

---

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

---

УДК 639.2.081.7(470)(282.2)

## ДИНАМИКА ПОТРЕБЛЕНИЯ ЗООПЛАНКТОНА ТРЕХИГЛОЙ КОЛЮШКОЙ *GASTEROSTEUS ACULEATUS* (LINNAEUS, 1758) ПРИ РАЗНОЙ ПЛОТНОСТИ ПОПУЛЯЦИИ ХИЩНИКА

© 2023 г. Ф. С. Лобырев\* (ORCID: 000-0003-4258-8765)

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова (МГУ), Москва, 119991 Россия

\*e-mail: lobyrev@mail.ru

Поступила в редакцию 27.12.2022 г.

После доработки 08.06.2023 г.

Принята к публикации 20.09.2023 г.

Поставлено описание эксперимента по оценке скорости потребления зоопланктона трехглой колюшкой *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) при разной плотности популяции хищника. Дифференциальным уравнением описано изменение численности зоопланктона в зависимости от длительности потребления. Полученная функция с достаточной точностью отражает динамику потребления зоопланктона колюшкой в эксперименте, что указывает на хорошее согласование теоретических предпосылок и практических результатов. Показана связь между динамикой численности жертвы при выедании, ее смертностью и удельной скоростью потребления. Протестирована гипотеза о пропорциональности коэффициента удельной скорости потребления ресурса количеству хищников. Проведен сравнительный анализ динамики потребления жертвы как функции времени и как функции плотности популяции жертвы.

**Ключевые слова:** модель, эксперимент, кормовое пятно, потребление, хищник, ресурс, трехглая колюшка *Gasterosteus aculeatus*

**DOI:** 10.31857/S0134347523060050, **EDN:** IDJAQA

Взаимодействие “хищник–жертва” – это основная стабилизирующая сила, которая сохраняет водные сообщества в устойчивом состоянии. В сбалансированной экосистеме хищничество представляет собой самую масштабную причину смертности (Одум, 1986), благодаря чему большая часть всей продукции экосистемы вовлекается в трофическую сеть (Christensen, Walters, 2004). Величины количественных параметров трофических связей имеют достаточно широкий спектр и зависят от множества факторов, включая важнейший из них – плотность популяций хищника и его жертвы в местах нагула (Ивлев, 1955; Fauchald et al., 2011). Соотношение численности видов хищника и жертвы определяет скорость и длительность потребления пищи, с которыми связаны такие важные показатели, как зависящая от плотности величина удельной смертности жертвы (Ивлев, 1955; Harger, Blake, 1988; Laundré, 2010) и количество энергии, получаемой хищником от потребления ресурса в данный промежуток времени (Ивлев, 1955; Browne et al., 2008; Kotfas, Mangel, 2010).

Модель, описывающая динамику потребления хищником жертвы, известна под названием “функционального ответа” (Бигон и др., 1989;

Hunsicker et al., 2011). Функциональный ответ 1-го типа предполагает, что скорость потребления хищником жертвы линейна, пока не достигает насыщения, после чего резко выходит на “плато”; функциональный ответ 2-го типа описывает постепенное возрастание темпов потребления с увеличением плотности жертвы, пока кривая не выйдет на уровень, где скорость потребления становится постоянной независимо от дальнейшего увеличения плотности жертвы; функциональный ответ 3-го типа принципиально отличается тем, что скорость потребления описывается сигмоидальной кривой, что связано с возрастанием у хищника эффективности поиска пищи и/или со снижением времени ее обработки при увеличении плотности кормовых организмов (Hunsicker et al., 2011; Murray et al., 2013; Wasserman et al., 2016; Mofu et al., 2019). Характерная особенность аналитического описания функциональных ответов всех трех типов состоит в том, что аргументом здесь является плотность кормовых организмов; подавляющее большинство опытов посвящено исследованию именно этой зависимости (Houde, Schekter, 1980; Miller et al., 1992; Murray et al., 2013; Hanache et al., 2019). Однако в условиях неравномерного распределения в естественной среде ре-

урса, очаги плотности которого носят название “кормовых пятен” (Бигон и др., 1989; Бондарчук, Герасимов, 2016; Huntingford, Wright, 1989), не менее важным и интересным является исследование причин, определяющих длительность пребывания хищника на пятне, так называемый “агрессирующий ответ” (Бигон и др., 1989; Oaten, 1977). Длительность пребывания связана с максимизацией энергии, получаемой хищником при потреблении жертвы (Charnov, 1976; Englund et al., 2011), она зависит от исходного количества ресурса и особенностей пищевого поведения хищника (Бигон и др., 1989; Parker, Stuart, 1976; Ryke, 1984). Экспериментальные исследования в этом направлении позволяют выявить функциональные особенности питания при разной плотности популяций хищника и жертвы, а также количественно оценить темпы потребления.

