

УДК 597.556.253.591.53

ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ ДЕВЯТИИГЛОЙ КОЛЮШКИ *PUNGITIUS PUNGITIUS* (GASTEROSTEIDAE) В ВОДОЁМАХ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ

© 2023 г. Н. А. Березина¹*, Н. Н. Жгарева², А. П. Стрельникова²

¹Зоологический институт РАН – ЗИН РАН, Санкт-Петербург, Россия

²Институт биологии внутренних вод РАН – ИБВВ РАН, пос. Борок, Ярославская область, Россия

*E-mail: nadezhda.berezina@zin.ru

Поступила в редакцию 09.06.2022 г.

После доработки 26.07.2022 г.

Принята к публикации 27.07.2022 г.

Изучено питание девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* двух водоёмов северо-запада России – субарктического озера Кривое (Карелия) и эстуария реки Нева (Ленинградская область). Личинки двукрылых – хирономид (Chironomidae), мокрецов (Seratorogonidae), симилид (Simuliidae) и лимонид (Limoniidae), а также планктонные ракообразные составляли основу пищевого комка рыб, их соотношение по численности и массе различалось между изученными водоёмами. Выявлена сезонная смена доминирующих групп пищевых организмов колюшки оз. Кривое. Кроме беспозвоночных и икры рыб, которые были основой питания колюшки в зимний период, летом в её питании присутствовали водные мхи, нитчатые и диатомовые водоросли. Анализ изотопного состава азота в мышцах колюшки, окуня и в беспозвоночных выявил, что в трофической сети оз. Кривое колюшка располагается в пределах третьего трофического уровня, приближаясь по величинам $\delta^{15}\text{N}$ (5.2–8.6‰) к хищным рыбам. Особенностью питания *P. pungitius* является переход от разнообразного рациона в летне-осенний период к монотрофному животному питанию (личиками хирономид и икрой рыб) в подлédный зимне-весенний период.

Ключевые слова: *Pungitius pungitius*, спектр питания, состав пищевого комка, изотопный анализ, трофическая позиция, оз. Кривое, эстуарий р. Нева.

DOI: 10.31857/S0042875223020029, **EDN:** EXVTQO

Девятииглая колюшка *Pungitius pungitius* (L.) – циркумполярный вид, широко распространённый в озёрах, морях и реках бассейнов Атлантического, Северного Ледовитого и Тихого океанов (Атлас ..., 2003). Эта мелкая (5–9 см) стайная рыба обитает в прибрежных биотопах пресных и морских экосистем. В последние годы девятииглая колюшка активно расширяет свой ареал в России (Аськеев и др., 2010; Клевакин и др., 2011). Она практически не имеет промыслового значения, человек её не употребляет в пищу, а рыболовы зачастую считают сорной рыбой. Вместе с тем девятииглая колюшка входит в рацион промысловых рыб, водных млекопитающих и околводных птиц. Например, она отмечена в питании арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.), кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) (Бугаев и др., 2007), речного окуня *Percu fluviatilis* L. (Березина и др., 2021), стерха *Grus leucogeranus* (Pallas) (Дегтярев и др., 2013), уток (*Mergus merganser* (L.) и *M. serrator* (L.)) (Бойко, Бианки, 2009), куликов (*Pluvialis fulva* (Gmelin), *Calidris melanotos* (Vieillot)) (Бобырь, Антипин, 2017; Антипин, 2018) и беломорской кольчатой нерпы *Pusa hispida* Schreber (Светочев, Светочева, 2015).

Основой питания девятииглой колюшки являются организмы планктона и бентоса (Thorman, Wiederholm, 1983). Причём преобладание в её питании какой-либо одной группы организмов является вполне обычным, так как, по мнению некоторых исследователей (Черешнев, 2008), эти рыбы, вероятно, потребляют в первую очередь пищевые объекты, образующие скопления в местах их обитания. В связи с этим спектр питания вида очень вариабелен. Так, в питании девятииглой колюшки, обитающей на мелководных участках эстуария р. Брёлвен (западное побережье Швеции) и в прибрежье Ботнического залива Балтийского моря, обнаружены организмы инфауны, эпибентические животные и зоопланктон (Thorman, Wiederholm, 1983). В нижнем течении р. Большая (Камчатка) девятииглая колюшка питалась многочисленными в этом водоёме бокоплавами (Amphipoda), мизидами (Mysida) и кумовыми (Cumacea) ракообразными (Максименков, Токранов, 1994). По данным Введенской (2008), в пище этого вида из бассейна р. Таловка (Северо-Западная Камчатка) отмечены ветвистоусые ракообразные – босмины (*Bosmina*), хидорусы (*Chydorus*), дафнии (*Daphnia*), а также

Таблица 1. Некоторые характеристики воды на станциях отлова девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* в оз. Кривое (1) и в эстуарии р. Нева (2–5)

Станция №	Координаты, с.ш./в.д.	Концентрация в воде	
		сумма солей, г/л	общий фосфор, мкг/л
1. Оз. Кривое	66°21'/33°38'	0.07–0.08	18–25
2. Приморск	60°20'/28°43'	1.98–2.03	88–125
3. Ольгино	59°59'/30°05'	0.05–0.07	23–80
4. Устье р. Систа	59°48'/28°54'	2.82–3.30	45–50
5. Графская бухта	59°58'/29°12'	2.00–2.30	100–148

остракоды (Ostracoda). В оз. Киси бассейна р. Ола (Магаданская область) девятииглая колюшка в основном потребляла моллюсков (47% массы) и остракод (24%), в меньшей степени – личинок хирономид (Chironomidae) и ручейников (Trichoptera): соответственно 13.5 и 15% (Хаменкова, 2011). В оз. Халактырское (побережье Авачинского залива) доля (по массе) личинок хирономид в её питании составляла 41–47% (Погорелова и др., 2020). Нередко эта колюшка потребляла икру и молодь рыб (Максименков, Токранов, 1994). Таким образом, обладая гибкостью в пищевых предпочтениях, девятииглая колюшка при высокой численности может конкурировать за пищевые ресурсы с молодью промысловых рыб. В связи с этим изучение её роли в трофической сети водоёмов имеет немаловажное значение.

