

УДК 597.556.253-153:574.523  
ББК [47.220:28.082.13]:28.693.324

А. П. Стрельникова

**ТРОФИЧЕСКИЙ СТАТУС ТРЕХИГЛОЙ КОЛЮШКИ  
*GASTEROSTEUS ACULEATUS* L. (*GASTEROSTEIDAE*)  
В ВИСЛИНСКОМ ЗАЛИВЕ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ<sup>1</sup>**

A. P. Strelnikova

**TROPHIC STATUS OF THREE-SPINED STICKELBACK  
*GASTEROSTEUS ACULEATUS* L. (*GASTEROSTEIDAE*)  
IN THE VISLA BAY OF THE BALTIC SEA**

Приведены результаты исследования питания сеголеток и половозрелых особей трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* L., отловленных в Вислинском заливе Балтийского моря (на территории Польши). Определен полный спектр кормовых объектов, обнаруженных в желудках рыб. Выявлены возрастные, сезонные и локальные различия состава пищи. Показано, что в питании колюшки в Вислинском заливе основными кормовыми объектами являются ракообразные (*Cladocera*, *Copepoda*) и личинки хирономид. Исследовано пространственно-временное распределение колюшки в заливе. Сделано предположение, что расхождение мест нагула колюшки и молоди леща является одним из механизмов, снижающих напряженность пищевых взаимоотношений между ними. Проведен анализ литературных данных по значению трехиглой колюшки в питании хищных видов рыб. Определен трофический статус колюшки. Сделана попытка оценить степень возможных пищевых взаимоотношений колюшки и рыб-вселенцев.

**Ключевые слова:** колюшка, спектр питания, изменения состава пищи, индекс наполнения, пищевые взаимоотношения, трофический статус, инвазии.

The results of the study on feeding of the under-yearling and adult three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* L. captured in the Visla Bay of the Baltic Sea (on the territory of Poland) are reported. The full spectrum of food items found in the stomachs of the fish is determined. The age, seasonal and local differences in fish diet are revealed. It is shown that the diet of stickleback in the Visla Bay is made up mostly of crustaceans (*Cladocera*, *Copepoda*) and larva of chironomid. The spatial and temporal distribution of the stickleback in the bay is studied. It is supposed that the divergence in foraging habitats of the stickleback and young bream could be a mechanism reducing the tension of their feeding relationships. The analysis of the published data on the role of the stickleback in the feeding of predatory fishes is presented. The trophic status of the stickleback is determined. An attempt to assess the degree of possible feeding relations between the stickleback and alien fish species is made.

**Key words:** stickleback, feeding range, diet changes, index of stomach fullness, feeding relations, trophic status, invasions.

### Введение

Трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* L. – один из самых широко распространенных видов рыб, обитающих как в пресных водах, так и в морях [1, 2]. Интерес исследователей к этой рыбке вызван прежде всего некоторыми особенностями ее биологии и значением в трофической структуре водных экосистем. Воспроизводительная способность колюшки такова, что в некоторых водоемах она входит в состав ядра ихтиоценозов [3] и в отдельные годы, при благоприятных условиях нереста, может давать вспышки необычайно высокой численности, что обостряет конкурентные отношения и ухудшает условия питания молоди промысловых видов рыб. Считается, что это является одним из факторов, тормозящих увеличение их численности [4, 5]. Исследования трансформации органического вещества, проведенные в Куршском заливе Балтийского моря, показали, что с позиций кормовых трат и оценки соматической продуктивности колюшки она является одним из самых «дорогих» потребителей корма. Расходуя наибольшее количество пищи, она дает наименьший прирост массы тела. Ее кормовой коэффициент, при питании зоопланктоном, почти в 3 раза выше, чем у сеголетков окуня и судака и почти в 4 раза выше, чем у корюшки [6].

<sup>1</sup> Автор считает необходимым выразить искреннюю благодарность сотрудникам Института им. Станислава Саковича в Ольштыне и, в частности, доктору наук Х. Вилконской за организацию и проведение экспедиций и предоставленные материалы; Н. И. Зеленцову (Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН) за помощь, оказанную при определении видовой принадлежности личинок насекомых.

Вислинский залив отличается высокой рыбопродуктивностью и относится к важным рыбохозяйственным водоемам Прибалтики. В заливе обитает 57 видов круглоротых и рыб, относящихся к 22 семействам (20 из которых относятся к карповым). В польской части залива наиболее ценным с продукционной точки зрения (высокий темп роста и низкий кормовой коэффициент) среди бентофагов является лещ, среди хищников – судак. Численность колюшки в заливе достаточно высока. Однако до настоящего времени в литературе нет сведений о пищевых взаимоотношениях колюшки с другими видами рыб и ее значении в системе триотрофа. Имеются лишь отрывочные материалы по качественному составу пищи колюшки, а также молодые и взрослых особей отдельных видов рыб, отловленных в польской части Вислинского залива, которые требуют анализа и обобщения.

Исследование, результаты которого отражены в предлагаемой статье, проведено с целью определения трофического статуса колюшки в Вислинском заливе и выявления возможности возникновения напряженных пищевых отношений с молодью ценных видов рыб. Актуальность анализа имеющихся материалов обусловлена появившимися в литературе сведениями о натурализации понто-каспийских видов бычков *Neogobius melanostomus* (Pall.), *N. gymnotrachelus* и *N. fluviatilis* (Pall.) в нижнем течении р. Вислы и в восточной части Вислинского залива [7, 8].