Трехглазая колюшка *Gasterosteus aculeatus* – эвригалинnyй вид, широко распространенный по всему среднеширотному Северному полушарию и образующий многочисленные морфобиологические формы в водоемах разных типов (Reimchen, 1994; Karve et al., 2008). Трехглазая колюшка как зоопланктофаг выполняет функцию связующего звена между планктонными организмами и консументами высшего порядка в морских пищевых цепях, становясь ключевым компонентом рационов многих видов позвоночных (Mikhailova, Kasumyan, 2006; Bakhvalova et al., 2016; Genelt-Yanovskiy et al., 2022). Как короткоцикловый и высокопластичный вид, колюшка является традиционным объектом исследования различных физиологических и поведенческих функций (Rushbrook, Barber, 2008; Huntingford, Ruiz-Gomez, 2009; Bell et al., 2010), и, в частности, модельным объектом для изучения пищевого поведения (Михайлова, Касумян, 2010; Касумян, Михайлова, 2014; Mikhailova, Kasumyan, 2006).

Задачами, решаемыми в рамках текущей работы, являлись математическое описание характера и темпов потребления хищником жертвы на основании экспериментальных исследований с участием трехглазой колюшки и двух видов зоопланктонных организмов, а также количественная оценка темпов потребления при разной плотности популяции хищника.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Экспериментальная часть разработана в соответствии с дизайном эксперимента по потреблению колюшкой зоопланктона в воде разной степени мутности (Helenius et al., 2013). Исследование проводили на Беломорской биологической станции МГУ им. Н.А. Перцова в период с 30 июня по 25 июля 2022 г. В качестве модельных объектов использовали трехглазую колюшку *Gasterosteus aculeatus* (хищник) и два вида копепод *Oithona* sp. и *Pseudocalanus* sp. (пищевой ресурс).

Взрослых особей колюшки ( $6.2 \text{ см} \pm 0.41 \text{ SD}$ ), принадлежащих к фенотипической группе *trachurus*, периодически отлавливали в районе пирса и помещали в 50-литровые аквариумы с фильтрованной морской водой при температуре 12–14°C. Перед началом эксперимента каждая особь выдерживала 48-часовое голодание (Helenius et al., 2013). Зоопланктон отбирали ихтиопланктонным сачком в местах поимки колюшки и помещали в отдельный небольшой аквариум. Перед началом эксперимента живой зоопланктон под бинокуляром с помощью камеры Богорова разделяли на партии по  $120 \pm 2$  экз. Каждый отдельный эксперимент проводили в 10-литровом аквариуме с фильтрованной морской водой, куда предварительно при слабом перемешивании вносили зоопланктон для его равномерного распределения по всему объему воды. Спустя 2–3 мин после внесения зоопланктона в аквариум помещали рыб. Для снижения воздействия визуальных стимулов стенки аквариума закрывали бумагой. После окончания эксперимента рыб выпускали в естественную среду, а оставшийся зоопланктон процеживали и фиксировали в 4%-ном формалине для подсчета в камере Богорова. Количество потребленных объектов оценивали как разницу между изначально внесенным количеством и количеством, оставшимся в аквариуме после окончания эксперимента. Для исключения смешения оценки потребления, связанного с половыми различиями, в эксперименте использовали только самцов.

Эксперименты проводили с единичными экземплярами рыб и группами по три особи. Для единичных особей поставлено 32 опыта с временными интервалами 30, 60, 90 и 120 мин, каждый временной интервал включал 8 экспериментов. Для групп из трех особей поставлено 16 экспериментов с временными интервалами 15, 30, 45 и 60 мин, каждый временной интервал представлен 4-мя экспериментами (табл. 1). Временные интервалы устанавливали на основании двух предварительных тестовых экспериментов по оценке скорости потребления планктона колюшкой.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В табл. 1 и 2 представлены количественные данные эксперимента по потреблению зоопланктона одной и тремя особями трехглазой колюшки за разные временные интервалы. Динамика среднего количества потребленного зоопланктона во времени свидетельствует о нелинейной скорости потребления кормовых объектов, а также об увеличении скорости потребления ресурса при возрастании плотности хищника (рис. 1). Данные двух опытов с одной рыбой (30 мин – 12 экз. и 120 мин – 23 экз.) исключены из анализа как ста-

тистические выбросы (табл. 1). Предпочтение колюшкой какого-либо одного из двух видов копепод не выявлено, что следует из примерно равного соотношения численности двух видов в остаточной группе зоопланктона после окончания каждого эксперимента.

Динамика численности кормовых объектов в зависимости от длительности выедания формализована, исходя из следующих соображений. Пусть  $Q_t$  – количество кормовых единиц, потребленное организмом или группой организмов за время  $t$ , а  $N_C$  – максимальное количество кормовых единиц, которое организм или группа организмов способны потребить из данного объема (как аналога кормового пятна). Допустим, что (1) интенсивность потребления корма в любой момент времени пропорциональна количеству корма, оставшегося в данном объеме к определенному моменту (Ивлев, 1955), (2) организмы равномерно распределены по кормовому пятну и (3) скорость потребления корма у каждого из хищников в среднем одинаковая. Тогда в любой сколь угодно малый момент времени количество потребленного корма  $\Delta Q$  будет пропорционально разности между числом кормовых единиц  $N_C$  и количеством потребленного к данному моменту корма  $Q_t$ , где  $\theta$  – коэффициент пропорциональности. Данное условие запишется виде следующего дифференциального уравнения:

$$\frac{\Delta Q}{\Delta t} = \theta(N_C - Q_t), \quad (1)$$

где  $\Delta t$  – элементарный промежуток времени. Решением уравнения (1) является функция вида:

