theragra finnmarchica* Koefoed 1956 (Teleostei, Gadidae), 1932-2004 / J. S. Christiansen, S.-E. Fevolden, I. Byrkjedal // J. Fish Biol. – 2005. – Vol. 66, № 4. – P. 1193-1197.

Chumakov, A. K. Feeding of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the Northwest Atlantic / A. K. Chumakov, S. G. Podrazhanskaya // NAFO Scientific Council Studies. – 1986. – Vol. 10. – P. 47-52.

Clark, D. S. Seasonal variation in temperature preference of juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*), with evidence supporting an energetic basis for their diel vertical migration / D. S. Clark, J. M. Green // Can. J. Zool. – 1991. – Vol. 69, № 5. – P. 1302-1307.

Clarke, K. R. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation / K. R. Clarke, R. M. Warwick. – Plymouth, UK: PRIMER E. – 2001. – 2nd ed. – 172 p.

- Clarke, K. R. PRIMER v.6: User manual/tutorial / K. R. Clarke, R. N. Gorley. – Plymouth, UK: PRIMER-E. – 2006. – 671 p.
- Clerck, R. de Feeding habits of common dab (*Limanda limanda* L.) in the southern North Sea / R. de Clerck, E. Torreele // ICES C.M. 1988/G:26. – 9 p.
- Clerck, R. de On the feeding of the plaice (*Pleuronectes platessa* L.) in the southern North Sea / R. de Clerck, D. Buseyne // ICES C.M. 1989/G:23. – 21 p.
- Climate change and distribution shifts in marine fishes / A. L. Perry, P. J. Low, J. R. Ellis [et al.] // Science. – 2005. – Vol. 308. – P. 1912-1915.
- Climate impacts on feeding and condition of capelin *Mallotus villosus* in the Barents Sea: evidence and mechanisms from a 30 year data set / E. L. Orlova, G. B. Rudneva, P. E. Renaud [et al.] // Aquatic Biology. – 2010. – Vol. 10, № 2. – P. 105-118.
- Coad, B. W. Annotated list of the arctic marine fishes of Canada / B. W. Coad, J. D. Reist // Can. Man. Rep. Fish. Aquat. Sci. – 2004. – Vol. 2674. – P. 1-112.
- Cohen, E. Food consumption in five species of fish on Georges Bank / E. Cohen, M. Grosslein // ICES C.M. 1981/G:68. – 21 p.
- Collett, R. Fishes. The Norwegian North Atlantic Expedition 1876-1878 / R. Collett. – Christiania, Norway, 1880. – Vol. 4. – 165 p.
- Collett, R. Fiske indsamlede under “Michael Sars” ’s togter in Nordhavet, 1900-1902 / R. Collett. – Rep. Norw. Fishery Investigat. Bergen. – 1905. – Vol. 2, № 3. – P. 93-109.
- Cortes, E. Standardized diet composition and trophic levels sharks / E. Cortes // ICES J. Mar. Sci. – 1999. – Vol. 56, № 5 – P. 707-717.
- Cramer, S. Consumption of benthos by North Sea cod and haddock in 1981 / S. Cramer, N. Daan // ICES C.M. 1986/G56. – 14 p.
- Cranmer, G. J. The food of haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) in the North Sea / G. J. Granmer // ICES C.M. 1986/G:86. – 5 p.
- Creutzberg, F. The role of the lesser weever *Trachinus vipera* and the dab *Limanda limanda* in the benthic system of the southern North Sea / F. Creutzberg, G. C. A. // ICES C.M. 1986/L:4. – 10 p.
- Crozier, W. W. Observations on the food and feeding of the angler-fish, *Lophius piscatorius* L., in the northern Irish Sea / W. W. Crozier // J. Fish Biol. – 1985. – Vol. 27, № 5. – P. 655-665.
- Daan, N. A quantitative analysis of the food intake of North Sea cod *Gadus morhua* / N. Daan // Netherlands Journal of Sea Research. – 1973. – Vol. 6, № 4. – P. 479-517.
- Daan, N. Analysis of the cod samples collected during the 1981 stomach sampling project / N. Daan // ICES C.M. 1983/G:61. – 8 p.
- Daan, N. Data base report of the stomach sampling project 1981 / N. Daan // ICES Cooperative Research Reports. – 1989. – Vol. 164. – 145 p.
- Daan, N. An afterthought: ecosystem metrics and pressure indicators / N. Daan // ICES J. Mar. Sci. – 2005. – Vol. 62, № 3. – P. 612-613.
- Daan, N. Spatial and temporal trends in species richness and abundance for the southerly and northerly components of the North Sea fish community separately, based on IBTS data 1977-2005 / N. Daan // ICES C.M. 2006/D:02. – 10 p.
- Dahl, K., Kirkegaard E. Stomach contents of mackerel, horse mackerel and whiting in the eastern part of the North Sea in July 1985 / K. Dahl, E. Kirkegaard // ICES C.M. 1986/H:68. – 16 p.
- Dalpadado, P. Diet of juvenile cod (age 0-2) in the Barents Sea in relation to food availability and cod growth / P. Dalpadado, B. Bogstad // Polar Biology. – 2004. – Vol. 27, № 3. – P. 140-154.

Damme, C. J. G. van Mass occurrence of snake pipefish: result of a change in climate? / C. J. G. van Damme, A. S. Couperus // *J. Sea. Res.* – 2008. – Vol. 60(1). – P. 117-125.

Database report of the stomach sampling project 1991 / J. Hislop, P. J. Bromley, N. Daan [et al.] // *ICES Cooperative Research Reports.* – 1997. – Vol. 219. – 422 p.

Dawe, E. G. Predominance of Arctic squid (*Gonatus* spp.) in the diet of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) on the deep slope of the Northeast Newfoundland continental shelf / E. G. Dawe, W. R. Bowering, J. B. Joy // *Fisheries Research.* – 1998. – Vol. 36, № 2-3. – P. 267-273.

Deep demersal fish assemblage structure in the Porcupine Sea Bight (eastern North Atlantic): slope sampling by three different trawls compared / N. R. Merrett, J. D. M. Gordon, M. Stehmann [et al.] // *J. Mar. Biol. Ass. UK.* – 1991a. – Vol. 71, № 2. – P. 329-358.

Deep demersal fish assemblage structure in the Porcupine Sea Bight (eastern North Atlantic): results of single warp trawling at lower slope to abyssal soundings / N. R. Merrett, R. L. Haedrich, J. D. M. Gordon [et al.] // *J. Mar. Biol. Ass. UK.* – 1991b. – Vol. 71, № 2. – P. 359-373.

Demersal and larval fish assemblages in the Chukchi Sea / B. L. Norcross, B. A. Holladay, M. S. Busby [et al.] // *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography.* – 2010. – Vol. 57, № 1-2. – P. 57-70.

Demersal fish assemblages and spatial diversity patterns in the Arctic-Atlantic transition zone in the Barents Sea [Electronic resource] / E. Johannesen, Å. S. Høines, A. V. Dolgov [et al.] // *PLoS ONE.* – Electronic J. – 2012. – Vol. 7, Iss. 4, e34924. – P. 1-14. – Mode of access: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0034924>. – Загл. с экрана. – Англ.

Dempson, J. B. Spatial and temporal variability in the diet of anadromous Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, in northern Labrador / J. B. Dempson, M. Shears, M. Bloom // *Environmental Biology of Fishes.* – 2002. – Vol. 64, № 1. – P. 49-62.

Dependence of the Barents Sea cod growth upon conditions of their feeding on capelin and water temperature / V. K. Ozhigin, V. L. Tretyak, N. A. Yaragina [et al.] // *ICES C.M.* 1994/G:32. – 12 p.

Deree, H. L. Age and growth, dietary habits, and parasitism of the fourbeard rockling, *Enchelyopus cimbrius*, from the Gulf of Maine / H. L. Deree // *Fishery Bulletin.* – 1999. – Vol. 97, № 1. – P. 39-52.

Description of a multispecies model for the Barents Sea (MULTSPEC) and a study of its sensitivity to assumptions on food preferences and stock sizes of minke whales and harp seals / B. Bogstad, S. Tjelmeland, T. Tjelta [et al.] // *Int. Whal. Commn. Sci., Comm. Pap.* 44 (O 9). – 1992. – 47 p.

Diel variation in feeding rate and prey composition of Atlantic herring (*Clupea harengus* L.) and Atlantic mackerel (*Scomber scombrus* L.) in the southern Gulf of St. Lawrence / E. Darbyson, D. P. Swain, D. Chabot [et al.] // *J. Fish Biol.* – 2003. – Vol. 63, № 5. – P. 1235-1257.

Diet and niche overlap of southern populations of brill *Scophthalmus rhombus* and turbot *Scophthalmus maximus* / C. Vinagre, A. Silva, M. Lara [et al.] // *J. Fish Biol.* – 2011. – Vol. 79, № 5. – P. 1383-1391.

Diet and resource use among Greenland sharks (*Somniosus microcephalus*) and teleosts sampled in Icelandic waters, using $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{C}$ and mercury / B. C. McMeans, J. Svavarsson, S. Dennard [et al.] // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 2010. – Vol. 67, № 9. – P. 1428-1438.

Diets of Thornback Ray (*Raja clavata*) and Tope Shark (*Galeorhinus galeus*) in the Bottom Longline Fishery of the Azores / T. Morato, E. Solà, M. P. Gros [et al.] // Northeastern Atlantic Fishery Bulletin. – 2003. – Vol. 101. – P. 590-602.

Distribution and feeding ecology of the Greenland shark (*Somniosus microcephalus*) in Greenland waters / J. Nielsen, R. B. Hedeholm, M. Simon [et al.] // Polar Biology. – 2014. – Vol. 37. – № 1. – P. 37-46.

Distribution shifts and overfishing the northern cod (*Gadus morhua*): a view from the ocean / G. A. Rose, B. de Young, D. W. Kulka [et al.] // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 2000. – Vol. 57, № 3. – P. 644-663.

Does diet in Celtic Sea fishes reflect prey availability? / J. K. Pinnegar, V. M. Trenkel, A. N. Tidd [et al.] // J. Fish Biol. – 2003. – Vol. 63 (Suppl. A). – P. 197-212.

Dolgov, A. V. New data on composition and distribution of the Barents Sea ichthyofauna / A. V. Dolgov // ICES C.M. 2000/Mini:12. – P. 1-13.

Dolgov, A. V. Feeding and food consumption by the Barents Sea skates / A. V. Dolgov // J. North. Atl. Fish. Sci. – 2005. – Vol. 35. – P. 495-503.

Dolgov, A. V. Annotated list of fish-like vertebrates and fish of the Kara Sea / A. V. Dolgov // J. of Ichthyology. – 2013. – Vol. 53 (11). – P. 914-922.

Dolgov, A. V. Daily feeding rhythms and food intake of the Barents Sea cod and haddock in the summer of 1989 / A. V. Dolgov, N. A. Yaragina // ICES C.M. 1990/G:6. – 22 p.

Dolgov, A. V. Estimation of rations and food consumption of deep-water redfish (*Sebastes mentella*) from the Norwegian-Barents Sea stock / A. V. Dolgov, K. V. Drevetnyak // ICES C.M. 1990/G:11. – 15 p.

Dolgov, A. V. Feeding of young *Sebastes mentella* Travin in the Barents and Norwegian seas / A. V. Dolgov, K. V. Drevetnyak // Precision and relevance of pre-recruit studies for fishery management related to fish stocks in the Barents Sea and adjacent waters / Proceedings of the 6th IMR-PINRO Symp. (Bergen, 14-17 June 1994) // Ed. A. Hylen. – IMR, Norway, 1995. – P. 129-134.

Dolgov, A. V. Some peculiarities of feeding and feeding interrelations of deepwater redfish (*Sebastes mentella*) in the Barents and Norwegian seas / A. V. Dolgov, K. V. Drevetnyak // ICES C.M. 1993/G:60. – 14 p.

Dolgov, A. V. The status of skate stocks in the Barents Sea / A. V. Dolgov, K. V. Drevetnyak, E. V. Gusev // J. North. Atl. Fish. Sci. – 2005. – Vol. 35. – P. 249-260.

Dolgova, N. V. Long rough dab / N. V. Dolgova, O. T. Albert // The Barents Sea: ecosystem, resources, management. Half a century of Russian-Norwegian cooperation / IMR, PINRO; ed.: T. Jakobsen, V. K. Ozhigin. – Trondheim, 2012. – Chap. 5.11. – P. 339-346.

Dorrien, C. F. von. Ökologie und respiration ausgewählter arktischer Bodenfischarten / C. F. von Dorrien // Berichte zur Polarforschung. – 1993. – Bd. 125. – S. 1-99.

Drobysheva, S. S. Influence of the Lofoten-Barents sea cod on its populational status in 80's / S. S. Drobysheva, A. V. Dolgov, V. N. Nesterova // ICES C.M. 1991/G:21. – 11 p.

Du Buit, M. H. Alimentation de quelques poissons téléostéens de profondeur dans la zone du seuil de Wyville Thomson / M. H. Du Buit // Oceanol. Acta. – 1978. – Vol. 1(2). – P. 129-134.

Du Buit, M. H. Essai sur la predation de la morue (*Gadus morhua* L.), l'églefin (*Melanogrammus aeglefinus* (L.)) et du lieu noir (*Pollachius virens* (L.)) aux Faeroe / M. H. Du Buit // Cybium. – 1982a. – Vol. 6, № 1. – P. 3-19.

Du Buit, M. H. Essai d'évaluation de la predation de quelques téléostéens en Mer Celtique / M. H. Du Buit // Journal du Conseil. – 1982b. – Vol. 40, № 1. – P. 37-46.

Du Buit, M. H. Feeding habits of megrim (*Lepidorhombus whiffiagonis* W.) to the North and West of Scotland / M. H. Du Buit // J. Cons. Int. Explor. Mer. – 1984. – Vol. 41, № 2. – P. 194-198.

Du Buit, M. H. Food and feeding of saithe (*Pollachius virens* L.) off Scotland / M. H. Du Buit // Fisheries Research. – 1991. – Vol. 12, № 4. – P. 307-323.

Du Buit, M. H. Alimentation de la Cardine, *Lepidorhombus whiffiagonis* en Mer Celtique / M. H. Du Buit // Cahiers de Biologie Marine. – 1992. – Vol. 33. – P. 501-514.

Du Buit, M. H. Food and feeding of cod (*Gadus morhua* L.) in the Celtic Sea / M. H. Du Buit // Fisheries Research. – 1995. – Vol. 22, № 3-4. – P. 227-241.

Du Buit, M. H. Alimentation du merlan *Merlangius merlangus* L. en Mer Celtique / M. H. Du Buit, F. Merlinat // Revue des Travaux des l'Institute des pêches maritimes. – 1987. – Vol. 49. – P. 5-12.

Dumke, A. Feeding investigations of Blue whiting (*Micromesistius poutassou*) in the Norwegian Sea / A. Dumke // ICES C.M. 1983/H:58. – 9 p.

Dunne, J. A. A contribution to the biology of Montagu's sea snail, *Liparis montagui* Donovan (Pisces) / J. A. Dunne // Ir. Nat. J. – 1981. – Vol. 20, № 6. – P. 217-221.

Dwyer, K. S. Greenland halibut diet in the Northwest Atlantic from 1978 to 2003 as an indicator of ecosystem change / K. S. Dwyer, A. Buren, M. Koen-Alonso // J. Sea Res. – 2010. – Vol. 64, № 4. – P. 436-445.

Eales, N. B. The food of the dogfish, *Scyliorhinus canicula* L. / N. B. Eales // J. Mar. Biol. Ass. UK. – 1949. – Vol. 28, № 3. – P. 791-793.

Ebert, D. A. A preliminary investigation of the feeding ecology of squaloid sharks off the west coast of southern Africa / D. A. Ebert, L. J. V. Compagno, P. D. Cowley // South African Journal of Marine Science. – 1992. – Vol. 12, № 1. – P. 601-609.

Ebert, D. A. Standardized diet composition and trophic levels in skates (Chondrichthyes: Rajiformes: Rajoidei) / D. A. Ebert, J. J. Bizzarro // Environmental Biology of Fishes. – 2007. – Vol. 80, № 2-3. – P. 221-237.

Ecology of North Sea fish / N. Daan, P. J. Bromley, J. R. G. Hislop [et al.] // Netherlands Journal of Sea Research. – 1990. – Vol. 26, № 2-4. – P. 343-386.

Ecosystem model of the Norwegian and Barents Seas / A. Dommasnes, V. Christensen, B. Ellertsen // Fisheries impacts on North Atlantic ecosystems: models and analyses / Eds.: S. Guenette, V. Christensen, D. Pauly. – Fisheries Centre Research Reports. – 2001. – Vol. 9(4). – P. 213-241.

Edwards, R. L. Food consumed by continental shelf fishes / R. L. Edwards, R. E. Bowman // Predator-prey systems in fisheries management / Ed. H. Clepper. – Sports Fishing Inst. – Washington, D. C., 1979. – P. 387-406.

Effects of alternative prey on predation intensity from herring *Clupea harengus* and sandeel *Ammodytes marinus* on capelin *Mallotus villosus* larvae in the Barents Sea / J. A. Godiksen, E. H. Hallfredsson, T. Pedersen // J. Fish Biol. – 2006. – Vol. 69, № 6. – P. 1807-1823.

Ehrich, S. Linking spatial pattern of bottom fish assemblages with water masses in the North Sea / S. Ehrich, V. Stelzenmüller, S. Adlerstein // Fisheries Oceanography. – 2009. – Vol. 18, № 1. – P. 36-50.

Ehrich, S. Spatial and temporal changes in the southern species component of North Sea fish assemblages / S. Ehrich, C. Stransky // Senckenbergiana Maritima. – 2001. – Vol. 31. – P. 143-150.

Eliassen, J.-E. Food of the roughhead grenadier, *Macrourus berglax* Lacepede in North Norwegian waters / J.-E. Eliassen, M. Jobling // J. Fish Biol. – 1985. – Vol. 26, № 3. – P. 367-376.

Ellingsen, K. E. Spatial patterns of benthic diversity: is there a latitudinal gradient along the Norwegian continental shelf? / K. E. Ellingsen, J. S. Gray // J. Animal Ecology. – 2002. – Vol. 71, № 3. – P. 373-389.

Elliott, J. M. Comments on some recent methods for estimating food consumption by fish / J. M. Elliott // J. Fish. Res. Board Can. – 1979. – Vol. 36, № 8. – P. 1019-1020.

Elliott, J. M. The estimation of daily rates of food consumption for fish / J. M. Elliott, L. Persson // J. Animal Ecology. – 1978. – Vol. 47, № 3. – P. 977-991.

Ellis, J. R. Demersal Assemblages in the Irish Sea, St George's Channel and Bristol Channel / J. R. Ellis, S. I. Rogers, S. M. Freeman // Estuarine, Coastal and Shelf Science. – 2000. – Vol. 51, № 3. – P. 299-315.

Ellis, J. R. The comparative feeding ecology of six species of shark and four species of ray (Elasmobranchii) in the north-east Atlantic / J. R. Ellis, M. G. Pawson, S. E. Shackley // J. Mar. Biol. Ass. UK. – 1996. – Vol. 76, № 1. – P. 89-106.

Ellis, R. J. Notes on porbeagle sharks, *Lamna nasus*, from the Bristol Channel / R. J. Ellis, S. E. Shackley // J. Fish Biol. – 1995. – Vol. 46, № 2 – P. 368-370.