### Материалы и методы исследования

Работа выполнена по материалам, собранным в Вислинском заливе Балтийского моря (на территории Польши) в 1996 г. с мая по август. Траления проводили по всему периметру залива (рис. 1) в горизонте 0–1,5 м. Рыбы были пойманы буксируемой с лодки сеткой Кори и мальковой волокушей. Всего обловлено 10 станций. Северный берег залива ограничен Вислинской косой. Здесь вдоль береговой линии расположены станции Пяски (1), Латарния (2), Пшебрно (3) (Крыница-Морска) и Каты (4) (Конты Рыбацке). В западной части залива траления проводили в эстуарии р. Ногат, которая является крупным рукавом р. Вислы (5). Напротив небольшого залива, образованного в месте впадения р. Эльблонг (юго-западная часть), находится станция Залев Малы (6). Далее на восток, вдоль материкового берега – Сухач (7), Кадыны (8), Толькмицко (9) и Ружанец (10) – эстуарий р. Пасленка (Paslenka). Одновременно с тралением рыб проводили отбор проб зоопланктона и зообентоса как в открытой части залива, так и в прибрежной зоне. Общее количество и соотношение отдельных организмов в них определяли обычным счетным методом в камере Богорова. Обработка собранных материалов проводилась по стандартным методикам [9, 10].



Рис. 1. Карта Вислинского залива с указанием расположения станций

Всего проанализировано содержимое пищеварительных трактов у 281 колюшки. Каме-ральная обработка проб осуществлялась совместно с сотрудниками лаборатории гидробиологических исследований Института рыбного хозяйства в Ольштыне.

### Результаты исследований и их обсуждение

Анализ содержимого желудочно-кишечных трактов исследуемых рыб показал, что пищевой спектр трехглазой колюшки в Вислинском заливе на протяжении всего периода наблюдений включал в основном представителей двух классов водных беспозвоночных – ракообразных и насекомых. Ракообразные представлены ветвистоусыми, веслоногими и ракушковыми рачками (табл. 1). Особенно велико их значение было в мае и июне. В это время они составляли около 3/4 массы пищевого комка при 100 %-й частоте встречаемости. При этом доминировали веслоногие раки. В желудках особей колюшки размерной группы 52–62 мм их количество доходило от 1 450 до 2 200 экз. соответственно. По типу питания обнаруженные рачки относятся преимущественно к группе «пасущихся» собирателей [11]. Это были фитофильные и литоральные циклопиды и придонные формы из родов *Macrocyclops* и *Eucyclops*, собирающие пищу с подводных субстратов. Помимо этих организмов в питании также присутствовали и хищные копеподы из р. *Heteroscope*. Среди обнаруженных ветвистоусых ракообразных преобладали пелагические формы *Bosmina coregoni* и *Leptodora kindtii*. Вместе они составляли 82,9 % от числа всех отмеченных клadoцер.

Таблица 1

Сезонная динамика состава пищи у разноразмерных особей колюшки в Вислинском заливе в 1996 г., % от массы пищевого комка; 1 –  $L < 30$  мм, 2 –  $L > 30$  мм

Компонент	Май	Июнь		Июль		Август	
	1	1	2	1	2	1	2
<i>Brachionus</i>	–	0,1	–	–	0,9	–	–
<b><i>Rotatoria</i></b>	–	<b>0,1</b>	–	–	<b>0,9</b>	–	–
<i>Bosmina</i>	0,2	2,8	–	0,1	0,5	–	–
<i>Chydorus</i>	–	0,1	6,9	0,1	1,3	–	–
<i>Leptodora</i>	–	8,2	15,6	0,3	–	–	–
<i>Daphnia</i>	–	0,1	–	0,1	0,2	–	–
<i>Limnoida</i>	–	0,1	–	–	0,4	–	–
<i>Polyphemus</i>	–	–	7,4	0,3	5,3	–	2,4
<i>Ceriodaphnia</i>	–	–	–	0,5	4,1	–	–
<b>Всего Cladocera</b>	<b>0,2</b>	<b>11,3</b>	<b>29,9</b>	<b>1,4</b>	<b>11,8</b>	–	–
<i>Cyclopoidea</i>	62,8	44,0	63,2	0,5	33,4	0,8	56,5
<i>Calanoidea</i>	5,4	0,1	–	1,3	11,1	–	–
<b>Всего Copepoda</b>	<b>68,2</b>	<b>44,1</b>	<b>63,2</b>	<b>1,8</b>	<b>44,5</b>	<b>0,8</b>	<b>58,9</b>
<i>Ostracoda</i>	–	<b>0,6</b>	–	<b>0,1</b>	<b>0,6</b>	–	–
<i>Insecta</i>	<b>31,6</b>	<b>43,9</b>	<b>6,9</b>	<b>96,7</b>	<b>42,2</b>	<b>99,2</b>	<b>41,1</b>
Личинки рыб	–	+	–	–	–	–	–
Число рыб в выборках	14	30	36	17	28	14	15

К августу произошло резкое, на порядок, снижение численности в зоопланктоне ветвистоусых и веслоногих раков (табл. 2). Это послужило причиной смены пищевой стратегии крупных колюшек. Крупные особи почти перестали питаться рачковым зоопланктоном и перешли на потребление бентосных организмов. Личинки и куколки насекомых в этот период составляли 96,7–99,2 % массы пищевого комка соответственно. При этом доминировали личинки хирономид. Это были как обитатели песчано-илистых грунтов (*Chironomus plumosus* и более мелкие личинки из р. *Procladius*), так и фитофильные формы хирономид (*Cricotopus sylvestris*, *Glyptotendipes glaucus* и *Parachironomus* гр. *pararostratus*), обитающие в зарослях и на илу. Значительную роль в питании колюшек в августе играли личинки ручейников. Частота их встречаемости в пищеварительных трактах колюшек в это время составляла более 70 %.