О питании девятииглой колюшки в разнотипных водоёмах северной части Европы сравнительно немного данных, которые касаются субарктических озёр (Cameron et al., 1973) и заливов Балтийского моря (Thorman, Wiederholm, 1983; Науменко и др., 2020). В эвтрофном эстуарии р. Нева (бассейн Балтийского моря) недавно было проведено детальное изучение трофических связей рыб прибрежной зоны (Demchuk et al., 2021), но поскольку девятииглая колюшка входила в группу второстепенных видов, её питание было уделено мало внимания.

Цель работы – выявить спектр питания девятииглой колюшки в субарктическом олиготрофном оз. Кривое (Карелия) и эвтрофном эстуарии р. Нева (Ленинградская область), определить по изотопному составу азота в мышцах позицию этой рыбы в трофической сети оз. Кривое в разные периоды года, сравнить полученные данные с составом питания этого вида в разнотипных водоёмах (озёрах и эстуариях рек) других регионов России для выявления возможных общих закономерностей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изученные местообитания

Озеро Кривое – небольшое субарктическое озеро в Северной Карелии (общая площадь 0.5 км²), расположенное на берегу губы Чупа Белого моря

у м. Картеш (табл. 1). Начиная с первых лет исследований этого озера (Winberg et al., 1973) оно сохраняет черты олиготрофной экосистемы с низким содержанием питательных веществ и первичной продукции фитопланктона, а также слабым развитием макрофитов. Прибрежная зона (глубина 0–3 м) составляет 20% общей площади озера. Донные отложения в профундали состоят из серого и бурого ила, глин, минеральных и органических веществ, в то же время для литорали типичны илистый песок, камни и детрит.

Эстуарий р. Нева расположен в восточной части Балтийского моря, его условно разделяют на пресную (Невскую губу), с содержанием солей в воде 0.05–0.07 г/л, и солоноватоводную (внешний эстуарий, 0.3–5 г/л) части. В последние десятилетия в эстуарии происходит эвтрофирование прибрежной зоны из-за поступления фосфора и азота с водами впадающей Невы. На хорошо прогреваемых мелководьях высока продукция прибрежных растений и нитчатых водорослей, а достигаящая 800–900 г С/м² в год (Berezina et al., 2005). Две станции отлова колюшки (Ольгино, устье р. Систа) располагались в опреснённой части (табл. 1, рис. 1). Для них характерно высокое развитие зарослей тростника *Phragmites* sp. и рдестов *Potamogeton* spp. Также были отловлены рыбы на двух точках в солоноватой части эстуария (станции Графская бухта и Приморск) в зоне нитчатых водорослей *Cladophora glomerata* (Linnaeus) Kützing и *Ulva intestinalis* Linnaeus. Субстрат в литорали, где отлавливали рыб, состоял из песка, ила, гальки и валунов.

Сбор материала

Отлов рыб для анализа состава пищевого комка проводили в оз. Кривое в июне, сентябре 2019 г. и феврале, апреле 2020 г.; в эстуарии р. Нева – в июле 2019 г. Летом и осенью отлов проводили в прибрежной зоне (глубины 0.1–0.8 м) сачком (диаметр входного отверстия 30 см) и мальковой волокушей с размером ячеек 4–6 мм, в зимний период – в sublиторали озера (креветочными ловушками в виде зонтика-верши с шестью входными