$$Q_t = N_C (1 - \exp(-\theta t)), \quad (2)$$

где  $\theta$  – коэффициент, определяющий долю потребленной хищником жертвы за единицу времени. Подобная формула была предложена В.С. Ивлевым (Ивлев, 1955), однако аргументом его функции является плотность кормовых организмов, тогда как в данном случае аргументом является время. Функция (2), таким образом, описывает динамику потребления корма  $Q_t$  в зависимости от длительности  $t$  нахождения хищника на кормовом пятне и начальной численности корма  $N_V$ . Функцией (2) в программе STATISTICA 10 аппроксимированы средние количества потребленного корма за отдельные промежутки времени для опытов с одной и тремя рыбами (табл. 1); графики данных функций представлены на рис. 1. Полученные в результате аппроксимации оценки  $N_C$  для опытов с одной и тремя рыбами составляют 105 и 106 экземпляров соответственно; величины параметра  $\theta$  для опытов с одной и тремя рыбами равняются 1.2 и 4.5.

**Таблица 1.** Количество зоопланктона (экз.), потребленного одной особью *Gasterosteus aculeatus* в экспериментах разной продолжительности

№ опыта	Продолжительность опыта (мин)			
	30	60	90	120
1	37	65	103	98
2	43	50	74	84
3	45	59	77	100
4	70	86	88	23*
5	57	67	108	92
6	12*	64	82	102
7	50	81	95	97
8	59	75	89	101
Среднее	51	68	90	96
SD	11	12	12	6

\*Данные исключены из анализа.

**Таблица 2.** Количество зоопланктона (экз.), потребленного группой из трех особей *Gasterosteus aculeatus* в экспериментах разной продолжительности

№ опыта	Продолжительность опыта (мин)			
	15	30	45	60
1	86	101	97	112
2	53	98	105	109
3	69	75	99	97
4	88	89	103	104
Среднее	74	91	101	108
SD	16	12	4	7

Количество кормовых организмов  $N_{B(t)}$ , оставшееся в экспериментальном объеме к моменту времени  $t$ , оценивается по следующей формуле:

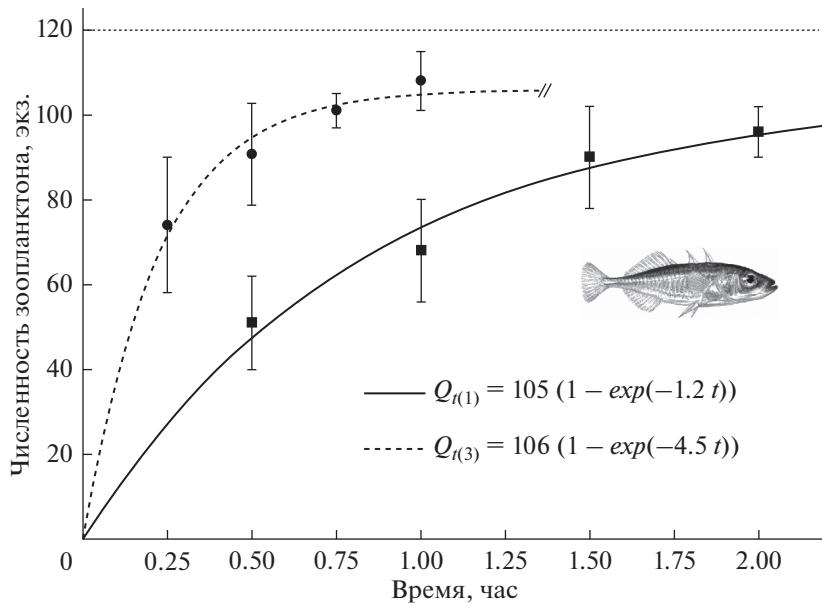
$$N_{B(t)} = N_V - N_C \exp(-\theta t), \quad (3)$$

где  $N_V = 120$  экз. Данная формула выведена путем несложных преобразований функции (2). Наконец, функция, описывающая удельную скорость потребления ресурса хищником  $v_C$ , имеет следующий вид:

$$v_C = \exp(-\theta t). \quad (4)$$

Графики функций (3) и (4) для экспериментальных данных, полученных из опыта с одной и тремя рыбами, представлены на рис. 2.

Для оценки связи скорости потребления планктона с числом хищников протестирована



**Рис. 1.** Динамика потребления корма одной (сплошная линия) и тремя (пунктируемая линия) особями *Gasterosteus aculeatus*; вертикальные отрезки равны величинам стандартных отклонений (*SD*).

гипотеза о пропорциональности коэффициента скорости потребления  $\theta$  количеству хищника на кормовом пятне. Отношение величин  $\theta$  для экспериментов с тремя особями колюшек и одной составляет  $4.5/1.2 \approx 3.75$ , отношение количества рыб в данных группах  $3/1 = 3$ . Тогда, если скорость потребления жертвы пропорциональна численности хищника, доли  $\frac{3.75}{3.75 + 3.00} \times 100\% \approx 56\%$  и

