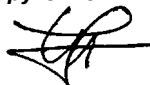


**МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
имени М.В. ЛОМОНОСОВА**

---

**Биологический факультет**

*На правах рукописи*



**ПОНОМАРЕВ  
Сергей Анатольевич**

**Питание и пищевые взаимоотношения рыб  
прибрежных экосистем Кандалакшского залива  
Белого моря**

**03.00.10 - ихтиология**

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

**МОСКВА 2004**

Работа выполнена на кафедре ихтиологии Биологического факультета Московского Государственного Университета им. М.В. Ломоносова

**Научный руководитель:** доктор биологических наук, профессор  
Новиков Георгий Геннадиевич

**Научный консультант:** доктор биологических наук, профессор  
Бурковский Игорь Васильевич

**Официальные оппоненты:**

доктор биологических наук Черняев Жерар Александрович  
кандидат биологических наук Булгакова Юлия Викторовна

**Ведущая организация:**

Северное отделение Полярного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии, г. Архангельск

Защита состоится 21 мая 2004г. в 15 ч. 30 мин. на заседании диссертационного совета Д 501.001.53 в Московском Государственном Университете им. М.В. Ломоносова по адресу: 119992 ГСП-2 Москва, Ленинские Горы, МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет, ауд.557.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке биологического факультета МГУ.

Автореферат разослан «20» апреля 2004г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета



Куга Т.И.

## ВВЕДЕНИЕ

Актуальность проблемы. Морская прибрежная зона - область наибольшего видового разнообразия и численности рыб и их пищевых объектов. Несмотря на ее относительную доступность для исследования, изучение трофических взаимоотношений рыб сопряжено здесь с рядом трудностей, обусловленных составом ихтиофауны, представленной преимущественно мигрантными видами, собирающими пищу на больших акваториях, занятыми несколькими экосистемами.

В большинстве работ по питанию рыб изучаются преимущественно промысловые виды. Как правило при этом в них не рассматривается вся совокупность сосуществующих видов, которая всегда включает некоторое количество менее ценных в промысловом отношении, но количественно значимых видов, выступающих конкурентами или объектами питания первых и являющихся, весьма важными компонентами природных экосистем, через которые осуществляются значительные потоки вещества и энергии. Исследование закономерностей существования сообщества многовидовой совокупности рыб должно стать неотъемлемой частью экологических исследований по мониторингу состояния водоемов.

При проведении исследования важно выбрать такую акваторию, которая физически полужамкнута, но одновременно репрезентативно отражает основные качества прибрежной зоны. Наиболее удобными оказываются акватории, ограниченные топографическими и гидрологическими факторами - небольшие заливы и губы, глубоко врезающиеся в материк и сообщающиеся с открытыми частями моря. На их примере возможно полноценное изучение пространственно-временной организации надвидовых структур рыб, их кормовой базы и трофических отношений между видами рыб и их жертв в пространственно-временном континууме.

Для объективного представления о питании и пищевых взаимоотношениях рыб необходим комплексный подход, основывающийся на изучении целого ряда факторов, включая широту спектров питания рыб, доступность пищевых объектов и их наличие в окружающей среде, избирательность рыб по отношению к потребляемым объектам, а также микробиотопическое распределение пищевых объектов и питающихся ими видов (Шорыгин, 1939, 1952; Карзинкин, 1952; Боруцкий, 1959, 1960; Гаевская, 1973; Желтенкова, 1973; Мантейфель, 1973; Никольский, 1973; Желтенкова, Коган, 1985).

РОС. НАЦИОНАЛЬНАЯ  
БИБЛИОТЕКА

С.Петербург

93 1004 382

**Цель исследования** - изучение структуры трофической сети и пищевых взаимоотношений рыб (главным образом молоди) белой морской прибрежной экосистемы.

В задачи настоящей работы входило:

1. изучение видового состава и структуры сообщества рыб прибрежной зоны на примере эстуария реки Черной и губы Ермолинской;
2. определение пищевых спектров отдельных видов рыб с учетом их микробиотопического распределения и образа жизни;
3. изучение трофических отношений внутри сообщества рыб;
4. определение места и роли рыб в трофической структуре прибрежной экосистемы.

**Научная новизна работы.** Впервые в прибрежной зоне приливного внутриконтинентального моря русского сектора Арктики проведено исследование трофической структуры прибрежного сообщества рыб. В сравнительном плане изучено питание рыб с учетом их микробиотопического распределения на исследованных акваториях. Произведено сравнение пищевых спектров рыб с составом бентосного сообщества. Оценена доля потенциальных жертв (пищевых объектов) для питания основных видов рыб прибрежной зоны. Выявлено, что основная численность рыб прибрежной зоны формируется за счет потребления организмов бентосного сообщества. Определены место и роль сообщества рыб в прибрежной экосистеме. Полученные результаты позволяют оценить трофический потенциал прибрежных экосистем в формировании численности поколений не только рыб, постоянно обитающих здесь, но и видов, которые впоследствии мигрируют в открытую часть моря.

**Практическое значение.** Морская прибрежная зона - район, где откармливается молодь основных промысловых видов рыб. От состояния кормовой базы и пищевых взаимоотношений видов зависит структура рыбного населения не только прибрежной, но и морской части. Одновременно это зона максимального антропогенного воздействия на морские экосистемы.

Данные о структуре трофических цепей и закономерностях трансформации энергии в прибрежных экосистемах могут служить основой для организации мониторинговых наблюдений и разработки конкретных мероприятий с целью сохранения биоразнообразия и биологических ресурсов моря.

**Апробация работы.** Материалы диссертации были представлены и обсужданы на: Международной конференции студентов и аспирантов по фундаментальным наукам «Ломоносов 97», Москва; VII международной конференции «Проблемы изучения, рациональ-

ного использования и охраны природных ресурсов Белого моря», С.-Петербург (1998); IV и VIII научных конференциях Беломорской биологической станции МГУ им. Перцова (1999, 2003); Всероссийской конференции молодых ученых, посвященной 140-летию со дня рождения Ы.М. Книповича, Мурманск (2002); на конференции «Экологические проблемы бассейнов крупных рек - 3», Тольятти (2003), на заседании кафедры ихтиологии МГУ (1999, 2003) и на заседании Беломорской биологической станции МГУ (2004).

Публикации. По теме работы опубликовано 2 статьи, 6 тезисов, 1 статья находится в печати.

Структура и объем работы. Диссертация включает введение, 5 глав, выводы и список литературы; содержит 155 страниц, 31 рисунок, 43 таблицы. Список цитированной литературы включает 259 работ, из них 49 на иностранном языке.

## **Глава. 1. ОСОБЕННОСТИ БЕЛОГО МОРЯ И ЕГО ФАУНЫ**

На основе анализа литературных данных рассмотрены особенности гидрологических условий прибрежных экосистем Белого моря, влияющих на формирование кормовой базы (определяющих структуру рыбного населения и особенности трофических цепей). В этой главе, кроме того, рассмотрены особенности биологии изучаемых видов рыб.

## **Глава. 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКИ**

*Район работ.* Материал был собран в период с 1994 по 1998 гг. в Кандалакшском заливе Белого моря в губе Ермолинской и эстуарии реки Черной (рис. 1, 2). Орудия лова - сети, устанавливаемые во время отлива на урзе воды. Места для отлова рыб были выбраны в эстуарии р. Черной вдоль градиента солености и температуры и в губе Ермолинской в наиболее характерных биотопах по направлению от кутовой части в море.

Лов рыбы в эстуарии р. Черной проводился на четырех участках (рис.1): 1-й участок представлен песчано-илистым, топким дном, поросшим zostерой, достаточно мелководный (до 2 м), хорошо прогреваемый (14-18°C). Соленость на разных фазах прилива колеблется в пределах 0 - 4 ‰. 2-й участок мелководный (до 2 м) и хорошо прогреваемый (13-14°C); дно илистое, топкое, zostера встречается отдельными куртинками. Соленость варьирует от 5 до 15 ‰. 3-й участок представлен песчаным дном с отдельными валунами, покрытыми фукусами и мидиями. Глубина около 3 м, температура 13-14° С, соленость 8-16 ‰. 4-й участок расположен в наиболее мористой части (глубина около 4 м), занят илистым вязким грунтом; температура - 12-13°C, соленость 10-18 ‰.