Таблица 2

Численность зоопланктона и биомасса зообентоса в весенне-летний период 1996 г. в Вислинском заливе

Группа организмов	Май	Июнь	Август
<b>Зоопланктон, экз/м<sup>3</sup></b>			
<i>Rotatoria</i>	4 195	5 045	1 069
<i>Cladocera</i>	111	361	40
<i>Copepoda</i>	542	2 333	574
<i>Всего</i>	4 848	7 739	1 683
<b>Зообентос, г/м<sup>2</sup></b>			
<i>Nematoda</i>	0,07	–	–
<i>Annelidae</i>	6,65	13,85	0,57
<i>Chironomidae</i>	2,79	8,22	2,61
<i>Всего</i>	9,50	22,08	3,18

Локальные изменения состава пищи трехиглой колюшки рассмотрены у рыб, отловленных 10-го июня в эстуариях рек Ногат, Эльблонг и Пасленка, а также пойманных на противоположном берегу, вдоль песчаной Вислинской косы (станции Пшебрно и Пяски). В питании колюшек на всех станциях, кроме станции Пяски, присутствовали ветвистоусые, ракушковые и веслоногие раки со значительным преимуществом последних. Коловратки отмечены в питании рыб лишь на двух станциях (табл. 3).

Таблица 3

Локальные различия в питании трехиглой колюшки в Вислинском заливе 10 июня 1996 г.:  
1 – % по числу экземпляров в пищевом комке; 2 – частота встречаемости кормовых объектов, %

Компонент	Ногат		Залев Малы		Сухач		Ружанец		Пшебрно		Пяски	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
<i>Rotatoria</i>	–	–	0,2	0,1	–	–	7,3	2,8	–	–	–	–
<i>Crustacea</i>	99,7	93,1	98,8	78,7	96,6	47,9	41,9	3,6	70,7	46,4	–	–
Личинки насекомых	0,3	6,9	0,7	21,0	3,4	52,1	50,8	93,6	29,3	53,5	100,0	100,0
Личинки рыб	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Индекс наполнения, ‰	251,4		117,7		110,2		189,7		49,9		29,7	
Число рыб в выборках	32		27		15		31		9		13	

Пища колюшек со станции Ногат состояла только из ракообразных. Копеподы доминировали. Их относительная численность в массе пищевого комка составляла 74,3 %. Кладоцеры были представлены рачком *Polyphemus pediculus*, обитающим в прибрежье в свободных от растительности участках воды.

Наибольшее разнообразие кормовых объектов в питании рыб отмечено на станции Залев Малы. В пробах присутствовали коловратки из рода *Brachionus*, личинки и куколки воздушных насекомых, остракоды и клещи, ветвистоусые и веслоногие раки. Количество веслоногих раков в пищеварительном тракте рыб превышало число ветвистоусых в 17 раз. Кладоцеры были представлены в основном *Bosmina*. Среди хирономид наиболее часто встречались личинки *Ch. plumosus* (I и II возрастные стадии), ведущих в этом возрасте планктонный образ жизни. Отмечены также *G. glaucus* и *C. sylvestris*, прикрепляющие домики к живым растениям, подводным частям буев и вех. Только на этой станции в питании колюшек присутствовали личинки мокрецов.

Значительно уже спектр питания был у рыб, отловленных на станции Сухач. На этой станции наблюдалось самое высокое потребление веслоногих раков – до нескольких тысяч особей в одном желудке. В питании отмечены *L. kindtii* и личинки хирономид старших возрастных стадий. Среди них доминировали *Procladius ferrugineus* и *Chironomus obtusidens*. Единичными экземплярами встречались личинки симулид и ручейников на последних стадиях метаморфоза и вылетающие имаго. У 3-х колюшек из 15-ти обнаружены мальки карповых видов рыб.

В питании рыб на станции Ружанец (эстуарий р. Пасленка) присутствовали веслоногие раки, *Brachionus*, а также личинки и куколки хирономид. Их относительное количество в массе пищевого комка было примерно одинаковым. Однако частота встречаемости личинок была значительно выше. Как и на предыдущей станции, в питании колюшки отмечены личинки ручейников.

Отличительной особенностью питания колюшек на противоположном песчаном берегу является то, что только на станциях Пшебрно и Пяски встречались рыбы с пустыми желудками (16,7 и 42,8 % соответственно). На станции Пшебрно колюшка почти в равном количестве потребляла веслоногих и ветвистоусых раков. Среди кладоцер отмечены представители родов *Chydorus* и *Bosmina*, а также *L. kindtii* со значительным доминированием последней. Хирономиды (I и II возрастная стадия) были представлены донными формами и личинками, жизненное пространство которых связано с водными растениями. На станции Пяски рыбы питались исключительно личинками хирономид. В основном это были виды из р. *Chironomus* (*Ch. plumosus* и *Ch. dorsalis*), а также *P. ferrugineus*. Интенсивность питания колюшек, отловленных на станциях Пшебрно и Пяски, была на порядок ниже по сравнению с таковой на других станциях (табл. 3).