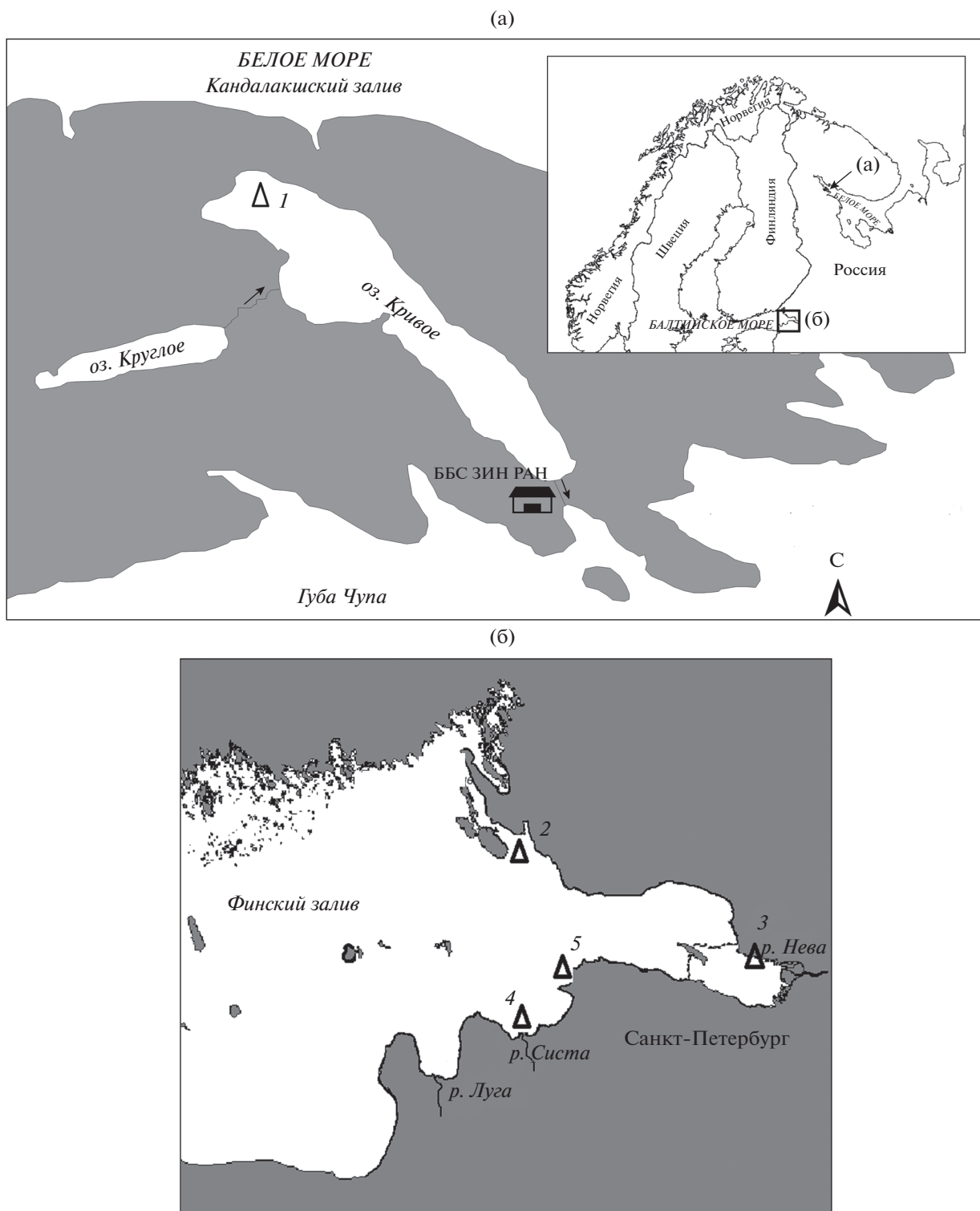


Рис. 1. Карта-схема расположения станций (Δ) отлова девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* в оз. Кривое (а) и эстуарии р. Невы (б). Станции: 1 – оз. Кривое, 2 – Приморск, 3 – Ольгино, 4 – устье р. Сиса, 5 – Графская бухта; ББС ЗИН РАН – Беломорская биологическая станция Зоологического института РАН; (→) – направление течения.

Таблица 2. Объём материала и биологические характеристики девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* из оз. Кривое (июнь и сентябрь) и эстуария р. Нева (июль) в 2019 г.

Показатель	Локальность, станция (месяц)					
	оз. Кривое		эстуарий р. Нева			
	1 (VI)	1 (IX)	2 (VII)	3 (VII)	4 (VII)	5 (VII)
Число рыб, экз.	12	10	10	10	9	11
Общая длина, мм	16–35	30–46	45–60	40–55	42–55	40–54
	23.4 ± 7.6	36.0 ± 4.9	50.8 ± 5.5	44.1 ± 3.9	49.0 ± 3.5	45.9 ± 4.0
Масса рыбы, г	0.03–0.20	0.30–0.90	0.40–1.30	0.50–1.90	0.50–2.00	0.40–0.90
	0.14 ± 0.05	0.50 ± 0.17	0.90 ± 0.30	0.90 ± 0.40	1.10 ± 0.50	0.70 ± 0.16
Индекс наполнения желудка, ‰	96–160	47–333	55–114	35–90	60–167	0–161
	102.9 ± 14.5	90.0 ± 58.5	62.0 ± 13.0	51.0 ± 17.2	144.0 ± 26.6	41.7 ± 13.0

Примечание. Над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – среднее значение и его ошибка. Здесь и в табл. 3: местоположение станций см. в табл. 1.

отверстиями). Отловленных рыб фиксировали 4%-м формалином, последующие измерения и анализ желудков проводили в лаборатории. Общая длина проанализированных рыб была в пределах 16–60 мм (табл. 2).

Для анализа трофической позиции (оз. Кривое) отбирали колюшку общей длиной 30–40 мм и окуня (16–18 см), по 4–6 экз. каждого вида рыб, и по 20 экз. беспозвоночных – личинок хирономид и подёнок (Ephemeroptera). После отбора всех животных помещали на поднос со льдом и отправляли в лабораторию, где были немедленно отобраны образцы тканей спинных мышц рыб. Беспозвоночных предварительно очищали от ила и детрита, обмывали дистиллированной водой и отбирали по 3–4 экз. в одну пробу. Все образцы высушивали 48 ч в термостате при температуре 55°C.

Анализ питания рыб

Измерение рыб и обработку содержимого желудков проводили по общепринятой методике (Методическое пособие ..., 1974). Для оценки интенсивности питания использовали общий индекс наполнения желудка – выраженное в процимилле отношение общей массы потреблённых организмов к массе рыбы. Из содержимого желудка выбирали всех животных и растений, объединяли их по крупным таксонам, просчитывали и определяли массу. Дальнейшую идентификацию беспозвоночных до вида или рода проводили под микроскопом. В связи с этим в тексте статьи указаны видовые таксоны, а в сводной табл. 3 представлены суммированные данные по крупным таксонам на уровне семейств и отрядов, в которые были объединены отдельные виды при взвешивании. Рассчитывали процентные доли массы (M , %) основных групп беспозвоночных в общей массе пищевого комка. Учитывали число всех пи-

щевых компонентов (N , экз.) в содержимом желудка, а затем для каждой группы объектов питания рассчитывали средние доли численности (% общего числа компонентов). Средние величины указывали со стандартной ошибкой средних.

Анализ стабильных изотопов азота

Ткани рыб (колюшки и окуня) и беспозвоночных (по 200–300 мкг) помещали в оловянные капсулы на аналитические весы Mettler Toledo MX5 (“Mettler Toledo”, США) с точностью ± 1 мкг. Определение изотопного состава тканей беспозвоночных и мышц рыб проводили в Центре коллективного пользования Института проблем экологии и эволюции РАН (г. Москва) на комплексе, состоящем из изотопного масс-спектрометра Thermo Delta V Plus (“Thermo Scientific”, США) и элементарного анализатора Thermo Flash EA 1112. Изотопный состав азота выражали в тысячных долях отклонения (‰) от международного стандарта $\delta N_i = [(N_i - N_{st})/N_{st}] \times 1000$, где N – атомное соотношение тяжёлого и лёгкого изотопов азота в пробе (i) и стандарте (st). Для азота стандартом служит N_2 атмосферного воздуха.