$\frac{3.00}{3.75 + 3.00} \times 100\% \approx 44\%$  должны быть случайным образом отклонены от соотношения  $50\% : 50\%$ . Для проверки данной статистической гипотезы используется тест хи-квадрат:

$$\chi^2 = \frac{(50 - 56)^2}{50} + \frac{(50 - 44)^2}{50} = 1.44. \quad (5)$$

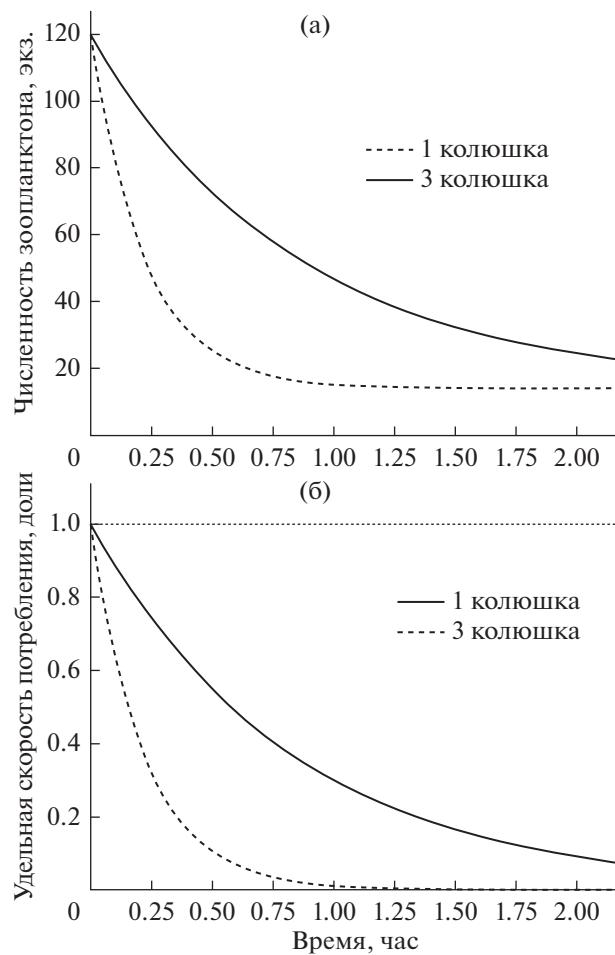
Величина 1.44 меньше порогового значения  $\chi^2 \approx 3.84$  для одной степени свободы при уровне значимости 0.05, что указывает на отсутствие статистически значимых различий между величинами 3.75 и 3.00 и позволяет принять гипотезу о пропорциональности скорости потребления жертвы количеству хищника на кормовом пятне.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Форма кривых функции (2) с достаточной точностью повторяет динамику потребления зоопланктона колюшкой в опыте, что указывает на хорошее согласование теоретических предпосылок и результатов эксперимента (рис. 1). Тот

факт, что функция динамики потребления является решением дифференциального уравнения, свидетельствует, что в основу аналитического описания процесса положены физически обоснованные причинно-следственные связи. Следовательно, данная функция обладает прогностическими свойствами и может быть использована для решения практических задач.

Общее количество потребленного планктона в экспериментальном объеме изменяется по экспонциальному закону, приближаясь к некоторому предельному значению  $N_C$ , равному 105 и 106 экз. для опытов с одной и тремя рыбами. Снижение численности зоопланктона в объеме происходит по тому же экспонциальному закону (рис. 2а); в этом случае коэффициент  $\theta$  имеет физический смысл удельной скорости потребления ресурса в единицу времени. Величины  $\theta$ , равные 1.2 и 4.5 для экспериментов с одной и тремя особями, означают, что за любой элементарный промежуток времени численность зоопланктона в данном объеме уменьшается соответственно в 1.2 и 4.5 раза. Слагаемое  $N_C \exp(-\theta t)$  уравнения (3) является не чем иным, как функцией кривой популяции Баранова (Баранов, 1918; Sharov, 2020), где  $\theta$  – коэффициент мгновенной естественной смертности, время<sup>-1</sup>. Наконец, функция (4) описывает удельную скорость потребления ресурса, что тождественно удельной скорости получения энергии в единицу времени (рис. 2б). Таким образом, видна тесная связь между динамикой чис-



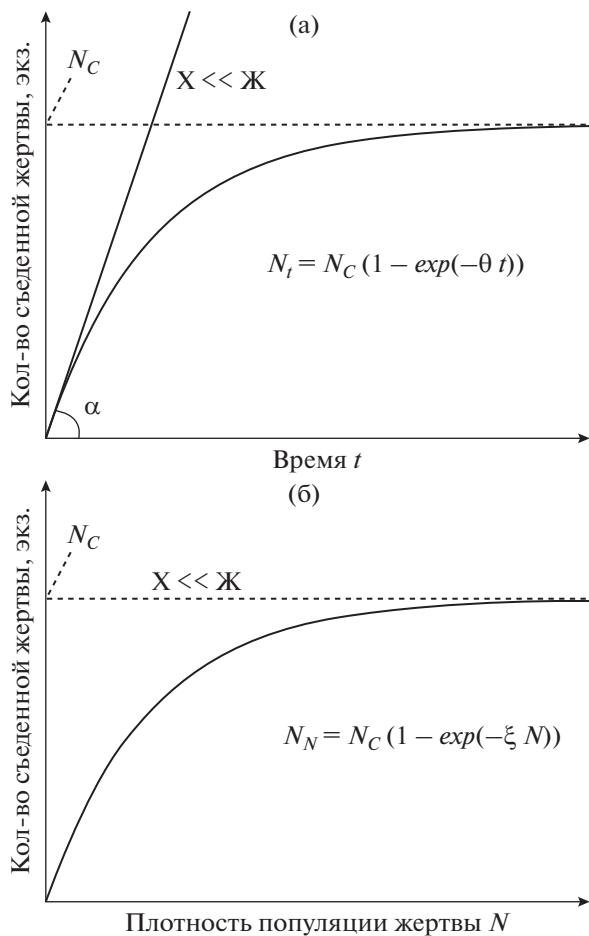
**Рис. 2.** Динамика численности организмов зоопланктона в экспериментальном объеме (а) и удельная скорость потребления планктона (б) для одной и трех особей *Gasterosteus aculeatus*.