Ellis, S. L. Four regional marine biodiversity studies: Approaches and contributions to ecosystem-based management [Electronic resource] / S. L. Ellis, L. S. Incze, P. Lawton [et al.] // PLoS One: Electronic J. – 2011. – Vol. 6, Iss. 4. – e18997. – 21 p. – Mode of access: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0018997>. – Загл. с экрана. – Англ.

Emery, A. R. Biology of the Atlantic Argentine (*Argentina silus* Ascanius) on the Scotian Shelf / A. R. Emery, F. D. McCracken // J. Fish. Res. Board Can. – 1966. – Vol. 23, № 8. – P. 1145-1160.

Engås, A. Betydning av ulike redkapsfaktorer i garnfisket etter blålange (*Molva dipterygia* Pennant 1784): Cand. real. Thesis / A. Engås. – Dept. of fisheries biology, Univ. Bergen, Norway. – 1983. – 73 s.

Ennis, G. P. The biology of the shorthorn sculpin *Myoxocephalus scorpius* (L.) in Newfoundland waters: Msc. Thesis / G. P. Ennis. – Memorial University of Newfoundland. – 1969. – 71 p.

Eschmeyer, W. N. Catalog of the genera of recent fishes / W. N. Eschmeyer. – San Francisco: Publ. Calif. Acad. Sci., 1990. – 697 p.

Estimated food consumption of minke whales (*Balaenoptera acutorostrata*) in Northeast Atlantic waters in 1992-1995 / L. P. Folkow, T. Haug, K. T. Nilssen [et al.] // NAMMCO Scientific Publication Series. – 2000. – Vol. 2. – P. 65-81.

Exceptional abundance of the snake pipefish (*Entelurus aequoreus*) in the north-eastern Atlantic Ocean / J. A. Lindley, R. R. Kirby, D. G. Johns [et al.] // ICES C.M. 2006/C:06. – 8 p.

Fahy, E. Food and gut parasite burden of migratory trout *Salmo trutta* L. in the sea / E. Fahy // Irish Naturalists' Journal. – 1983. – Vol. 21. – P. 11-18.

Feeding and prey-selection of wild Atlantic salmon postsmolts / P. M. R. Andreassen, M. B. Martinussen, N. A. Hvidsten // J. Fish Biol. – 2001. – Vol. 58, № 6. – P. 1667-1679.

Feeding chronology of yellowtail flounder (*Limanda ferruginea*) and American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) on Grand Bank (NAFO Division 3N) / I. Bruno, G. Costas, C. González [et al.] // NAFO Scientific Council Studies. – 2000. – Vol. 33. – P. 103-116.

Feeding ecology and growth of age 0 year *Platichthys flesus* (L.) in a vegetated and a bare sand habitat in a nutrient rich fjord / B. S. Andersen, J. D. Carl, P. Grønkjær [et al.] // J. Fish Biol. – 2005. – Vol. 66, № 2. – P. 531-552.

Feeding ecology of Greenland halibut and sandeel larvae off West Greenland / C. S. Simonsen, P. Munk, A. Folkvord [et al.] // Marine Biology. – 2006. – Vol. 149, № 4. – P. 937-952.

Feeding ecology of the North Sea fish with special emphasis on the data base of the “Stomach sampling project 1991” for use in multispecies assessment / A. Temming, S. Ehrich, J. Hislop [et al.] // Final report (EU AIR3-CT-2410). – 1998. – 550 p.

Feeding habits of *Chimaera monstrosa* L. (Chimaeridae) in relation to its ontogenetic development on the southern Portuguese continental slope / T. Moura, I. Figueiredo, P. Bordalo-Machado [et al.] // Mar. Biol. Res. – 2005. – Vol. 1, № 2. – P. 118-126.

Feeding habits of cod, capelin, and herring in Balsfjorden, northern Norway, July-August 1978: The importance of euphausiids / W. G. Pearcy, C. C. F. Hopkins, S. Grønvik [et al.] // Sarsia. – 1979. – Vol. 64, № 4. – P. 269-277

Feeding Habits of Fish Species Distributed on the Grand Bank (NAFO Divisions 3NO, 2002-2005) / C. González, X. Paz, E. Román [et al.] // NAFO SCR Doc. 06/31. Serial No. N5251. – 2006. – 22 p.

Feeding habits of megrim, *Lepidorhombus whiffiagonis* (Walbaum, 1792), from the central Adriatic Sea / M. Šantić, M. Podvinski, A. Pallaoro [et al.] // Journal of Applied Ichthyology. – 2009. – Vol. 25, № 4. – P. 417-422.

Feeding of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) post-smolts in the Northeast Atlantic / M. Haugland, J. C. Holst, M. Holm [et al.] // ICES J. Mar. Sci. – 2006. – Vol. 63, № 8. – P. 1488-1500.

Feeding of most abundant fish species in Flemish Cap in summer 1993 / E. Rodriguez-Marin, A. Punzón, J. Paz [et al.] // NAFO SCR Doc. 94/35, Serial No. N2403. – 1994. – 33p.

Fevolden, S.-E. The rare *Theragra finmarchica* (Gadidae): endangered or never established? / S.-E. Fevolden, K. Praebel, J. S. Christiansen // ICES C.M. 2008/N:16. – 11 p.

Field, J. G. A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns / J. G. Field, K. R. Clarke, R. M. Warwick // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1982. – Vol. 8. – P. 37-52

Filin, A. A. STOCOBAR model for simulation of the cod stock dynamics in the Barents Sea considering the influence of ecosystem factors / A. A. Filin // Ecosystem dynamics and optimal long-term harvest in the Barents Sea fisheries: proc. of the 11th Russian-Norwegian Symp. (Murmansk, 15-17 Aug. 2005). –IMR, PINRO. – Murmansk: PINRO Press, 2005. – P. 236-246.

FishBase: World Wide Web electronic publication [Electronic resource] / eds.: R. Froese, D. Pauly. – version (01/2016). – 2016. – Mode of access: <http://www.fishbase.org/search.php>. – Загл. с экрана. – Многояз.

Fisher, J. A. D. Breaking Bergmann's rule: truncation of Northwest Atlantic marine fish body sizes / J. A. D. Fisher, K. T. Frank, W. C. Leggett // Ecology. – 2010. – Vol. 91, № 9. – P. 2499-2505.

Fishery and ontogenetic driven changes in the diet of the spiny dogfish, *Squalus acanthias*, in Patagonian waters, Argentina / M. K. Alonso, E. A. Crespo, N. A. García [et al.] // Environmental Biology of Fishes. – 2002. – Vol. 63, № 2. – P. 193-202.

Fishes of the North-eastern Atlantic and Mediterranean / eds.: P. J. P. Whitehead [et al.]. – Paris: UNESCO, 1984. – Vol. 1. – P. 1-516.

Fishes of the North-eastern Atlantic and Mediterranean / eds.: P. J. P. Whitehead [et al.]. – Paris: UNESCO, 1984. – Vol. 2. – P. 517-1007.

- Fishes of the North-eastern Atlantic and Mediterranean / eds.: P. J. P. Whitehead [et al.]. – Paris: UNESCO, 1986. – Vol. 3. – P. 1008-1473.
- Fishing down Canadian aquatic food webs / D. Pauly, M. L. Palomares, R. Froese [et al.] // *Can. Fish. Aquat. Sci.* – 2001. – Vol. 58, № 1. – P. 51-62.
- Fishing down marine food webs / D. Pauly, V. Christensen, J. Dalsgaard [et al.] // *Science*. – 1998. – Vol. 279. – P. 860-863.
- Fishing down the deep / T. Morato, R. Watson, T. J. Pitcher [et al.] // *Fish and Fisheries*. – 2006. – Vol. 7, № 1. – P. 24-34.
- Fleischer, D. Atlantic snake pipefish (*Entelurus aequoreus*) extends its northward distribution range to Svalbard (Arctic Ocean) / D. Fleischer, M. Schaber, D. Piepenburg // *Polar Biology*. – 2007. – Vol. 30, № 10. – P. 1359-1362.
- Flintegaard, H. An estimate of the food consumption of whiting (*Merlangius merlangus*) / H. Flintegaard // *ICES C.M.* 1981/G:81/. – 8 p.
- Floeter, J. Analysis of prey size preference of North Sea whiting, saithe and grey gurnard / J. Floeter, A. Temming // *ICES J. Mar. Sci.* – 2005. – Vol. 62, № 5. – P. 897-907.
- Floeter, J. Explaining diet composition of North Sea cod (*Gadus Morhua*): prey size preference vs. prey availability / J. Floeter, A. Temming // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 2003. – Vol. 60, № 2. – P. 140-150.
- Fogarty, M. J. Large-scale disturbance and the structure of marine systems: fishery impacts on Georges Bank / M. J. Fogarty, S. A. Murawski // *Ecological Applications*. – 1998. – Vol. 8, № 1. – P. 6-22.
- Folkvord, A. Prey recognition in stomachs of cannibalistic juvenile cod (*Gadus morhua* L.) / A. Folkvord // *Sarsia*. – 1993. – Vol. 78, № 2. – P. 97-100.
- Food and distribution of juveniles of seventeen Northwest Atlantic fish species, 1973-1976 / R. E. Bowman, T. R. Azarovitz, E. S. Howard [et al.] // *US Dep. Commer., NOAA NEFC. – NOAA Tech. Mem. NMFS-F/NEC-45.* – 1987. – 58 p.
- Food and feeding conditions of herring *Clupea harengus* in the Norwegian Sea / P. Dalpadado, W. Melle, B. Ellertsen [et al.] // *ICES C.M.* 1996/L:20. – 35 p.
- Food and feeding conditions of Norwegian spring-spawning herring (*Clupea harengus*) through its feeding migrations / P. Dalpadado, B. Ellertsen, W. Melle [et al.] // *ICES J. Mar. Sci.* – 2000. – Vol. 57, № 4. – P. 843-857.
- Food and feeding of deep-sea redfish (*Sebastes mentella* Travin) in the North Atlantic / C. González, I. Bruno, X. Paz // *NAFO Scientific Council Studies*. – 2000. – Vol. 33. – P. 89-101.
- Food consumption estimates of Barents Sea harp seals / K. T. Nilssen, O. P. Pedersen, L. P. Folkow [et al.] // *NAMMCO Scientific Publication Series*. – 2000. – Vol. 2. – P. 9-28.
- Food habits, selectivity, and foraging modes of the school shark *Galeorhinus galeus* / L. O. Lucifora, V. B. García, R. C. Menni [et al.] // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 2006. – Vol. 315. – P. 259-270.
- Food of anadromous brown trout at sea / J. A. Knutsen, H. Knutsen, J. Gjøsæter [et al.] // *J. Fish Biol.* – 2001. – Vol. 59, № 3. – P. 533-543.
- Food of Northwest Atlantic fishes and two common species of squid / R. E. Bowman, C. E. Stillwell, W. L. Michaels [et al.] // *US Dep. Commer., NOAA NEFC. – NOAA Tech. Mem. NMFS-NE-155.* – 2000. – 137 p.
- Food supply and feeding of capelin (*Mallotus villosus*) of different size in the central latitudinal zone of the Barents Sea during intermediate and warm years / E. L. Orlova, N. G. Ushakov, V. N. Nesterova [et al.] // *ICES J. Mar. Sci.* – 2002. – Vol. 59, № 5. – P. 968-975.

Fossheim, M. Fish assemblages in the Barents Sea / M. Fossheim, E. M. Nilssen, M. Aschan // *Mar. Biol. Res.* – 2006. – Vol. 2, № 4. – P. 260-269.

Frank, K. T. The ups and downs of trophic control in continental shelf ecosystems / K. T. Frank, B. Petrie, N. L. Shackell // *Trends in Ecology and Evolution.* – 2007. – Vol. 22, № 5. – P. 236-242.

From polar night to midnight sun: photoperiod, seal predation, and the diel vertical migrations of polar cod (*Boreogadus saida*) under landfast ice in the Arctic Ocean / D. Benoit, Y. Simard, J. Gagne [et al.] // *Polar Biology.* – 2010. – Vol. 33, № 11. – P. 1505-1520.

Froysa, K. G. Fleksibest – an age-length structured fish stock assessment tool with application to Northeast Arctic cod (*Gadus morhua* L.) / K. G. Froysa, B. Bogstad, D. W. Skagen // *Fisheries Research.* – 2002. – Vol. 55, № 1-3. – P. 87-101.

Fu, C. Why the Atlantic cod (*Gadus morhua*) stock off eastern Nova Scotia has not recovered? / C. Fu, R. Mohn, L. P. Fanning // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 2001. – Vol. 58, № 8. – P. 1613-1623.

Gabriel, W. L. Persistence of demersal fish assemblages between Cape Hatteras and Nova Scotia, Northwest Atlantic / W. L. Gabriel // *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* – 1992. – Vol. 14. – P. 29-46.

Garcia, S. M., Leiva Moreno I Global overview of marine fisheries / S. M. Garcia, I. Leiva Moreno // *Responsible Fisheries in the Marine Ecosystem* / FAO; eds.: M. Sinclair, G. Valdimarsson. – Rome. – 2003. – P. 1-24.

Garrison, L. P. Fishing effects on spatial distribution and trophic guild structure of the fish community in the Georges Bank region / L. P. Garrison, J. S. Link // *ICES J. Mar. Sci.* – 2000. – Vol. 57, № 3. – P. 723-730.

Garrison, L. P. Spatial and dietary overlap in the Georges Bank groundfish community / L. P. Garrison // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 2000. – Vol. 57, № 8. – P. 1679-1691.

Garrod, C. Predation by fish on the pelagic eggs and larvae of fishes spawning in the west central North Sea / C. Garrod, D. Harding // *ICES C.M. 1981/L:11.* – 6 p.

Gauch, H. Hierarchical classification of community data / H. Gauch, R. Whittaker // *J. of Ecology.* – 1981. – Vol. 69, № 2. – P. 537-557.

Gauld, J. A. Records of porbeagles landed in Scotland, with observations on the biology, distribution and exploitation of the species / J. A. Gauld // *DAFS Scottish Fisheries Research Report.* – 1989. – Vol. 4. – P. 1-15.

Gee, A. de Analysis of the grey gurnard (*Eutrigla gurnardus*) samples collected during 1991 International Stomach Sampling Project / A. de Gee, A. H. Kikkert // *ICES C.M.1993/G:14.* – 25 p.

Geistdoerfer, P. Ecological types of food of Macrouridae (Teleosteans Gadiformes) feeding morphology and histology of the digestive systems. The place of Macrouridae in the deep-sea food chain: Ph. D theses / P. Geistdoerfer; Universite de Paris // *Can. Trans. Fish Aquat. Sci.* – Paris, France. – 1975. – Vol. 4570. – 278 p.

Geographical differences in marine feeding of Atlantic salmon postsmolts in Norwegian fjords / A. H. Rikardsen, M. Haugland, P. A. Bjørn [et al.] // *J. Fish Biol.* – 2004. – Vol. 64. – P. 1655-1679.

Gerasimova, O. V. Long-term variations in cod distribution and feeding on the Newfoundland shelf in spring and summer / O. V. Gerasimova, L. K. Albikovskaya // *NAFO Scientific Council Studies.* – 1998. – Vol. 31. – P. 79-110.

Gerasimova, O. V. Peculiarities of spring feeding by capelin (*Mallotus villosus*) on the Grand Bank in 1987-90 / O. V. Gerasimova // J. Northwest Atl. Fish. Sci. – 1994. – Vol. 17. – P. 59-67.

Gibson, R. N. Feeding relationships of a demersal fish assemblage on the west coast of Scotland / R. N. Gibson, I. A. Ezzi // J. Fish Biol. – 1987. – Vol. 31, № 1. – P. 55-69.

Gibson, R. N. The vertical distribution and feeding relationships of intertidal fish on the Atlantic coast of France / R. N. Gibson // J. of Animal Ecology. – 1972. – Vol. 41, № 1. – P. 189-207.

Gislason, H. A preliminary estimate of the yearly intake of fish by saithe in the North Sea / H. Gislason // ICES C.M. 1983/G:52. – 10 p.

Gislason, H. Modelling the response of size and diversity spectra of fish assemblages to changes in exploitation / H. Gislason, J. Rice // ICES J. Mar. Sci. – 1998. – Vol. 55, № 3. – P. 362-370.

Gjøsaeter, H. Assessment methodology for Barents Sea capelin (*Mallotus villosus* Muller) / J. Gjøsaeter, B. Bogstad, S. Tjelmeland // ICES J. Mar. Sci. – 2002. – Vol. 59, № 5. – P. 1086-1095.

Gjøsaeter, J. Life History and Ecology of *Maurolicus muelleri* (Gonostomatidae) in Norwegian Waters / J. Gjøsaeter // Fiskeridir. Skr. Ser. Havunders. – 1981. – Vol. 17(3). – P. 109-131.

Gjøsaeter, J. The food of the myctophid fish, *Benthosema glaciale* (REINHARDT), from western Norway / J. Gjøsaeter // Sarsia. – 1973. – Vol. 52, № 1. – P. 53-58.

Gomes, M. C. Biogeography of groundfish assemblages on the Grand Bank / M. C. Gomes, R. L. Haedrich, J. Rice // J. Northwest Atlant. Fish. Sci. – 1992. – Vol. 14. – P. 13-27.

González, C. Condition and Feeding of American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) in the North Atlantic with Emphasis on the Flemish Cap / C. González, E. Román, X. Paz // J. Northwest Atlant. Fish. Sci. – 2005. – Vol. 37. – P. 87-102.

González, C. Food and Feeding Chronology of American Plaice (*Hippoglossoides platessoides*) in the North Atlantic / C. González, E. Román, X. Paz // NAFO SCR Doc. 03/23, Serial No. N4832. – 2003. – 21 p.

Gordon, J. D. M. Some notes on the biology of the snake blenny, *Lumpenus lampretaeformis* on the west coast of Scotland / J. D. M. Gordon, J. A. R. Duncan // J. Mar. Biol. Ass. UK. – 2009. – Vol. 59, № 2. – P. 413-419.

Gordon, J. D. M. Species composition of demersal fish in the Rockall Trough, North-Eastern Atlantic, as determined by different trawls / J. D. M. Gordon, O. A. Bergstad // J. Mar. Biol. Ass. UK. – 1992. – Vol. 72, № 1. – P. 213-230.

Gordon, J. D. M. The ecology of the deep-sea benthic and benthopelagic fish on the slopes of the Rockall Trough, north-eastern Atlantic / J. D. M. Gordon, J. A. R. Duncan // Progress in Oceanography. – 1985. – Vol. 15, № 1. – P. 37-69.

Gordon, J. D. M. The fish populations in inshore waters of the west coast of Scotland. The biology of the Norway pout (*Trisopterus esmarkii*) / J. D. M. Gordon // J. Fish Biol. – 1977a. – Vol. 10, № 5. – P. 417-430.

Gordon, J. D. M. The fish populations in inshore waters of the west coast of Scotland. The food and feeding of the whiting (*Merlangius merlangus* L.) / J. D. M. Gordon // J. Fish Biol. – 1977b. – Vol. 11, № 6. – P. 513-529.

Gordon, J. D. M. The fish populations of the west of Scotland shelf. Part II / J. D. M. Gordon // Oceanography and Marine Biology. Annual Review. – 1981. – Vol. 19. – P. 405-441.

Gorelova, T. A. Feeding of immature redfish in the Greenland shelf area / T. A. Gorelova // ICES CM. 1997/G:05. – 17 p.

Gradinger, R. R. In situ observations on the distribution and behavior of amphipods and Arctic cod (*Boreogadus saida*) under the sea ice of the High Arctic Basin / R. R. Gradinger, B. A. Bluhm // Polar Biology. – 2004. – Vol. 27, № 10. – P. 595-603.