В распределении бентоса в эстуарии заметны характерные отличия. Так по мере продвижения в более мористую часть эстуария увеличивается разнообразие и биомасса макробентоса. Выделяется две группы видов, одна из которой тяготеет к более мористой части эстуария - *Mya arenaria*, *Mytilus edulus*, *Tubifex sp.*, *Pygospio elegans*, *Scoloplos armiger*, вторая - к солоноватой - *Gammarus duebeni*, *Tabanus tarandinus*, *Cricotopus sp.*, *Maremmellaria arctica* (Бурковский и др., 1995).

В гб. Ермолинской лов рыбы производился на 5 участках (рис. 2): 1-й участок занят илистым вязким грунтом, поросшим zostерой. На отливе практически полностью осушается. Этот участок наиболее прогреваемый из исследованных нами в губе. Средняя температура за период исследования составляет +16°. 2-й представлен илистым, топким дном, растительность практически отсутствует. На отливе сильно осушается. Средняя температура за период исследования +15°. 3-й участок расположен в самом горле губы. Представлен песчаным дном с отдельными валунами. Глубина на отливе достигает примерно 0,5 м. Приливно-отливные течения выражены достаточно сильно. Средняя температура за период исследования +15°. 4-й участок был выбран в центральной части губы, ближе к куту. Глубина во время отлива составляла порядка 2 - 3 м. Дно илистое, произрастает хорда. 5-й участок располагался на значительном удалении от берегов губы, ближе к горлу. Глубина во время отлива около 2-3 м. Дно также илистое, водная растительность отсутствует.

Бентос гб. Ермолинской распределен мозаично и неравномерно. Так участок 1 можно охарактеризовать как комплекс кольчатых червей - *Polydora quadrilobata* + *Tubificoides benedeni*. Участок 2 характеризуется комплексом *M. balthica* + Chironomidae + Nemertini, участок 3 - комплексом *M. balthica* + *M. edulis* + *H. ulvae*, участок 4 - комплекс Nemertini + *H. ulvae* + Chironomidae, а участок 5 представлен комплексом *A. marina* + *T. benedeni* + Nemertini.

**Методы исследования.** Всего было обработано содержимое 2562 пищеварительных трактов рыб (табл. I). Перед вскрытием выловленную рыбу подвергали биологическому анализу.

Для определения спектров питания был применен количественно-весовой метод обработки материалов (Blegvad, 1916; Зенкевич, 1931; Шорыгин, 1939, 1946), т. к. числовой метод (подсчет числа объектов, принадлежащих к одной систематической группе) справедливо подвергается критике как метод, завышающий роль массовых, но мелких жертв, не представляющих для потребителя энергетической ценности (Cushing, 1978; Berg, 1979; Hyslop, 1980; Кончина, 1991; Методическое пособие..., 1974; Кончина, Павлов, 1995). Пищевые объекты определяли по возможности до вида, взве-

шивали. Количественную оценку пищи рыб выражали в массе каждого объекта в пищевом комке (в процентах). О степени накормленности, рыб судили по общему индексу наполнения (ОИН) (Шоргин, 1952). Сходство между пищевыми спектрами рыб и их сходство с составом бентоса оценивалось при помощи индекса Пианки (Pianka,

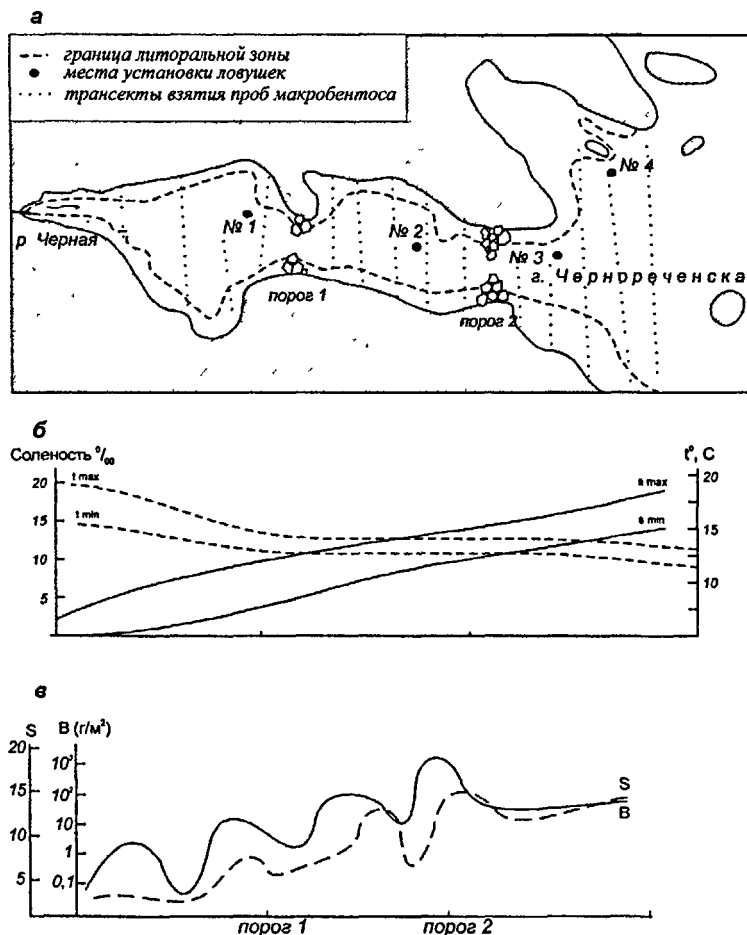


Рис. 1. Карта-схема эстуария р. Черной

а - места лова; б - абиотические факторы (s - соленость, t - температура); в - биотические факторы (B - биомасса, S - число видов макробентоса).

1973). При этом учитывалась доля тех пищевых объектов, которые физически могли быть потреблены рыбой. Критерием отбора служил размер ротового аппарата. Для колюшек и полярной камбалы учитывались организмы, размеры которых не превышают 10 мм, а

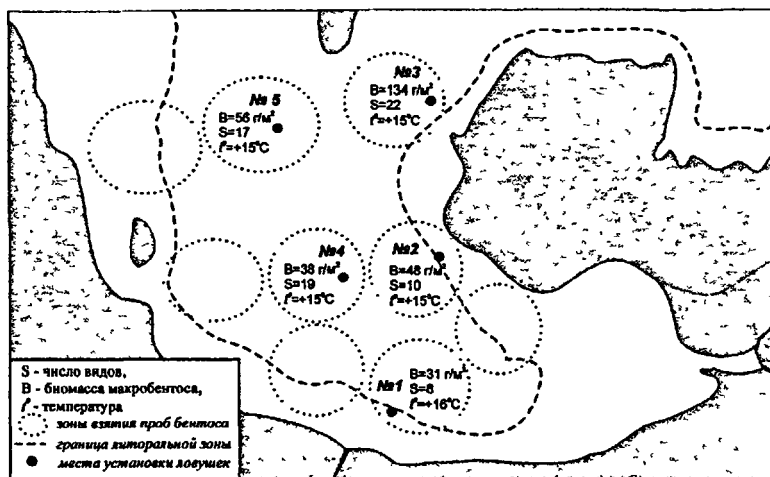


Рис 2. Карта-схема гб. Ермолинской (места лова, абиотические и биотические факторы)

Табл. 1. Объем обработанного материала

Вид рыб	гб. Ермолинская			р. Черная	
	1994	1995	1997	1997	1998
<i>P. pungitius</i>	224	319	31	19	166
<i>G. aculeatus</i>	3	115	141	37	337
<i>L. glacialis</i>	35	259	39	91	247
<i>T. quadricornis</i>	17	69	10	20	67
<i>M. scorpius</i>	8	23	6	-	-
<i>G. morhua</i>	-	25	5	-	-
<i>E. navaga</i>	-	41	48	39	34
<i>Z. viviparus</i>	2	49	15	7	14
всего	289	900	295	213	865

Всего для анализа питания обработано количественно-еесовым способом 2562 экземпляра рыб.