ленности жертвы при выедании, ее смертностью и скоростью получения энергии хищником.

В естественной среде характер потребления определяется множеством факторов, связанных с особенностями пищевой реакции данного хищника на определенный вид жертвы, энергетической ценностью жертвы, а также условиями среды – температурой, освещенностью, мутнотостью, течением, особенностями ландшафта и т.д. (Townsend, Risebrow, 1982; Fiksen et al., 1998; Anderson, 2001; Hellenius et al., 2013; Broom et al., 2021). Общей является лишь концепция потребления, которая, будучи основанной на фундаментальных закономерностях, принципиально схожа у всех массовых групп организмов (Бигон и др., 1989; Parker, Stuart, 1976). Тем не менее, имеется ключевое различие между поведением хищника на кормовом пятне в условиях эксперимента и в естественной среде. В природной среде хищник перестает потреблять ресурс задолго до снижения темпов потребления к нулевой отметке (Бигон и др., 1989;

Parker, Stuart, 1976). Причина кроется в разрежении концентрации жертвы при ее выедании, которое влечет за собой снижение получаемой хищником в единицу времени энергии из-за возрастающих трат на добычу самой жертвы (Gross et al., 1993; Nolet, Klaassen, 2009). Это приводит к ослаблению агрегирующего ответа и уходу хищника с кормового пятна (Parker, Stuart, 1976). Данная закономерность лежит в основе “переключения” – изменения пищевого предпочтения хищника при снижении плотности традиционного типа жертвы; подобное явление достаточно часто наблюдается в морских экосистемах (Hunsicker et al., 2011; Dunn, Hovel, 2020).

В условиях эксперимента оценить пороговую ценность кормового пятна сложно, так как хищник, находясь в ограниченном объеме, “вынужден” продолжать потреблять ресурс. Однако следует отметить тот примечательный факт, что даже в условиях непрерывного выедания в ограниченном объеме асимптота кривой потребления  $N_C$



**Рис. 3.** График зависимости количества съеденной жертвы от времени (а) и от плотности популяции жертвы (функциональный ответ) (б); “ $X \ll Ж$ ” – условие “плотность популяции жертвы значительно превышает плотность популяции хищника”.

меньше начальной плотности жертвы  $N_V$ . Отсюда вытекает важное следствие: если в ограниченном объеме асимптота кривой потребления ниже начальной плотности жертвы, т. е.  $N_V - N_C > 0$ , то в естественных условиях эта разница будет еще больше, т.к. хищник покидает пятно задолго до выхода кривой функции (2) на “плато” (Parker, Stuart, 1976; Pyke. 1984). Условие  $N_V - N_C > 0$  в эксперименте частично можно объяснить насыщением хищника, защитной реакцией жертвы (Ohman, 1988) и так называемой “взаимной интерференцией”, возникающей в результате внутригрупповых взаимодействий (Бигон и др., 1989). Если продолжить эксперимент после достижения функцией (2) асимптоты, то, вероятнее всего, хищник в конце концов полностью потребит оставшееся количество жертвы. Однако очевидно, что в этом случае динамика потребления не будет иметь ничего общего с потреблением в естественной среде.

Функциональные основы динамики потребления являются одним из важнейших механизмов, благодаря которому в экосистеме одновременно решаются две задачи: с одной стороны, ресурс эффективно потребляется, что необходимо для стабильности всей пищевой цепи, с другой стороны, всегда сохраняется определенный пул организмов, при размножении которых восстанавливается утраченная продукция. Тогда, если спроектировать результаты опыта на природную экосистему, количество организмов, оставшихся на кормовом пятне после ухода хищника, можно рассматривать как биомассу – в терминах эксперимента это величина  $N_{B(t)}$ . Количество же потребленных организмов имеет аналог продукции, т.е. суммарной биомассы всех организмов, образовавшейся в результате размножения и роста, в дальнейшем включенной в трофическую цепь – в терминах эксперимента это величина  $Q_t$ .

Хищник уходит с кормового пятна задолго до того, как скорость потребления жертвы снизится