Сравнение питания сеголетков и половозрелых особей колюшки показало, что и те, и другие потребляют одни и те же кормовые объекты. Разница заключается лишь в количественных характеристиках и в частоте встречаемости отдельных групп организмов в пищеварительных трактах рыб. У сеголетков значительно чаще в питании отмечены веслоногие и ветвистоусые раки, в то время как частота встречаемости личинок и взрослых особей воздушно-водных насекомых значительно выше у рыб старшего возраста.

В экспериментальных уловах помимо колюшки встречались сеголетки почти всех видов рыб, обитающих в заливе, и у нас была возможность проследить пространственно-временной характер их распределения и сравнить с распределением колюшки. Целью проведения такого анализа было выявление возможных механизмов, исключая или по крайней мере сглаживающих конкурентные отношения между колюшкой, являющейся потребителем зоопланктона и бентоса, и молодью основных промысловых видов рыб в Вислинском заливе. В среднем по заливу относительная численность колюшки составляла 89,2 % в мае, 20,1 % в июне, 76,2 % в июле и 52,3 % в августе от числа пойманной молодежи леща и судака.

Исследование состава уловов в мае – июле показало, что 93,4 % колюшки было сосредоточено в эстуариях рек Ногат, Эльблонг и Пасленка. На северном побережье залива, на станциях, расположенных вдоль Вислинской косы, были пойманы единичные особи. Лишь на станции Пяски в июне относительная численность колюшки составила 25,2 % от общего числа пойманных рыб.

Основная масса сеголетков судака в это время нагуливалась на общих с колюшкой биотопах, расположенных в опресненных частях залива. Их численность в уловах, в эстуариях указанных выше рек в июне составила 78,7 % от числа всей пойманной молодежи судака в течение этого месяца. Что касается леща, то 99,7 % его сеголетков было поймано на станциях Пяски и Пшебрно. Из приведенных данных видно, что основными поставщиками молодежи судака являются реки Ногат, Эльблонг и Пасленка, а нерестилища леща, видимо, расположены вдоль северного побережья залива. На основании этого можно предположить, что молодежь леща, ввиду расхождения мест нагула, не должна испытывать сильного пресса со стороны колюшки, несмотря на то, что спектры их питания достаточно близки [12]. Отметим, что молодежь судака, видимо, все-таки вступает с ней в конкурентные отношения. Есть сведения, что относительная численность планктонных ракообразных в питании сеголетков судака в Вислинском заливе, в период с мая по июль, составляла соответственно 57,7 и 61,8 % [13]. По нашим данным, в июне 1996 г. значение этого показателя на разных станциях варьировало от 70,7 до 99,7 %. В случае возникновения необычайно высокой численности колюшки в заливе пищевые отношения с молодью судака могут обостряться. На это указывает и ряд публикаций, касающихся питания колюшки как в исследуемом регионе, так и в других водоемах [5, 14–16].

Имеющиеся в литературе сведения, касающиеся изучения питания и пищевых отношений трехиглой колюшки, дают возможность проанализировать ее положение в пищевых цепях разных водоемов, а также провести сравнение полученных нами данных с результатами исследований других авторов. Особенности питания трехиглой колюшки в Куршском заливе Балтийского моря позволили отнести ее к группе зоопланктофагов [6]. Такой же трофический статус характерен и для колюшки, обитающей в восточной части Финского залива, где питание массовых видов рыб, в том числе и колюшки, на 70 % состоит из зоопланктона [17]. Ракообразные (*Cladocera*, *Ostracoda* и *Copepoda*) составляют основу питания трехиглой колюшки и в оз. Тингвадлаватн в Исландии [18].

В Гданьском заливе Балтийского моря, на основании анализа качественного состава пищи и степени предпочтения трехиглой колюшкой тех или иных групп кормовых объектов, выделено три группы рыб [5]. К первой группе отнесены колюшки с высокой степенью избирания икры рыб, ко второй – рыбы, питающиеся бентосными организмами, к третьей – потребители зоопланктона, в основном ветвистоусых и веслоногих раков. Отметим, что бентосная составляющая питания чрезвычайно объемна и включает в себя как представителей пресноводной донной фауны, так и типично морских форм, обитающих в опресненных участках залива. Это многощетинковые черви из сем. *Nereidae*, двустворчатые моллюски из сем. *Pisidiidae*, брюхоногие моллюски и моллюски из рода *Sphaerium*, морские тараканы из отряда *Isopoda*, олигохеты, личинки хирономид, гидроидные полипы. Такой перечень кормовых организмов, потребляемых трехиглой колюшкой, скорее всего, позволяет отнести ее к зообентофагам и определить ее место в бентической пищевой цепи. Аналогичный трофический статус характерен и для трехиглой колюшки, обитающей в эстуарии р. Черной (Кандалакшский залив Белого моря) [19].

Пищевой спектр разновозрастной трехиглой колюшки в оз. Курильском характеризуется большим разнообразием кормовых организмов [20]. Но их, как и у колюшки из Вислинского залива, можно объединить в две группы – зоопланктон (коловратки, босмины, хидорусы, дафнии, циклопы) и зообентос (нематоды, личинки веснянок, ручейников, поденок и хирономид на всех стадиях метаморфоза).

Исследование питания пелагических и донных хищников в Вислинском заливе показало, что в питании взрослого судака трехиглая колюшка не отмечена. Хищник предпочитает питаться снетком, сельдью и ершом [13]. Спектр питания угря значительно шире, чем у судака. Помимо перечисленных рыб в его питании отмечен судак, бычок-бабка и чехонь. Однако, как и судак, угорь в этом водоеме трехиглой колюшкой не питается [21]. Таким образом, по результатам исследования и приведенным литературным данным можно сделать заключение, что колюшка в Вислинском заливе является исключительно потребителем зоопланктона и зообентоса, а часть энергии, идущей по планктонной и бентосной цепям, замыкается на ней (рис. 2).

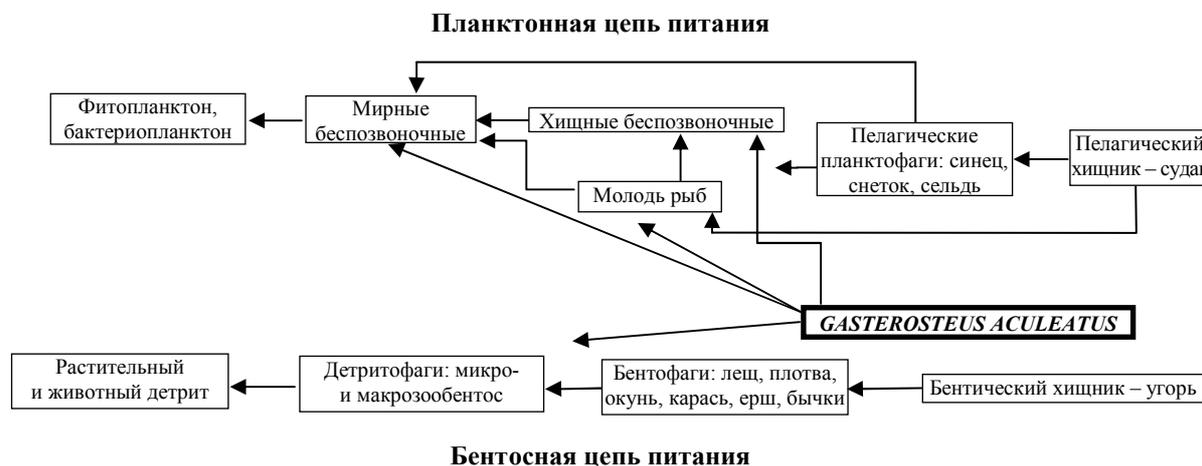


Рис. 2. Схема трансформации органического вещества и энергии в Вислинском заливе

Известно, что внедрение чужеродных видов в уже сформированные сообщества, как правило, вызывает существенные изменения в структуре трофических цепей. Хищные виды переходят на потребление нового корма, обостряются пищевые взаимоотношения не только между вселенцами и аборигенными видами, питающимися сходным видом корма, но и среди самих аборигенов [22]. В этой связи определенный интерес вызывает проникновение в Вислинский залив понто-каспийских бычков, расселившихся преимущественно в опресненных участках залива. Пищу этих рыб в Каспийском море и в водохранилищах р. Волги составляют главным образом моллюски, личинки и куколки хирономид и ракообразные, в том числе веслоногие раки [1, 23, 24]. Однако при отсутствии их основной пищи – моллюсков – бычки переключаются на питание бентическими и даже планктонными ракообразными [25]. В раннем возрасте все перечисленные виды бычков потребляют рачковый зоопланктон.

Как показали результаты предварительных исследований, в водоемах бассейна р. Вислы бычок-кругляк потребляет амфипод – до 70 % массы пищевого комка, личинок и куколок хирономид – до 63 %. Помимо этих организмов в состав его пищевого спектра входят личинки мокрецов, олигохеты и веслоногие раки. Отмечены случаи поедания им молоди рыб [8, 26]. Анализ питания этого бычка в восточной части Вислинского залива, в районе Балтийска, показал наличие в пищевом комке бокоплавов, мизид и морских желудей [7]. В нижнем течении р. Вислы бычок-бабка питается в основном личинками хирономид. В рационе бычка-головача присутствуют гаммариды и молодь рыб, которая составляет до 25 % массы пищевого комка [8]. Видно, что пищевые спектры вселенцев, в новых условиях обитания, соответствуют пищевым спектрам бычков в пределах их основного ареала.

### Заключение

Исходя из видового состава и экологических особенностей кормовых объектов, обнаруженных в питании трехиглой колюшки, можно предположить, что в исследованной части Вислинского залива она занимает все имеющиеся биотопы. Следует отметить, что колюшка нагуливается как в толще воды, так и в ее придонных слоях, а также на мелководьях, заросших высшей водной растительностью, и является потребителем зоопланктона и зообентоса. Тот факт, что хищные виды рыб, обитающие здесь, не используют колюшку в качестве объекта пи-