для остальных видов - 20 мм. Кластерный анализ проводили по методу ближнего соседа (Sorensen, 1948), в качестве меры общности использовали коэффициент линейной корреляции Пирсона. Для оценки ширины пищевой ниши использовали индекс Шенона (Shanon, Weaver, 1949). В работе была использована классификация пищевых объектов, предложенная Шорыгиным (1952), в которой выделялась пища главная, второстепенная и случайная.

При анализе кормовой базы рыб в эстуарии р. Черной использовали данные сборов бентоса, проводимых сотрудниками кафедры гидробиологии МГУ под руководством профессора И.В. Бурковского, а при анализе кормовой базы гб. Ермолинской - сотрудниками кафедры зоологии и сравнительной анатомии беспозвоночных МГУ под руководством профессора А.Б. Цетлина.

Большинство выявленных закономерностей в проделанной работе проиллюстрировано на примере эстуария р. Черной, однако в губе Ермолинской был проведен такой же анализ.

*Методические особенности оценки избирательности питания рыб.* В настоящее время для оценки избирательности существует ряд методов, предложенных в разное время различными авторами: коэффициент избирательности Шорыгина (Шорыгин, 1939), индексы избирания и избегания Константинова (Константинов, 1953), индекс избирательности Ивлева (Ивлев, 1955).

$$I_y = \frac{p_y}{p_j}, \quad 0 \leq I_y < \infty \quad [1]$$

$$I_y = \frac{p_y - p_j}{p_j}, \quad 0 \leq I_y < \infty; \quad [2] \quad I'_y = \frac{p_j - p_y}{p_y}, \quad 0 \leq I'_y < \infty \quad [3]$$

Индекс избирания Ивлева (1955): Индекс избирания Джейкобса (1974).

$$I_y = \frac{p_y - p_j}{p_y + p_j}, \quad -1 \leq I_y \leq +1 \quad [4] \quad I_y = \frac{p_y - p_j}{p_y + p_j - 2p_y p_j}, \quad -1 \leq I_y \leq +1 \quad [5]$$

$p_{ij}$  - доля j-го объекта в спектре i-го вида,  $p_j$  - доля j-го объекта в окружающей среде.

Индекс избирательности Шорыгина вычисляется по формуле [1], его значения находятся в пределах от 0 до бесконечности. При этом значения от 0 до 1 свидетельствуют об избегании определенных пищевых объектов, а от 1 до бесконечности - о предпочитании. Из-за неравноценности шкал предпочитания и избегания возникают затруднения при сравнении избираемого пищевого объекта с избегаемым. А.С. Константиновым было предложено сразу два индекса - избирания и избегания [2], [3], что само по себе несколько усложняет расчеты. Значения каждого из этих индексов лежат в пределах от 0 до бесконечности, что также затрудняет последующую интерпретацию полученных результатов.

В данной работе было решено остановиться на индексе избирания Ивлева [4], имеющим хорошо интерпретируемые пределы от -1 до +1. При этом значения индекса, равные 0, соответствуют тому, что пищевой объект не предпочитается и не отвергается, от -1 до 0 - объект в той или иной степени отвергается, а при значениях от 0 до +1 объект в той или иной степени предпочитается. Однако применение этого индекса для оценки избирательности питания полярной камбалы (на примере эстуария р. Черной) показало, что один из главных пищевых объектов - пескожил составляет от 0,36 до 0,53 весовой доли пищевого комка, в пробах бентоса его весовая доля невелика и, следовательно, избирательность камбалы по отношению к этому объекту равна +1. Рассматривая другой пищевой объект камбалы - гидробию на станциях 2 и 4, очевидно, что этот объект составляет примерно одинаковую массовую долю пищевого комка. Однако при интерпретации полученных коэффициентов выясняется, что на станции 2 этот объект предпочитается, а на станции 4 - избегается (притом, что в обоих случаях доля этого объекта в пищевом комке практически одинакова).

Такая повышенная чувствительность индекса избирательности Ивлева к изменению обилия объекта питания в окружающей среде вынудила исследователей к его модификации. В модификации Джейкобса (Jacobs, 1974) этот индекс принимает вид [5]. Проведя необходимые вычисления, легко убедиться, что рассчитанные значения не сильно отличаются от значений полученных для индекса Ивлева (табл. 2), а для гидробию вновь получаем противоречивые данные.

Расчеты коэффициентов избирательности по второстепенным пищевым объектам показывают, что *Jaera albifrons* присутствует в пищевых комках камбалы в малом количестве, в бентосе его также немного, а разброс обоих индексов (Ивлева и Джейкобса) оказывается практически от одного предельного значения до другого.

Табл. 2. Использование индексов избирательности Ивлева и Джейкобса для оценки избирательности питания полярной камбалы.

Пищевые объекты	Соотношение пищевых объектов в спектре питания <i>L. glacialis</i> (массовая доля)				Соотношение пищевых объектов в природных условиях (массовая доля)				Инд. Ивлева $G_{ij} = \frac{p_{ij} - p_j}{p_i + p_j}$				Инд. Джейкобса $D_{ij} = \frac{p_{ij} - p_j}{p_{ij} + p_j - 2p_i p_j}$			
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
<i>J. albifrons</i>	0,0016	0,0008	0,0006	0,0000	0,0000	0,0000	0,0003	0,0002	1,00	1,00	0,31	-0,76	1,00	1,00	0,31	-0,76
<i>G. duebeni</i>	0,0372	0,0000	0,0374	0,0083	0,0583	0,0345	0,0251	0,0000	-0,22	-1,00	0,20	1,00	-0,23	-1,00	0,20	1,00
<i>P. femorata</i>	0,0103	0,0084	0,0139	0,0001	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
<i>A. marina</i>	0,3653	0,3856	0,5277	0,3596	0,0000	0,0000	0,0000	0,0021	1,00	1,00	1,00	0,99	1,00	1,00	1,00	0,99
<i>Oligochaeta</i> gen. spp.	0,0301	0,0131	0,0106	0,0097	0,0130	0,0197	0,0045	0,0127	0,40	-0,20	0,40	-0,13	0,41	-0,21	0,41	-0,14
<i>M. edulis</i>	0,0000	0,0396	0,0298	0,0051	0,0000	0,0000	0,2139	0,1095	-	1,00	-0,76	-0,91	-	1,00	-0,80	-
<i>M. balthica</i>	0,0000	0,0540	0,0161	0,0149	0,0000	0,0435	0,0544	0,0079	-	0,11	-0,54	0,31	-	0,11	-0,56	0,31
<i>H. ulvae</i>	0,0119	0,4561	0,2441	0,5169	0,0545	0,1198	0,4445	0,7287	-0,64	0,58	-0,29	-0,17	-0,65	0,72	-0,42	-0,43
<i>Littorina</i> spp.	0,0000	0,0053	0,0000	0,0040	0,0000	0,0005	0,0431	0,1107	-	0,83	-1,00	-0,93	-	0,83	-1,00	-0,94
<i>Tabania</i> gen. sp.	0,1054	0,0077	0,0827	0,0488	0,2586	0,6099	0,0001	0,0235	-0,42	-0,98	1,00	0,35	-1,00	-1,00	1,00	0,26
<i>Chironomidae</i> gen. spp. (larvae)	0,1712	0,0176	0,0242	0,0260	0,5150	0,1094	0,0000	0,0015	-0,50	-0,72	1,00	0,89	-0,67	-0,75	1,00	0,89
<i>Chironomidae</i> gen. spp. (pupae)	0,1886	0,0033	0,0010	0,0019	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00

$p_{ij}$  - доля/то объекта в рационе J-ГО вида,  $p_i$  - доля /-го объекта в окружающей среде. 1,2,3,4 - номера станции

Аналогичные результаты получены и по личинкам хирономид, мидиям, литоридам.