до нуля (Бигон и др., 1989; Parker, Stuart, 1976). Тем не менее, даже если бы потребление продолжалось до предела, равного  $N_C$ , оставшегося количества зоопланктона хватило бы для восстановления утраченной продукции. Покажем это на следующем примере, используя производственный коэффициент Р/В (продукция/биомасса),  $\text{время}^{-1}$  (Christensen, Walters, 2004). Допустим, что функция (2) отражает в долях динамику годового потребления зоопланктона в экосистеме. Данное допущение справедливо, так как общее количество зоопланктона в экосистеме складывается из суммарного количества зоопланктона всех имеющихся кормовых пятен, а если потребление ресурса на каждом пятне идет по экспоненциальному закону, то суммарная динамика потребления имеет ту же закономерность. Для копепод Белого моря Р/В = 21/год (Guénette et al., 2001) означает, что любая копепода в пересчете на численность производит в среднем 21 особь в год. Теперь допустим, что динамика потребления в опыте в процентном отношении повторяет динамику потребления хищником жертвы в естественной среде, а выедание продолжается до порогового значения численности, равного  $N_C$ . В этом случае после ухода хищника с кормового пятна в объеме остается  $N_V - N_C = 120 - 106 = 14$  экз. копепод, или  $14/120 \approx 0.12$  от начального количества. Тогда, с учетом величины Р/В = 21/год, восстановленная после размножения продукция копепод равняется  $14 \times 21 - 14 = 280$  экз., что превышает количество копепод, погибших от хищничества, в  $280/106 \approx 2.6$  раза. Имеющуюся разницу можно отнести на счет того, что в естественной среде не весь зоопланктон потребляется одним видом хищника; кроме того, часть планктона гибнет от не связанных с хищничеством причин, переходя в детрит с последующей минерализацией (Одум, 1986; Голубков и др., 2018).

Важный аналитический итог настоящей работы – сравнительный анализ динамики потребления жертвы в зависимости от времени потребления (данные текущего исследования) и в зависимости от численности самой жертвы (литературные данные), где в обоих случаях динамика описывается одним и тем же дифференциальным уравнением. Функциональные различия станут заметными, если плотность жертвы существенно превысит плотность хищника (Furey et al., 2018), в результате чего потребление выйдет на некоторый постоянный максимальный уровень (Бигон и др., 1989). Тогда в первом случае устойчивость потребления выражается через величину угла наклона  $\alpha$  линейной функции, где тангенс  $\alpha = \text{const}$  задает скорость потребления жертвы в единицу времени (рис. 3а), а во втором – через

линейную функцию с тангенсом угла наклона равным 0, график которой параллелен оси абсцисс (рис. 3б). В обоих случаях поддержание темпов потребления на максимальном уровне определяется одними и теми же причинами, однако в силу разной природы аргументов (времени и плотности жертвы) стабильность отразится в разной функциональной зависимости. Следовательно, в полной мере картина потребления видна только при совместном анализе динамики потребления с точки зрения ее зависимости как от времени, так и от количества ресурса.

Результаты исследования показали, что при определенных соотношениях численности хищника и жертвы на пятне скорость потребления ресурса пропорциональна численности хищника. Данная пропорциональность, очевидно, будет сохраняться в достаточно узких границах относительного обилия хищника и пищевого ресурса, что можно доказать следующим образом. Если численность жертвы снизится до порогового значения, последует ослабление агрегирующего ответа и уход хищника с пятна. С другой стороны, если численность жертвы превысит определенный порог, скорость потребления ресурса выйдет на максимальный уровень и уже не будет меняться с увеличением численности жертвы. Аналитический подход, таким образом, позволяет даже без дополнительных экспериментальных исследований выбрать адекватную функциональную зависимость для описания темпов потребления, ориентируясь лишь на текущее состояние численности хищника и жертвы данного вида в конкретных условиях.

Результаты представленного экспериментального исследования могут быть использованы для решения ряда прикладных задач. Например, понимание природы потребления хищником ресурса и аналитическое описание процесса позволяют корректно отразить данную составляющую в различных математических моделях, посвященных морским экосистемам (Rastetter et al., 1992; Kishi et al., 2010; Gaichas et al., 2010). Исследования фундаментальных основ динамики потребления и функциональных ответов важны также и с прогностической точки зрения (Bax 1998; Anderson, 2001). Например, оценка биомассы промысловой части запаса, рассчитываемая на основании промысленных уловов, может быть скорректирована через биомассу кормового ресурса с учетом, в частности, темпов потребления при данной плотности популяции хищника и жертвы. Благодаря аналитическому описанию скорости потребления может быть уточнена величина такого важного трофодинамического параметра, как экотрофическая эффективность ресурса (Christensen, Walters, 2004). Наконец, взгляд на взаимодействия инва-

зивных и аборигенных видов, в том числе, через призму количественных показателей потребления может внести свою лепту в анализ потенциальной устойчивости новых экосистем (Barrios-O'Neill et al., 2014; Britton et al., 2010).

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены. Исследование было проведено в соответствии с руководящими принципами ARRIVE [arriveguidelines.org/](http://arriveguidelines.org/).

### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность сотрудникам Беломорской биологической станции МГУ за предоставление условий для проведения работы и консультации.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баранов Ф.И.** К вопросу о биологических основаниях рыбного хозяйства // Изв. Отдела рыбоводства и научно-промышлен. исслед. 1918. Т. 1. Вып. 2. С. 84–128.
- Бигон М., Харпер Д., Таунсенд К.** Экология. Особи, популяции, сообщества. М.: Мир. 1989.
- Бондарчук О.Л., Герасимов Ю.В.** Особенности пищевого и поискового поведения молоди стерляди при прудовом и бассейновом подрашивании // Изв. КГТУ. 2016. № 42. С. 30–38.
- Голубков С.М., Адрин Н.В., Голубков М.С. и др.** Пищевые цепи и их динамика в экосистемах мелководных озер с различной соленостью воды // Экология. 2018. Т. 49. С. 391–398.
- Ивлев В.С.** Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищepromиздат. 1955. 246 с.
- Касумян А.О., Михайлова Е.С.** Вкусовые предпочтения и пищевое поведение трехглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* популяций бассейнов Атлантического и Тихого океанов // Вопр. ихтиологии. 2014. Т. 54. С. 446–469.
- Михайлова Е.С., Касумян А.О.** Вкусовые предпочтения и пищевое поведение трехглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* в морских и пресных водах // Вопр. ихтиологии. 2010. Т. 50. № 6. С. 828–840.
- Одум Ю.** Экология. М.: Мир. 1986.
- Anderson T.W.** Predator responses, prey refuges, and density-dependent mortality of a marine fish // Ecology. 2001. V. 82. P. 245–257.