Green, J. M. Observations on the food of marine fishes from Resolute Bay, Cornwallis Island, Northwest Territories / J. M. Green // Astarte. – 1983. – Vol. 12. – P. 63-68.

Greenland sharks (*Somniosus microcephalus*) scavenge offal from minke (*Balaenoptera acutorostrata*) whaling operations in Svalbard (Norway) [Electronic resource] / L. M. Leclerc, C. Lydersen, T. Haug [et al.] // Polar Research: electronic open-access journal of Norw. Polar Inst. – 2011. – Vol. 30. – 7342. doi:10.3402/polar.v30i0.7342. – 4 p. – Mode of access: <http://www.polarresearch.net/index.php/polar/article/view/7342>. – Загл. с экрана. – АНГЛ.

Greenstreet, S. P. R. Fishing and the ground-fish assemblage structure in the north-western North Sea: an analysis of long-term and spatial trends / S. P. R. Greenstreet, S. J. Hall // J. of Animal Ecology. – 1996. – Vol. 65, № 5. – P. 577-598.

Greenstreet, S. P. R. Indicators of the health of the North Sea fish community: identifying reference levels for an ecosystem approach to management / S. P. R. Greenstreet, S. I. Rogers // ICES J. Mar. Sci. – 2006. – Vol. 63, № 4. – P. 573-593.

Greenstreet, S. P. R. Seasonal variation in the importance of pelagic fish in the diet of piscivorous fish in the Moray Firth, NE Scotland: a response to variation in prey abundance? / S. P. R. Greenstreet, J. A. McMillan, E. Armstrong // ICES J. Mar. Sci. – 1998. – Vol. 55, № 1. – P. 121-133.

Grønvik, S. Marine food and diet overlap of co-occurring Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.), brown trout *Salmo trutta* L. and Atlantic salmon *S. salar* L. off Senja, N Norway / S. Grønvik, A. Klemetsen // Polar Biology. – 1987. – Vol. 7, № 3. – P. 173-177.

Groundfish species associations with distinct oceanographic habitats in the Northern California Current / M. J. Juan-Jordá, J. A. Barth, M. E. Clarke [et al.] // Fisheries Oceanography. – 2009. – Vol. 18. – P. 1-19.

Groundfish species diversity and assemblage structure in Icelandic waters during recent years of warming / L. Stefansdottir, J. Solmundsson, G. Marteinsdottir [et al.] // Fisheries Oceanography. – 2010. – Vol. 19. – P. 42-62.

Growth of Arcto-Norwegian cod in dependence of environmental conditions and feeding / V. K. Ozhigin, V. L. Tretyak, N. A. Yaragina [et al.] // ICES C.M. 1995/P:10. – 22 p.

Growth, maturation, diet and distribution of saithe (*Pollachius virens*) in Faroese waters (NE Atlantic) / E. Í. Homrum, B. Hansen, P. Steingrund [et al.] // Mar. Biol. Res. – 2012. – Vol. 8, № 3. – P. 246-254.

Grundwald, E. Feeding habits of Atlantic cod in west Greenland waters / E. Grundwald, F. Koster // ICES C.M. 1994/P:5. – 10 p.

Gushchin, A. V. Feeding of roundnose grenadier (*Coryphaenoides rupestris*) and its trophic relationships in the North Atlantic / A. V. Gushchin, S. G. Podrazhanskaya // North Atlantic Fisheries Organization Sci. Counc. Stud. – 1984. – Vol. 7. – P. 53-59.

Haedrich, R. L. Ocean temperatures and demersal fish abundance on the northeast Newfoundland continental shelf / R. L. Haedrich, J. Fischer, N. V. Chernova // The responses of marine organisms to their environment / Univ. of Southampton; eds.: L. E. Hawkins, S. Hutchinson – 1997. – P. 211-222.

Hall, S. J. Maximum daily ration and the pattern of food consumption in haddock, *Melanogrammus aeglefinus* (L.), and dab, *Limanda limanda* (L.) / S. J. Hall // J. Fish Biol. – 1987. – Vol. 31, № 4. – P. 479-491.

Hallacher, L. E. On the feeding behavior of the basking shark, *Cetorhinus maximus* / L. E. Hallacher // Environmental Biology of Fishes. – 1977. – Vol. 2, № 3. – P. 297-298.

Hamre, J. Biodiversity and exploitation of the main fish stocks in the Norwegian-Barents Sea ecosystem / J. Hamre // Biodiversity and Conservation. – 1994. – Vol. 3, № 6. – P. 473-492.

Hanchet, S. Diet of spiny dogfish, *Squalus acanthias* Linnaeus, on the east coast, South Island, New Zealand / S. Hanchet // J. Fish Biology. – 1991. – Vol. 39, № 3. – P. 313-323.

Hansen, L. P. The food of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., caught by long-line in northern Norwegian waters / L. P. Hansen, P. Pethon // J. Fish Biol. – 1985. – Vol. 26, № 5. – P. 553-562.

Hanson, J. M. Diet of Atlantic cod in the southern Gulf of St Lawrence as an index of ecosystem change / J. M. Hanson, G. A. Chouinard // J. Fish Biol. – 2002. – Vol. 60, № 4. – P. 902-922.

Harding, D. The English groundfish surveys in the North Sea, 1977-85 / D. Harding, L. Woolner, J. Daan // ICES C.M. 1986/G:13. – 8 p.

Hardisty, M. W. *Lampetra fluviatilis* (Linnaeus, 1758) and other lamprey species / M. W. Hardisty // The freshwater fishes of Europe / ed. J. Holčík. – Weisbaden: AULA Verlag, 1986. – Vol. 1, Pt. I. – 313 p.

Harvey, J. T. Food habits, seasonal abundance, size, and sex of the blue shark, *Prionace glauca*, in Monterey Bay, California / J. T. Harvey // Calif. Fish and Game. – 1989. – Vol. 75, № 1. – P. 33-44.

Haug T. Size, age, occurrence, growth, and food of Greenland halibut, *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum) in coastal waters of western Spitsbergen / T. Haug, B. Gulliksen // Sarsia. – 1982. – Vol. 67, № 4. – P. 293-297.

Haug, T. Biology of the Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus* (L., 1758) // Advances in Marine Biology. – 1990. – Vol. 26. – P. 3-70

Haug, T. The distribution, size composition and feeding of larval Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides* Walbaum) in the eastern Norwegian and Barents Sea / T. Haug, H. Bjorke, I. B. Falk-Petersen // Rapp. P.-v. Réun. – Cons. permanent Int. Explor. Mer. – 1989. – Vol. 191. – P. 226-232.

Hawkins, A. D. Growth and feeding of juvenile cod (*Gadus morhua* L.) // A. D. Hawkins, N. M. Soofiani, G. W. Smith / ICES J. Marine Science. – 1985. – Vol. 42, № 1. – P. 11-32.

Hazin, F. First observations on stomach contents of the blue shark, *Prionace glauca*, from southwestern Equatorial Atlantic / F. Hazin, R. Lessa, M. Chammas // Revista Brasileira de Biologia. – 1994. – Vol. 54, № 2. – P. 195-198.

Heath, M. R. Changes in the structure and function of the North Sea fish foodweb, 1973-2000, and the impacts of fishing and climate / M. R. Heath // ICES J. Mar. Sci. – 2005. – Vol. 62, № 5. – P. 847-868.

Hempel, G. Large Marine Ecosystems of the World: Trends in Exploitation, Protection, and Research / G. Hempel, K. Sherman. – Amsterdam, Elsevier, 2003. – 423 p.

Henderson, A. C. Observations on the biology and ecology of the blue shark in the North-east Atlantic / A. C. Henderson, K. Flannery, J. A. Dunne // J. Fish Biol. – 2001. – Vol. 58, № 5. – P. 1347-1358.

Henderson, A. C. Stomach contents of spiny dogfish *Squalus acanthias* L. off the west coast of Ireland / A. C. Henderson, J. Dunne, K. Flannery // The Irish Naturalists' Journal. – 2002. – Vol. 27, № 3. – P. 101-105.

Herring abundance, food supply and distribution in the Barents Sea and their availability for cod / E. L. Orlova, E. I. Seliverstova, A. V. Dolgov [et al.] // Herring: Expectations for a new millennium / eds.: F. Funk [et al.]. – University of Alaska Sea Grant, AK-SG-01-04. – Fairbanks, 2001. – P. 91-99.

Hislop, J. R. G. A note on the stomach contents of salmon caught by longline north of the Faroe Islands in March, 1983 / J. R. G. Hislop, A. F. Youngson // ICES CM 1984/M: 17. – 4 p.

Hislop, J. R. G. Changes in North Sea gadoid stocks / J. R. G. Hislop // ICES J. Mar. Sci. – 1996. – Vol. 53, № 6. – P. 1146-1156.

Hislop, J. R. G. Marine predators and prey of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) / J. R. G. Hislop, R. G. J. Shelton // Salmon in the sea and new enhancement strategies / ed. D. H. Mills. – Fishing News Books, Oxford. – 1993. – 424 p.

Hognestad, P. T. Observations on Polar cod in the Barents Sea / P. T. Hognestad // Rapp. P.-v. Réun. – Cons. permanent Int. Explor. Mer. – 1968. – Vol. 158. – P. 126-130.

Hognestad, P. T. A new record of *Theragra finnmarchica* Koefoed [Ey nytt funn av berlevagfish] / P. T. Hognestad // Fauna (Norge). – 1972. – Vol. 25, № 3. – P. 181-182.

Hognestad, P. T. Saltvannsfiskene i Nord-Norge / P. T. Hognestad, W. Vader // Troms. – 1979. – Vol. 6. – S. 1-74.

Høines, Å. S. Resource sharing among cod, haddock, saithe and pollack on a herring spawning ground / Å. S. Høines, O. A. Bergstad // J. Fish Biol. – 1999. – Vol. 55, № 6. – P. 1233-1257.

Højgaard, D. P. Food and parasitic nematodes of saithe, *Pollachius virens* (L.), from the Faroe Islands / D. P. Højgaard // Sarsia. – 1999. – Vol. 84, № 5-6. – P. 473-478.

Holden, M. J. The food of the spurdog, *Squalus acanthias* (L.) / M. J. Holden // J. Cons. – Cons. Int. Explor. Mer. – 1965. – Vol. 30. – P. 255-266.

Holst, J. C. Cannibalism as a factor regulating year class strength in the Norwegian spring-spawning herring stock / J. C. Holst // ICES C.M. 1992/H:14. – 10 p.

Holst, J. C. Observations of abundance, stock composition, body size and food of postsmolts of Atlantic salmon in the NE Atlantic during summer / J. C. Holst, L. P. Hansen, M. Holm // ICES C.M. 1996/M:4. – 15 p.

Hop, H. Population structure and feeding ecology of arctic cod schools in the Canadian Arctic / H. Hop, H. E. Welch, R. E. Crawford // American Fisheries Society Symposium. – 1997. – Vol. 19. – P. 68-80.

Hop, H. Seasonal feeding ecology of cod (*Gadus morhua* L.) on the Norwegian Skagerrak coast / H. Hop, J. Gjøsæter, D. S. Danielssen // ICES J. Mar. Sci. – 1992. – Vol. 49, № 4. – P. 453-461

Hopkins, T. L. Aspects of the feeding ecology of oceanic midwater fishes / T. L. Hopkins, R. C. Baird // Oceanic sound scattering prediction / eds.: N. R. Andersen, B. J. Zahuranec. – Marine Science. – Vol. 5. – New York, London: Plenum Press, 1977. – P. 325-360.

Houston, K. A. Food habits and intestinal parasites of deep demersal fishes from the upper continental slope east of Newfoundland, northwest Atlantic Ocean / K. A. Houston, R. L. Haedrich // Marine Biology. – 1986. – Vol. 92, № 4. – P. 563-574.

Houston, K. A. Food sources for deep-sea fishes on the Newfoundland continental slope / K. A. Houston // NAFO SCR Doc., No. 89, Serial No. N755. – 1983. – 19 p.

Hovde, S. C. Spatial, seasonal and ontogenetic variation in diet of Northeast Arctic Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) / S. C. Hovde, O. T. Albert, E. M. Nilssen // ICES J. Mar. Sci. – 2002. – Vol. 59, № 2. – P. 421-437.

Hovinen, J. Growth of polar cod (*Boreogadus saida*) related to water temperature and diet composition in Svalbard waters: MS Thesis / J. Hovinen; University of Helsinki. – 2007. – 53 p.

Howard, F. G. Some observations on the food of cod *Gadus morhua* (L.) on the Fladen and in the Farn Deep / F. G. Howard // ICES C.M. 1980/G:3. – 3 p.

Howell, D. A combined Gadget/FLR model for management strategy evaluations of the Barents Sea fisheries / D. Howell, B. Bogstad // ICES J. Mar. Sci. – 2010. – Vol. 67, № 9. – P. 1998-2004.

Hsieh, C.-H. Summer spatial distribution of copepods and fish larvae in relation to hydrography in the northern Taiwan Strait / C.-H. Hsieh, T.-S. Chiu // Zoological Studies. – 2002. – Vol. 41. – P. 85-98.

Huse, G. A comparative study of the feeding habits of herring (*Clupea harengus*, Clupeidae, L.) and capelin (*Mallotus villosus*, Osmeridae, Müller) in the Barents Sea / G. Huse, R. Toresen // Sarsia. – 1996. – Vol. 81, № 2. – P. 143-153.

Huse, G. Juvenile herring prey on Barents Sea capelin larvae / G. Huse, R. Toresen // Sarsia. – 2000. – Vol. 85, № 5-6. – P. 385-391.

Hutchings, J. A. Spatial and temporal variation in the density of northern cod and a review of hypotheses for the stock's collapse / J. A. Hutchings // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1996. – Vol. 53, № 5. – P. 943-962.

Hutchings, J. A. What can be learned from the collapse of a renewable resource? Atlantic cod, *Gadus morhua*, of Newfoundland and Labrador / J. A. Hutchings, R. A. Myers // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1994. – Vol. 51, № 9. – P. 2126-2146.

Idelson, M. On the nourishment of the food fishes in the Barents Sea / M. Idelson // The Russian Hydrobiol. J. – 1929. – Vol. 8, № 10-12. – P. 269-285.

Impact of fishing on size composition and diversity of demersal fish communities / G. Bianchi, H. Gislason, K. Graham [et al.] // ICES J. Mar. Sci. – 2000. – Vol. 57, № 3. – P. 558-571.

Impact of grazing from capelin (*Mallotus villosus*) on zooplankton: a case study in the northern Barents Sea in August 1985 / A. Hassel, H. R. Skjoldal, H. Gjøsæter [et al.] // Polar Res. – 1991. – Vol. 10, № 2. – P. 371-388.

Influence of diet on growth, condition and reproductive capacity in Newfoundland and Labrador cod (*Gadus morhua*): Insights from stable carbon isotopes ($\delta^{13}\text{C}$) / G. D. Sherwood, R. M. Rideout, S. B. Fudge [et al.] // Deep Sea Res. II. – 2007. – Vol. 54, № 23-26. – P. 2794-2809.

Ingólfsson, A. Diet of juvenile lumpsucker *Cyclopterus lumpus* (Cyclopteridae) in floating seaweed: effects of ontogeny and prey availability / A. Ingólfsson, B. K. Kristjánsson // Copeia. – 2002. – № 2. – P. 472-476.

Irvin, D. N. Temperature tolerance of early development stages of Dover sole, *Solea solea* (L.) / D. N. Irvin // Early Life History of Fish: proc. Int. Symp. Oban, Scotland (17-23 May 1973) / ed.: J. H. S. Blaxter // Dunstaffnage Marine Research Laboratory of the Scottish Marine Biological Association. – Berlin, New York: Springer-Verlag, 1974. – P. 449-463.

Jacobsen, J. A. The food of Atlantic salmon *Salmo salar* L., north of Faroe Islands / J. A. Jacobsen, L. P. Hansen // ICES C.M. 1996/M:10. – 21 p.

Jacobsen, J.A. Feeding habits of Atlantic salmon at different life stages at sea / J. A. Jacobsen, L. P. Hansen // The Ocean Life of Atlantic Salmon: Environmental and Biological

Factors Influencing Survival / ed.: D. Mills. – Fishing News Books, Blackwell Science, Oxford, 2000. – 240 p.

Jacobsen, J. A. Feeding habits of wild and escaped farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the Northeast Atlantic / J. A. Jacobsen, L. P. Hansen // ICES J. Mar. Sci. – 2001. – Vol. 58, № 4. – P. 916-933.

Jager, Z. The distribution of O-group flatfish in relation to abiotic factors on the tidal flats in the brackish Dollard (EMS estuary, Wadden Sea) / Z. Jager, H. L. Kleef, P. Tydeman // J. Fish Biol. – 1993. – Vol. 43, № 1. – P. 31–43.

Jangaard, P. M. The Capelin (*Mallotus villosus*). Biology, distribution, exploitation, utilization and composition / P. M. Jangaard // Bulletin. Fish. Res. Board Can. – 1974. – Vol. 186. – 70 p.

Jardas, I. Morphological, biological and ecological characteristics of the lesser spotted dogfish, *Scyliorhinus canicula* (Linnaeus, 1758) population in the Adriatic Sea / I. Jardas // Rep. Inst. Oceanogr. Ribar. Split. – 1979. – Vol. 4, № 2-3. – P. 1-104.

Jardas, I. Supplement to the knowledge of ecology of some Adriatic cartilaginous fishes (Chondrichthyes) with special reference to their nutrition / I. Jardas // Acta Adriatica. – 1972. – Vol. 14, № 7. – P. 1-60.

Jaworski, A. Feeding habits of demersal fish in Icelandic waters: a multivariate approach / A. Jaworski, S. A. Ragnarsson // ICES J. Mar. Sci. – 2006. – Vol. 63, № 9. – P. 1682-1694.

Jennings, S. Structural changes in an exploited fish community: a consequence of differential fishing effects on species with contrasting life histories / S. Jennings, S. P. R. Greenstreet, J. D. Reynolds // J. of Animal Ecology. – 1999. – Vol. 68, № 3. – P. 617-627.

Jennings, S. The ecosystem approach to fisheries management: a significant step towards sustainable use of the marine environment? Perspectives on ecosystem-based approaches to the management of marine resources / S. Jennings // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 2004. – Vol. 274. – P. 269-303.

Jensen, A. S. Contributions to the ichthyofauna of Greenland (Rajidae) / A. S. Jensen // Spolia Zoologica Musei Hauniensis. – 1948. – Vol. 9, № 9. – P. 27-57.

Jiang, W. The diet of haddock (*Melanogrammus aeglefinus* L.) in the Barents Sea during the period 1984–1991 / W. Jiang, T. Jorgensen // ICES J. Mar. Sci. – 1996. – Vol. 53, № 1. – P. 11-21.

Jobling, M. Gastric evacuation in plaice, *Pleuronectes platessa* L.: effect of temperature and fish size / M. Jobling // J. Fish Biol. – 1980. – Vol. 17, № 5. – P. 547-551.

Jobling, M. Diets digestibility and the influence of food components on gastric evacuation in plaice, *Pleuronectes platessa* L. / M. Jobling // J. Fish Biology. – 1981a. – Vol. 19, № 1. – P. 29-36.

Jobling, M. Mathematical models of gastric emptying and estimation of daily rates of food consumption for fish / M. Jobling // J. Fish Biol. – 1981b. – Vol. 19, № 3. – P. 245-258.

Jobling, M. Food and growth relationships of the cod *Gadus morhua* L., with special reference to Balsfjorden, North Norway / M. Jobling // J. Fish Biol. – 1982. – Vol. 21, № 4. – P. 357-371.