Таким образом, при анализе второстепенных объектов, имеющих небольшие показатели биомассы, как в пищевых комках, так и в кормовой базе, можно получать, как крайне высокие, так и крайне низкие показатели коэффициента избирательности Ивлева (и Джейкобса), из чего могут следовать неправильные выводы об избирательности питания. Общим для этих методов является то, что оценка избирательности производится для каждого пищевого объекта отдельно. Это наиболее удобно при проведении экспериментальных работ. Однако в полевых исследованиях в первую очередь интересна интегральная оценка избирательности питания по всем объектам одновременно. Такую оценку можно произвести путем сравнения сходства пищевых спектров и спектра организмов в природе. В этом отношении наиболее информативным, на наш взгляд, является индекс Пианки [6], применяемый в экологии при сравнении пищевых спектров или видового разнообразия организмов (Pianka, 1973). По этому в данной работе при расчетах был использован этот индекс. Его значения лежат в пределах [0;1]. Интервал от 0 до 0,5 соответствует низкой степени сходства пищевых спектров и спектра бентосных организмов и, соответственно, высокой избирательности; интервал от 0,5 до 1 - высокой степени сходства сравниваемых объектов и, соответственно, низкой пищевой избирательности.

Индекс Пианки (1973):

$$a_{ij} = \frac{\sum_{i=1}^n p_{ij} \cdot \dot{p}_j}{\sqrt{\sum_{i=1}^n p_{ij}^2 \cdot \sum_{j=1}^n \dot{p}_j^2}}, \quad 0 \leq a_{ij} \leq 1 \quad [6]$$

где  $P_{j(i)}$  - доля  $k$ -ой категории ресурса (пищи) из  $n$  таких категорий, используемых  $i(j)$  -  $m$  видом.

Использование индексов избирательности Константинова и Ивлева более оправдано, по-видимому, в лабораторных работах по изучению предпочтения рыбами тех или иных пищевых объектов.

### Глава 3. КОРМОВАЯ БАЗА, СТРУКТУРА СООБЩЕСТВА РЫБ И ОСОБЕННОСТИ ИХ ПИТАНИЯ

В этой главе на основе размерного анализа состава бентосного сообщества предпринята попытка оценить долю бентоса доступного для питания рыб, описаны особенности распределения рыб по изученным участкам, произведен детальный анализ питания отдель-

ных видов рыб, как для эстуария р. Черной, так и для гб. Ермолинской. Большинство выявленных закономерностей будет проиллюстрировано на примере эстуария р. Черной.

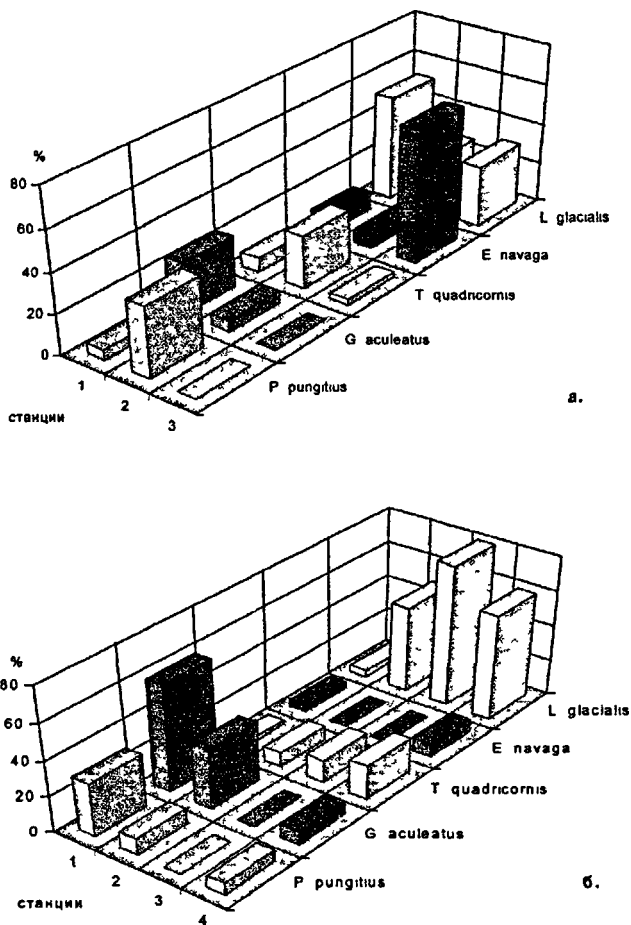


Рис. 3. Соотношение рыб в уловах в эстуарии р. Черной (по станциям) а-1997 г., б-1998 г.

Результаты исследования показали, что основными видами рыб, составляющими структуру сообщества эстуария р. Черной, в основном являются трехиглая и девятииглая колюшки, полярная камбала, ледовитоморская рогатка, навага и европейская бельдюга,

т.е. всего 6 видов рыб, из которых наиболее многочисленными были полярная камбала, трех- и девятииглая колюшки. Численность ледовитоморской рогатки и навага была значительно ниже других видов (табл. 1). В 1997г. на первом участке наиболее многочисленной была трехиглая колюшка и камбала (26% и 52% улова), на втором - девятииглая колюшка (35%), полярная камбала (27%) и рогатка (27%), на третьем - камбала (31%) и навага (67%) (рис. 3а). В 1998г. на первом участке наибольшую численность имели трех- (60%) и девятииглая (30%) колюшки, на второй - трехиглая колюшка (34%) и камбала (49%), на третьем и четвертом - только камбала, составляя 88%, и, соответственно, 60% улова (рис. 3б).

Таким образом, для каждого участка характерно наличие одного или двух доминирующих видов, численность которых значительно выше численности остальных. При этом на разных станциях могут доминировать разные виды. Полярная камбала и навага в уловах были представлены в большинстве случаев особями, не достигшими половой зрелости, тогда как ледовитоморская рогатка, девяти- и трехиглая колюшки в основном половозрелыми особями, причем соотношение самцов и самок у рогатки было близко к 1:1, а обоих видов колюшек заметно преобладали самки (60-80%).

В диссертации также дано описание распределения рыб в гб. Ермолинской, характеризующейся одним или двумя массовыми видами рыб (колюшка, камбала - для литоральных участков и камбала, навага - для сублиторальных) и видами с невысокой численностью (рогатка, керчак, бельдюга).

В качестве примера рассмотрим питание полярной камбалы в эстуарии р. Черной. В пищевом спектре полярной камбалы, обитающей в эстуарии р. Черной, встречается 16 видов пищевых объектов (табл. 3). Главными объектами полярной камбалы являются *Arenicola marina*, составляющая 36,0 - 52,9% массы пищевого комка и *Hydrobia ulvae* - 24,4 - 51,7%. К второстепенным объектам относятся личинки и куколки хирономид, которые в пищевых комках встречались достаточно часто, но имели небольшую массу (не более 24 %). Аналогичная ситуация наблюдается с *Gammarus duebeni*, который отмечен в пищевых спектрах рыб, выловленных на станциях 1, 3 и 4. Другие пищевые объекты присутствуют в пищевом комке в незначительном количестве и являются случайными.

Сравнение наших данных с данными других исследователей (Бараненкова, 1952; Шубников и др., 1963, 1970; Калякина и др., 1984), работавших в других районах Белого моря, не выявило каких-либо принципиальных различий в спектре питания камбалы. Однако в данном случае наблюдается прямая зависимость между увеличением ОИН и биомассой пищевых объектов (рис. 4).