Величины $\delta^{15}N$ представлены в виде арифметических средних со стандартными отклонениями. Для оценки роли рыб в трофической сети озера рассчитывали их трофическую позицию (TL) по значениям $\delta^{15}N$ (Post, 2002): $TL = (\delta^{15}N_f - \delta^{15}N_b)/3.4 + 2$, где $\delta^{15}N_f$ – соотношение изотопов азота в колюшке или окуне, а $\delta^{15}N_b$ – в первичных консументах (личинки хирономид). Для выявления влияния сезона на величины $\delta^{15}N$ применяли однофакторный дисперсионный анализ Краскела–Уоллиса. Оценку значимости различий полученных величин между сезонами года проводили в статисти-

Таблица 3. Состав пищи девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* по численности (*N*, %) и массе (*M*, %) в летний период в изученных водоёмах в 2019 г.

Компонент пищи	Станция									
	1		2		3		4		5	
	<i>N</i>	<i>M</i>	<i>N</i>	<i>M</i>	<i>N</i>	<i>M</i>	<i>N</i>	<i>M</i>	<i>N</i>	<i>M</i>
Oligochaeta	4	1	4	1	5	3				
Bivalvia	4	7								
Gastropoda							5	6		
Copepoda	5	4	8	2	15	3	11	1	32	10
Cladocera	5	9	8	1						
Ostracoda			8	4						
Hydrachnidae im.	2	1	8	3			5	4		
Cybaeide					7	3				
Odonata lv.	4	5								
Plecoptera lv.			2	4						
Ephemeroptera lv.	9	9	4	5			9	6		
Trichoptera lv.							5	13		
Crambidae lv., im.	4	4	8	4			5	5		
Coleoptera lv., im.	9	6					5	2	26	26
Chironomidae lv., pp.	18	38	12	37	28	40	9	18	22	54
Ephyridae lv., im.	4	1			10	21				
Simuliidae, lv., pp.	4	2	4	4			19	10		
Ceratopogonidae lv.	9	2	12	15	19	17	10	24		
Corixidae im.			8	9						
Limoniidae lv., im.	9	4	8	8	15	11	12	6		
Икра рыб	5	5					5	5	20	10
Прочие	5	2	6	3	1	2				

Примечание. lv. – личинки, im. – imago (взрослые насекомые), pp. – куколки.

ческом пакете Statistica 8.0 с использованием критерия Манна–Уитни.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Состав пищи девятииглой колюшки в изученных водоёмах

Состав пищи в летний период, наиболее продуктивный в изученных водоёмах, демонстрирует наибольшее разнообразие пищевого спектра колюшки. В этот период средние индексы наполнения желудков рыб из оз. Кривое составили 102.9‰, а у особей с различных станций в эстуарии р. Нева варьировали от 42 до 144‰ (табл. 2). Индексы наполнения желудков рыб со станции 5 (Графская бухта) в среднем были наименьшими, у одной особи желудок был пуст (табл. 2). В рационе колюшки оз. Кривое и эстуария р. Нева отмечена 21 группа водных животных (табл. 3). Значимой разницы между количеством и массой различных компонентов питания рыб, отловленных на разных станциях в эс-

туарии р. Нева и оз. Кривое, не обнаружено (тест Краскела–Уоллиса, $p > 0.05$), при этом значение разных групп беспозвоночных в питании рыб существенно различалось. В пище колюшки оз. Кривое и со всех станций эстуария р. Нева доминировали личинки хирономид, составляя 18–54% общей массы пищи (табл. 3). Доля по численности этих организмов также была высока (9–22%), в желудке одной рыбы регистрировали до 23 экз. личинок хирономид. Среди них у рыб из обоих водоёмов доминировали несколько видов: *Cryptochironomus viridulus* Fabricius, *Polypedilum nubeculosum* Meigen, *Endochironomus albipennis* Meigen и *Tanytarsus gregarius* Kieffer. Другие виды (*Anatopynia plumipes* (Fries), *Micropsectra praecox* (Meigen) и *Pagastiella orophila* Edwards) были единичны. В среднем по обоим водоёмам доля хирономид (по массе) в пище колюшки составила $37.1 \pm 5.8\%$, эта группа составляет основу питания колюшки (табл. 4). Личинки мокрецов также были значимы в питании девятииглой колюшки, составляя в среднем

Таблица 4. Общий состав пищи девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* по численности (*N*, %) и массе (*M*, %) и значимость пищевых компонентов в изученных водоёмах

Группа пищевых компонентов	<i>N</i>	<i>SE</i>	<i>M</i>	<i>SE</i>	Значимость
Chironomidae	15.8	2.3	37.1	5.8	Д
Ceratopogonidae	8.0	2.1	11.6	4.6	Д
Cladocera + Copepoda	16.6	6.4	5.8	3.5	Суб Д
Ephemeroptera	4.4	2.0	4.0	1.7	Суб Д
Coleoptera	8.0	4.8	6.9	4.9	Суб Д
Limoniidae	8.8	2.5	5.7	1.8	Суб Д
Ephydriidae	2.2	1.4	4.3	4.1	Суб Д
Икра рыб	6.0	3.7	4.0	1.9	Суб Д
Trichoptera	1.0	1.0	3.2	3.2	Р
Crambidae	3.4	1.5	2.6	1.0	Р
Oligochaeta	4.6	2.7	1.5	1.1	Р
Mollusca	2.0	1.8	2.5	2.5	Р
Simuliidae	5.4	3.5	3.2	1.8	Р
Corixidae	1.6	1.6	1.7	1.7	Р
Ostracoda	1.6	1.6	0.8	0.8	Ед
Hydrachnidia	3.0	1.5	1.6	0.8	Р
Cybaeidae	1.4	1.4	0.7	0.7	Ед
Odonata	0.8	0.8	1.0	1.0	Р
Plecoptera	0.4	0.4	0.8	0.8	Ед
Прочие	5.0	2.5	1.0	0.6	Р

Примечание. *SE* – стандартная ошибка среднего. Значимость компонентов в питании (по доле пищи, % массы): “Д” (доминант) – >10%, “Суб Д” (субдоминант) – 4–10%, “Р” (редкий) – 1.0–3.9%, “Ед” (единичный) – <1%.