**Bakhvalova A.E., Ivanova T.S., Ivanov M.V. et al.** Long-term changes in the role of threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) in the White Sea: predatory fish consumption reflects fluctuating stickleback abundance during the last century // Evol. Ecol. Res. 2016. V. 17. № 3. P. 317–334.

**Barrios O'Neill D., Dick J.T.A., Emmerson M.C. et al.** Fortune favours the bold: A higher predator reduces the impact of a native but not an invasive intermediate predator // J. Anim. Ecol. 2014. V. 83. P. 693–701.

**Bax N.** The significance and prediction of predation in marine fisheries // ICES Mar. Sci. Symp. 1998. V. 55. P. 997–1030.

**Bell A.M., Henderson L., Huntingford F.A.** Behavioral and respiratory responses to stressors in multiple populations of threespined sticklebacks that differ in predation pressure // J. Comp. Physiol. Part B. 2010. V. 180. P. 211–220.

**Britton J.R., Davies G.D., Harrod C.** Trophic interactions and consequent impacts of the invasive fish *Pseudorasbora parva* in a native aquatic foodweb: a field investigation in the UK // Biol. Invasions. 2010. V. 12. P. 1533–1542.

**Broom C.J., South J., Weyl O.** Prey type and temperature influence functional responses of threatened endemic Cape Floristic Ecoregion fishes // Environ. Biol. Fishes. 2021. V. 104. P. 797–810.

**Browse U., Hence R.B., Rall B.C. et al.** Foraging theory predicts predator–prey energy fluxes // J. Anim. Ecol. 2008. V. 77. P. 1072–1078.

**Charnov E.** Optimal foraging, the marginal value theorem // Theor. Pop. Biol. 1976. V. 9. P. 129–136.

**Christensen V., Walters C.** Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations // Ecol. Model. 2004. V. 172. P. 109–139.

**Dunn R.P., Hovel K.A.** Predator type influences the frequency of functional responses to prey in marine habitats // Biol. Lett. 2020. V. 16. 20190758.

**Englund G., Öhlund G., Hein C., Diehl S.** Temperature dependence of the functional response // Ecol. Lett. 2011. V. 14. P. 914–921.

**Fauchald P., Erikstad K.E., Skarsfjord H.** Scale-dependent predator–prey interactions: the hierarchical spatial distribution of seabirds and prey // Ecology. 2011. V. 81. P. 773–783.

**Fiksen Ø., Utne A.C.W., Aksnes D.L. et al.** Modelling the influence of light, turbulence and ontogeny on ingestion rates in larval cod and herring // Fish. Oceanogr. 1998. V. 7. P. 355–363.

**Furey N.B., Armstrong J.B., Beauchamp D.A., Hinch S.G.** Migratory coupling between predators and prey // Nat. Ecol. Evol. 2018. V. 2. P. 1846–1853.  
<https://doi.org/10.1038/s41559-018-0711-3>