С увеличением размеров особей камбалы (рис. 5) наблюдается уменьшение доли склеротизированных беспозвоночных - хирономид, олигохет, полихет и одновременно - увеличение доли гидробио, обладающей твердой раковиной. Подобное замещение объектов питания в процессе роста у полярной камбалы отмечено в работах Азарова (1963), Шубникова с соавторами (1970). Для остальных пищевых объектов четкой зависимости изменения их присутствия в пищевом комке от размера камбалы не установлено.

Пищевой спектр камбалы в разных частях эстуария остается практически неизменным несмотря на принципиальные различия в составе беспозвоночных на разных станциях (табл. 4). Это указывает на избирательный характер питания камбалы (табл. 5). Отметим также, что в литоральной зоне по мере продвижения в мористую часть эстуария наблюдается постепенное увеличение сходства пищевых спектров рыб и состава беспозвоночных (табл. 4).

Табл. 3. Пищевые объекты полярной камбалы в эстуарии р. Черной.

Пищевые объекты	Год	Станция	Коэф.	1997						1998							
				1		2		3		1		2		3		4	
				Ср, %	f, %	Ср, %	f, %	Ср, %	f, %	Ср, %	f, %	Ср, %	f, %	Ср, %	f, %	Ср, %	f, %
<i>Jaera albifrons</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	11	+	7	+	12	+	2
<i>Onissimus plautus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	4	+	1
<i>Pontoporeia femorata</i>	+	6	-	-	-	-	-	-	-	1,0	6	+	10	1,4	6	+	1
<i>Gammarus duebeni</i>	4,1	19	-	-	-	-	-	-	-	3,7	17	-	-	3,7	24	+	11
<i>Crangon crangon</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	2	+	1
<i>Arenicola marina</i>	58,7	25	-	-	-	58,2	25	36,5	56	38,6	59	52,9	57	36,0	46		
<i>Oligochaeta</i> gen. spp.	1,0	13	-	-	-	3,0	25	3,0	56	1,3	66	1,1	75	1,0	84		
<i>Mytilus edulis</i>	-	-	-	-	-	10,3	38	-	-	4,0	5	3,0	6	+	6		
<i>Macoma balthica</i>	-	-	-	-	-	1,5	25	-	-	5,4	2	1,6	10	1,5	12		
<i>Hydrobia ulvae</i>	7,2	44	97,9	60	14,9	50	1,2	6	45,6	51	24,4	39	51,7	66			
<i>Littorina</i> spp.	-	-	-	-	+	25	-	-	+	2	-	-	+	11			
<i>Priapulida</i> gen. spp.	-	-	-	-	11,1	38	-	-	-	-	7,5	22	3,9	20			
<i>Tabanidae</i> (larvae)	-	-	-	-	-	-	-	18,3	6	1,0	2	+	8	+	6		
<i>Chironomidae</i> gen.spp. (larvae)	23,9	56	-	-	+	13	17,1	33	1,8	37	2,4	29	2,6	30			
<i>Chironomidae</i> gen.spp. (pupae)	1,7	31	2,1	40	-	-	18,9	17	+	15	+	2	+	3			
<i>Fucus zerratus</i>	+	19	-	-	12,5	-	-	-	+	5	+	12	+	4			
Кол-во испл. рыб. (экз.)	71	9	11	18	43	63	123										
Кол-во рыб с пустыми желудками (экз.)	55	4	3	0	2	12	4										
ОИИ % <sub>000</sub>	3,8	6,9	41,6	71,9	88,7	134,7	141,7										

Примечание. « + » единичные экземпляры пищевых объектов; « - » в пробах не встречались; Ср - массовая доля; f - частота встречаемости.

Табл. 4. Сходство состава беспозвоночных, а так же пищевых спектров полярной камбалы на разных участках в эстуарии р. Черной

Станции	Сходство состава беспозвоночных	Сходство пищевых спектров
1 - 2	0,699	0,539
1 - 3	0,936	0,737
1 - 4	0,026	0,488
2 - 3	0,936	0,896
2 - 4	0,057	0,990
3 - 4	0,235	0,861

Табл. 5. Сходство (по Пианки) состава беспозвоночных с пищевыми спектрами полярной камбалы на разных участках в эстуарии р. Черной.

Состав макро-бентоса на:	Пищевые спектры рыб на станциях по годам							
	1997 г.			1998 г.				
	1	2	3	1	2	3	4	
литорали	0,183	0,189	0,281	0,167	0,155	0,387	0,805	
сублиторали	0,159	0,021	0,291	0,081	0,009	0,021	0,079	

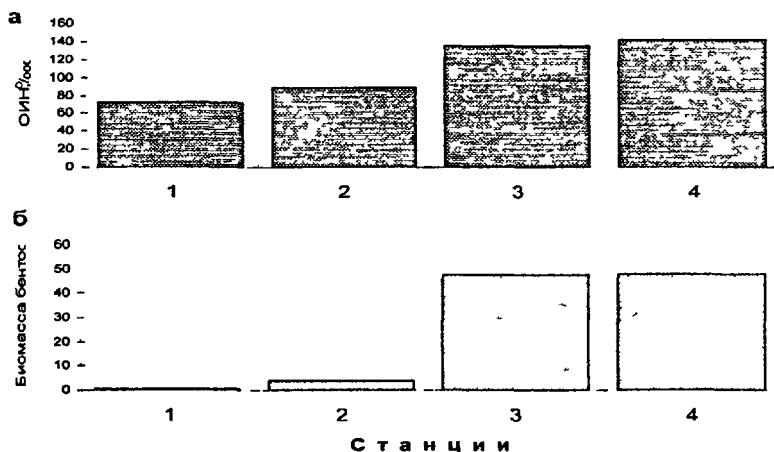


Рис. 4. ОИИ полярной камбалы (а) и биомасса бентосных организмов (б) в эстуарии р. Черной



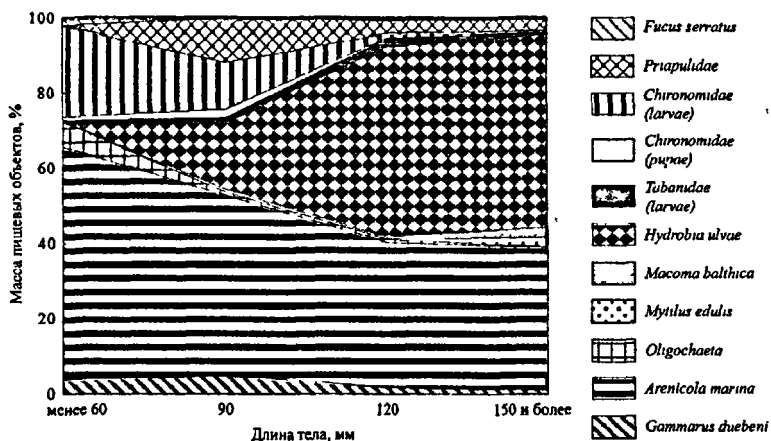


Рис. 5. Спектр питания полярной кабалы (р. Черная).

Высокое сходство пищевых спектров и состава беспозвоночных, отмеченное на литорали, свидетельствуют о том, что полярная камбала предпочитает питаться именно тут. К подобному выводу пришла в своих работах Гирса (1981), считающая, что полярная камбала питается во время прилива на мелководье в литоральной зоне, а в отлив держится на удалении от уреза воды, зарываясь в песок.

*Трофические отношения в сообществе рыб эстуария р. Черной.* Для сравнения спектров питания рыб использовался кластерный анализ. Выяснилось, что по мере продвижения из опресненной в более мористую часть эстуария наблюдается расхождение спектров питания разных видов, что приводит к ослаблению напряженности пищевых отношений между ними (рис. 6). Это расхождение, по-видимому, обусловлено увеличением биомассы и разнообразия беспозвоночных в мористой части эстуария. На всех станциях в одну группу выделяются два вида колюшек (на станции 1 к ним примыкает камбала), но ОИН для них велики, что свидетельствует об удовлетворительных условиях питания каждого вида. Их основными пищевыми объектами на станциях 1 и 2 являются личинки и куколки хирономид, биомасса которых здесь значительна (рис. 7).

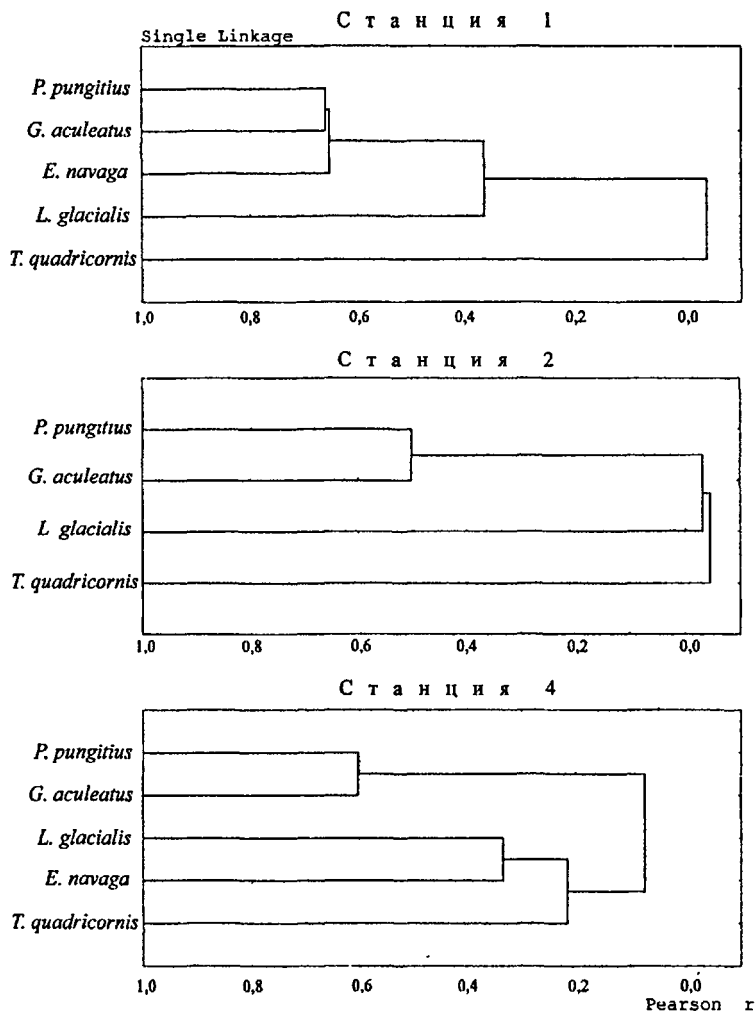
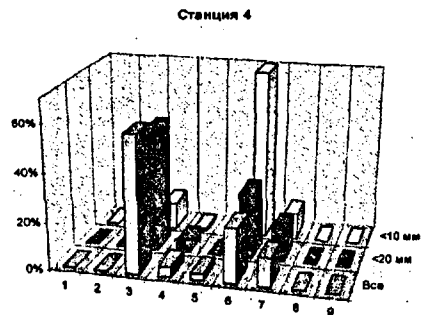
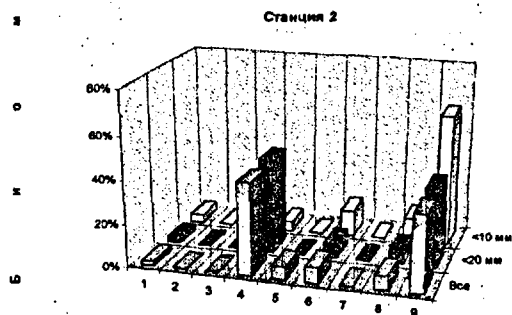
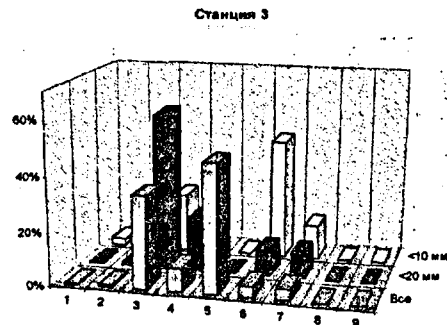
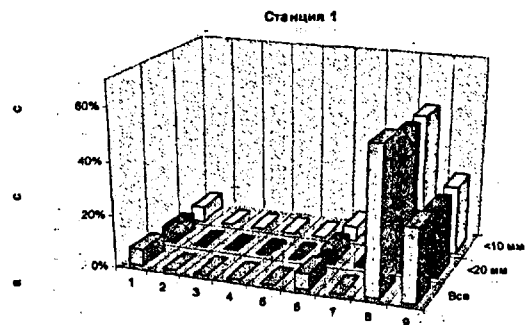


Рис. 6. Сходство пищевых спектров рыб в эстуарии р. Черной.

*Месторыб в трофической системе эстуария р. Черной.* При определении места пяти видов рыб в трофической системе эстуария р. Черной мы исходили из положения, что организмы, получающие пищу от продуцентов через одинаковое число звеньев, считаются принадлежащими к одному трофическому уровню (Одум, 1975).

Исходя из состава пищевых объектов, была проведена оценка взаимоотношений пяти видов рыб в трофической системе эстуария р. Черной (рис. 8). На вершине трофических цепей среди рыб располагается ледовитоморская рогатка, питающаяся в наибольшем ко-



1 - 9 - основные группы  
и виды:

- 1) *Gammarus duebeni*
- 2) *Scoloplos armiger*
- 3) *Mytilus edulis*
- 4) *Macoma balthica*  
(+ *M. calcarea*)
- 5) *Mya arenaria*  
(+ *M. truncata*)
- 6) *Hydrobia ulvae*
- 7) *Littorina* spp.
- 8) *Tabanidae*  
(larvae)
- 9) *Chironomidae* gen.spp.  
(larvae)

Прим. представлены только те объекты, биомасса которых более 1% от общей на данной станции

Рис. 7. Соотношение основных групп и видов организмов макробентоса (по биомассе) с учетом их размеров

личестве рыбной пищей (девяти- и трехиглой колюшками, некоторыми видами других рыб). На более низком трофическом уровне находятся девяти- и трехиглая колюшки, полярная камбала и навага. Девятииглая колюшка в основном питается личинками и куколками хирономид, являющихся консументами 1-го порядка и в небольшом количестве икрой рыб. Таким образом, ее можно отнести к консументам 2-го порядка.

В пищевом спектре трехиглой колюшки помимо личинок и куколок хирономид, а также икры рыб, в небольшом количестве отмечаются *G. duebeni* и *Calanoida*, которые являются консументом 1-го порядка. Таким образом трехиглую колюшку так же можно отнести к консументам 2-го порядка.

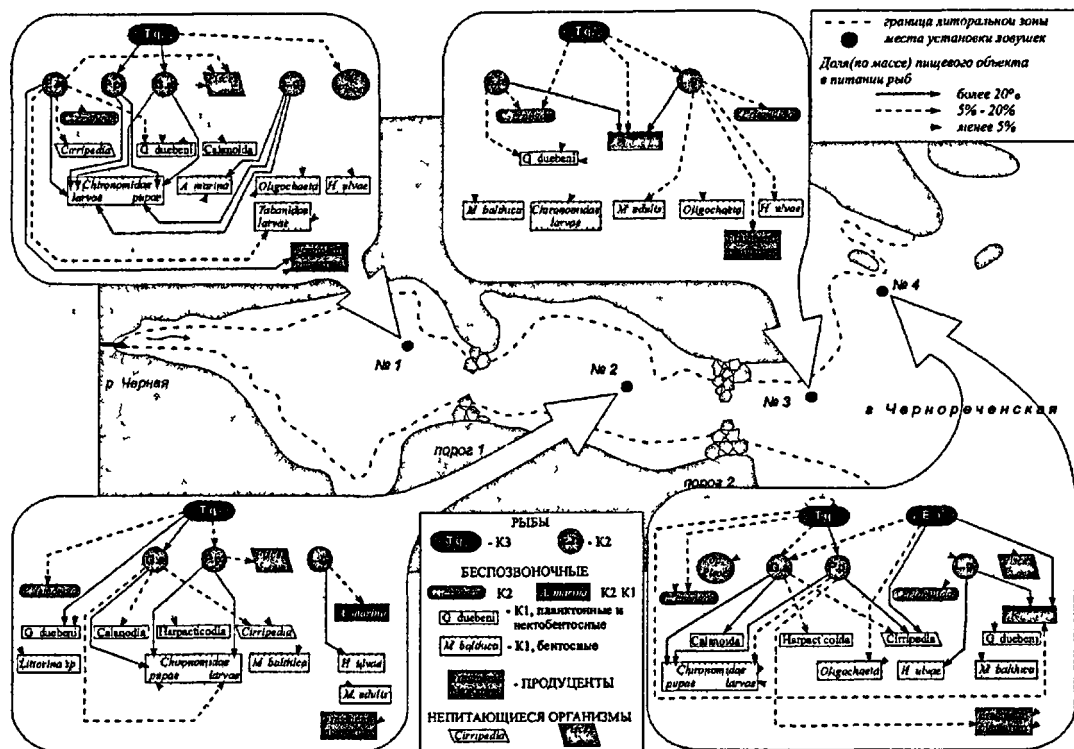
Пищей полярной камбалы на этом участке являются личинки и куколки хирономид, *G. duebeni*, *H. ulvae*, *Oligochaeta* (консументы 1-го порядка), пескожил и табаниды занимают промежуточное положение между консументами 1-го и 2-го порядков. Таким образом, большинство объектов, потребляемых камбалой, являются консументами 1-го порядка, а сама камбала - консументом 2-го порядка.

В пищевом комке наваги присутствуют растительные остатки, а так же личинки *Chironomidae*, *Oligochaeta* и *G. duebeni* - консументы 1-го порядка. Личинки табанид занимают промежуточное положение между консументами 1-го и 2-го порядков. *S. crangon* - консумент 2-го порядка. То есть основу питания наваги составляют виды, относящиеся в основном к консументам 1-го порядка, а значит, навагу следует относить к консументам 2-го порядка.

На всех остальных участках эстуария спектры питания изученных нами рыб изменяются незначительно и они остаются на тех же трофических уровнях. Исключение составляет навага на станции 4, у которой в питании возрастает доля консументов 2-го порядка, тем самым она переходит на более высокий трофический уровень.

#### **Глава. 4. ОСОБЕННОСТИ СООБЩЕСТВА РЫБ ЭСТУАРИЯ р. ЧЕРНОЙ И гб. ЕРМОЛИНСКОЙ**

В сравнительном плане рассматриваются сообщества рыб эстуария р. Черной и гб. Ермолинской. Несмотря на наличие ряда сходств характерных для сообщества рыб этих прибрежных участков, между ними имеются и отличия. Так на основании оценки соотношения консументов 2-го и 3-го порядков среди рыб по биомассе отмечается, что в эстуарии р. Черной это соотношение значительно уменьшается (практически в 5 раз) при продвижении из наиболее опресненной части в более мористую (от участка 1 к участку 4) (табл. 6). Причина этого объясняется наличием сильно опресненной зоны благоприятной для откорма молоди полярной камбалы и обоих



Сокращенно: К1, К2, К3 - консументы 1-го, 2-го и 3-го порядков, К2-К1 - организмы занимающие промежуточное положение между консументами 1-го и 2-го порядков, Рр - *Pungitius*, О а. - *G. aculeatus*, Лг - *L. glactalts*, Тг - *G. quadricornu*, Еп. • *E. nava*

Рис. 8. Место рыб в трофической системе эстуария р. Черной

видов колюшек (консументов 2-го порядка). Последние здесь не только питаются, но и находят благоприятные условия для размножения. Для большинства рогаток и наваг (консументы 3-го порядка) этот участок недоступен из-за низкой солености (могут заходить только единичные особи). По сравнению с эстуарием р. Черной вся акватория гб. Ермолинской характеризуется примерно одинаковой соленостью, близкой к морской, а следовательно таких зон, недоступных для хищников, здесь нет, т.е. К2/К3 не подвержено столь значительным колебаниям.

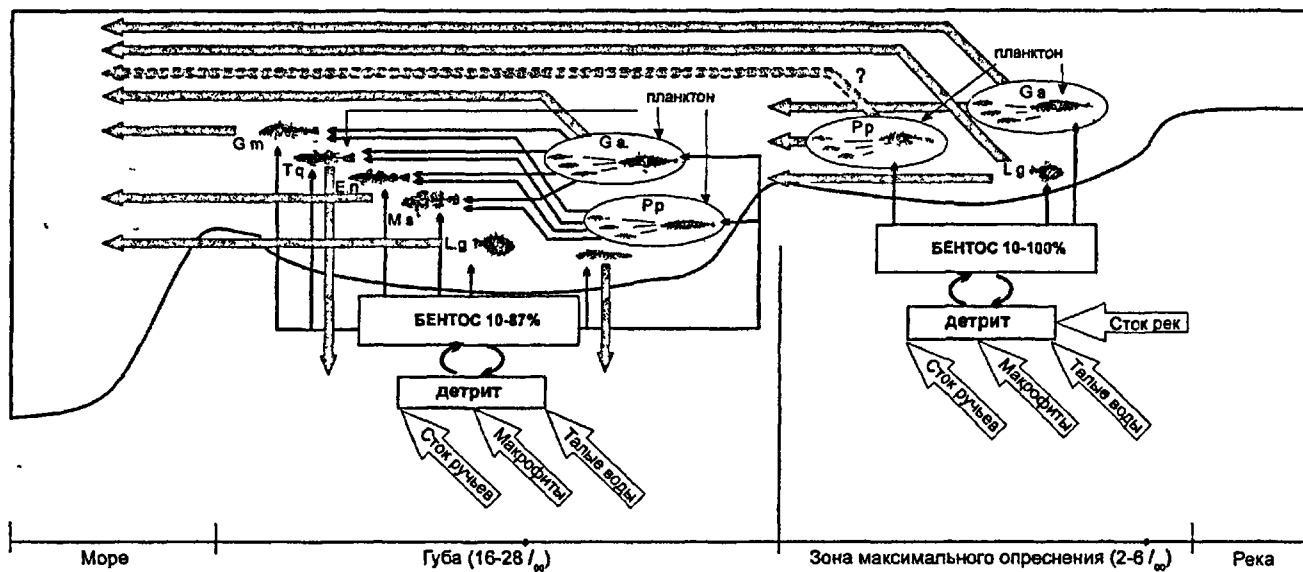
Табл. 6. Соотношение консументов 2-го и 3-го порядка на модельных участках

Станция Место исследования	1	2	3	4	5
эстуарий р. Черной	10,23	5,15	1,54	2,39	-
г. Ермолинская	1,25	1,37	0,65	1,39	0,04

## Глава. 5. МЕСТО И РОЛЬ РЫБ В СТРУКТУРЕ И ФУНКЦИОНИРОВАНИИ ПРИБРЕЖНОЙ ЭКОСИСТЕМЫ

Известно, что в основании трофической пирамиды прибрежной зоны Белого моря лежит поток мертвого органического вещества (как автохтонного, так и аллохтонного происхождения) с ассоциированными микроорганизмами - детрит. Процесс детритообразования идет за счет органического вещества речного стока и разложения макрофитов (Возжинская, 1970, 1986; Бек, 1990). Таким образом, существование экосистем прибрежной зоны во многом определяется, как стоком выпадающих в них ручьев и рек, так и продукцией макрофитного происхождения. За счет этого происходит развитие разнообразных форм бентосных организмов, являющихся пищей обитающим здесь видам рыб (рис. 9). Несмотря на то, что в северных водоемах высока доля детрита, настоящих рыб детритофагов здесь нет (как, например, в южных морях различные виды кефалей).

Очевидно, что структура сообщества рыб и трофические цепи в прибрежных сообществах формируются под воздействием ряда факторов. Одним из таких важнейших структурирующих факторов является соленость. В местах впадения рек (эстуарий р. Черной) и



Сокращения: *Pp.* - *P. pungitius*; *G.a.* - *G. aculeatus*; *Lg.* - *L. glacialis*; *Tq.* - *T. quadricornis*; *Ms.* - *M. scorpius*; *En.* - *E. navaga*, *G.m.* - *G. morhua*.

Рис. 9. Основные пути трансформации органического вещества в прибрежных экосистемах

ручьев образуется зона максимального опреснения, которая доступна для небольшого числа видов рыб. Как правило, это девяти- и трехиглая колюшки и в небольшом количестве молодь полярной камбалы. В этой зоне колюшки активно наращивают собственную биомассу, оставляют потомство, которое растет и развивается за счет ресурсов этой части сообщества, недоступной для других видов и независимой от пресса хищников. Впоследствии она отходит из этих участков в более мористые части прибрежной зоны и на глубину, становясь доступной для других видов рыб. Таким образом, оба вида колюшки являются своего рода «аккумуляторами» и «переносчиками» органического вещества, продуцируемого в наиболее опресняемых частях эстуариев и недоступного для других видов рыб, в пелагиаль с последующим включением его в другие циклы органического вещества (рис. 9).

Немаловажным является и тот факт, что размерная структура бентосного сообщества на данных участках делает его практически полностью доступным для питания колюшек, тогда как на других участках им может быть доступно от 10% до 87% биомассы бентоса.

В прибрежной зоне, менее подверженной влиянию опреснения, структура ихтиофауны усложняется: увеличивается число видов рыб, повышается количество рыб ихтиофагов. Большая часть их, активно питаясь в прибрежной зоне, впоследствии откочевывают. Это трехиглые колюшки, полярная камбала, керчак, навага, треска, а остаются только рогатка и бельдюга.

Сравнивая гб. Ермолинскую с эстуарием р. Черной, можно отметить, что потоки органического вещества в гб. Ермолинской аналогичны тем, которые наблюдаются в эстуарии р. Черной. Однако в гб. Ермолинской отсутствует зона сильного опреснения, богатая органическим веществом, что упрощает общую схему потоков.

Анализ полученных данных по питанию рыб позволяет представить общую схему трансформации органического вещества в прибрежных экосистемах типа эстуария р. Черной и губы Ермолинской. В короткий летний период ряд беломорских рыб нагуливается в прибрежной зоне, после чего они уходят в пелагиаль и открытые участки Белого моря. Характерной особенностью исследованных экосистем является наличие настоящих эвригалинных рыб, осваивающих кормовые ресурсы в местах эстуарной зоны, недоступных типично морским видам. При этом обеспечивается перенос органического вещества, продуцируемого в прибрежной зоне, в открытые районы моря и вовлечение его в общие циклы круговорота веществ. Оседлые рыбы, остающиеся в прибрежной зоне, участвуют в формировании локальных круговоротов в пределах заливов. Следует так же отметить, что первые годы жизни некоторых видов рыб обеспе-



чиваются за счет прибрежной зоны и их численность во многом зависит от этих зон.

## **ВЫВОДЫ**

1. На примере эстуария р. Черной выявлено расхождение спектров питания отдельных видов рыб по мере продвижения из опресненной в более мористую часть, что связывается с увеличением численности, биомассы и разнообразия беспозвоночных.
2. Основу питания рыб в пределах выбранных модельных участков эстуарной зоны в большинстве случаев составляют одни и те же виды беспозвоночных, несмотря на отмеченные между ними существенные различия в составе населения бентоса. При этом приоритетная роль, как правило, принадлежит 2 - 3 пищевым объектам.
3. Анализ размерной структуры макробентосного сообщества показал, что для питания рыб в различных прибрежных биотопах Белого моря может быть доступно от 100 до 10% продуцируемой биомассы беспозвоночных.
4. В эстуарии р. Черной и гб. Ермолинской на вершине трофических цепей находятся ледовитоморская рогатка и европейский керчак и, в отдельных случаях, навага, которые являются консументами 3-го порядка и питаются в значительной степени рыбной пищей. Более низкий трофический уровень занимают девяти- и трехиглая колюшки, полярная камбала, а так же бельдюга.
5. Виды рыб, способные выдерживать значительное опреснение, являются своего рода «накопителями» и «переносчиками» органического вещества из опресненных частей прибрежных экосистем в более мористые с последующим включением его в круговорот веществ, протекающем в открытых районах моря.
6. Энергетические потребности некоторых видов рыб, в том числе и промысловых, в первые годы жизни практически полностью обеспечиваются за счет продукционных возможностей прибрежных экосистем.

### **По теме диссертации опубликованы следующие работы:**

1. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Ермолинской губы Белого моря. С.Л. Пономарев, Т.Л. Бек, Г.Г. Новиков. Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Материалы VII международной конференции. С.-П., 1998, С.184.

2. Особенности питания трехиглой (*Gasterosteus aculeatus*) и девятииглой (*Pungitius pungitius*) колюшек в Ермолинской губе Белого моря. С.А. Пономарев // IV научная конференция Беломорской биологической станции МГУ: Материалы, М.: Изд. Беломорской биол. ст. Моск. ун-та. 1999. С. 81-82.
3. Питание полярной камбалы *Liopsetta glacialis* в эстуарии реки Черной (Кандалакшский залив, Белое море). С.А. Пономарев, Г.Г. Новиков, И.В. Бурковский, А.П. Столяров // Вopr. ихтиологии. 2001. Т.41. №3. С. 347-352.
4. Некоторые особенности биологии ледовитоморской рогатки и европейского керчака в различных типах прибрежных биотопов. С.А. Пономарев // Тез. докл. Всероссийской конференции молодых ученых, посвященной 140-летию со дня рождения Н.М. Книповича. 23-25 апреля 2002 г. ПИНРО.: Мурманск. С. 165-167.
5. Влияние взаимодействий организмов бентали и пелагиали на размерную структуру бентосного сообщества. А.А. Удалов, С.А. Пономарев // Тез. докл. Всероссийской конференции молодых ученых, посвященной 140-летию со дня рождения Н.М. Книповича. 23-25 апреля 2002 г. ПИНРО.: Мурманск. С. 201-202.
6. Место рыб в трофической сети эстуария р. Черной (Кандалакшский залив, Белое море). С.А. Пономарев, Г.Г. Новиков. // Экологические проблемы бассейнов крупных рек - 3. Тольятти, Россия, 15-19 сентября 2003 г. РАН. Тольятти. 2003. С. 228.
7. Роль молоди некоторых рыб в трансформации органического вещества в эстуарии на примере р. Черной (Кандалакшский залив, Белое море). С.А. Пономарев, Г.Г. Новиков. // Экологические проблемы бассейнов крупных рек - 3. Тольятти, Россия, 15-19 сентября 2003 г. РАН. Тольятти. 2003. С. 229.
8. Особенности питания трех- и девятииглой колюшек с учетом их микробиотопического распределения в эстуарии р. Черной (Кандалакшский залив, Белое море). С.А. Пономарев, И.В. Бурковский, А.П. Столяров, Г.Г. Новиков // Успехи современной биологии. 2003. Т.123. №6. С. 609-617.
9. Изменение основных характеристик микро-, мейо- и макро-бентоса по градиенту солености в эстуарии Белого моря. Удалов А.А., Бурковский И.В., Мокиевский В.О., Столяров А.П., Мазей Ю.А., Чертопруд М.В., Чертопруд Е.С., Сабурова М.А., Колобов М.Ю., Пономарев С.А. // Океанология - в печати.

Отпечатано в копицентре  
Москва, Ленинские горы, МГУ, 1 Гуманитарный корпус  
www.stpnnt.ru e-mail zakaz@stpnnt.ru тел 939-3338  
Заказ № 497, тираж 100 экз Подписано в печать 17 04 2004 г

42-8779