11.6 ± 4.6%. Наиболее часто встречающимся видом среди мокрецов был *Palpomyia lineate* (Meigen).

Представители водных насекомых, таких как подёнки, лимонииды (Limoniidae), жуки Coleoptera и эфидриды (Ephydriidae), входили в группу субдоминантных компонентов, составляя в пище рыб в среднем 4–7% её массы (табл. 4). В пище колюшки оз. Кривое отмечены личинки подёнок *Nigrobaetis niger* (L.) и *Caenis undosa* Tiensuu и лимониид *Dicranota bimaculata* (Schummel), личинки и имаго жуков *Helophorus aquaticus* L. и *Rhantus fennicus* Hulden. Икра рыб также в среднем составляла 4% массы пищевого комка девятииглой колюшки.

Важный вклад в питание колюшки вносили и планктонные ракообразные – копеподы семейств Chydoridae и Bosminidae и кладоцеры *Macrocyclus* и *Cyclops* sp., они доминировали по численности (17 ± 6.4%) и достигали 5.7% массы пищевого комка. Планктонные ракообразные *Macrocyclus albidus* (Jurine), *Cyclops kolensis* Lilljeborg, *Mesocyclops crassus* (Fischer) и *Acanthocyclops viridis* (Jurine) преобладали в пище колюшки, отловленной на наиболее эвтрофной станции в эстуарии р. Нева – станции 5 (табл. 3).

Остальные представители насекомых (Trichoptera, Crambidae, Simuliidae и Corixidae) были второстепенными компонентами в питании колюшки, хотя у рыб с отдельных станций в эстуарии р. Нева их доля по массе была высока (например, личинок и куколок мошек на станции 4). Гусеницы и взрослые особи бабочек семейства Crambidae: прудовая *Nymphula nitidulata* (Hufnagel), кувшинковая *Elophila nymphaeata* (L.) и телорезовая *Paraponyx stratiotata* L. огнёвки встречались в пище колюшки оз. Кривое. Редкими компонентами её питания были мелкие двустворчатые моллюски семейства Sphaeriidae и брюхоногие моллюски семейства Bithyniidae, а также олигохеты *Tubifex tubifex* (O.F. Müller) у рыб из эстуария р. Нева и *Lumbriculus variegatus* (Muller) у особей из оз. Кривое. Единично и только у колюшки с отдельных станций в эстуарии р. Нева отмечены личинки веснянок (*Isoperla diffomis* Klapalek), ручейников (*Agraylea multipunctata* Curtis), ракушковые рачки и изоподы *Asellus aquaticus* L. В пище колюшки обнаружены также случайно попадающие в воду наземные насекомые – муравьи семейства Formicidae и мухи семейства Muscidae. В вегетационный пери-

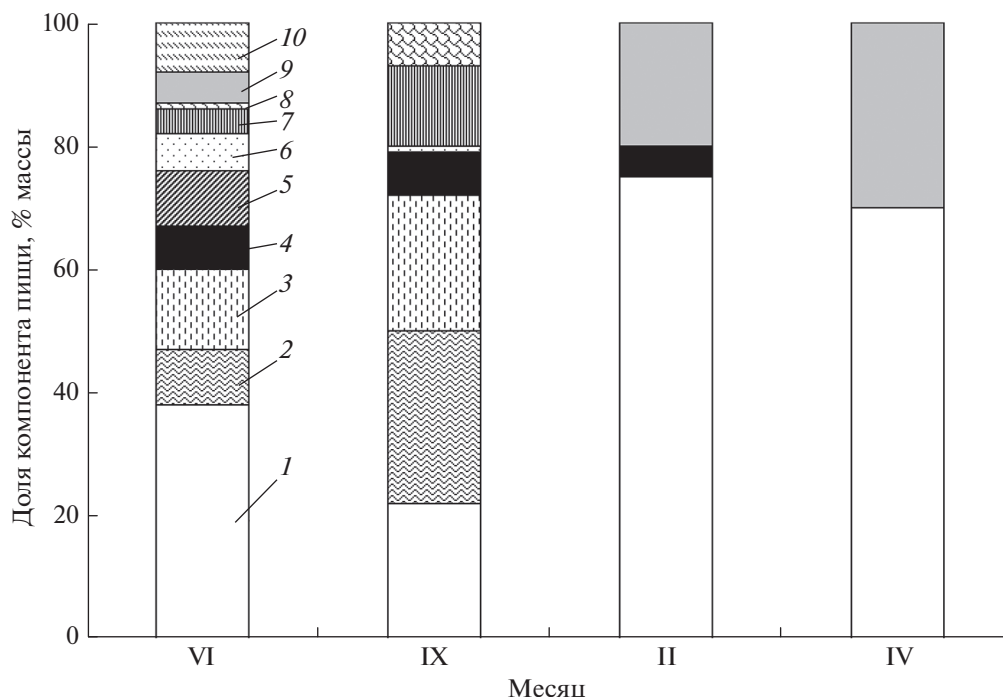


Рис. 2. Сезонные изменения состава пищи девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* оз. Кривое: 1 – Chironomidae, 2 – Diptera, 3 – зоопланктон, 4 – Bivalvia, 5 – Ephemeroptera, 6 – Coleoptera, 7 – Lepidoptera, 8 – Hydrachnidia, 9 – икра/личинки рыб, 10 – прочие.