**Gaichas S.K., Aydin K.Y., Francis R.C.** Using food web model results to inform stock assessment estimates of

- mortality and production for ecosystem based fisheries management // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2010. V. 67. P. 1490–1506.
- Genelt-Yanovskiy A.S., Polyakova N.V., Ivanov M.V. et al.* Tracing the food web of changing Arctic Ocean: trophic status of highly abundant fish, *Gasterosteus aculeatus* (L.), in the White Sea recovered using stomach content and stable isotope analyses // *Diversity*. V. 14. № 11. P. 955–2022.  
<https://doi.org/10.3390/d14110955>
- Gross J., Shipley L., Hobbs N. et al.* Functional response of herbivores in food-concentrated patches: tests of a mechanistic model // *Ecology*. 1993. V. 74. P. 778–791.
- Guénette S., Christensen V., Pauly D.* Fisheries impacts on North Atlantic ecosystems: Models and analyses. Fisheries Centre, Univ. of British Columbia. 2001. V. 3. 350 p.
- Hanache P., Spataro T., Format C., et al.* Noise-induced reduction in the attack rate of a planktivorous freshwater fish revealed by functional response analysis // *Freshwater Biol.* 2020. P. 75–85.
- Harper D., Blake R.* Energetics of piscivorous predator-prey interactions // *J. Theor. Biol.* 1988. V. 134. P. 59–76.
- Helenius L.K., Borg J.P.G., Nurminen L. et al.* The effects of turbidity on prey consumption and selection of zooplanktivorous *Gasterosteus aculeatus* L. // *Aquat. Ecol.* 2013. V. 47. P. 349–356.
- Houde E., Schekter R.* Feeding by marine fish larvae: developmental and functional responses // *Environ. Biol. Fishes.* 1980. V. 5. P. 315–334.
- Hunsicker M.E., Ciannelli L., Bailey K.M. et al.* Functional responses and scaling in predator–prey interactions of marine fishes: contemporary issues and emerging concepts // *Ecol. Lett.* 2011. V. 14. P. 1288–1299.
- Huntingford F.A., Ruiz-Gomez M.L.* Three-spined sticklebacks *Gasterosteus aculeatus* as a model for exploring behavioural biology // *J. Fish Biol.* 2009. V. 75. P. 1943–1976.
- Huntingford F.A., Wright P.J.* How stickleback learn to avoid dangerous feeding patches // *Behav. Processes.* 1989. V. 19. P. 181–189.
- Karve A.D., von Hippel F.A., Bell M.A.* Isolation between sympatric anadromous and resident threespine stickleback species in Mud Lake, Alaska // *Environ. Biol. Fishes.* 2008. V. 81. P. 287–296.
- Kishi M.J., Kashiwai M., Ware D.M. et al.* NEMURO – a lower trophic level model for the North Pacific marine ecosystem // *Ecol. Model.* 2007. V. 202. P. 12–25.
- Kottas C., Mangel A.M.* Bayesian analysis of size-dependent overwinter mortality from size-frequency distributions // *Ecology*. 2010. V. 91. P. 1016–1024.
- Laundré J.W.* Behavioral response races, predator–prey shell games, ecology of fear, and patch use of pumas and their ungulate prey // *Ecology*. 2010. V. 91. P. 2995–3007.
- Mikhailova E.S., Kasumyan A.O.* Comparison of taste preferences in the three-spined *Gasterosteus aculeatus* and nine-spined *Pungitius pungitius* sticklebacks from the White Sea Basin // *J. Ichthyol.* 2006. V. 46. Suppl. 2. P. S151–S160.  
<https://doi.org/10.1134/s003294520611004x>
- Miller T.J., Crowder L.B., Rice J.A., Binkowski F.P.* Body size and the ontogeny of the functional response in fishes // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1992. V. 49. P. 805–812.
- Mofu L., South J., Wasserman R.J. et al.* Inter-specific differences in invader and native fish functional responses illustrate neutral effects on prey but superior invader competitive ability // *Freshwater Biol.* 2019. fwb.13361.
- Murray G.P.D., Stillman R.A., Gozlan R.E. et al.* Experimental predictions of the functional response of a freshwater fish // *Ethology*. 2013. V. 119. P. 751–761.
- Nolet B., Klaassen K.* Retrodicting patch use by foraging swans in a heterogeneous environment using a set of functional responses // *Oikos.* 2009. V. 118. P. 431–439.
- Oaten A.* Optimal foraging in patches: a case for stochasticity // *Theor. Pop. Biol.* 1977. V. 12. № 3. P. 263–285.
- Ohman M.D.* Behavioral responses of zooplankton to predation // *Bull. Mater. Sci.* 1988. V. 43. P. 530–550.
- Parker G.A., Stuart R.A.* Animal behavior as a strategy optimizer: evolution of resource assessment strategies and optimal emigration thresholds // *Am. Nat.* 1976. V. 110. P. 1055–1076.
- Pyke G.* Optimal foraging theory: a critical review // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1984. V. 15. P. 523–575.
- Rastetter E.B., King A.W., Cosby B.J. et al.* Aggregating fine-scale ecological knowledge to model coarser-scale attributes of ecosystems // *Ecol. Appl.* 1992. V. 2. P. 55–70.
- Reimchen T.E.* Predators and evolution in threespine stickleback // *Evolution of the threespine stickleback*. Oxford: Oxford Univ. Press. 1994. P. 240–273.
- Rushbrook B.J., Barber I.A.* Comparison of nest building by threespined sticklebacks *Gasterosteus aculeatus* from still and flowing waters // *J. Fish Biol.* V. 2008. V. 73. P. 746–752.
- Sharov A.* The unknown Baranov. Forty years of polemics over the formal theory of the life of fishes // *ICES J. Mar. Sci.* 2020. V. 78. P. 743–754.
- Townsend C., Risebrow A.* The influence of light level on the functional response of a zooplanktonivorous fish // *Oecologia*. 1982. V. 53. P. 293–295.
- Wasserman R.J., Mhairi A., Tatenda D. et al.* Using functional responses to quantify interaction effects among predators // *Funct. Ecol.* 2016. V. 30. P. 1988–1998.

## Dynamics of Zooplankton Consumption by the Three-speed Stickleback *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) at Different Densities of the Predator

F. S. Lobyriv

Lomonosov Moscow State University (MSU), Biological Faculty, Moscow, 119991 Russia

An experiment was set up to estimate the rate of zooplankton consumption by the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) at different predator densities. A differential equation describes the dynamics of zooplankton abundance depending on duration of predator feeding. The derived function accurately characterizes the rate of zooplankton consumption by stickleback in the experiment, demonstrating a good agreement between the theoretical prerequisites and the experimental results. The relationship between changing a number of prey during predation, its mortality and consumption rate was revealed. The hypothesis of consumption rate proportional to the number of predators was tested. A comparative analysis of ingestion rate as a function of time and a function of prey density was performed.

**Keywords:** model, experiment, feeding patch, consumption, predator, resource, three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus*