

## МНОГОЛЕТНЯЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОСТАВА ПИЩИ ВЗРОСЛОЙ ТРЕСКИ В ЮГО-ВОСТОЧНОЙ БАЛТИКЕ: ФЕВРАЛЬ–АПРЕЛЬ 1992–2010 ГОДОВ

Ф.А. Патокина, Ч.М. Нигматуллин

ФГБНУ «АтлантНИРО», г. Калининград  
fokina2008@rambler.ru, squid@atlantniro.ru

Патокина Ф.А., Нигматуллин Ч.М. Многолетняя изменчивость состава пищи взрослой трески в Юго-Восточной Балтике: февраль–апрель 1992–2010 годов // Труды АтлантНИРО. 2017. Новая серия. Том 1, №. 3. Калининград: АтлантНИРО. С. 74–90.

В Балтийском море взрослая треска *Gadus morhua* осуществляет основной топ-контроль пелагических и придонных сообществ и в первую очередь популяций наиболее многочисленных пелагических рыб – шпрота *Sprattus sprattus* и сельди *Clupea harengus*. Было исследовано содержимое желудков 5644 взрослой трески длиной 31–118 см, собранной во время донных траловых съемок в ИЭЗ России в 26-м подрайоне ИКЕС в феврале–апреле 1992–2010 гг. Цель данной работы – изучение характера многолетней изменчивости состава пищи взрослой трески, в том числе роли шпрота и сельди в конце зимы и начале весны. Пищевой спектр состоял из 26 пищевых групп пелагических и придонных организмов: 15 видов рыб и 11 видов беспозвоночных. Диапазон размеров жертв был в пределах от 0,5–1,0 до 23–35 см (от 1,1–1,5 до 50,7–77,3 % длины хищника). Наиболее обычны были жертвы длиной 10–25 см (8–35 %). По характеру состава основы пищевого комка выделены два основных периода: 1) В 1992–1995 гг. в пище трески абсолютно доминировал шпрот (73,6–90,6 % по весу, в среднем 84,1 %), второстепенной пищей была сельдь (0,8–15,4 %, 9,3 %). В 2010 г. наблюдалась сходная ситуация с доминированием шпрота (87,4 %) и незначительной ролью сельди (8,4 %). 2) В 1996–2009 гг. уровень потребления шпрота снизился (14,1–59,3 %, 38,9 %) с параллельным ростом роли сельди (4,0–58,4 %, 22,5 %) и изоподы *Saduria entomon* (4,3–36,8, 16,0 %), в меньшей степени рыб *Platichthys flesus*, *Osmerus eperlanus*, *Pomatoschistus minutus* и *Enchelyopus cimbrius*. В исследованный период шпрот и сельдь стабильно были соответственно главной и второстепенной пищей взрослой трески, роль сельди увеличивалась в периоды, когда доля шпрота в пище трески снижалась. Основной экологический фактор, определяющий многолетнюю изменчивость состава пищи взрослой трески в данной ситуации, – особенности количественного перераспределения численности запасов шпрота и сельди в пределах Юго-Восточной Балтики в целом, их обилия и мезо- и микромасштабного распределения на исследованной локальной акватории.

**Ключевые слова:** *Gadus morhua callarias*, треска, Балтийское море, пищевые взаимоотношения, многолетняя изменчивость состава пищи

Patokina F.A., Nigmatullin Ch.M. Long-term variability of adult cod food composition in the southeastern Baltic: February–April 1992–2010 // Trudy AtlantNIRO. 2017. New series. Vol. 1, № 3. Kaliningrad: AtlantNIRO Publ. P. 74–90.

In the Baltic Sea the adult cod *Gadus morhua* has realized dominant top-control of pelagic and near-bottom communities, and in the first place on the stocks of most abundant pelagic fishes sprat *Sprattus sprattus* and herring *Clupea harengus*. In our study the data on 5644 stomach contents of adult cod of 31–118 cm length were used that were obtained in the bottom trawl surveys in the Russian EEZ of ICES Subdivision 26 in February–April 1992–2010. The long-term