од в пище колюшек были отмечены растительные остатки (мхи, диатомовые и нитчатые водоросли).

Сезонная динамика состава пищи колюшки (оз. Кривое)

Питание колюшки оз. Кривое в осенний период (сентябрь) и тем более в зимний период (подо льдом) было менее разнообразно, чем летом (рис. 2). Осенью в питании уменьшалась доля личинок и куколок хирономид (с 38 до 22% массы), но возрастала доля других двукрылых (мошек Simuliidae) (28%) и планктонных ракообразных (22%). Также несколько увеличивалась доля личинок бабочек семейства Crambidae и водяных клещей. В феврале и апреле в пище колюшек были представлены в основном личинки хирономид *Sergentia coracina* (Zetterstedt) и икра/личинки ряпушки *Coregonus albula* (L.).

Трофическая позиция колюшки

Средние величины $\delta^{15}\text{N}$ в мышцах девятиглай колюшки оз. Кривое варьировали от 5.2 до 8.6‰, значимо ($H = 13.8, p = 0.003$) возрастая гидрологической зимой, т.е. в подлédный период (рис. 3). Между этим и летним периодом различия были недостоверны ($p > 0.05$), в то время как разница между величинами $\delta^{15}\text{N}$ в сентябре и в подлédный период (февраль и апрель), согласно крите-

рию Манна–Уитни, была значимой ($p = 0.03$). Величины $\delta^{15}\text{N}$ у первичных консументов (личинки хирономид и подёнок) в течение года варьировали от 1.4 до 2.8‰. Рассчитанная для колюшки позиция в трофической сети была сходной в течение тёплого сезона (лето–осень) – 3.1 и несколько повышалась в холодный сезон (подо льдом) – 3.8. Таким образом, колюшку можно отнести к типичным зоофагам, её позиция в трофической сети соответствовала третьему уровню. В зимний период она потребляла хирономид и икру ряпушки, по величинам $\delta^{15}\text{N}$ приближаясь к хищнику второго порядка – окуню ($\delta^{15}\text{N}$ 9.1‰, TL 3.85).

ОБСУЖДЕНИЕ

В субарктическом олиготрофном озере девятиглай колюшка питалась преимущественно личинками (и в меньшей степени куколками) мелких двукрылых (хирономид, мокрецов, мошек) и других насекомых. Доминирование бентосных компонентов в питании субарктических рыб отмечали и ранее как характерную черту для северных озёр (Eloranta et al., 2010; Berezina et al., 2018), что зачастую связано с бедностью кормовой базы (в том числе зоопланктона) в этих водоёмах. Спектр питания девятиглай колюшки в бассейне Чебоксарского и Куйбышевского водохранилищ, а также рек Камчатки и Курильских о-вов в основном

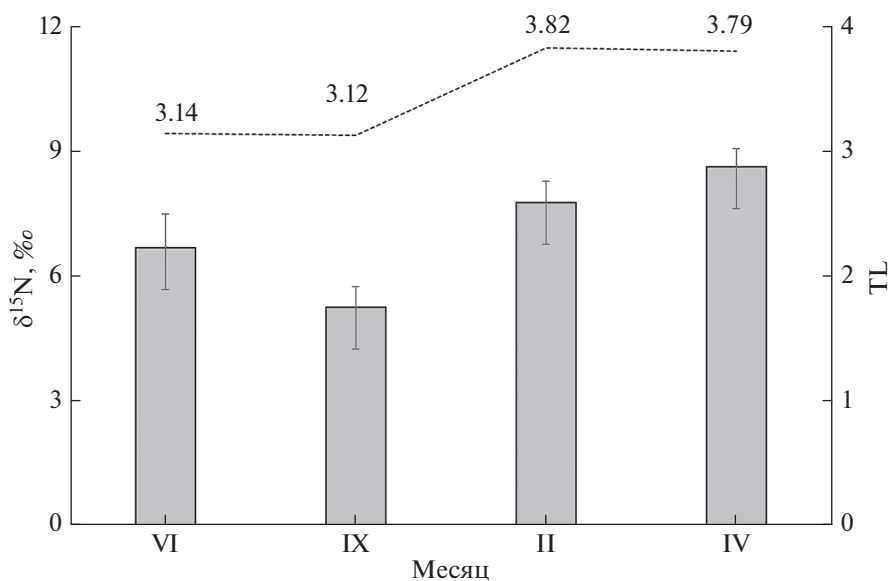


Рис. 3. Сезонные изменения изотопного состава азота (средние значения $\delta^{15}\text{N}$) мышц девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* оз. Кривое и её трофической позиции (TL): (---) – $\delta^{15}\text{N}$, (■) – TL, (⊥) – стандартная ошибка.

состоял из личинок мелких хирономид, мошек и других донных организмов (Пичугин и др., 2004; Травина, Введенская, 2009; Травина, Ярош, 2009; Логинов и др., 2014). Видовое разнообразие хирономид в пище было наиболее высоким и включало виды, которые доминировали в зообентосе (Травина, Ярош, 2009). Сравнение спектра питания девятииглой колюшки в эстуарии р. Чёрная (Кандалакшский залив, Белое море) с составом сообществ беспозвоночных показало, что там, где основу бентоса составляли личинки хирономид, эти организмы и доминировали в пищевом комке (Пономарев и др., 2003).

Анализ полученных результатов по питанию девятииглой колюшки в прибрежной зоне эстуариев Балтийского моря, включая наши данные по эстуарию р. Нева, в Ботническом заливе (Thorpan, Wiederholm, 1983) и эвтрофном Куршском заливе (Науменко и др. 2020) свидетельствует о смешанном характере питания вида как планктонными, так и бентосными беспозвоночными. Планктонные ракообразные, главным образом веслоногие *Eudiaptomus graciloides* (Lilljeborg) (30% по численности), ветвистоусые *Daphnia longispina* (O.F. Müller) (29%) и их яйца, часто доминировали в питании колюшки Куршского залива (Науменко и др., 2020). Активное потребление колюшкой планктонных ракообразных (ветвистоусых, веслоногих) отмечено и для отдельных эвтрофных станций эстуария р. Нева. В питании колюшки рек Охотского моря (р. Большая) (Максименков, Токранов, 1994) была выявлена пространственная динамика в смене пищевых объектов – доминирование личинок хирономид в нижнем течении ре-

ки и переход на питание ракообразными (бокоплавы и мизиды) в приустьевом участке эстуария.

Отмечали также сезонное возрастание (в осенний период) доли планктонных ракообразных в пище колюшки северного озера (оз. Кривое) и других водоёмов – р. Большая, р. Малая Юнга, Куршский залив (Травина, Ярош, 2009; Логинов и др., 2014; Науменко и др., 2020). По-видимому, доминирование тех или иных групп зообентоса и зоопланктона в рационе рыб связано с их доступностью в водоёмах. Таким образом, для состава пищи девятииглой колюшки характерны существенные различия между эстуариями, реками и озёрами. Однако в большинстве водоёмов она потребляет личинок двукрылых, в меньшей степени других насекомых и планктонных ракообразных.

Доминирование личинок хирономид в питании колюшки во многих водоёмах и в разные периоды года может свидетельствовать о её пищевой избирательности этой группы водных животных. Экспериментальное исследование вкусовых предпочтений девятииглой колюшки подтверждает эту особенность (Михайлова, Касумян, 2015) – была выявлена высокая привлекательность агар-агаровых гранул со вкусом личинок хирономид для колюшки из москворецкой, беломорской и охотоморской популяций.

На основании анализа изотопного состава азота в мышцах девятииглой колюшки располагается в трофической сети водоёма в пределах третьего трофического уровня (TL 3.12–3.82), приближаясь в зимний период к уровню хищников второго порядка (3.85). Сезонной особенностью спектра питания колюшки является переход от потребле-

ния разнообразной животной пищи с примесью растительных компонентов в тёплый летне-осенний период года к хищничеству в подлёдный период (зимой и весной), что приводит к некоторому увеличению её трофической позиции. Трофическая позиция этой мелкоразмерной рыбы (длина до 6 см) оказалась близка к другим хищным рыбам (окунь), что можно объяснить интенсивным потреблением (20–30% по массе) икры/личиночек рыб (рис. 2). Икра рыб была обнаружена в питании девятииглой колюшки не только для изученных нами водоёмов, но для многих других (Введенская, 1993; Максименков, Токранов, 1994). Такая же черта характерна и для питания близкого вида – трёхиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* L. (Ярош и др., 2009).

Таким образом, в изученных нами водоёмах девятииглая колюшка, как и большинство видов рыб в водоёмах России, является зоофагом со смешанным типом питания, основу которого составляют личинки мелких двукрылых насекомых и ракообразные. Перенос вещества и энергию от первичных консументов (зоопланктон, зообентос) на другой более высокий трофический уровень (хищные рыбы, птицы, млекопитающие) этот вид может быть важным звеном трофической сети водных экосистем арктической зоны с низким богатством ихтиофауны, особенно при его высокой численности. Будучи при этом очень пластичной в питании, девятииглая колюшка может конкурировать за пищевые ресурсы с молодью промысловых рыб (окунь, ряпушка). Питание икрой рыб приближает колюшку по положению в трофической сети к высшим хищникам.

Сравнение питания колюшки разных размерных групп (в частности молоди и взрослых особей) в рамках данного исследования не проводили из-за ограниченности имеющегося материала, но в дальнейшем планируется проведение таких исследований. По крайней мере в летний период, когда был выявлен широкий спектр питания колюшки, можно ожидать различия в питании особей разного размера. В дальнейшем также необходим анализ пищевых предпочтений девятииглой колюшки в связи с составом и структурой сообществ планктона и бентоса в водоёме, что позволит выявить причины её предпочтительного питания теми или иными организмами.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят А.Н. Шарова (ИБВВ РАН) за помощь в сборе материала на оз. Кривое и А.С. Демчук (СПБГУ) – в прибрежье Финского залива.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена по заданию Министерства науки и высшего образования РФ, темы № 122031100274-7, 121051100109-1 и 121051100104-6.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антипин М.А. 2018. Бурокрылая ржанка *Pluvialis fulva* ловит и ест девятииглую колюшку *Pungitius pungitius* // Рус. орнитол. журн. Т. 27. № 1664. С. 4408–4409.
- Аськеев О.В., Аськеев И.В., Ананин А.Н., Тишин Д.В. 2010. Обнаружение девятииглой колюшки (*Pungitius pungitius* Linnaeus, 1758) в бассейне р. Камы // Поволж. экол. журн. № 1. С. 103–106.
- Атлас пресноводных рыб России. 2003. М.: Наука, 253 с.
- Березина Н.А., Литвинчук Л.Ф., Максимов А.А. 2021. Связь пищевого спектра рыб с составом зоопланктона и зообентоса в субарктическом озере // Биология внутр. вод. № 4. С. 406–416. <https://doi.org/10.31857/S0320965221040069>
- Бобырь И.Г., Антипин М.А. 2017. Первый зарегистрированный случай питания дутыша *Calidris melanotos* рыбой – девятииглой колюшкой *Pungitius pungitius* // Рус. орнитол. журн. Т. 26. № 1498. С. 3838–3839.
- Бойко Н.С., Бианки В.В. 2009. Особенности питания некоторых уток Белого моря // Рус. орнитол. журн. Т. 18. № 474. С. 540–542.
- Бугаев В.Ф., Вронский Б.Б., Заварина Л.О. и др. 2007. Рыбы реки Камчатка. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 459 с.
- Введенская Т.Л. 1993. Пищевые рационы рыб в литорали оз. Дальнего // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. № 2. С. 130–139.
- Введенская Т.Л. 2008. Некоторые черты биологии рыб бассейна р. Таловки (Северо-Западная Камчатка) // Матер. IX науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 41–44.
- Дегтярев В.Г., Слепцов С.М., Пшенников А.Е. 2013. Ихтиофагия восточной популяции стерха (*Grus leucogeranus*) // Зоол. журн. Т. 92. № 5. С. 588–595. <https://doi.org/10.7868/S0044513413030070>
- Клевакин А.А., Логинов В.В., Морева О.А., Тарбеев М.Л. 2011. Биологические особенности девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758) локальной популяции реки Ушаковка // Рос. журн. биол. инвазий. № 2. С. 86–106.
- Логинов В.В., Клевакин А.А., Морева О.А. и др. 2014. Морфологическая характеристика и питание девятииглой колюшки (*Pungitius pungitius* Linnaeus 1758) бассейна Чебоксарского водохранилища // Рос. журн. биол. инвазий. № 2. С. 96–109.
- Максименков В.В., Токранов А.М. 1994. Питание девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* (Gasterosteidae) в эстуарии и нижнем течении реки Большая (Западная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 34. № 5. С. 697–702.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых взаимоотношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 244 с.

- Михайлова Е.С., Касумян А.О. 2015. Вкусовые предпочтения и пищевое поведение девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* трёх географически удалённых популяций // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 5. С. 541–564. <https://doi.org/10.7868/S0042875215050112>
- Науменко Е.Н., Ушакова А.Ю., Голубкова Т.А. 2020. Питание сеголеток рыб Куршского залива Балтийского моря в 2016 году // Тр. ВНИРО. Т. 179. С. 60–77. <https://doi.org/10.36038/2307-3497-2020-179-60-77>
- Пичугин М.Ю., Сидоров Л.К., Стыгар В.М. 2004. Биологические и морфологические особенности девятииглых колюшек рода *Pungitius* (Gasterosteiformes) Курильских островов // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 1. С. 15–26.
- Погорелова Д.П., Хивренко Д.Ю., Улатов А.В. 2020. Некоторые сведения о питании рыб в литоральной зоне озера Халактырского // Матер. XXI науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 106–109.
- Пономарев С.А., Бурковский И.В., Столяров А.П., Новиков Г.Г. 2003. Особенности питания трех- и девятииглой колюшек с учетом их микробиотопического распределения в эстуарии (Кандалакшский залив, Белое море) // Усп. соврем. биологии. Т. 123. № 6. С. 609–617.
- Светочев В.Н., Светочева О.Н. 2015. Питание и пищевые отношения настоящих тюленей в Белом море // Вестн. КНЦ РАН. Т. 3. № 22. С. 93–101.
- Травина Т.Н., Введенская Т.Л. 2009. Роль хирономид (Diptera, Chironomidae) в питании молоди лососей и других видов рыб в реке Большая (Западная Камчатка) // Евразият. энтомол. журн. Т. 8. Прил. 1. С. 102–108.
- Травина Т.Н., Ярош Н.В. 2009. К вопросу о питании девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* в нижнем течении р. Большая в 2007–2008 гг. // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 15. С. 88–93.
- Хаменкова Е.В. 2011. Трофические взаимоотношения рыб оз. Киси бассейна реки Ола (Магаданская область) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 5. Владивосток: Дальнаука. С. 563–570.
- Черешнев И.А. 2008. Пресноводные рыбы Чукотки. Магадан: Изд-во СВНЦО ДВО РАН, 324 с.
- Ярош Н.В., Травина Т.Н., Введенская Т.Л. 2009. Питание трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (Leiuus) в нижнем течении реки Большая // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 15. С. 94–102.
- Berezina N.A., Golubkov S.M., Gubelit J.I. 2005. Grazing effects of alien amphipods on macroalgae in the littoral zone of the Neva Estuary (eastern Gulf of Finland, Baltic Sea) // Oceanol. Hydrobiol. Stud. V. 34. Suppl. 1. P. 63–82.
- Berezina N.A., Strelnikova A.P., Maximov A.A. 2018. The benthos as the basis of vendace, *Coregonus albula*, and perch, *Perca fluviatilis*, diets in an oligotrophic sub-Arctic lake // Polar Biol. V. 41. № 9. P. 1789–1799. <https://doi.org/10.1007/s00300-018-2319-0>
- Cameron J.N., Kostoris J., Penhale P.A. 1973. Preliminary energy budget of the ninespine stickleback (*Pungitius pungitius*) in an Arctic Lake // J. Fish. Res. Board Can. V. 30. № 8. P. 1179–1189. <https://doi.org/10.1139/f73-188>
- Demchuk A.S., Uspenskiy A., Golubkov S.M. 2021. Abundance and feeding of fish in the coastal zone of the Neva Estuary, eastern Gulf of Finland // Boreal Environ. Res. № 26. P. 1–16.
- Eloranta A.P., Kahilainen K.K., Jones R.I. 2010. Seasonal and ontogenetic shifts in the diet of Arctic charr *Salvelinus alpinus* in a subarctic lake // J. Fish Biol. V. 77. № 1. P. 80–97. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02656.x>
- Post D.M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions // Ecology. № 83. № 3. P. 703–718. <https://doi.org/10.2307/3071875>
- Thorman S., Wiederholm A.-M. 1983. Seasonal occurrence and food resource use of an assemblage of nearshore fish species in the Bothnian Sea, Sweden // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 10. № 3. P. 223–229. <https://doi.org/10.3354/meps010223>
- Winberg G.G., Alimov A.F., Boullion V.V. et al. 1973. Biological productivity of two subarctic lakes // Freshw. Biol. V. 3. № 2. P. 177–197. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2427.1973.TB00071.X>