Jobling, M. A review of the physiological and nutritional energetics of cod, *Gadus morhua* L., with particular reference to growth under farmed conditions / M. Jobling // Aquaculture. – 1988. – Vol. 70. – P. 1-19.

Joensen, J. Comparative feeding ecology of the sympatric cod fishes *Arctogadus glacialis* and *Boreogadus saida* in North-East Greenland evaluated from diet and stable

isotope analyses: Thesis of Master of Science in Biology / J. Joensen; Department of Aquatic BioSciences, Norwegian College of Fishery Science, University of Tromsø. – 2008. – 54 p.

Joensen, J. S. Marine and freshwater fishes / J. S. Joensen, A. V. Tåning // Zool. Færos. – 1970. – Vol. 3, № 1. – P. 1-121.

Johnsen, S. Ichthyologiske Notiser I / S. Johnsen // Bergens Museum Årbok 1918-1919. – Naturvidenskab. – Raekke, 1921. – Heft 2, № 6. – S. 1-94.

Jones, B. C. Food and feeding of spiny dogfish (*Squalus acanthias*) in British Columbia waters / B. C. Jones, G. H. Geen // J. Fish. Res. Board Can. – 1977. – Vol. 34, № 11. – P. 2056-2066.

Jones, R. The food of the whiting and a comparison with that of the haddock / R. Jones // Marine Research (Scotland). – 1954. – Vol. 2. – P. 1-34.

Jones, R. Estimates of food consumption of haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) and cod (*Gadus morhua*) / R. Jones // J. Cons. – Cons. Int. Explor. Mer. – 1978. – Vol. 38. – P. 18-27.

Jones, R. S. Further observations on the relation between food intake and growth of gadoids in captivity / R. S. Jones, J. R. G. Hislop // J. Cons. – Cons. Int. Explor. Mer. – 1978. – Vol. 38. – P. 244-251.

Jónson, G. Íslenskir fiskar / G. Jónson. – Fjölvaútgáfan, Reykjavík, 1983. – 519 s.

Jonsson, B. Use of space and food by resident and migrant brown trout, *Salmo trutta* / B. Jonsson, F. R. Gravem // Environmental Biology of Fishes. – 1985. – Vol. 14, № 4. – P. 281-293.

Jørgensen, O. A. Identification and mapping of bottom fish assemblages in northern Baffin Bay / O. A. Jørgensen, C. Hvingel, M. A. Treble // J. Northwest Atl. Fish. Sci. – 2011. – Vol. 43. – P. 65-79.

Karamushko, O. V. Structure of ichthyofauna in the Arctic seas off Russia / O. V. Karamushko // Berichte zur Polar- und Meeresforschung. – Vol. 640. – P. 129-136.

Kawaguchi, K. Biology of myctophid fishes (family Myctophidae) in the Rockall Through, northeastern Atlantic Ocean / K. Kawaguchi, J. Mauchline // Biological Oceanography. – 1982. – Vol. 1. – P. 337-373.

Keats, D. W. The fourbeard rockling, *Enchelyopus cimbrius* (L.), in eastern Newfoundland / D. W. Keats, D. H. Steele // J. Fish Biol. – 1990. – Vol. 37, № 5. – P. 803-811.

Kendrick, A. J. Variations in the dietary compositions of morphologically diverse syngnathid fishes / A. J. Kendrick, G. A. Hyndes // Environmental Biology of Fishes. – 2005. – Vol. 72, № 4. – P. 415-427.

Keysler, H. D. Investigations on the stocks of Argentina silus in the waters off Norway, Iceland and Newfoundland / H. D. Keysler // Rapp. P.-v. Réun. – Cons. permanent Int. Explor. Mer. – 1968. – Vol. 158. – P. 58-64.

Kinzer, J. Observations on feeding habits of the mesopelagic fish *Benthoosema glaciale* (Myctophidae) off NW Africa / J. Kinzer // Oceanic sound scattering prediction / eds.: W. R. Anderson, B. J. Zahuranec. – New York: Plenum Press, 1977. – P. 381-392.

Kirby, R. R. Fathers in hot water: rising sea temperatures and a Northeastern Atlantic pipefish baby boom / R. R. Kirby, D. J. Johns, J. A. Lindley // Biology Letters. – 2006. – Vol. 530. – P. 1098.

Klemetsen, A. The food of the long-rough dab (*Hippoglossoides platessoides limandoides* Bloch) in Balsfjorden, north Norway / A. Klemetsen // Sarsia. – 1993. – Vol. 78, № 1. – P. 17-24.

Kloppmann, M. H. F. Off-shore distribution of snake pipefish, *Entelurus aequoreus* (Linnaeus, 1758), west of the British Isles / M. H. F. Kloppmann, J. Ulleweit // Marine Biology. – 2007. – Vol. 151, № 1. – P. 271-275.

Knust, R. Food selection of dab (*Limanda limanda* (L.)) diel and seasonal changes / R. Knust // ICES C.M. 1986/G:63. – 11 p.

Knust, R. Seasonal changes in feeding, condition and gonadosomatic index of dab (*Limanda limanda* (L.)). A comparison of two stations in the German Bight and on the Dogger Bank / R. Knust // ICES C.M. 1987/G:54. – 13 p.

Koch, H. Investigations by the German Democratic Republic on blue ling (*Molva byrkelange* Walb.) in September 1973 east of Faroes / H. Koch, K. Lambert // Annales Biologiques. – 1976. – Vol. 31. – P. 115-116.

Koefoed, E. *Theragra finnmarchica* n. sp. *Gadus poutassou*, Risso, *Raja spinicauda*, Jensen, *Eumicrotremus spinosus* subspec. nov. *eggvinii* / E. Koefoed // Fiskeridirektoratets Skrifter. Ser. Havundersøkelser. Rept. Norv. Fish. and Mar. Invest. – 1956. – Vol. 11, № 5. – P. 1-24.

Kohler, A. C. Comparisons of food of cod and haddock in the Gulf of St. Lawrence and on the Nova Scotia Banks / A. C. Kohler, D. N. Fitzgerald // J. Fish. Res. Board Can. – 1969. – Vol. 26, № 5. – P. 1273-1287.

Kohler, A. C. Size at maturity, spawning season, and food of Atlantic halibut / A. C. Kohler // J. Fish. Res. Board Can. – 1967. – Vol. 24, № 1. – P. 53-66.

Kohler, N. E. Aspects of the feeding ecology of the blue shark, *Prionace glauca* in the western North Atlantic: Ph.D. Dissertation / N. E. Kohler; University of Rhode Island. – Kingston. – 1987. – 163 p.

Kostrzewska-Szlakowska, I. Summer food of juvenile turbot, *Psetta maxima* (L.) and flounder, *Platichthys flesus* (L.), at Swietousc, Pomeranian Bay / I. Kostrzewska-Szlakowska, J. Szlakowski // Acta Ichthyologica et Piscatoria. – 1990. – Vol. 20, № 1. – P. 73-89.

Kubodera, T. Feeding habits of the blue shark, *Prionace glauca*, and salmon shark, *Lamna ditropis*, in the transition region of the Western North Pacific / T. Kubodera, H. Watanabe, T. Ichii // Reviews in Fish Biology and Fisheries. – 2007. – Vol. 17, № 2-3. – P. 111-124.

Kubota, T. Food habits of the frilled shark, *Chlamydoselachus anguineus* collected from Suruga Bay, Central Japan / T. Kubota, Y. Shiobara, T. Kubodera. – Nippon Suisan Gakkaishi. – 1991. – Vol. 57. – P. 15-20.

Kuznetsov, V. N. Soviet investigations on blue whiting on the West Spitsbergen shelf in October 1977 / V. N. Kuznetsov // Annal.Biol. – 1979. – Vol. 34. – P. 155.

Lacho, G. Analysis of Arctic cod stomach contents from the Beaufort Shelf, July and August, 1984 / G. Lacho // Can. Data Rep. Aquat. Sci. – 1986. – Vol. 614. – 10 p.

Lambert, D. G. The Food of the Redfish *Sebastes marinus* (L.) in the Newfoundland Area / D. G. Lambert // J. Fish. Res. Board Can. – 1960. – Vol. 17, № 2. – P. 235-243.

Lampitt, R. S. Inter-relations of necrophagous amphipods, a fish predator, and tidal currents in the deep sea / S. R. Lampitt, N. R. Merrett, M. H. Thurston // Marine Biology. – 1983. – Vol. 74, № 1. – P. 73-78.

Lande, R. Food and feeding habits of plaice (*Pleuronectes platessa* L.) in Borgenfjord, North-Trøndelag, Norway / R. Lande // Norwegian Journal of Zoology. – 1973. – Vol. 21 – P. 91-100.

Lande, R. Food and feeding habits of the long rough dab, *Hippoglossus platessoides* (Fabricius) (Pisces, Pleuronectidae), in Borgenfjorden, Norway // Sarsia. – 1976a. – Vol. 62, № 1. – P. 19-24

Lande, R. Food and feeding habits of the dab (*Limanda limanda* (L.)) in Borgenfjord, North-Trøndelag, Norway / R. Lande // Norwegian Journal of Zoology. – 1976b. – Vol. 24 – P. 225-230.

Langton, R. W. Food of fifteen northwest Atlantic gadiform fishes / R. W. Langton, R. E. Bowman // NOAA Tech. Rep. NMFS. SSRF 740. – 1980. – 23 p.

Laptikhovskiy, V. V. Feeding habits and dietary overlap in spiny dogfish *Squalus acanthias* (Squalidae) and narrowmouth catshark *Schroederichthys biviatus* (Scyliorhinidae) / V. V. Laptikhovskiy, A. I. Arkhipkin, A. C. Henderson // J. Mar. Biol. Ass. UK. – 2001. – Vol. 81, № 6. – P. 1015-1018.

Large spatial scale variation of demersal fish assemblage on the continental shelf of the NW Mediterranean Sea / J. C. Gaertner, J. A. Bertrand, L. Gil de Sola [et al.] // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 2005. – Vol. 297. – P. 245–257.

Last, J. M. The food of three species of gadoid larvae in the English Channel and the southern North Sea / J. M. Last // Marine Biology. – 1978. – Vol. 48, № 4. – P. 377-386.

Last, J. M. The food of larval turbot *Scophthalmus maximus* L. from the west central North Sea / J. M. Last // J. Const. Int. Explor. Mer. – 1979. – Vol. 38, № 3. – P. 308-313.

Last, J. M. The food of immature sprat (*Sprattus sprattus* (L.)) and herring (*Clupea harengus* L.) in coastal waters of the North Sea / J. M. Last // J. Cons. – Cons. Int. Explor. Mer. – 1987. – Vol. 44. – P. 73-79.

Last, J. M. The food of herring, *Clupea harengus*, in the North Sea, 1983-1986 // J. Fish Biol. – 1989. – Vol. 34, № 4. – P. 489-501.

Laurenson, C. H. The diet and trophic ecology of anglerfish *Lophius piscatorius* at the Shetland Islands, UK / C. H. Laurenson, I. G. Priede // J. Mar. Biol. Ass. UK. – 2005. – Vol. 85, № 2. – P. 419-424.

Le Brasseur, R. J. Stomach contents of blue shark (*Prionace glauca* L.) taken in the Gulf of Alaska / R. J. Le Brasseur // J. Fish. Res. Board Can. – 1964. – Vol. 21, № 4. – P. 861-862.

Lear, W. H. Food and feeding of Atlantic salmon in coastal waters and over oceanic depths / W. H. Lear // ICNAF Research Bulletin. – 1972. – Vol. 9. – P. 27-39.

Lear, W. H. Food of Atlantic salmon in the West Greenland-Labrador Sea area / W. H. Lear // Rapp. P.-v. Reun. Cons. Int. Explor. Mer. – 1980. – Vol. 176. – P. 55-59.

Levings, C. D. Feeding of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) postsmolts in a fjord in central Norway / C. D. Levings, N. A. Hvidsten, B. Ø. Johnsen // Can. J. Zoology. – 1994. – Vol. 72, № 5. – P. 834-839.

Li, W. K. W. Temperature response of photosynthetic capacity and carboxylase activity in arctic marine phytoplankton / W. K. W. Li, J. C. Smith, T. Platt // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1984. – Vol. 17. – P. 237-243.

Liao, Y. Growth, diet and metabolism of common wolf-fish in the North Sea, a fast-growing population / Y. Liao, M.C. Lucas // J. Fish Biology. – 2000. – Vol. 56, № 4. – P. 810-825.

Lie, U. On the growth and food of 0-group coalfish, *Pollachius virens* (L.), in Norwegian waters / U. Lie // Sarsia. – 1961. – Vol. 3, № 1. – P. 1-36.

Lilly, G. R. The food of Arctic cod, *Boreogadus saida* (Lepechin), off Labrador in the autumn, 1978 / G. R. Lilly // CAFSAC Res Doc 80/4. – 1980. – 11 p.

Lilly, G. R. Cod (*Gadus morhua* L.) on the Flemish Cap feed primarily on redfish (*Sebastes* sp.) in winter // G. R. Lilly / NAFO Scientific Council Studies. – 1987. – Vol. 11. – P. 109-122.

Lilly, G. R. Interannual variability in predation by cod (*Gadus morhua*) on capelin (*Mallotus villosus*) and other prey off southern Labrador and northeastern Newfoundland / G. R. Lilly // ICES Marine Science Symposia. – 1991. – Vol. 193. – P. 133-146.

Link, J. S. Does food web theory work for marine ecosystems? / J. S. Link // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 2002. – Vol. 230. – P. 1-9.

Link, J. S. The feeding ecology of flatfish in the Northwest Atlantic / J. S. Link, L. Bolles, C. G. Milliken // J. Northwest Atl. Fish. Sci. – 2002. – Vol. 30. – P. 1-17.

Link, J. S. Trophic ecology of Atlantic cod *Gadus morhua* on the northeast US continental shelf / J. S. Link, L. P. Garrison // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 2002. – Vol. 227. – P. 109-123.

Link, J. S. Underappreciated Species in Ecology: "Ugly Fish" in the Northwest Atlantic Ocean / J. S. Link // Ecological Applications. – 2007. – Vol. 17, № 7. – P. 2037-2060.

Livingston, P. A. Fisheries in boreal ecosystems / P. A. Livingston, S. Tjelmeland // ICES J. Mar. Sci. – 2000. – Vol. 57, № 3. – P. 619-627.

Loeng, H. An overview of the ecosystems of the Barents and Norwegian Seas and their response to climate variability / H. Loeng, K. Drinkwater // Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography. – 2007. – Vol. 54, № 23-26. – P. 2478-2500.

Longhurst, A. R. Ecological Geography of the Sea / A. R. Longhurst. – San Diego, CA: Academic Press, 2007. – 542 p.

Long-term changes in the feeding of *Pollachius virens* on the Scotian Shelf: responses to a dynamic ecosystem / E. H. Carruthers, J. D. Neilson, C. Waters [et al.] // Journal of Fish Biology. – 2005. – Vol. 66, № 2. – P. 327-347.

Long-term datasets in biodiversity research and monitoring: assessing change in ecological communities through time / A. E. Magurran, S. R. Baillie, S. T. Buckland [et al.] // Trends in Ecology and Evolution. – 2010. – Vol. 25, № 10. – P. 574-582.

Long-term dynamics of capelin feeding in the Barents Sea and decisive factors / E. L. Orlova, G. B. Rudneva, A. V. Dolgov [et al.] // ICES C.M. 2006/F:04. – 17 p.

Long-term increases in prevalence of North Sea fish having southern biogeographic affinities / D. Beare, F. Burns, T. Greig [et al.] // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 2004. – Vol. 284. – P. 269-278.

Long-term trends in the trophic structure of the North Sea fish community: evidence from stable-isotope analysis, size-spectra and community metrics / S. Jennings, S. P. R. Greenstreet, L. Hill [et al.] // Marine Biology. – 2002. – Vol. 141, № 6. – P. 1085-1097.

Long-term variations in the relationships between the main components of the Barents Sea ecosystem (cod and capelin) and ecological and physiological aspects of their interactions / E. L. Orlova, A. V. Dolgov, V. D. Boitsov [et al.] // ICES C.M. 2006/O:03. – 24 p.

Lønne, O. J. Size, age and diet of Polar cod, *Boreogadus saida* (Lepechin 1773), in ice covered waters / O. J. Lønne, B. Gulliksen // Polar Biology. – 1989. – Vol. 9, № 3. – P. 187-191.

Lowry, L. F. Distribution, growth and foods of Arctic Cod (*Boreogadus saida*) in the Bering, Chukchi and Beaufort Seas / L. F. Lowry, K. J. Frost // Canadian Field-Naturalist. – 1981. – Vol. 95. – P. 186-191.

Lycodes adolfi Nielsen and Fosså, 1993 (Teleostei: Zoarcidae) found in the Arctic Ocean / I. Byrkjedal, G. Langhelle, T. de Lange Wenneck [et al.] // Polar Biology. – 2010. – Vol. 34, № 3. – P. 465-467.

Lyle, J. M. Food and feeding habits of the lesser spotted dogfish, *Scyliorhinus canicula* (L.), in Isle of Man waters / J. M. Lyle // J. Fish Biol. – 1983. – Vol. 23, № 6. – P. 725-737.

Lyse, A. A. Behaviour and diet of sea trout post-smolts in a Norwegian fjord system / A. A. Lyse, S. O. Stefanson, A. Fernø // J. Fish Biol. – 1998. – Vol. 52, № 5. – P. 923-936.

MacCord, M. E. A quantitative assessment of the diet of the blue shark (*Prionace glauca*) off Nova Scotia, Canada // M. E. MacCord, S. E. Campana / J. Northwest Atl. Fish. Sci. – 2003. – Vol. 32. – P. 57-63.

Macer, C. T. Sand eels (Ammodytidae) in the south-western North Sea; their biology and fishery / C. T. Macer // Fishery Investigations, Ministry of Agriculture, Food and Fisheries (Great Britain) Series 2. – 1966. – Vol. 24, № 6. – P. 1-55.

Macpherson, E. Régimen alimentario de *Micromesistius poutassu* (Risso, 1810) y *Gadiculus argenteus* Guichenot, 1850 (Pisces, Gadidae) en el Mediterraneo occidental / E. Macpherson // Investigacion Pesquera. – 1978. – Vol. 42, № 2. – P. 305-316.

Macpherson, E. Food and feeding of *Chimaera monstrosa* Linnaeus, 1758 in the western Mediterranean / E. Macpherson // J. Cons. – Cons. Int. Explor. Mer. – 1980a. – Vol. 39. – P. 26-29.

Macpherson, E. Régime alimentaire de *Galeus melastomus* Rafinesque, 1810, *Etmopterus spinax* (L., 1758) et *Scymnorhinus licha* (Bonnaterre, 1788) en Méditerranée occidentale / E. Macpherson // Vie Milieu. – 1980b. – Vol. 30. – P. 13-148.

Macpherson, E. Resource partitioning in a Mediterranean demersal fish community / E. Macpherson // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1981. – Vol. 4. – P. 183-193.

Macpherson, E. Large-scale species-richness gradients in the Atlantic Ocean / E. Macpherson // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. – 2002. – Vol. 269. – P. 1715-1720.

Macpherson, E. Patterns in species richness, size, and latitudinal range of East Atlantic fishes / E. Macpherson, C. M. Duarte // Ecography. – 1994. – Vol. 17, № 3. – P. 242-248.

Macrobenthic prey availability and the potential for food competition between 0 year group *Pleuronectes platessa* and *Limanda limanda* / F. de Raedemaeker, I. O'Connor, D. Brophy [et al.] // J. Fish Biol. – 2011. – Vol. 79, № 7. – P. 1918-1939.

Magnussen, E. Demersal fish assemblages of the Faroe Bank: Species composition, distribution, biomass spectrum and diversity / E. Magnussen // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 2002. – Vol. 238. – P. 211-225.

Magnussen, E. Food and feeding habits of cod (*Gadus morhua*) on the Faroe Bank / E. Magnussen // ICES J. Mar. Sci. – 2011. – Vol. 68, № 9. – P. 1909-1917.

Magnússon, K. Trophic ecological relationships of Icelandic cod / K. Magnússon, Ó. K. Pálsson // Rapp. P.-v. Réun. – Cons. permanent Int. Explor. Mer. – 1989. – Vol. 188. – P. 206-224.

Main prey and predators and estimates of mortality of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the northern Gulf of St. Lawrence during the mid-1980s, mid-1990s, and early 2000s / C. Savenkoff, M. Castonguay, D. Chabot [et al.] // Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. – 2006. – Vol. 2666. – 32 p.

Main prey and predators of Atlantic herring (*Clupea harengus* L.) in the Gulf of St. Lawrence during the mid-1980s, mid-1990s, and early 2000s / C. Savenkoff, F. Grégoire, M. Castonguay [et al.] // Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. – 2006. – Vol. 2643. – 28 p.

Main prey and predators of redfish (*Sebastes* spp.) in the northern Gulf of St. Lawrence during the mid-1980s, mid-1990s, and early 2000s / C. Savenkoff, B. Morin, D. Chabot [et al.] // Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. – 2006. – Vol. 2648. – 23 p.

Markaida, U. Food and feeding habits of the blue shark *Prionace glauca* caught off Ensenada, Baja California, Mexico, with a review on its feeding / U. Markaida, O. Sosa-Nishizaki // J. Mar. Biol. Ass. UK. – 2010. – Vol. 90, № 5. – P. 977-994.

Mattson, S. The food of *Galeus melastomus*, *Gadiculus argenteus thori*, *Trisopterus esmarkii*, *Rhinonemus cimbricus* and *Glyptocephalus cynoglossus* (Pisces) caught during the day with shrimp trawl in a West-Norwegian fjord / S. Mattson // Sarsia. – 1981. – Vol. 66, № 2. – P. 109-127.

Mattson, S. Food and feeding habits of fish species over a soft sublittoral bottom in the Northeast Atlantic. 1. Cod (*Gadus morhua* L.) (Gadidae) / S. Mattson // Sarsia. – 1990. – Vol. 75, № 3. – P. 247-260.

Mattson, S. Food and feeding habits of fish species over a soft sublittoral bottom in the Northeast Atlantic. 3. Haddock (*Melanogrammus aeglefinus* (L.)) (Gadidae) / S. Mattson // Sarsia. – 1992. – Vol. 77, № 1. – P. 33-45.

Mauchline, J. Diets of the sharks and chimaeroids of the Rockall Trough, northeastern Atlantic Ocean / J. Mauchline, J. D. M. Gordon // Marine Biology. – 1983. – Vol. 75, № 2. – P. 269-278.

Mauchline, J. Diets and bathymetric distributions of the macrourid fish of the Rockall Trough, northeastern Atlantic Ocean / J. Mauchline, J. D. M. Gordon // Marine Biology. – 1984a. – Vol. 81, № 2. – P. 107-121.

Mauchline, J. Feeding and bathymetric distribution of the gadoid and morid fish of the Rockall Trough / J. Mauchline, J. D. M. Gordon // J. Mar. Biol. Ass. UK. – 1984b. – Vol. 64, № 33. – P. 657-665.

Maurer, R. O. Jr. Food habits of marine fishes of the northwest Atlantic / R. O. Jr. Maurer, R. E. Bowman // Data report. U.S. Natl. Mar. Fish. Serv. Northeast Fish. Cent. Woods Hole Lab. – 1975. – Ref. Doc. No. 76-3. – 90 p.

McCauley, R. W. Ontogenetic and non-thermal seasonal effects on thermal preferenda of fish / R. W. McCauley, N. W. Huggins // American Zoologist. – 1979. – Vol. 19. – P. 267-271.

McEachran, J. D. Food division within two sympatric species-pairs of skates (Pisces: Rajidae) / J. D. McEachran, D. E. Boesch, J. A. Musick // Marine Biology. – 1976. – Vol. 35, № 4. – P. 301-317.

McIntyre, A. D. The food of halibut from the North Atlantic fishing grounds / A. D. McIntyre // Marine Research. – 1953. – Vol. 1952, № 3. – P. 1-20.

Mecklenburg, C. W. Biodiversity of arctic marine fishes: taxonomy and zoogeography / C. W. Mecklenburg, P. R. Møller, D. Steinke // Marine Biodiversity. – 2011. – Vol. 41, № 1. – P. 109-140.

Mediterranean and Atlantic deep-sea fish assemblages: differences in biomass composition and size-related structure / E. Massutí, J. D. M. Gordon, J. Moranta [et al.] // Scientia Marina. – 2004. – Vol. 68, Suppl. 3. – P. 101-115.

Mehl, S. Revised and modified programs for storing, analysis and presentation of taxonomic and quantitative stomach content data / S. Mehl // Rapp. Havforskninginstituttet, BN 8601. – 1986. – 62 p.

Mehl, S. The Northeast Arctic cod stock's consumption of commercially exploited prey species in 1984-1986 / S. Mehl // Rapp. P.-v. Réun. – Cons. permanent Int. Explor. Mer. – 1989. – Vol. 188. – P. 185-205.

Mehl, S. The Northeast Arctic cod stock's place in the Barents Sea ecosystem in the 1980's: an overview / S. Mehl // Proceedings of the Pro Mare Symposium on Polar Marine

Ecology (Trondheim, 12-16 May 1990) / eds.: E. Sakshaug, C. C. E. Hopkins, N. A. Eritsland // Polar Research. – 1991. – Vol. 10, № 2. – P. 525-534.

Mehl, S. Stomach analyses of Northeast arctic saithe sampled during the saithe survey Varanger-Møre, 1998-2003 / S. Mehl // WD7, ICES Arctic Fisheries Working Group (Murmansk, 19-28 April 2005). – 2005. – 19 p.

Mehl, S. Methods and results in the joint PINRO-IMR stomach sampling program / S. Mehl, N. A. Yaragina // Interrelations between fish populations in the Barents sea 1992: proc. of the 5th PINRO-IMR Symp. (Murmansk, 12-16 August 1991) / eds.: B. Bogstad, S. Tjelmeland. – Bergen: IMR, 1992. – P. 5-16.

Melle, W. Feeding and migration of Norwegian spring spawning herring in the Norwegian Sea / W. Melle, I. Røttingen, H. R. Skjoldal // ICES C.M. 1994/R:9. – 25 p.

Menni, R. C. Distribución y biología de *Squalus acanthias*, *Mustelus schmitti* y *Galeorhinus vitaminicus* en el Mar Argentino en agosto-setiembre de 1978 (Chondrichthyes) / R. C. Menni // Revista del Museo de La Plata. Nueva serie. Sección zoología. – 1985. – Vol. 13. – P. 151-182

Menni, R. C. Sobre la biología de los tiburones costeros de la Provincia de Buenos Aires / R. C. Menni, M. B. Cousseau, A. E. Gosztonyi // Anales de la Sociedad Científica Argentina. – 1986. – Vol. 213. – P. 3-27.

Merrett, N. R. Patterns and selectivity in the feeding of certain mesopelagic fishes / N. R. Merrett, H. S. J. Roe // Marine Biology. – 1974. – Vol. 28, № 2. – P. 115-126.

Methratta, E. T. Associations between surficial sediments and groundfish distributions in the Gulf of Maine–Georges Bank region / E. T. Methratta, J. S. Link // North Amer. J. Fish. Man. – 2006. – Vol. 26, № 2. – P. 473-489.

Methratta, E. T. Ontogenetic variation in habitat associations for four flatfish species in the Gulf of Maine–Georges Bank region / E. T. Methratta, J. S. Link // Journal of Fish Biology. – 2007. – Vol. 70, № 6. – P. 1669-1688.

Michalsen, K. Feeding of mature cod (*Gadus morhua*) on the spawning grounds in Lofoten / K. Michalsen, E. Johannesen, B. Bogstad // ICES J. Mar. Sci. – 2008. – Vol. 65, № 4. – P. 571-580.

Michalsen, K. Food and feeding of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*, Walbaum) in the Barents Sea and East Greenland waters / K. Michalsen, K. H. Nedreaas // Sarsia. – 1998. – Vol. 83, № 5. – P. 401-407.

Minet, J. P. Predation of cod, *Gadus morhua*, on capelin, *Mallotus villosus*, off eastern Newfoundland and in the Gulf of St. Lawrence / J. P. Minet, J. B. Perodou // ICNAF Res. Bull. – 1978. – Vol. 13. – P. 11-20.

Modelling multispecies interactions in the Barents Sea ecosystem with special emphasis on minke whales, cod, herring and capelin / U. Lindstrøm, S. Smout, D. Howell [et al.] // Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers. – 2009. – Vol. 56, № 11. – P. 2068-2079.

Møller, P. R. Ålebrosmen *Lycenchelys kolthoffi* Jensen, 1904 fanget i havet rundt Svalbard / P. R. Møller // Fauna. – 1995. – Vol. 48, № 1. – S. 42-44.

Møller, P. R. Distribution and abundance of eelpouts (Pisces, Zoarcidae) off West Greenland / P. R. Møller, O. A. Jorgensen // Sarsia. – 2000. – Vol. 85, № 1. – P. 23-48.

Møller, P. R. New data on the rare eelpout *Lycodes luetkeni* Collett 1880 (Pisces, Zoarcidae) from Greenlandic and Icelandic waters / P. R. Møller, Æ. Petersen // Cybium. – 1997. – Vol. 21, № 3. – P. 289-296.

Møller, P. R. Redescription of the *Lycodes pallidus* species complex (Pisces, Zoarcidae), with a new species from the Arctic/North Atlantic Ocean / P. R. Møller // Copeia. – 2001. – Vol. 2001, № 4. – P. 972-996.

Möller-Buchner, J. On the feeding habits of some demersal and suprademersal fish from Fladen Ground, North Sea / J. Möller-Buchner, C. D. Zander, D. Westphal // Zoologischer Anzeiger. – 1984. – Vol. 213, № 1-3. – P. 128-144.

Monteleone, D. M. Feeding ecology of American sand lance *Ammodytes americanus* larvae from Long Island Sound / D. Monteleone, W. T. Peterson // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1986. – Vol. 30. – P. 133-143.

Moore, I. A. Food of shorthorn sculpin *Myoxocephalus scorpius* in the Cumberland Sound area of Baffin Island / I. A. Moore, J. W. Moore // J. Fish. Res. Board Can. – 1974. – Vol. 31, № 3. – P. 355-359.

Moore, J. W. Food and growth of arctic char, *Salvelinus alpinus* (L.), in the Cumberland Sound area of Baffin Island / J. W. Moore, I. A. Moore // J. Fish Biol. – 1974. – Vol. 6, № 1. – P. 79-92.

Morosova, G. N. Distribution, relative abundance and size composition of three species of eelpouts in the Labrador and Newfoundland areas / G. N. Morosova // J. Northwest Atl. Fish. Sci. – 1982. – Vol. 3. – P. 159-164.

Morte, S. Feeding ecology of two megrims *Lepidorhombus boscii* and *Lepidorhombus whiffiagonis* in the western Mediterranean (Gulf of Valencia, Spain) / S. Morte, M. J. Redon, A. Sanz-Brau // J. Mar. Biol. Ass. UK. – 1999. – Vol. 79, № 1. – P. 161-169.

Mukhina, N. V. The influence of environmental conditions on the year-to-year peculiarities of feeding, growth and survival of the Barents Sea juvenile cod / N. V. Mukhina, A. G. Nikiforov // Ecosystem dynamics and optimal long-term harvest in the Barents Sea fisheries: proc. of the 11th Russian-Norwegian Symp. (Murmansk, 15-17 August 2005). – Murmansk: PINRO Press, 2005. – P. 259-270.

Munk, P. Larval sandlance (*Ammodytes* sp.) in the diet of small juvenile wolfish (*Anarhichas* spp.): predatory interactions in frontal water masses off Greenland / P. Munk // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 2002. – Vol. 59, № 11. – P. 1759-1767.

Murawski, S. A. Climate change and marine fish distributions – forecasting from historical analogy / S. A. Murawski // Transactions of the American Fisheries Society. – 1993. – Vol. 122. – P. 647-658.

Musick, J. A. Occurrence and spawning of the sculpin *Triglops murrayi* (Pisces, Cottidae) in the Gulf of Maine / J. A. Musick, K. W. Able // J. Fish. Res. Board Can. – 1969. – Vol. 26, № 2. – P. 473-475.

Myers, R. A. Hypotheses for the decline of cod in the North Atlantic / R. A. Myers, J. A. Hutchings, N. J. Barrowman // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1996. – Vol. 138. – P. 293-308.

Myers, R. A. Was an increase in natural mortality responsible for the collapse of northern cod? / R. A. Myers, N. G. Cadigan // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1995. – Vol. 52, № 6. – P. 1274-1285.

Myers, R. A. Why do fish stocks collapse? The example of cod in Atlantic Canada / R. A. Myers, J. A. Hutchings, N. J. Barrowman // Ecological Applications. – 1997. – Vol. 7, № 1. – P. 91-106.

NAFO. Report of scientific council meeting, 1–15 June 2006 // NAFO SCS Doc.06/22 Serial No. N5282. – 2006. – P. 207.

Nagabhushanam, A. K. On the biology of the commoner gadoids in Manx waters / A. K. Nagabhushanam // J. Mar. Biol. Ass. UK. – 1965. – Vol. 45, № 3. – P. 615-657.

Nedreaas, K. H. Food and feeding of young saithe, *Pollachius virens* (L.), on the coast of western Norway / K. H. Nedreaas // ICES C.M. 1985/G: 22. – 17 p.

Nedreaas, K. Food and feeding habits of young saithe, *Pollachius virens* (L.), on the coast of Western Norway / K. Nedreaas // Fiskeridirektoratets Skrifter Serie Havundersøkelser. – 1987. – Vol. 18. – P. 263-301.

Neiva, J. Feeding habits of velvet belly lanternshark *Etmopterus spinax* (Chondrichthyes: Etmopteridae) off Algarve, southern Portugal / J. Neiva, R. Coelho, K. Erzini // J. Mar. Biol. Ass. U.K. – 2006. – Vol. 86 (4). – P. 835-841.

Nelson, G. A. Distribution, growth and food habits of the Atlantic wolffish (*Anarhichas lupus*) from the Gulf of Maine-Georges Bank region / G. A. Nelson, M. R. Ross // J. Northwest Atl. Fish. Sci. – 1992. – Vol. 13. – P. 53-61.

Niche overlap between juvenile flatfishes, *Platichthys flesus* and *Solea solea*, in a southern European estuary and adjacent coastal waters / C. Vinagre, S. Franca, M. J. Costa [et al.] // J. Applied Ichthyology. – 2005. – Vol. 21, № 2. – P. 114-120.

Nicolajsen, A. A preliminary analysis of stomach data from saithe (*Pollachius virens*), haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) and cod (*Gadus morhua*) at the Faroes / A. Nicolajsen // Nordic Workshop on Predation Processes and Predation Model: seminar (7-11 September, 1992). – Stykkishólmur, Iceland. – Nordiske Seminar og Arbejdsrapporter. – 1993. – Vol. 572. – P. 57-63.

Nielsen, J. G. Fish around Greenland (Fisk i Grønlandske farvande) / J. G. Nielsen, E. Bertelsen, B. O. Nystrøm. – Atuakkiorfik, Nuuk, 1992. – 65 s.

Nielsen, J. G. *Lycodes adolfi*, a new species of eelpout (Zoarcidae) from Greenland / J. G. Nielsen, S. A. Fosså // Cybium. – 1993. – Vol. 17. – P. 39-44.

Nizovtsev, G. Soviet investigations on Greenland halibut in the Barents Sea, 1964-1967 / G. Nizovtsev // Ann.Biol. – 1969. – Vol. 25. – P. 239-242.

Nordeide, J. T. Diet overlap between two subsequent year-classes of juvenile coastal cod (*Gadus morhua* L.) and wild and reared cod / J. T. Nordeide, J. H. Fosså // Sarsia. – 1992. – Vol. 77, № 2. – P. 111-117.

Ntiba, M. J. The food and the feeding habits of the long rough dab, *Hippoglossoides platessoides* (Fabricius 1780) in the North Sea / M. Ntiba, D. Harding // Netherlands Journal of Sea Research. – 1993. – Vol. 31, № 2. – P. 189-199.

O'Driscoll, R. L. Feeding of capelin (*Mallotus villosus*) in Newfoundland waters / R. L. O'Driscoll, M. J. D. Parsons, G. A. Rose // Sarsia. – 2001. – Vol. 86, № 3. – P. 165-176.

O'Connell, M. The biology of the lesser sand-eel *Ammodytes tobianus* L. in the Galway Bay area / M. O'Connell, J. M. Fives // Biology and Environment. – 1995. – Vol. 95b, № 2. – P. 87-98.

O'Driscoll, R. L. Feeding of capelin (*Mallotus villosus*) in Newfoundland waters / R. L. O'Driscoll, M. J. D. Parsons, G. A. Rose // Sarsia. – 2001. – Vol. 86, № 3. – P. 165-176.

Oksanen, J. Multivariate Analysis of Ecological Communities in R: vegan tutorial [Electronic resource] / J. Oksanen // Jari Oksanen: Opetussivut [Lectures and consultations in practicals] / J. Oksanen. – Last modified: Sat Sep 15 07:19:36 EEST 2012. – Mode of access: <http://cc.oulu.fi/~jarioksa/opetus/metodi/vegantutor.pdf>. – Загл. с экрана. – Фин., англ.

Olaso, I. Importance of discarded blue whiting (*Micromesistius poutassou*) in the diet of lesser spotted dogfish (*Scyliorhinus canicula*) in the Cantabrian Sea / I. Olaso, F. Velasco, N. Pérez // ICES J. Mar. Sci. – 1998. – Vol. 55, № 3. – P. 331-341.

Olsen, A. M. The biology, migration and growth rate of the school shark *Galeorhinus australis* (Macleay) (Carcharhinidae) in the south-eastern Australian waters / A. M. Olsen // Australian Journal of Marine and Freshwater Research. – 1954. – Vol. 5, № 3. – P. 353-410.

Ontogenetic changes in temperature preference of Atlantic cod / P. Lafrance, M. Castonguay, D. Chabot [et al.] // J. Fish Biol. – 2005. – Vol. 66, № 2. – P. 553-567.

Orlova, E. L. Character of cod effect on population of herring in the Barents Sea / E. L. Orlova, E. I. Seliverstova, A. V. Dolgov // Precision and relevance of pre-recruit studies for fishery management related to fish stocks in the Barents sea and adjacent waters: proc. of the 6th IMR-PINRO Symp. (Bergen, 14-17 June 1994) / ed. A. Hysten. – IMR, Norway, 1995. – P. 85-106.

Orlova, E. L. The influence of hydrographic conditions on the structure and functioning of the trophic complex plankton-pelagic fishes-cod / E. L. Orlova, V. D. Boitsov, V. N. Nesterova. – Murmansk: Murmansk Print. Comp., 2010. – 190 p.

Orr, D. C. A multivariate analysis of food and feeding trends among Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) sampled in Davis Strait, during 1986 / D. C. Orr, W. R. Bowering // ICES J. Mar. Sci. – 1997. – Vol. 54, № 5. – P. 819-829.