variability of adult cod food spectrum, especially, consumption rate on sprat and herring in the end of winter –beginning of spring was studied. Food spectrum included 26 food groups of pelagic and benthic species: 15 species of fish and 11 species of invertebrates. The size range of the preys was in the limits from 0.5–1.0 to 23–35 cm (between 1.1–1.5 to 50.7–77.3 % of the length of the cod-consumer). The most common were the preys with length of 10–25 cm (8–35 %). There two main periods were divided: 1) In 1992–1995 sprat absolutely dominated in cod food (73.6–90.6 % by weight, mean 84.1 %) and secondary food was herring (0.8–15.4 %, 9.3 %). In 2010 there was the same situation with dominance of sprat (87.4%) and minor role of herring (8.4 %). 2) In 1996–2009 cod consumption on sprat decreased (14.1–59.3 %, 38.9 %) with a parallel increase of the role of herring (4.0–58.4 %, 22.5 %) and isopod *Saduria entomon* (4.3–36.8, 16.0 %), and to a lesser extent - fishes *Platichthys flesus*, *Osmerus eperlanus*, *Pomatoschistus minutus* and *Enchelyopus cimbrius*. In studied years sprat was semi-stable main food and herring was secondary food for adult cod and the role of herring increased when share of sprat in cod food decreased. In studied situation the main environmental factor that determined long-term variability of the adult cod's food composition was peculiarity of quantitative redistribution of the sprat and herring stocks within the southeastern Baltic waters, in whole, and their abundance, and meso- and microscale distribution within the investigated local water area.

**Key words:** *Gadus morhua callarias*, cod, Baltic Sea, feeding relations, long-term variability of food composition

## Введение

В Балтийском море среди высших хищников, включающих морских птиц, млекопитающих и несколько видов рыб, вследствие высокой численности, широкого распространения и количественной роли в качестве потребителя ведущая роль принадлежит взрослой треске *Gadus morhua callaris*. Она осуществляет основной топ-контроль в пелагических и придонных сообществах и в первую очередь оказывает существенное влияние на запасы наиболее многочисленных пелагических рыб – шпрота *Sprattus sprattus balticus* и сельди *Clupea harengus membras* [Узарс, 1982; Rudstram et al., 1994; Sparholt, 1994; Patokina, Kalinina, 1997; Harvey et al., 2003; Neuenfeldt, Beyer, 2003; MacKenzie, Koster, 2004; Link et al., 2009; Eero et al., 2011]. Особенности трофических связей зоопланктона, шпрота, сельди и трески как массовых консументов Юго-Восточной Балтики могут служить чувствительными косвенными индикаторами состояния и направлений изменчивости структуры трофических сетей ее пелагического и придонного сообществ [Harvey et al., 2003; Патокина, Нигматуллин, 2008]. В связи с этим следует подчеркнуть, что из 156 видов рыб Балтики [Кукуев, 2014] шпрот, сельдь и треска по плотности населения превосходят всех остальных вместе взятых в сотни раз [Бирюков, 1968].

Атлантическая и балтийская треска – типичные хищники-оппортунисты. На всех стадиях жизненного цикла они питаются разнообразной доступной пищей, и у них хорошо выражены различные аспекты пространственно-временной изменчивости пищевого спектра [Бирюков, 1970а; Узарс, 1982; Орлова, 1992, 1997; Bagge et al., 1994; Rudstram et al., 1994; Sparholt, 1994, Usars, 1994; Patokina, Kalinina, 1997; Патокина, Калинина, 2000; Usars, Plikshs, 2000; Neuenfeldt, Beyer, 2003; Пономаренко, Ярагина, 2003; Orlova et al., 2005; Link et al., 2009; Orlova et al., 2010; Palsson, Björnsson, 2011; Johannesen et al., 2012; Долгов, 2016]. Один из важных аспектов исследований экологии питания балтийской трески – долгопериодная изменчивость пищевого спектра в разных частях моря. Эти данные довольно скудны. Например, для Юго-Восточной Балтики были опубликованы такие данные для периода 1977–1990 гг. [Zalachowski, 1985, 1986; Usars, 1994] и предварительные данные об изменчивости состава пищи трески в 1992–2007 гг. [Patokina, Kalinina, 1997; Патокина, Калинина, 2000; Патокина, Нигматуллин, 2008].

Климатические, гидрологические и биологические процессы в Балтийском море характеризуются выраженной сезонностью [Hänninen et al., 2000]. Это явно проявляется и в сезонной изменчивости состава и обилия кормовых организмов, используемых в пищу массовыми потребителями, включая треску [Möllmann et al., 2005]. Поэтому в данном исследовании долгосрочной изменчивости состава пищи взрослой трески были использованы исходные данные, полученные в конце зимы – начале весны. Для этого сезона в нашем распоряжении имеется наиболее полная многолетняя серия результатов обработки проб содержимого желудков трески. В этот период года взрослая треска длиной более 30 см активно питается после зимовки перед нерестом [Бирюков, 1970а; Bagge et al., 1994; Карасева, 2006]. Основная цель данного сообщения – описание многолетней изменчивости состава пищи взрослой трески в феврале–апреле 1992–2010 гг.

### **Материал и методика**

Исследованный материал был собран во время международных траловых и тралово-акустических съемок в Юго-Восточной Балтике (26-й подрайон ИКЕС) в пределах калининградской части экономической зоны РФ (рис. 1) в феврале–апреле, в основном в феврале–марте 1992–2010 гг. (табл. 1). Продолжительность каждой съемки – 16–20 суток. Пространственное распределение траловых станций было квазистабильно во все исследованные годы и охватывало как побережье, так и мористую зону. Облов трески выполнялся донным тралом в дневное время у грунта на глубинах 25–105 м. Продолжительность учетных тралений не превышала 30 минут.

Сбор и обработку проб на питание трески проводили в соответствии с общепринятыми методами [Фортунова, Попова, 1973; Методическое пособие..., 1974]. Пробы отбирали из уловов большинства тралений. В процессе полевой обработки содержимого желудков по состоянию пищевых организмов (в первую очередь по степени переваренности и размерам) идентифицировали так называемую «траловую» и «транзитную» пищу [Нигматуллин, 2010]. Это пищевые организмы, съеденные во время траления в траловом мешке («траловая» пища), или же ранее съеденные жертвами трески и попавшие в ее желудки после переваривания съеденных рыб («транзитная» пища). Они далее при оценке состава пищи не учитывались.

Содержимое желудков трески собирали индивидуально. Каждая проба состояла из 10–25 желудков рыб каждой 5-ти см размерной группы. Содержимое большей части желудков обрабатывали сразу же после выборки трала и вскрытия рыб без предварительной фиксации формалином. Это упрощало таксономическую идентификацию жертв, которую по возможности доводили до видового уровня. Жертвы и остатки пищи взвешивали, измеряли и определяли степень переваренности по 5-ти бальной шкале [Методическое пособие..., 1974]. Длину сохранившихся жертв определяли: для рыб – общую длину (TL) [Правдин, 1966], для ракообразных – длину тела включая карапакс и abdomen [Иванов, 2004]. Объекты питания трески, в определении таксономической принадлежности которых возникали трудности, фиксировали 5 %-ным раствором формалина для идентификации в камеральных условиях.

На основе результатов обработки содержимого желудков в каждой пробе оценивалась значимость различных пищевых групп как доля (%) общей массы пищи [Фортунова, Попова, 1973; Методическое пособие..., 1974]. Для характеристики роли различных пищевых групп в питании трески использовались следующие категории и критерии для их выделения. Главная пища составляла более 40–50 % массы содержимого желудков, второстепенная пища – ее доля колеблется в пределах 20–40 %, дополнительная пища – 5–20 % и случайная пища – менее 5 %.

В случае, если содержимое желудка состояло из нескольких пищевых объектов в равных или близких количествах, а доминирующая пищевая группа составляла менее 40 %, такой пищевой спектр относили к смешанному типу. Для взрослой трески исследованные «годовые» пробы были сгруппированы по сходству главной пищи. На следующем этапе определяли состав пищи общих выборок каждой размерной группы.

При отсутствии различий пробы со сходными пищевыми спектрами объединяли в более крупные размерные группы. В результате для трески было выделено четыре размерные группы, имеющие специфику пищевых спектров: 10–20, 20–30, 30–60 и 60–118 см.

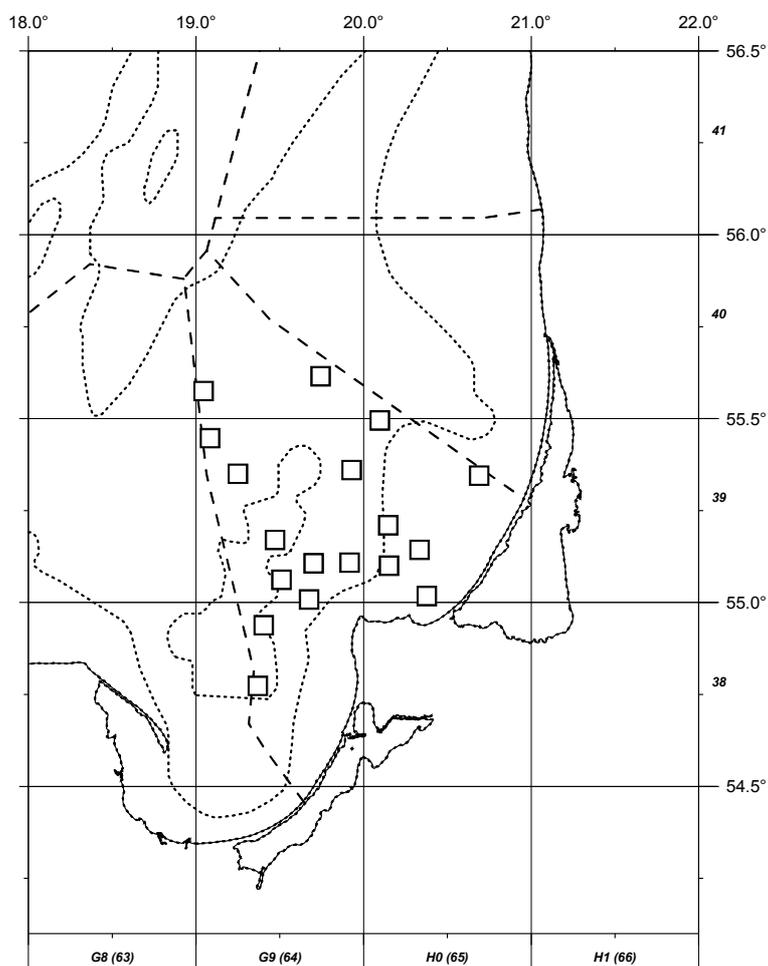


Рис. 1. Район сбора материала в экономической зоне РФ (---), изобаты (····) и локализация траловых станций (квадраты) на траловых съемках  
 Fig. 1. Studied area in the southern Baltic with boundary of the Russian EEZ (---), isobaths (····) and locations of sampling stations (squares) on the trawl surveys

Таблица 1

Данные о количестве исследованных взрослых особей трески с пищей в желудках в 1992–2010 гг. по размерным группам  
 Data on studied stomachs with food in 1992–2010 by size-groups of adult cod

Годы	Месяцы	Длина трески, см		
		31–60	61–118	31–118
количество, экз.				
1992	март–апрель	124	22	146
1993	март–апрель	108	19	127
1994	апрель	175	17	192
1995	март	164	58	222
1996	март	236	46	282
1997	март	505	63	568
1998	март	432	14	446
1999	март	456	21	477
2000	февраль	125	6	131

Окончание табл. 1

Годы	Месяцы	Длина трески, см		
		31–60	61–118	31–118
		количество, экз.		
2001	февраль–март	390	10	400
2002	февраль–март	80	21	101
2003	февраль	346	50	396
2004	февраль–март	230	19	249
2005	февраль–март	218	40	258
2006	март	291	22	313
2007	февраль–март	229	28	257
2008	февраль–март	201	30	231
2009	март	336	37	373
2010	март	454	21	475
Всего	февраль–апрель	5100	544	5644

Взрослую половозрелую часть населения балтийской трески в настоящее время составляют особи длиной более 30 см [Bagge et al., 1994], что совпадает и с завершением формирования «взрослого» состава пищи [Патокина, Калинина, 2000]. Поэтому нами были использованы данные по среднеразмерным и крупным рыбам длиной 31–118 см. Всего в 1992–2010 гг. было собрано и обработано 7435 желудков трески этих размеров, в том числе с наличием пищи 5644 желудков (табл. 1).

Таблица 2

**Состав пищевых групп и их доля (% по массе) в пище взрослой трески двух размерных групп по периодам исследований**  
**List of food organisms and their share (% by weight) in adult cod total food ration by two size groups and investigation periods**