тания, позволяет определить ее положение в трофической структуре водоема как тупиковое звено в планктонной и бентосной пищевых цепях. Пищевые взаимоотношения трехиглой колюшки с молодью судака можно охарактеризовать как конкурентные. Определенную напряженность в этих отношениях, вероятно, создадут и вселенцы на почве потребления ими веслоногих раков как на начальных этапах развития, когда личинки и мальки бычков питаются рачковым зоопланктоном, так и во взрослом состоянии. Возможность возникновения подобной ситуации обусловлена еще и тем, что перекрываются не только спектры питания молоди судака и колюшки на всех этапах развития, но и их пространственное распределение.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Никольский Г. В. Частная ихтиология / Г. В. Никольский. М.: Изд-во Высш. шк., 1971. 470 с.
2. Атлас пресноводных рыб России / под ред. Ю. С. Решетникова. М.: Наука, 2002. Т. 2. 253 с.
3. Ружин С. В. Современное состояние рыбного населения Лужской губы Финского залива / С. В. Ружин // Экологическое состояние рыбохозяйственных водоемов бассейна Балтийского моря (в пределах Финского залива): тез. докл. симп., Санкт-Петербург, 14–16 апреля 1993 г. СПб., 1993. С. 60–63.
4. Сулопарова О. Н. Питание и пищевые отношения массовых видов рыб в Невской губе Финского залива / О. Н. Сулопарова, В. А. Огородникова // Тез. докл. симп., Санкт-Петербург, 14–16 апреля 1993 г. СПб., 1993. С. 79–80.
5. Kotwicki S. Food of stickleback in spring months / S. Kotwicki // Stud. and Mater. Oceanol. Mar. Pollut. Pol. Acad. Sci. 1993. Vol. 3. P. 273–281.
6. Крылова О. И. О биологической «стоимости» молоди рыб Куршского залива / О. И. Крылова // Тр. АтлантНИРО. 1976. Вып. 1. С. 51–59.
7. Тылик К. В. Предварительные данные о питании вселенца бычка-кругляка (*Neogobius melanostomus*) в Вислинском заливе Балтийского моря / К. В. Тылик, Е. Д. Закревский // Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2): тез. докл. 2-го Междунар. симп. по изучению инвазионных видов, Борок, 27 сентября – 2 октября 2005. Рыбинск – Борок, 2005. С. 176–177.
8. Karakero T. Diet partitioning in summer of two syntopic neogobiids from two different habitats of the lower Vistula river, Poland / T. Karakero, J. Zbikowski, J. Zytkowicz // J. Appl. Ichthyol. 2005. 21, N 4. P. 292–295.
9. Боруцкий Е. В. О кормовой базе рыб / Е. В. Боруцкий // Материалы по кормовой базе рыб. М.: АН СССР, 1974. С. 561.
10. Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.
11. Монаков А. В. Питание пресноводных беспозвоночных / А. В. Монаков. М.: ИПЭИ РАН, 1998. 321 с.
12. Zelepian J. Food of bream in the Vistula Lagoon / J. Zelepian, H. Wilkonska // Komunikaty rybackie. Olszhtyn. 1995. N 6. P. 13–15.
13. Wilkonska H. Comparison of percid diet in the Vistula Lagoon in 1994 / H. Wilkonska, J. Zelepian // Komunikaty rybackie. Olszhtyn. 1995. N 4. P. 15–16.
14. Debus Lutz. Nahrungsbiologische untersuchungen an jungfischpopulationen eines brackigen flachwassergebietes des Barther Boddens (südliche Ostsee) / Lutz Debus, Hartmut Arndt // Wiss. Z. Wilhelm-Pieck- Univ. Rostock. Naturwiss. 1984. R. 33, N 6. P. 76–82.
15. Neja Zbignew. Growth the rate of pikeperch in the Szczecin lagoon and lake dabie / Zbignew Neja, Irena Turowska // Folia Univ. agr. Stetin. Pisc. 1998. N 184. P. 41–53.
16. Piers Ana M. Fish assemblage structure across the Arade basin (Southern Portugal) / Ana M. Piers, Luis Moreira Da Costa, Maria J. Alves, Maria M. Coelho // Cybium. 2004. Vol. 28, N 4. P. 357–365.
17. Баранова Л. П. Питание массовых видов рыб восточной части Финского залива в современных условиях / Л. П. Баранова, Л. Н. Попов, Г. А. Алексеев // Тез. докл. VIII съезда Гидробиолог. об-ва РАН, Калининград, 16–23 сентября 2001 г. Калининград, 2001. Т. 1. С. 82–83.
18. Sandlund O. T. Threespining stickleback *Gasterosteus aculeatus* in Tingvallavatn: habitat and food in a lake dominated by arctic charr *Salvelinus alpinus* Sandlund / O. I. Sandlund, P. M. Jonasson, B. Jonsson, N. J. Malmquist, S. Skulason, S. S. Snorrason. Threespining stickleback *Gasterosteus aculeatus* in Tingvallavatn: habitat and food in a lake dominated by arctic charr *Salvelinus alpinus*. Oikos. 1992. Vol. 64, no. 1–2.
19. Пономарёв С. А. Место рыб в трофической сети р. Черной (Кандалакшский залив. Белое море) / С. А. Пономарёв, Г. Г. Новиков // Экологические проблемы бассейнов крупных рек-3: тез. докл. Междунар. и Молодеж. конф., Тольятти, 15–19 сентября 2003 г. Тольятти, 2003. С. 228.
20. Введенская Т. Л. Значение отдельных групп кормовых организмов в питании молоди нерки, кижуча, гольцов и разновозрастных трех- и девятииглых колюшек / Т. Л. Введенская // Тез. докл. I Конгресса ихтиологов России, Астрахань, сентябрь 1997 г. Астрахань, 1997. С. 149.
21. Zelepian J. Eel diet in the Vistula Lagoon in 1994 / J. Zelepian, H. Wilkonska // Komunikaty rybackie. Olszhtyn. 1995. N 3. P. 13–15.

22. Дгебуадзе Ю. Ю. Национальная стратегия, состояние, тенденции, исследования, управление и приоритеты в отношении инвазий чужеродных видов на территории России / Ю. Ю. Дгебуадзе // Материалы Рос.-Америк. симпоз. по инвазийным видам «Инвазии чужеродных видов в Голарктике», 27–31 августа 2001 г., Борок. Борок, 2003. С. 26–34.

23. Никуленко Е. В. Особенности питания двух видов бычков Саратовского водохранилища / Е. В. Никуленко // Экологические проблемы бассейнов крупных рек-3: тез. докл. Междунар. молодеж. конф., Тольятти, 15–19 сентября 2003 г. Тольятти, 2003. С. 197.

24. Кириленко Е. В. Некоторые черты биологии бычка-головача *Neogobius gorlap* (Perciformes, Gobiidae) в водах Куйбышевского водохранилища / Е. В. Кириленко, Е. В. Шемонаев // Вопросы ихтиологии. 2010. Т. 50, № 5. С. 652–657.

25. Kudrenko S. Diet composition of two gobiid species in the Khadzhibey Estuary (North-Western Black sea, Ukraine) / S. Kudrenko, Y. Kvach // Act. Univ. N. Copernic. Pr. Limnol. 2005. N 24. P. 61–68.

26. Grabowska J. Diel-feeding activity in early summer of racer goby *Neogobius melanostomus* (Gobiidae): A new invader in the Baltic basin / J. Grabowska, M. Grabowski // J. Appl. Ichthyol. 2005. 21, N 4. P. 282–286.

#### REFERENCES

1. Nikol'skii G. V. *Chastnaya ikhtiologiya* [Special ichthyology]. Moscow, Vysshaya shkola, 1971. 470 p.
2. *Atlas presnovodnykh ryb Rossii* [Atlas of freshwater fish in Russia]. Pod red. Iu. S. Reshetnikova. Moscow, Nauka, 2002. Vol. 2. 253 p.
3. Ruzhin S. V. Sovremennoe sostoyanie rybnogo naseleniia Luzhskoi guby Finskogo zaliva [Present state of fish population of the Luga Bay of the Gulf of Finland]. *Ekologicheskoe sostoyanie rybokhoziaistvennykh vodoemov basseina Baltiiskogo moria (v predelakh Finskogo zaliva). Tezisy dokladov simpoziuma, Sankt-Peterburg, 14–16 apreliya 1993 g.* Saint Petersburg, 1993, pp. 60–63.
4. Susloparova O. N., Ogorodnikova V. A. Pitaniye i pishchevye otnosheniya massovykh vidov ryb v Nevskoi gube Finskogo zaliva [Diet and feeding relationships of mass fishes in the Neva Bay of the Gulf of Finland]. *Tezisy dokladov simpoziuma, Sankt-Peterburg, 14–16 apreliya 1993 g.* Saint Petersburg, 1993, pp. 79–80.
5. Kotwicki S. Food of stickleback in spring months. *Stud. and Mater. Oceanol. Mar. Pollut. Pol. Acad. Sci.*, 1993, vol. 3, pp. 273–281.
6. Krylova O. I. O biologicheskoi «stoimosti» molodi ryb Kurshskogo zaliva [On biological "cost" of young fish of the Kursh Bay]. *Trudy AtlantNIRO*, 1976, iss. 1, pp. 51–59.
7. Tylik K. V., Zakrevskii E. D. Predvaritel'nye dannye o pitanii vselemtsa bychka-krugliaka (*Neogobius melanostomus*) v Vislinskom zalive Baltiiskogo moria [Prior data on feeding syntopic neogobius (*Neogobius melanostomus*) in the Visla Bay of the Baltic Sea]. *Chuzherodnye vidy v Golarktike (Borok-2). Tezisy dokladov 2-go mezhdunarodnogo simpoziuma po izucheniiu invazionnykh vidov, Borok, 27 sentiabria – 2 oktiabria 2005.* Rybinsk – Borok, 2005, pp. 176–177.
8. Karakero T., Zbikowski J., Zytowicz J. Diet partitioning in summer of two syntopic neogobiids from two different habitats of the lower Vistula river, Poland. *J. Appl. Ichthyol.*, 2005, 21, no. 4, pp. 292–295.
9. Borutskii E. V. O kormovoi baze ryb [On feeding fish basis]. *Materialy po kormovoi baze ryb.* Moscow, AN SSSR, 1974, p. 561.
10. *Metodicheskoe posobie po izucheniiu pitaniya i pishchevykh otnoshenii ryb v estestvennykh usloviyakh* [Methodical recommendations on the study of diet and feeding relationships of fish in natural conditions]. Moscow, Nauka Publ., 1974. 254 p.
11. Monakov A. V. *Pitaniye presnovodnykh bespozvonochnykh* [Diet of freshwater invertebrates]. Moscow, IPEiE RAN, 1998. 321 p.
12. Zelepien J., Wilkonska H. Food of bream in the Vistula Lagoon. *Komunikaty rybackie, Olszhtyn*, 1995, no. 6, pp. 13–15.
13. Wilkonska H., Zelepien J. Comparison of percid diet in the Vistula Lagoon in 1994. *Komunikaty rybackie, Olszhtyn*, 1995, no. 4, pp. 15–16.
14. Debus Lutz, Arndt Hartmut. Nahrungsbiologische untersuchungen an jungfischpopulationen eines brackigen flachwassergebietes des Barther Boddens (südliche Ostsee). *Wiss. Z. Wilhelm-Pieck-Univ. Rostock. Naturwiss.*, 1984, r. 33, no. 6, pp. 76–82.
15. Zbigniew Neja, Turowska Irena. Growth the rate of pikeperch in the Szczecin lagoon and lake dabie. *Folia Univ. agr. Stetin. Pisc.*, 1998, no. 184, pp. 41–53.
16. Piers Ana M., Da Costa Luis Moreira, Alves Maria J., Coelho Maria M. Fish assemblage structure across the Arade basin (Southern Portugal). *Cybum.*, 2004, vol. 28, no. 4, pp. 357–365.
17. Baranova L. P., Popov L. N., Alekseev G. A. Pitaniye massovykh vidov ryb vostochnoi chasti Finskogo zaliva v sovremennykh usloviyakh [Diet of mass fishes in the eastern part of the Gulf of Finland in modern conditions]. *Tezisy dokladov VIII s"ezda Gidrobiologicheskogo obshchestva RAN, Kaliningrad, 16–23 sentiabria 2001 g.* Kaliningrad, 2001, vol. 1, pp. 82–83.

18. Sandlund O. T., Jonasson P. M., Jonsson B., Malmquist N. J., Skulason S., Snorrason S. S. Threespined stickleback *Gasterosteus aculeatus* in Tingvallavatn: habitat and food in a lake dominated by arctic charr *Salvelinus alpinus*. *Oikos*, 1992, vol. 64, no. 1–2.
19. Ponomarev S. A., Novikov G. G. Mesto ryb v troficheskoj seti r. Chernoi (Kandalakshskii zaliv. Beloe more) [Role of fish in trophic network of the Chernaya River (Kandalaksha Bay, the White Sea)]. *Ekologicheskie problemy basseinov krupnykh rek-3. Tezisy dokladov Mezhdunarodnoi i Molodezhnoi konferentsii, Tol'jatti, 15–19 sentiabria 2003 g.* Tolyatti, 2003. P. 228.
20. Vvedenskaia T. L. Znachenie otdel'nykh grupp kormovykh organizmov v pitanii molodi nerki, kizhucha, gol'tsov i raznovozrastnykh trekh- i devyatiiglykh koliushek [Role of separate groups of feeding organisms in diet of young red salmon, silversides, loaches and three- and nine-spined stickleback of different ages]. *Tezisy dokladov I Kongressa ikhtologov Rossii, Astrakhan', sentiabr' 1997 g.* Astrakhan, 1997. P. 149.
21. Zelepien J., Wilkonska H. Eel diet in the Vistula Lagoon in 1994. *Komunikaty rybackie*, Olszhtyn, 1995, no. 3, pp. 13–15.
22. Dgebuadze Iu. Iu. Natsional'naiia strategiia, sostoianie, tendentsii, issledovaniia, upravlenie i priority v otnoshenii invazii chuzherodnykh vidov na territorii Rossii [National strategy, state, tendencies, researches, control and priorities in relation to invasive species on the territory of Russia]. *Materialy Rossiisko-Amerikanskogo simpoziuma po invaziinym vidam «Invazii chuzherodnykh vidov v Golarktike», 27–31 avgusta 2001 g.* Borok. Borok, 2003, pp. 26–34.
23. Nikulenko E. V. Osobennosti pitaniia dvukh vidov bychkov Saratovskogo vodokhranilishcha [Specific features of the diet of two kinds of gobies in the Saratov water basin]. *Ekologicheskie problemy basseinov krupnykh rek-3. Tezisy dokladov Mezhdunarodnoi molodezhnoi konferentsii, Tol'jatti, 15–19 sentiabria 2003 g.* Tolyatti, 2003. P. 197.
24. Kirilenko E. V., Shemonaev E. V. Nekotorye cherty biologii bychka-golovacha *Neogobius gorlap* (Perciformes, Gobiidae) v vodakh Kuibyshevskogo vodokhranilishcha [Some specific features of goby *Neogobius gorlap* (Perciformes, Gobiidae) in waters of the Kuibyshev water reservoir]. *Voprosy ikhtologii*, 2010, vol. 50, no. 5, pp. 652–657.
25. Kudrenko S., Kvach Y. Diet composition of two gobiid species in the Khadzhibey Estuary (North-Western Black sea, Ukraine). *Act. Univ. N. Copernic. Pr. Limnol.*, 2005, no. 24, pp. 61–68.
26. Grabowska J., Grabowski M. Diel-feeding activity in early summer of racer goby *Neogobius melanostomus* (Gobiidae): A new invader in the Baltic basin. *J. Appl. Ichthyol.*, 2005, 21, no. 4, pp. 282–286.

Статья поступила в редакцию 1.08.2013

#### ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРЕ

**Стрельникова Александра Павловна** – Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина Российской академии наук, пос. Борок, Ярославская обл.; канд. биол. наук; старший научный сотрудник лаборатории экологии рыб; [strela@ibiw.yaroslavl.ru](mailto:strela@ibiw.yaroslavl.ru).

**Strelnikova Aleksandra Pavlovna** – I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Yaroslavl region; Candidate of Biology; Senior Researcher of the Laboratory "Ecology of Fish"; [strela@ibiw.yaroslavl.ru](mailto:strela@ibiw.yaroslavl.ru).