Ottersen, G. Ambient temperature and distribution of north-east Arctic cod / G. Ottersen, K. Michalsen, O. Nakken // ICES J. Mar. Science. – 1998. – Vol. 55, № 1. – P. 67-85.

Ottersen, G. Climatological temperature and salinity fields for the Nordic seas / G. Ottersen, B. Adlandsvik // Rep. 8. – Div. of Marine Environment, IMR. – Bergen, Norway. – 1993. – 121 p.

Packer, D. B. Essential fish habitat source document: Thorny skate, *Amblyraja radiata*, life history and habitat characteristics / D. B. Packer, C. A. Zetlin, J. L. Vitaliano // NOAA Tech. Mem. NMFS-NE-178. – 2003. – 39 p.

Packer, D. B. The population structure of the brittle star *Ophiura sarsi* Luetken in the Gulf of Maine and its trophic relationship to American plaice (*Hippoglossoides platessoides* Fabricius) / D. B. Packer, L. Watling, R. W. Langton // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. – 1994. – Vol. 179, № 2. – P. 207-222.

Pálsson, Ó. K. Biology of juvenile gadoids age groups 0, I, II in Icelandic waters / Ó. K. Pálsson // Meeresforschung. – 1980. – Vol. 28, № 2-3. – P. 101-145.

Pálsson, Ó. K. The feeding habits of demersal fish species in Icelandic waters / Ó. K. Pálsson // Rit Fiskideildar. – 1983. – Vol. 7. – P. 1-60.

Panasenko, L. D. Diurnal feeding rhythms and rations of capelin in the Barents Sea / L. D. Panasenko // ICES C.M. 1981/H:26. – 14 p.

Panasenko, L. D. Feeding of the Barents Sea capelin / L. D. Panasenko // ICES C.M. 1984/H:6. – 16 p.

Panasenko, L. D. Stomach fullness and condition factor of capelin under different food supply / L. D. Panasenko, V. N. Nesterova // ICES C.M. 1983/H:24. – 14 p.

Pandian, T. J. Intake and conversion of food in the fish *Limanda limanda* exposed to different temperatures // Marine Biology. – 1970. – Vol. 5, № 1. – P. 1-17.

Parallel structure among environmental gradients and three trophic levels in a subarctic estuary / S. G. Speckman, J. F. Piatt, C. V. Minte-Vera [et al.] // Progress in Oceanography. – 2005. – Vol. 66. – P. 25-65.

Parin, N. V. An annotated catalog of fishlike vertebrates and fishes of the seas of Russia and adjacent countries. Part 1: Orders Myxiniformes-Gasterosteiformes / N. V. Parin // J. Ichthyology. – 2001. – Vol. 41, Suppl. 1. – P. S60-S135.

Parin, N. V. An annotated catalogue of fish-like vertebrates and fishes of the seas of Russia and adjacent countries. Part 3: Orders Perciformes (excluding suborders Gobioidi, Zoarcoidei and Stichaeoidei) and Tetraodontiformes / N. V. Parin // J. Ichthyology. – 2003. – Vol. 43, Suppl. 1. – P. S1-S40.

Parin, N. V. An annotated catalogue of fish-like vertebrates and fishes of the seas of Russia and adjacent countries. Part 2: Order Scorpaeniformes / N. V. Parin, V. V. Fedorov, B. A. Sheiko // J. Ichthyology. – 2002. – Vol. 42, Suppl. 1. – P. S60-S135.

Patterson, K. R. The trophic ecology of whiting (*Merlangius merlangus*) in the Irish Sea and its significance to the Manx herring stock / K. R. Patterson // J. Cons. – Cons. Int. Explor. Mer. – 1985. – Vol. 42. – P. 152-161.

Paz, J. The Feeding of Cod (*Gadus morhua*) on Flemish Cap, 1989-90 / J. Paz, J. M. Casas, G. Perez-Gándaras // NAFO Scientific Council Studies. – 1993. – Vol. 19. – P. 41-50.

Paz, J. Zonation and associations of dominant fish fauna on Flemish Cap / J. Paz // NAFO Scientific Council Studies. – 1996. – Vol. 25. – P. 67-75.

Peculiarities of feeding behaviour in Arcto-Norwegian cod in the southern Barents Sea when major food objects are in deficiency / E. L. Orlova, A. V. Dolgov, V. N. Nesterova [et al.] // ICES C.M. 2000/M:31. – P. 1-18.

Pedersen, J. Diet comparison between pelagic and demersal whiting in the North Sea / J. Pedersen // J. Fish Biol. – 1999. – Vol. 55, № 5. – P. 1096-1113.

Pedersen, J. Food consumption and daily feeding periodicity: comparison between pelagic and demersal whiting in the North Sea / J. Pedersen // J. Fish Biol. – 2000. – Vol. 57, № 2. – P. 402-416.

Pedersen, S. A. Feeding habits of Greenland halibut, *Reinhardtius hippoglossoides*, in West Greenland waters with special emphasis on predation on shrimp and juvenile redfish / S. A. Pedersen, F. Riget // ICES C.M. 1992/G:25. – 21 p.

Pedersen, S. A. Feeding habits of redfish (*Sebastes* spp.) and Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in West Greenland waters / S. A. Pedersen, F. Riget // ICES J. Mar. Sci. – 1993. – Vol. 50, № 4. – P. 445-459.

Pedersen, S. A. Feeding habits of starry skate (*Raja radiata*) in West Greenland waters / S. A. Pedersen // ICES J. Mar. Sci. – 1995. – Vol. 52, № 1. – P. 43-53.

Pemberton, R. Sea trout in North Agryll sea lochs. Part 2: Diet / R. Pemberton // J. Fish Biol. – 1976. – Vol. 9. – P. 195-208.

Pennigton, M. Estimating the average food consumption by fish in the field from stomach content data / M. Pennigton // Dana. – 1985. – Vol. 5. – P. 81-86.

Pepin, P. Distribution and feeding of *Benthosema glaciale* in the western Labrador Sea: Fish-zooplankton interaction and the consequence to calanoid copepod populations / P. Pepin // Deep-Sea Research I. – 2013. – Vol. 75. – P. 119-134.

Pethon, P. Aschehougs store fiskebok / P. Pethon. – Stockholm: Aschehoug, 1985. – 447 p.

Pethon, P. Aschehougs store Fiskebok / P. Pethon // Stockholm: Aschehougs, 2005. – 468 s.

Pianka, E. R. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts / E. R. Pianka // American Naturalist. – 1966. – Vol. 100 (910). – P. 33-46.

Pierce, D. J. Nearshore fish assemblages along the central west coast of Florida / D. J. Pierce, B. Mahmoudi // Bulletin of Marine Science. – 2001. – Vol. 68, № 2. – P. 243-270.

Pihl, L. Food intake of young cod (*Gadus morhua*) and flounder (*Platichthys flesus*) in a shallow bay on the Swedish West Coast / L. Pihl // Netherlands Journal of Sea Research. – 1982. – Vol. 15, № 3-4. – P. 419-432.

Pihl, L. Food selection and consumption of mobile epibenthic fauna in shallow marine areas / L. Pihl // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1985. – Vol. 22. – P. 169-179.

Pitt, T. K. Food of American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) from the Grand Bank, Newfoundland / T. K. Pitt // J. Fish. Res. Board Can. – 1973. – Vol. 30, № 9. – P. 1261-1273.

Plekhanova, N. V. Feeding features of blue whiting of the Norwegian Sea offshore waters in 1979 and 1980 / N. V. Plekhanova, M. S. Soboleva // ICES C.M. 1981/H:27. – 9 p.

Plekhanova, N. V. Peculiarities of blue whiting feeding on copepods and plankton development in open areas of the Norwegian Sea / N. V. Plekhanova, M. S. Soboleva // ICES C.M. 1982/H:28. – 12 p.

Podrazhanskaya, S. G. Feeding habits of mesopelagic species of fish and estimation of plankton graze in the Northwest Atlantic / S. G. Podrazhanskaya // NAFO Scientific Council Studies. – 1993. – Vol. 19. – P. 79-85.

Podrazhanskaya, S. G. Feeding of *Macrurus rupestris* in the Icelandic area / S. G. Podrazhanskaya // Annls Biol. Copenh. – 1968. – Vol. 24 (1967). – P. 197-198.

Podrazhanskaya, S. G. Some aspects of haddock feeding in the Newfoundland area / S. G. Podrazhanskaya, V. P. Shestov // NAFO Scientific Council Studies. – 1981. – Vol. 1. – P. 51-56.

Polte, P. Native pipefish *Entelurus aequoreus* are promoted by the introduced seaweed *Sargassum muticum* in the northern Wadden Sea, North Sea / P. Polte, C. Buschbaum // Aquat. Biol. – 2008. – Vol. 3. – P. 11-18.

Ponomarenko, I. Ya. Year-to-year and seasonal fluctuations in the feeding of the Barents Sea cod on capelin in 1947-1976 / I. Ya. Ponomarenko, N. A. Yaragina // ICES C.M. 1978/G:24. – 19 p.

Ponomarenko, I. Ya. Seasonal and year-to-year variations in the feeding of the Barents Sea cod on Euphausiacea in 1947-1977 / I. Ya. Ponomarenko, N. A. Yaragina // ICES C.M. 1979/G:17. – 20 p.

Ponomarenko, I. Ya. Seasonal, local and year-to-year variations in the feeding of the Barents Sea cod on shrimp / I. Ya. Ponomarenko, N. A. Yaragina // ICES C.M. 1984/G:7. – 20 p.

Ponomarenko, V. P. Consumption of the Barents Sea capelin by cod and haddock / V. P. Ponomarenko, I. Ya. Ponomarenko // ICES C.M. 1975/F:10. – 18 p.

Ponomarenko, V. P. Consumption of the Barents Sea capelin by cod and haddock in 1974-1976 / V. P. Ponomarenko, I. Ya. Ponomarenko, N. A. Yaragina // ICES C.M. 1978/G:23. – 22 p.

Predation of Whiting and Haddock on Sandeel: Aggregative Response, Competition and Diel Periodicity / A. Temming, S. Gotz, N. Mergardt [et al.] // J. Fish Biol. – 2004. – Vol. 64, № 5. – P. 1351-1372.

Preti, A. differences in the thresher shark (*Alopias vulpinus*) during transition from a warm-water regime to a cool-water regime off California–Oregon, 1998–2000 / A. Preti, S. E. Smith, D. A. Ramon // Reports of California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations. – 2004. – Vol. 45. – P. 118-125.

Preti, A. Feeding habits of the common thresher shark (*Alopias vulpinus*) sampled from the California based drift gillnet fishery, 1998–1999 / A. Preti, S. E. Smith, D. A. Ramon // Reports of California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations. – 2001. – Vol. 42. – P. 145-152.

Production studies in the Strait of Georgia. Part III: Observations on the food of larval and juvenile fish in the Fraser River plume, February to May, 1967 / R. J. Le Brasseur, W. E. Barraclough, O. D. Kennedy [et al.] // J. of Experimental Marine Biology and Ecology. – 1969. – Vol. 3, № 1. – P. 51-61.

- Prokhorov, V. S. Materials on the ecology of capelin / V. S. Prokhorov // Rapp. P.-v. Réun. – Cons. permanent Int. Explor. Mer. – 1968. – Vol. 158. – P. 23-30.
- Prokopchuk, I. Feeding of 0-group herring *Clupea harengus* (Linne) in the Barents Sea / I. Prokopchuk // ICES CM 2006/F:06. – 16 p.
- Prokopchuk, I. P. Feeding of the Norwegian spring spawning herring *Clupea harengus* (Linne) at the different stages of its life cycle / I. P. Prokopchuk // Deep Sea Res. II. – 2009. – Vol. 56 (21-22). – P. 2044-2053.
- Prokopchuk, I., Sentyabov E. Diets of herring, mackerel and blue whiting in the Norwegian Sea in relation to *Calanus finmarchicus* distribution and temperature conditions / I. Prokopchuk, E. Sentyabov // ICES J. Mar. Sci. – 2006. – Vol. 63, № 1. – P. 117-127.
- Quéro, J.-C. Les *Liparis liparis* (Linne, 1766) (Pisces, Scorpaeniformes, Liparididae) du canale Saint-Georges et du canal de Bristol. Distribution, abundance et remarques biologiques / J.-C. Quéro, J. Dunne, J. Labastie // Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes. – 1980. – Vol. 44, № 3. – P. 235-243.
- Quéro, J.-C. Les observations de poissons tropicaux et le rechauffement des eaux de l'Atlantique européen / J. C. Quéro, M. H. Du Buit, J. J. Vayne // Oceanol. Acta. – 1998. – Vol. 21. – P. 345-351.
- Raciborski, K. Mofrations, reproduction, growth and feeding of *Myoxocephalus scorpius* (L.) in Gdansk Bay (South Baltic) / K. Raciborski // Pol. Arch. Hydrobiol. – 1984. – Vol. 31 – P. 109-118.
- Rae, B. B. The food and feeding habits of the lemon sole / B. B. Rae // Marine Research (Scotland). – 1956. – Vol. 3. – 32 p.
- Rae, B. B. Halibut – observations on its size at first maturity, sex ratio and length/weight relationships / B. B. Rae // Marine Research (Scotland). – 1959. – №. 4. – P. 1-19.
- Rae, B. B. The food of megrim / B. B. Rae // Marine Research (Scotland). – 1963. – Vol. 3. – P. 1-23.
- Rae, B. B. The food of the dogfish, *Squalus acanthias* L. / B. B. Rae // Marine Research (Scotland). – 1967a. – Vol. 4. – 19 p.
- Rae, B. B. The food of cod in the North Sea and on the west of Scotland grounds / B. B. Rae // Marine Research (Scotland). – 1967b. – Vol. 1. – P. 1-68.
- Rae, B. B. The food of cod on Faroese Grounds / B. B. Rae // Marine Research (Scotland). – 1967c. – Vol. 6. – 23 p.
- Rae, B. B. The food of cod in Icelandic waters / B. B. Rae // Marine Research (Scotland). – 1968. – Vol. 6. – P. 19.
- Rae, B. B. Notes on the food of nine species of elasmobranch (Part I) and nine species of demersal teleost (Part II) fishes from Scottish waters / B. B. Rae, R. G. J. Shelton // ICES C.M. 1982/G:56. – 5 p.
- Rafail, S. Z. A statistical analysis of ration and growth relationship of plaice (*Pleuronectes platessa*) / S. Z. Rafail // J. Fish. Res. Board Can. – 1968. – Vol. 25, № 4. – P. 717-732.
- Raitt, D. F. S. The food and feeding of *Gadus esmarkii* (Nilsson) compared with 0-group of haddock and whiting / D. F. S. Raitt // ICES C.M. Gadoid Committee. Doc. No. 101. – 1961. – 2 p.
- Raitt, D. F. S. Synopsis of biological data on the Norway Pout, *Trisopterus esmarkii* (Nilsson, 1855) / D. F. S. Raitt // FAO Fish. Biol. Synopses. – 1968. – Vol. 33(1). – P. 1-38.

Raitt, D. F. S. The food of *Gadus esmarkii* (Nilsson) and a comparison with its planktonic environment / D. F. S. Raitt, J. A. Adams // ICES C.M. Gadoid Committee. Doc. No. 80. 1962. – 2 p.

Raitt, D. F. S., Adams J.A. The food and feeding of *Gadus esmarkii* (Nilsson) in the northern North Sea / D. F. S. Raitt, J. A. Adams // Marine Research (Scotland). – 1965. – Vol. 3. – P. 1-28.

Rankine, P. W. Predation on herring larvae and eggs by sand-eels *Ammodytes marinus* (Rait) and *Hyperoplus lanceolatus* (Lesauvage) / P. W. Rankine, J. A. Morrison // J. Mar. Biol. Ass. UK. – 1989. – Vol. 69, № 2. – P. 493-498.

Rasmussen, O. I. Life, history parameters and vertical distribution of *Maurollicus muelleri* in Masfjorden in summer / O. I. Rasmussen, J. Giske // Marine Biology. – 1994. – Vol. 120 (4). – P. 649-664.

Rätz, H.-J. Structures and changes of the demersal fish assemblage off Greenland, 1982–96 / H.-J. Rätz // NAFO Scientific Council Studies. – 1999. – Vol. 32. – P. 1-15.

Records of post-smolt Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the Faroe-Shetland Channel in June 1996 / R. G. J. Shelton, W. R. Turrell, A. MacDonald [et al.] // Fisheries Research. – 1997. – Vol. 31, № 1-2. – P. 159-162.

Reddin, D. G. Ocean life of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the Northwest Atlantic / D. G. Reddin // Atlantic Salmon: Planning for the Future / eds.: D. Mills, D. Piggins. – Portland, Oregon: Timber Press, 1988. – P. 483-511.

Relini Orsi, L. Remarks on feeding of *Galeus melastomus* from Ligurian bathyal grounds / L. Relini Orsi, M. Wurtz // Quad. Lab. Tecnol. Pesca, Ancona. – 1975. – Vol. 2, № 1. – P. 17-36.

Relini Orsi, L. Ricerche sull'alimentazione di *Etmopterus spinax* (Chondrichthyes, Squalidae) (Research on the food habits of *Etmopterus spinax* (Chondrichthyes, Squalidae)) / L. Relini Orsi, M. Wurtz // Boll. Pesca Piscic. Idrobiol. – 1976. – Vol. 31, № 1-2. – P. 257-265.

Report of the Arctic Fisheries Working Group (AFWG), 28 April – 4 May 2011, Hamburg, Germany // ICES C.M. 2011/ACOM:05. – 659 p.

Report of the Arctic Fisheries Working group // ICES C.M. 2006/ACFM:25. – 594 p.

Report of the North Western Working Group // ICES C.M. 2006/ACFM: 26. – 612 p.

Report of the Northern Pelagic and Blue Whiting Fisheries Working Group // ICES C.M. 2006/ACFM:05. – 241 p.

Report of the Working Group on the Assessment of Demersal Stocks in the North Sea and Skagerrak (WGNSSK), 5-14 September 2006, ICES Headquarters / ACFM:35. – 1160 p.

Report of the Working Group on Widely Distributed Stocks (WGWIDE), 28 August – 3 September 2010, Vigo, Spain // ICES C.M. 2010/ACOM:15. – 612 p.

Report on the diet of the blue whiting in the Barents Sea in the summer 2005 and in the winters of 2002 and 2006 / I. M. Beck, K. B. Eriksen, M. Heino [et al.] // Fisker og havet 10/2006. – 2006. – 17 p.

Resilience and stability of north Labrador Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, subject to exploitation and environmental variability / J. B. Dempson, M. Shears, G. Furey [et al.] // Environmental Biology of Fishes. – 2008. – Vol. 82, № 1. – P. 57-67.

Resource utilization by deep-sea sharks at the Le Danois Bank, Cantabrian Sea, north-east Atlantic Ocean / I. Preciado, J. E. Cartes, A. Serrano [et al.] // J. Fish Biol. – 2009. – Vol. 75(6). – P. 1331-1355.

Rex, M. A. Latitudinal gradients of species richness in the deep-sea benthos of the North Atlantic / M. A. Rex, C. T. Stuart, G. Coyne // Proceedings of the National Academy of Sciences USA. – 2000. – Vol. 97, № 8. – P. 4082-4085.

Rice, J. Patterns of change in the size spectra of numbers and diversity of the North Sea fish assemblage, as reflected in surveys and models / J. Rice, H. Gislason // ICES J. Mar. Sci. – 1996. – Vol. 53, № 6. – P. 1214-1225.

Rijnsdorp, A. D. Feeding of plaice, *Pleuronectes platessa*, and sole *Solea solea* in relation to the effects of bottom trawling / A. Rijnsdorp, B. Vingerhoed // J. Sea Res. – 2001. – Vol. 45, № 3-4. – P. 219-230.

Rindorf, A. Diel feeding pattern of whiting in the North Sea / A. Rindorf // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 2003. – Vol. 249. – P. 265-276.

Rist, F. T. Diet of cod, haddock and saithe related to the capelin spawning migration: Cand. Scient. Thesis / F. T. Rist // Departement of Fisheries and Marine Ecology, University of Bergen, Norway, 2005. – 61 p.

Robb, A. P. Observations on the food and diel feeding behaviour of pelagic 0-group gadoids in the northern North Sea / A. P. Robb // J. Fish Biol. – 1981. – Vol. 18, № 2. – P. 183-194.

Robb, A. P. The food of five gadoid species during the pelagic 0-group phase in the northern North Sea / A. P. Robb, J. R. G. Hislop // J. Fish Biology. – 1980. – Vol. 16, № 2. – P. 199-217.

Robb, A. P. The food of *Galeus melastomus*, *Gadiculus argenteus thori*, *Trisopterus esmarkii*, *Rhinonemus cimbrius*, and *Glyptocephalus cynoglossus* (Pisces) caught during the day with shrimp trawl in a West-Norwegian fjord / A. P. Robb, J. R. G. Hislop // Sarsia. – 1981. – Vol. 66, № 2. – P. 109-127.

Robinson, C. K. Stomach contents of spiny dogfish (*Squalus acanthias*) caught near the Qualicum and Fraser Rivers, April-May, 1980-1981 / C. K. Robinson, L. A. Lapi, E. W. Carter // Can. Man. Rep. Fish. Aquat. Sci. – 1982. – Vol. 1656. – 21 p.

Rochet, M. J. Which community indicators can measure the impact of fishing? A review and proposals / M. J. Rochet, V. M. Trenkel // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 2003. – Vol. 60, № 1. – P. 86-99.

Rodriguez-Marin, E. Feeding of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in 3LMNO NAFO Regulatory Area Divisions (Northwest Atlantic), 1991-1994 / E. Rodriguez-Marin, E. de Cardenas, J. Paz // NAFO SCR Doc. 97/37, Serial No. N2869. – 1997. – 10 p.

Rodriguez-Marin, E. Feeding patterns of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in Flemish Pass (Northwest Atlantic) / E. Rodriguez-Marin, A. Punzón, J. Paz // NAFO Scientific Council Studies. – 1995. – Vol. 23. – P. 43-54.

Roemmich, D. Climatic warming and the decline of zooplankton in the California current / D. Roemmich, J. McGowan // Science. – 1995. – Vol. 267. – P. 1324-1326.

Rogers, S. I. Changes in the demersal fish assemblages of British coastal waters during the 20th century / S. I. Rogers, J. R. Ellis // ICES J. Mar. Sci. – 2000. – Vol. 57, № 4. – P. 866-881.

Rogers, S. I. Factors affecting the annual abundance and regional distribution of English inshore demersal fish populations: 1973 to 1995 / S. I. Rogers, R. S. Millner // ICES J. Mar. Sci. – 1996. – Vol. 53, № 6. – P. 1094-1112.

Román, E. Condition and feeding of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the North Atlantic with emphasis on the Flemish Cap / E. Román, C. González, X. Paz // J. Northwest Atl. Fish. Sci. – 2005. – Vol. 37. – P. 165-179

Román, E. Food and feeding of most abundant fish species in Flemish Cap / E. Román, C. González, E. Ceballos // NAFO SCR Doc. 04/58, Serial No. N5018. – 2004. – 17 p.

Rose, G. A. Hyperaggregation of fish and fisheries: how catch-per-unit-effort increased as the northern cod (*Gadus morhua*) declined / G. A. Rose, D. W. Kulka // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1999. – Vol. 56, Suppl. 1. – P. 118-127.

Rose, G. A. Reconciling overfishing and climate change with stock dynamics of Atlantic cod (*Gadus morhua*) over 500 years / G. A. Rose // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 2004. – Vol. 61, № 9. – P. 1553-1557.

Russell, F. S. The Egg and Planktonic Stages of British Marine Fishes / F. S. Russell. – London; New-York; San Francisco: Academic press, 1976. – 524 p.

Russian-American long-term census of the Arctic: benthic fishes trawled in the Chukchi Sea and Bering Strait, August 2004 / C. W. Mecklenburg, D. L. Stein, B. A. Sheiko [et al.] // Northwestern Naturalist. – 2007. – Vol. 88. – P. 168-187.

Ryland, J. S. The feeding of plaice and sand-eel larvae in the southern North Sea / J. S. Ryland // J. Mar. Biol. Ass. UK. – 1964. – Vol. 44, № 2. – P. 343-364.

Sameoto, D. D. Feeding of lantern fish *Benthoosema glaciale* off the Nova Scotia Shelf / D. D. Sameoto // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1988. – Vol. 44. – P. 113-129.

Sameoto, D. D. Feeding ecology of the lantern fish *Benthoosema glaciale* in a subarctic region / D. D. Sameoto // Polar Biology. – 1989. – Vol. 9, № 3. – P. 161-178.

Samyshev, E. Z. Feeding patterns of some species of Myctophidae and *Maurolicus muelleri* caught in the sound-dispersing layers in the north-western African area / E. Z. Samyshev, S. V. Schetinkin // Annales Biol. Copenh. – 1973. – Vol. 28 (1971). – P. 212-215.

Santos, J. dos Aspects of the eco-physiology of predation in Atlantic cod, *Gadus morhua morhua* L.: Dr. scient. Thesis / J. dos Santos. – University of Tromsø. – 1990. – 116 p.

Santos, J. dos Gastric emptying in cod, *Gadus morhua* L.: effect of food particle size and dietary energy content / J. dos Santos, M. Jobling // J. Fish Biol. – 1988. – Vol. 33, № 4. – P. 511-516.

Santos, J. dos Gastric emptying in cod, *Gadus morhua* L.: emptying and retention of indigestible solids / J. dos Santos, M. Jobling // J. Fish Biol. – 1991a. – Vol. 38, № 2. – P. 181-197.

Santos, J. dos Factors affecting gastric evacuation in cod *Gadus morhua* L. fed single-meals of natural prey / J. dos Santos, M. Jobling // J. Fish Biol. – 1991b. – Vol. 38, № 5. – P. 697-713.

Santos, J. dos Test of a food consumption model for the Atlantic cod / J. dos Santos, M. Jobling // ICES J. Mar. Sci. – 1995. – Vol. 52, № 2. – P. 209-219.

Savenkoff, C. Main prey and predators of capelin (*Mallotus villosus*) in the northern and southern Gulf of St. Lawrence during the mid-1980s and mid-1990s / C. Savenkoff, F. Grégoire, D. Chabot // Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. – 2004. – Vol. 2551. – 30 p.

Savvatimsky, P. I. Biological aspects of roughhead grenadier (*Macrourus berglax* L.) from longline catches in the Eastern Grand Bank Area, 1982 / P. I. Savvatimsky // NAFO Scientific Council Studies. – 1984. – Vol. 7. – P. 45-51.

Savvatimsky, P. I. Investigations of roughhead grenadier (*Macrourus berglax* L.) in the Northwest Atlantic, 1967-83 / P. I. Savvatimsky // NAFO Scientific Council Studies. – 1989. – Vol. 13. – P. 59-75.

Scott, W. B. Atlantic Fishes of Canada / W. B. Scott, M. G. Scott // Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. – 1988. – Vol. 219. – 731 p.

Seals, cod and forage fish: A comparative exploration of variations in the theme of stock collapse and ecosystem change in four Northwest Atlantic ecosystems / A. Bundy, J. J. Heymans, L. Morissette [et al.] // Progress in Oceanography. – 2009. – Vol. 81, № 1-4. – P. 188-206.

Shackell, N. L. Larval fish diversity on the Scotian Shelf / N. L. Shackell, K. T. Frank // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 2000. – Vol. 57, № 9. – P. 1747-1760.

Shelton, P. A. Should depensation be dismissed as a possible explanation for the lack of recovery of the northern cod (*Gadus morhua*) stock? / P. A. Shelton, B. P. Healey // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1999. – Vol. 56, № 9. – P. 1521-1524.

Sherman, K. Variability and management of large marine ecosystems / K. Sherman, L. M. Alexander // AAAS Selected Symposium 99. – Boulder, Colorado: Westview Press, 1986. – 319 p.

Shevelev, M. S. Wolffish / M. S. Shevelev, E. Johannesen // The Barents Sea: ecosystem, resources, management. Half a century of Russian-Norwegian cooperation / eds.: T. Jakobsen, V. Ozhigin. – Trondheim: Tapir Academic Press, 2011. – P. 329-465.

Shvagzhdis, A. P. Feeding peculiarities of Greenland halibut from the Norwegian-Barents Sea stock in 1980-1989 / A. P. Shvagzhdis // ICES C.M. 1990/G:12. – 18 p.

Sigurðsson, T. Aspects of the feeding of capelin (*Mallotus villosus*) during autumn and early winter in the waters north of Iceland / T. Sigurðsson, O. S. Astthorsson // ICES C.M. 1991/H:49. – 16 p.

Silva, S. S. de Food and feeding habits of the herring, *Clupea harengus* and sprat, *C. sprattus* in inshore waters on the west coast of Scotland / S. S. de Silva // Marine Biology. – 1973. – Vol. 20, № 4. – P. 282-290.

Sims, D. W. Determination of zooplankton characteristics in the presence of surface feeding basking sharks *Cetorhinus maximus* / D. W. Sims, D. A. Merrett // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1997. – Vol. 158. – P. 297-302.

Sims, D. W. Selective foraging behaviour of basking sharks on zooplankton in a small-scale front / D. W. Sims, V. A. Quayle // Nature. – 1998. – Vol. 393. – P. 460-464.

Sims, D. W. Threshold foraging behaviour of basking sharks on zooplankton: life on an energetic knife-edge? / D. W. Sims // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. – 1999. – Vol. 266 (1427). – P. 1437-1443.

Sims, D. W. Sieving a living: a review of the biology, ecology and conservation status of the plankton-feeding basking shark *Cetorhinus maximus* / D. W. Sims // Advances in Marine Biology. – 2008. – Vol. 54. – P. 171-220.

Sinclair, A. F. Why have groundfish stocks declined? Chapter 3 / A. F. Sinclair, S. A. Murawski // Northwest Atlantic groundfish: perspectives on a fishery collapse / eds.: J. Boreman [et al.]. – American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, 1997. – P. 71-93.

Singh-Renton, S. Feeding of small whiting (*Merlangius merlangus*) in the central and southern North Sea / S. Singh-Renton, P. J. Bromley // J. Mar. Biol. Ass. UK. – 1999. – Vol. 79, № 5. – P. 957-960.

Size, locality and seasonally related feeding preferences of common wolffish (*Anarhichas lupus* L.) from north-Norwegian waters / I.-B. Falk-Petersen, P. Kanapathippilai, R. Primicerio [et al.] // Mar. Biol. Res. – 2010. – Vol. 6, 2. – P. 201-212.

Skates in the Barents Sea: stock status and catch by fishing fleet / K. V. Drevetnyak, A. V. Dolgov, K. M. Sokolov [et al.] // ICES C.M. 2005/N:11 – 13 p.

Skjæraasen, J. E. Distribution and feeding ecology of *Raja radiata* in the northeastern North Sea and Skagerrak (Norwegian Deep) / J. E. Skjæraasen, O. A. Bergstad // ICES J. Mar. Sci. – 2000. – Vol. 57, № 4. – P. 1249-1260.

Skjæraasen, J. E. Skater (Pisces: Rajidae) i Norskerenna og langs Norsk kontinentalskråning: Utbredelse, ernæring og biologi: Cand.scient. thesis / J. E. Skjæraasen; Norwegian University of Science and Technology. – Trondheim, 1998. – 89 s.

Smith, J. M. Using assemblage data in ecological indicators: A comparison and evaluation of commonly available statistical tools / J. M. Smith, M. E. Mather // Ecol. Indicators. – 2012. – Vol. 13, № 1. – P. 253-262.

Snelgrove, P. V. R. Structure of the deep demersal fish fauna off Newfoundland / P. V. R. Snelgrove, R. L. Haedrich // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1985. – Vol. 27. – P. 99-107.

Solmundsson, J. Trophic ecology of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) on the Icelandic continental shelf and slope / J. Solmundsson // Mar. Biol. Res. – 2007. – Vol. 3, № 3 (4). – P. 231-242.

Sorbe, J. C. The diet of *Micromesistius poutassou* (Risso, 1826) in the South of the Bay of Biscay / J. C. Sorbe // Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes Nantes. – 1980. – Vol. 44, № 3. – P. 245-255.

Sparholt, H. Verification of multispecies interactions in the North Sea by trawl survey data on Norway pout (*Trisopterus esmarkii*) / H. Sparholt, L. I. Larsen, J. R. Nielsen // ICES J. Mar. Sci. – 2002. – Vol. 59, № 6. – P. 1270-1275.

Spatial patterns of infauna, epifauna, and demersal fish communities in the North Sea / H. Reiss, S. Degraer, G. C. A. Duineveld [et al.] // ICES J. Mar. Sci. – 2010. – Vol. 67, № 2. – P. 278-293.

Spatial structuring of fish community in association with environmental variables in the coastal Gulf of Maine / Y. Zhang, D. Brzezinski, J. H. Chang [et al.] // J. Northwest Atl. Fish. Sci. – 2011. – Vol. 43. – P. 47-64.

Steele, D. H. The Redfish (*Sebastes marinus* L.) in the Western Gulf of St. Lawrence / D. H. Steele // J. Fish. Res. Board Can. – 1957. – Vol. 14, № 6. – P. 899-924.

Steele, D. H. Pollock (*Pollachius virens* (L.)) in the Bay of Fundy / D. H. Steele // J. Fish. Res. Board Can. – 1963. – Vol. 20, № 5. – P. 1267-1314.

Stehlik, L. L. Essential Fish Habitat Source Document: Spiny Dogfish, *Squalus acanthias*, Life History and Habitat Characteristics [Electronic resource] / L. L. Stehlik. – 2nd ed. – 2007. – 52 p. – (NOAA Technical Memorandum NMFS-NE-203). – Mode of access: <http://www.nefsc.noaa.gov/publications/tm/tm203/tm203.pdf>. – Загл. с экрана. – АНГЛ.

Stehmann, M. Rajidae / M. Stehmann, P. Burkel // Fishes of the north-eastern Atlantic and Mediterranean // eds.: P. J. P. Whitehead [et al.]. – UNESCO. – Paris, 1984. – Vol. 1. – P. 163-196.

Steinarsson, B. The food of lemon sole (*Microstomus kitt* Walbaum), megrim (*Lepidorhombus whiffiagonis* Walbaum) and witch (*Glyptocephalus cynoglossus* L.) in Icelandic waters / B. Steinarsson // Meeresforschungen. – 1979. – Vol. 27, № 3. – P. 156-171.

Stevens, G. C. The latitudinal gradients in geographical range: how so many species co-exist in the tropics / G. C. Stevens // Amer. Naturalist. – 1989. – Vol. 133. – P. 240-256.

Stevens, J. D. Stomach content of the blue shark (*Prionace glauca* L.) off south-west England / J. D. Stevens // J. Mar. Biol. Ass. UK. – 1973. – Vol. 53, № 2. – P. 357-361.

Stomach analyses of Baltic salmon from 1959–1962 and 1994–1997: possible relations between diet and yolk-sac-fry mortality (M74) / S. Hansson, L. Karlsson, E. Ikonen [et al.] // J. Fish Biol. – 2001. – Vol. 58, № 6. – P. 1730-1745.

Stomach contents of silver hake, *Merluccius bilinearis*, and Atlantic cod, *Gadus morhua*, and estimation of their daily ration / E. G. Durbin, A. G. Durbin, R. W. Langton [et al.] // Fishery Bulletin. – 1983. – Vol. 81, № 3. – P. 437-450.

Structural changes in the macroplankton–pelagic fish–cod trophic complex caused by climatic effects / E. L. Orlova, A. V. Dolgov, P. E. Renaud [et al.] // *Mar. Biol. Res.* – 2013. – Vol. 9. – № 9. – P. 851-866.

Süfke, L. Body size, sex ratio and diet composition of *Arctogadus glacialis* (Peters, 1874) (Pisces: Gadidae) in the Northeast Water Polynya / L. Süfke, D. Piepenbutg, C. F. von Dorrien // *Polar Biology.* – 1998. – Vol. 20. – P. 357-363.

Summers, R. W. The diet and feeding behaviour of the flounder *Platichthys flesus* (L.) in the Ythan Estuary, Aberdeenshire, Scotland / R. W. Summers // *Estuarine and Coastal Marine Science.* – 1980. – Vol. 11. – P. 217-232.

Sunksen, K. Biomass and Abundance of Demersal Fish Stocks off West Greenland Estimated from the Greenland Shrimp Survey, 1988-2005 / K. Sunksen, M. Storr-Paulsen, O. A. Jorgensen, O.A. // NAFO SCR Doc. 06/28 Serial No. N5247. – 2006. – 30 p.

Survey report from the joint Norwegian/Russian ecosystem survey in the Barents Sea, August – September 2010 // Joint IMR/PINRO report series, 2010-4. – 108 p.

Swain, D. P. Annual variation in temperature selection by Atlantic cod *Gadus morhua* in the southern Gulf of St. Lawrence, Canada, and its relation to population size / D. P. Swain, D. L. Kramer // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1995. – Vol. 116. – P. 11-23.

Swain, D. P. Pelagic fishes and the cod recruitment dilemma in the Northwest Atlantic / D. P. Swain, A. F. Sinclair // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 2000. – Vol. 57, № 7. – P. 1321-1325.

Templeman, W. The life history of the spiny dogfish, *Squalus acanthias* and the vitamin A values of dogfish liver oil / W. Templeman // *Newfoundland Dept. Nat. Resour. Res. Bull. (Fisheries).* – 1944. – Vol. 15. – P. 1-102.

Templeman, W. Stomach contents of the thorny skate, *Raja radiata*, from the Northwest Atlantic / W. Templeman // *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* – 1982. – Vol. 3. – P. 123-126.

Templeman, W. Stomach Contents of the Atlantic Wolffish (*Anarhichas lupus*), from the Northwest Atlantic / W. Templeman // *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* – 1985. – Vol. 8. – P. 49-51.

Templeman, W. Contribution to the Biology of the Spotted Wolffish (*Anarhichas minor*) in the Northwest Atlantic / W. Templeman // *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* – 1986. – Vol. 7. – P. 47-55.

The Barents Sea / V. K. Ozhigin, R. B. Ingvaldsen, H. Loeng [et al.] // *The Barents Sea: ecosystem, resources, management. Half a century of Russian-Norwegian cooperation* / eds.: T. Jakobsen, V. K. Ozhigin. – Trondheim: Tapir Academic Press, 2011. – P. 39-76.

The Barents Sea skates: using the fishery-independent surveys for estimation of long-term trends in relative abundance and possible considerations to reduce their bycatch / K. V. Drevetnyak, D. V. Prozorkevich, A. V. Dolgov [et al.] // *ICES CM 2010/E:03.* – 16 p.

The collapse of cod in Eastern Canada: the evidence from tagging data / R. A. Myers, N. J. Barrowman, J. M. Hoenig [et al.] // *ICES J. Mar. Sci.* – 1996. – V. 53, №3. – P.629-640.

The diet and consumption of dominant fish species in the upper Scheldt estuary, Belgium / J. Maes, L. de Brabandere, F. Ollevier [et al.] // *J. Mar. Biol. Ass. UK.* – 2003. – Vol. 83, № 3. – P. 603-612.

The diet and food consumption of whiting (*Merlangius merlangus*) in the North Sea / J. R. G. Hislop, A. P. Robb, M. A. Bell [et al.] // *ICES J. Mar. Sci.* – 1991. – Vol. 48, № 2. – P. 139-156.

The diet of the blue shark (*Prionace glauca* L.) in Azorean waters. Arquipélago / M. R. Clarke, D. C. Clarke, H. R. Martins [et al.] // Life and Marine Sciences (Ponta Delgada). – 1996. – Vol. 14A. – P. 41-56.

The distribution, structure and diversity of fish assemblages in the Irish Sea / J. R. Ellis, M. J. Armstrong, S. I. Rogers [et al.] // Marine biodiversity in Ireland and adjacent waters / Ed. J. D. Nunn. – Ulster Museum; Belfast, 2002. – P. 93-114

The dynamic role of pollock (*Pollachius virens*) as a predator in the Northeast US continental shelf ecosystem: a multi-decadal perspective / M. C. Tyrrell, J. S. Link, H. Moustahfid [et al.] // J. Northwest Atl. Fish. Sci. – 2007. – Vol. 38. – P. 53-65.

The effect of abiotic and biotic factors on the importance of macroplankton in the diet of Northeast Arctic cod in recent years / E. L. Orlova, A. V. Dolgov, G. B. Rudneva [et al.] // ICES J. Mar. Sci. – 2005. – Vol. 62, № 7. – P. 1463-1474.

The effect of temperature and fish size on growth and feed efficiency ratio of juvenile spotted wolffish *Anarhichas minor* / A. K. Imsland, A. Foss, L. O. Sparboe [et al.] // J. Fish Biol. – 2006. – Vol. 68, № 4. – P. 1107-1122.

The feeding ecology of 0 year-group turbot *Scophthalmus maximus* and brill *Scophthalmus rhombus* on Irish west coast nursery grounds / P. S. Haynes, D. Brophy, F. De Raedemaeker [et al.] // J. Fish Biol. – 2011. – Vol. 79, № 7. – P. 1866-1882.

The food of juvenile *Coryphaenoides rupestris*, 1795 (Pisces, Macrouridae) in the Skagerrak / J. Mauchline, O. A. Bergstad, J. D. M. Gordon [et al.] // Sarsia. – 1994. – Vol. 79, № 3. – P. 163-164.

The interaction between temperature and size on growth of juvenile turbot / A. K. Imsland, L. M. Sunde, A. Folkvord [et al.] // J. Fish. Biol. – 1996. – Vol. 49 (5). – P. 926-940.

The marine fishes of Jan Mayen Island, NE Atlantic – past and present / R. Wienerroither, K. H. Nedreaas, F. Uiblein [et al.] // Marine Biodiversity. – 2011. – Vol. 41, № 3. – P. 395-411.

The relationship between plankton, capelin and cod under different temperature conditions / E. L. Orlova, V. D. Boitsov, A. V. Dolgov [et al.] // ICES J. Mar. Sci. – 2005. – Vol. 62, № 7. – P. 1281-1292.

The taxonomic status of *Theragra finnmarchica* Koefoed, 1956 (Teleostei: Gadidae): perspectives from morphological and molecular data / I. Byrkjedal, D. J. Rees, J. S. Christiansen [et al.] // J. Fish Biol. – 2008. – Vol. 73, № 5. – P. 1183-1200.

Thermal niche of Atlantic cod *Gadus morhua*: limits, tolerance and optima / D. A. Righton, K. H. Andersen, F. Neat [et al.] // Mar. Ecol. Prog. Series. – 2010. – Vol. 420. – P. 1-13.

Thomas, R. Biological investigations on blue ling, *Molva dipterygia* (Pennant 1784 after O. F. Müller 1776), in the areas of the Faroe Islands and to the west of the Shetland Islands / R. Thomas // Archiv für Fischereiwissenschaft. – 1987. – Vol. 38. – P. 9-34.

Tjelmeland, S. Evaluation of long-term optimal exploitation of cod and capelin in the Barents Sea using the Bifrost model / S. Tjelmeland // Proc. of the 11th Joint Russian-Norwegian Symp.: Ecosystem dynamics and optimal long-term harvest in the Barents Sea fisheries (Murmansk, Russia, 15-17 August 2005) / ed. V. Shibanov. – IMR/PINRO Report series 2/2005. – P. 113-130.

Tjelmeland, S. MULTSPEC – A review of a multispecies modelling project for the Barents Sea / S. Tjelmeland, B. Bogstad // Fisheries Research. – 1998. – Vol. 37. – P. 127-142.

Torres, P. Preliminary results from feeding analysis for the most abundant demersal fishes in Flemish Cap during summer (1993-2000) / P. Torres, E. Rodríguez-Marín, I. Loureiro // NAFO SCR Doc. 00/60 Serial No. 4302. – 2000. – 9 p.

Tricas, T. C. Relationships of the blue shark, *Prionace glauca*, and its prey species near Santa Catalina Island, California / T. C. Tricas // Fishery Bulletin. – 1979. – Vol. 77, № 1. – P. 175-182.

Trites, A. W. Food webs in the ocean: who eats whom, and how much? / A. W. Trites // Responsible Fisheries in the Marine Ecosystem / eds.: M. Sinclair, G. Valdimarsson // FAO. – Wallingford: Rome and CABI Publishing. – 2003. – P. 125-123.

Trophic ecology of blue whiting in the Barents Sea / A. V. Dolgov, E. Johannesen, M. Heino [et al.] // ICES J. Mar. Sci. – 2010. – Vol. 67, № 3. – P. 483-493.

Trophic ecology of deep-water fishes associated with the continental slope of the eastern Norwegian Sea / O. Bjelland, O. A. Bergstad, J. Skjæraasen // Sarsia. – 2000. – Vol. 85, № 2. – P. 101-117.

Trophic ecology of sympatric Arctic gadoids, *Arctogadus glacialis* (Peters, 1872) and *Boreogadus saida* (Lepechin, 1774), in NE Greenland / J. S. Christiansen, H. Hop, E. M. Nilssen [et al.] // Polar Biology. – 2012. – Vol. 35, № 8. – P. 1247-1257.

Trophic relations of capelin *Mallotus villosus* and polar cod *Boreogadus saida* in the Barents Sea as a factor of impact on the ecosystem / E. L. Orlova, A. V. Dolgov, G. B. Rudneva [et al.] // Deep-Sea Res. II. – 2009. – Vol. 56, № 21-22. – P. 2054-2067.

Trophic relations of lesser-spotted catshark (*Scyliorhinus canicula*) and blackmouth catshark (*Galeus melastomus*) in the Cantabrian Sea / I. Olaso, F. Velasco, F. Sánchez [et al.] // J. Northwest Atlant. Fish. Sci. – 2005. – Vol. 35. – P. 481-494.

Tyler, A. V. Food resources division among northern marine demersal fishes / A. V. Tyler // J. Fish. Res. Board Can. – 1972. – Vol. 29, № 7. – P. 997-1003.

Using anthropogenic contaminants and stable isotopes to assess the feeding ecology of Greenland sharks / A. T. Fisk, S. A. Tittlemier, J. L. Pranschke [et al.] // Ecology. – 2002. – Vol. 83, № 8. – P. 2162-2172.

Valtysson, H. T. Distribution and feeding habits of eelpout species (*Lycodes* spp. Reinhardt, Pisces, Zoarcidae) on the continental slope and shelf, north-west, north and north-east of Iceland: Master thesis / H. T. Valtysson; University of Akureyri. – Iceland, 1995. – (In Icelandic with English summary).

Variations in diet, daily ration, and feeding periodicity of Pacific hake (*Merluccius productus*) and spiny dogfish (*Squalus acanthias*) off the lower west coast of Vancouver Island / R. W. Tanasichuk, D. M. Ware, W. Shaw [et al.] // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1991. – Vol. 48, № 11. – P. 2118-2128.

Vaske-Jr., T. Feeding habits of the blue shark (*Prionace glauca*) off the coast of Brazil / T. Vaske-Jr., R. P. Lessa, O. B. F. Gadig // Biota Neotropica. – 2009. – Vol. 9, № 3. – P. 55-60.

Vaske-Jr., T. Stomach content of blue sharks (*Prionace glauca*) and anequim (*Isurus oxyrinchus*) from oceanic waters of Southern Brazil / T. Vaske-Jr., G. Rincon-Filho // Revista Brasileira de Biologia. – 1998. – Vol. 58, № 3. – P. 445-452.

Velasco, F. The role of cephalopods as forage for the demersal fish community in the Southern Bay of Biscay / F. Velasco, I. Olaso, F. Sánchez // ICES C.M. 1998/M:26. – 15 p.

Vertical distribution and feeding patterns in fish foraging on the krill *Meganyctiphanes norvegica* / M. S. R. Onsrud, S. Kaartvedt, A. Røstad [et al.] // ICES J. Mar. Sci. – 2004. – Vol. 61, № 8. – P. 1278-1290.

Vertical distribution and trophic interactions of zooplankton and fish in Masfjorden, Norway / J. Giske, D. L. Aksnes, B. M. Balino [et al.] // *Sarsia*. – 1990. – Vol. 75, № 1. – P. 65-81.

Vesin, J. P. Feeding ecology of capelin (*Mallotus villosus*) in the Estuary and Western Gulf of St. Lawrence and its multispecies implications / J. P. Vesin, W. C. Leggett, K. W. Able // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 1981. – Vol. 38, № 3. – P. 257-267.

Villemarqué, J. H. de la Rapport préliminaire sur l'analyse des estomacs d'églefins récoltés en 1981 dans le cadre du programme d'échantillonnage d'estomacs de poissons en Mer du Nord / J. H. de la Villemarqué // *ICES C.M.* 1985/G:39. – 5 p.

Vlas, J. de Annual food intake by plaice and flounder in a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea, with special reference to consumption of regenerating parts of macrobenthic prey / J. de Vlas // *Netherlands Journal of Sea Research*. – 1979. – Vol. 13, № 1. – P. 117-153.

Vollen, T. Diet composition and feeding behaviour of juvenile Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the Svalbard area / T. Vollen, O. T. Albert, E. M. Nilssen // *J. Sea Res.* – 2004. – Vol. 51, № 3-4. – P. 251-259.

Vollen, T. Diett of demografi hos blåkkeit i oppveksstområdene rundt Svalbard: Cand. Scient / T. Vollen; Oppgave i marine biologi, Universitetet i Tromsø. – 1998.

Waiwood, K. G. Food habits and consumption rates of cod from the southwestern Gulf of St. Lawrence (1979) / K. G. Waiwood, J. Majkowski, G. Keith // *Can. Atl. Fish. Sci. Advis. Comm. Res. Doc.* 80/37. – 1980. – 17 p.

Walker, P. A. Long-term changes in ray populations in the North Sea / P. A. Walker, H. J. L. Heessen // *ICES J. Mar. Sci.* – 1996. – Vol. 53, № 6. – P. 1085-1093.

Walker, T. *Galeorhinus galeus* fisheries of the world / T. Walker // Case studies of the management of elasmobranch fisheries / ed. R. Shotton // *FAO Fisheries and Aquaculture Technical Papers*. – 1999. – Vol. 378, № 2. – P. 728-773.

Walters, C. Lessons for stock assessment from the northern cod collapse / C. Walters, J.-J. Maguire // *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. – 1996. – Vol. 6, № 2. – P. 125-137.

Weijerman, M. Regime shifts in marine ecosystems of the North Sea and Wadden Sea / M. Weijerman, H. J. Lindeboom, A. F. Zuur // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 2005. – Vol. 298. – P. 21-39.

Weslawski, J. M. Notes on fishes in Hornsund fjord area (Spitsbergen) / J. M. Weslawski, W. Kulinski // *Polish Polar Research*. – 1989. – Vol. 10, № 2. – P. 241-250.

Westgard, I. Programs for handling analyses of stomach content data / I. Westgard // *ICES CM* 1982/H:21. – 43 p.

What is the carrying capacity for fish in the ocean? A meta-analysis of populations dynamics of North Atlantic cod / R. A. Myers, B. R. MacKenzie, K. G. Bowen [et al.] // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 2001. – Vol. 58, № 7. – P. 1464-1476.

Wheeler, A. The fishes of the British Isles and North-West Europa / A. Wheeler. – London; Melbourne; Toronto: McMillan Co, 1969. – 672 p.

Williams, T. The distribution of chondrichthyans along the northern coast of Norway / T. Williams, K. Helle, M. Aschan // *ICES J. Mar. Sci.* – 2008. – Vol. 65, № 7. – P. 1161-1174.

Witch Flounder, *Glyptocephalus cynoglossus*, Life History and Habitat Characteristics / L. M. Cargnelli, S. J. Griesbach, D. B. Packer [et al.] // *NOAA Technical Memorandum NMFS-NE-139*. – 1999. – 29 p.

Woll, A. Breiflabb langs norskekysten: Fiske, biologi og bestandsgrunnlag / A. Woll, K. H. Nedreaas, B. I. Staalesen // *Fiskets Gang*. – 1995. – Vol. 2. – S. 19-26.

Woll, A. K. Diet composition and intra-specific competition of young Greenland halibut around southern Greenland / A. K. Woll, A. C. Gundersen // J. Sea Res. – 2004. – Vol. 51, № 3-4. – P. 243-249.

Wood, R. J. Some observations on the biology of the greater silver smolt, particularly in the north-eastern Atlantic Ocean / R. J. Wood, D. F. S. Raitt // Rapp. P.-v. Réun. – Cons. permanent Int. Explor. Mer. – 1968. – Vol. 158. – P. 64-73.

Yang, M. S. Food habits and daily ration of Greenland halibut, *Reinhardtius hippoglossoides*, in the eastern Bering Sea / M. S. Yang, P. A. Livingston // Fishery Bulletin. – 1988. – Vol. 86, № 4. – P. 675-690.

Yano, K. Distribution, reproduction and feeding of the Greenland shark *Somniosus (Somniosus) microcephalus*, *Somniosus (Somniosus) pacificus* and *Somniosus (Somniosus) antarcticus* / K. Yano, J. D. Stevens, L. J. Compagno // J. Fish Biol. – 2007. – Vol. 70, № 2. – P. 374-390.

Yaragina, N. A. Ecosystem structure and resilience – A comparison between the Norwegian and the Barents Sea / N. A. Yaragina, A. V. Dolgov. – Deep Sea Res. II. – 2009. – Vol. 56, № 21-22. – P. 2141-2153.

Year-to year dynamics of trophic links of the main commercial fishes in the Barents Sea as indicating the state of ecosystem / E. L. Orlova, A. V. Dolgov, S. V. Belikov [et al.] // Ecosystem dynamics and optimal long-term harvest in the Barents Sea fisheries: Proc. of the 11th Russian-Norwegian Symp. (Murmansk, 15-17 Aug. 2005) / IMR, PINRO. – Murmansk: PINRO Press. – 2005. – P. 42-66.

Young, B. de On recruitment distribution of Atlantic cod (*Gadus morhua*) off Newfoundland / B. de Young, G. A. Rose // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1993. – Vol. 50, № 12. – P. 2729-2741.

Zaera, D. Occurrence of the velvet belly, *Etmopterus spinax* (Elasmobranchii: Etmopteridae) in Angolan waters, south-east Atlantic / Z. Zaera // J. Mar. Biol. Ass. UK. – 2005. – Vol. 85, № 5. – P. 1119-1120.

Zamarro, J. Feeding behaviour of the American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) on the southern Grand Bank of Newfoundland / J. Zamarro // Netherlands Journal of Sea Research. – 1992. – Vol. 29, № 1-3. – P. 229-238.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	5
1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА.....	6
1.1. Оценка видового состава и структуры ихтиофауны Баренцева моря.....	8
1.1.1. Исследовательские съемки.....	9
1.1.2. Данные наблюдателей ПИНРО на научно-промысловых судах.....	16
1.2. Условия обитания рыб.....	16
1.3. Показатели характеристик ихтиоценоза.....	16
1.4. Изучение питания и пищевых взаимоотношений рыб Баренцева моря.....	17
2. СОСТАВ И СТРУКТУРА ИХТИОФАУНЫ БАРЕНЦЕВА МОРЯ.....	24
2.1. Видовой состав ихтиофауны Баренцева моря.....	25
2.1.1. Новые для Баренцева моря виды.....	34
2.2. Общая характеристика ихтиофауны.....	39
2.3. Экологическая характеристика ихтиофауны	41
2.4. Сравнение ихтиофауны Баренцева моря и морей Арктики и Северной Атлантики.....	42
3. УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ И ИХ ВЛИЯНИЕ НА РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ.....	46
3.1. Глубина обитания.....	48
3.2. Придонная температура.....	56
3.3. Придонная соленость.....	64
3.4. Влияние условий обитания на распределение рыб в Баренцевом море.....	72
4. СТРУКТУРА И ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА ИХТИОЦЕНА БАРЕНЦЕВА МОРЯ.....	80
4.1. Размерная структура сообществ рыб Баренцева моря.....	82
4.2. Распространение различных видов рыб в Баренцевом море.....	83
4.3. Влияние океанографических характеристик на распределение рыб в Баренцевом море.....	87
4.4. Типы донных ихтиоценозов в Баренцевом море.....	89
4.4.1. Идентификация типов донных ихтиоценозов.....	89
4.4.2. Видовой состав ихтиоценозов.....	97
4.4.3. Биомасса и численность доминирующих видов рыб в ихтиоценозах.....	99
4.4.4. Влияние глубины и температуры воды на состав ихтиоценозов.....	100
4.5. Межгодовая динамика численности отдельных видов и зоогеографических групп в целом.....	102
5. ПИТАНИЕ РЫБ И ПИЩЕВЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ В ИХТИОЦЕНЕ.....	110
5.1. Питание отдельных видов.....	110
5.2. Трофические группировки рыб.....	235
6. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ДАННЫХ О СТРУКТУРЕ И ТРОФИЧЕСКИХ СВЯЗЯХ В ИХТИОЦЕНЕ ДЛЯ РЕГУЛИРОВАНИЯ МНОГОВИДОВОГО ПРОМЫСЛА В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ.....	239
6.1. Использование данных по потреблению промысловых гидробионтов в оценке запасов рыб.....	241
6.1.1. Потребление пищи рыбами массовых видов.....	241

6.1.1.1. Сравнение оценок потребления пищи треской и другими хищниками в Баренцевом море.....	250
6.2. Влияние структуры ихтиоценоза Баренцева моря на способность запаса трески к восстановлению.....	252
6.2.1. Состав и структура ихтиоценоза.....	253
6.2.2. Трофические группы и сходство питания рыб.....	257
6.2.3. Пространственно-временная дифференциация скоплений трески и других рыб.....	258
6.2.4. Сравнение особенностей сообществ рыб Баренцева моря и других важных экосистем для восстановления запаса трески.....	262
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	263
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ.....	265

**СОСТАВ,
ФОРМИРОВАНИЕ
И ТРОФИЧЕСКАЯ
СТРУКТУРА
ИХТИОЦЕНОВ
БАРЕНЦЕВА МОРЯ**

Редактор В. А. Гребнева
Технический редактор В. А. Гребнева
Художественное оформление Т. А. Поповой

Подписано в печать 11.10.2016 г.

Уч.-изд. л. 33,6. Усл. печ. л. 39,1.

Заказ 17.

Формат 60x84/8.

Тираж 80.

Издательство ПИНРО.

183038, Мурманск, ул. Книповича, 6, ПИНРО.