Объекты питания	Длина трески, см			
	31–60		61–118	
	Годы			
	1992–1995, 2010	1996–2009	1992–1995, 2010	1996–2009
<b>Рыбы, всего</b>	<b>97,8</b>	<b>77,9</b>	<b>96,7</b>	<b>85,7</b>
<i>Lampetra fluviatilis</i>	–	–	–	1,4
<i>Sprattus sprattus</i>	86,7	47,6	76,5	22,1
<i>Clupea harengus</i>	9,9	23,0	7,6	21,6
<i>Engraulis encrasicolus</i>	–	–	–	0,1
<i>Osmerus eperlanus</i>	–	1,3	–	0,2
<i>Gadus morhua</i>	0,1	0,0	9,4	5,1
<i>Enchelyopus cimbrius</i>	0,0	1,5	1,8	7,6
<i>Zoarces viviparis</i>	–	0,2	–	1,4
<i>Belone belone</i>	–	–	–	0,2
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	0,0	0,0	–	0,0
<i>Myoxocephalus scorpius</i>	0,0	–	–	0,2
<i>Eutrigla gurnardus</i>	–	–	–	0,3
<i>Ammodytes tobianus</i>	–	0,3	–	0,6
<i>Pomatoschistus minutus</i>	1,0	2,8	0,0	0,2
<i>Platichthys flesus</i>	0,0	1,3	1,3	24,6
<b>Беспозвоночные, всего</b>	<b>2,2</b>	<b>22,1</b>	<b>3,3</b>	<b>14,3</b>
<i>Halicryptus spinulosus</i>	0,0	–	0,0	–
<i>Bylgides sarsi</i>	0,1	0,7	–	0,0
<i>Amphibalanus improvisus</i>	–	–	0,0	–
<i>Idotea baltica</i>	–	0,0	–	–
<i>Saduria entomon</i>	1,3	17,1	3,3	14,1
<i>Hyperia galba</i>	–	0,3	–	–

Объекты питания	Длина трески, см			
	31–60		61–118	
	Годы			
	1992–1995, 2010	1996–2009	1992–1995, 2010	1996–2009
<i>Pontoporeia</i> spp.	–	0,1	–	–
Amphipoda, Gammaridae	0,1	0,1	–	0,0
<i>Mysis mixta</i>	0,3	3,2	–	0,0
<i>Crangon crangon</i>	0,4	0,6	0,0	0,1
<i>Macoma balthica</i>	0,0	0,0	–	0,1
<b>Макрофиты</b>	–	<b>0,0</b>	–	<b>0,0</b>
Кол-во исслед. рыб, экз.	1226	5520	170	519
Кол-во рыб с пищей, экз.	1025	4075	137	407

В течение всего периода исследований наиболее массовой размерной группой были особи длиной 31–60 см (90,3 % общего числа изученных взрослых рыб). Среди них крупные особи составляли 9,7 % (табл. 1). При сравнении пищевых спектров и роли различных пищевых организмов двух размерных групп взрослой трески на основе обобщенных многолетних данных для двух периодов, различающихся по специфике питания (табл. 2), какие-либо заметные различия в питании среднеразмерных и крупных рыб не выявлены. Исключение – некоторое снижение потребления шпрота у крупной трески и, соответственно, увеличение доли сельди, налима *Enchelyopus cimbrius*, речной камбалы *Platichthys flesus* и собственной молоди. Наряду с принципиальной близостью состава пищи этих двух размерных групп, в некоторые годы количество исследованных особей этих размеров было явно недостаточно для корректного сравнительного анализа: из 21 года сбора проб в 12 их меньше 25 экз. (табл. 1). Кроме того, размерный состав основных объектов питания среднеразмерной и крупной трески принципиально не отличался (см.: Результаты). Поэтому для сравнительного анализа были использованы объединенные данные по питанию среднеразмерной и крупной трески. В уловах количественное соотношение между численностью среднеразмерной и крупной трески, в общем, такое же, как и в наших пробах, т.е. его можно считать близким к естественному.

## Результаты

**Пищевой спектр.** Пищевой спектр относительно широк и включает 27 пищевых групп пелагических и придонных организмов: 15 видов рыб, полихету *Bylgides* (=Harmatoe), балянус *Amphibalanus*, изопод *Idotea* и *Saduria*, амфипод *Pontoporeia*, *Hyperia* и не идентифицированных Gammaridae, мизид *Mysis*, креветок *Crangon crangon*, двустворчатого моллюска *Macoma* (=Limecola), приапулиду *Halicryptus* и куски макрофитов, случайно попадающие в желудки при поедании донных животных (табл. 2, 3).

Среди беспозвоночных относительно заметную роль в пище трески имели только *Saduria entomon* и в меньшей степени *Mysis mixta* и *Crangon crangon*. Роль остальных беспозвоночных, включая амфипод, *B. sarsi* и *M. baltica*, была незначительна. Все они – бентосные или нектобентосные животные.

Среди рыб в пище тоже доминировали представители нектобентосных и бентосных экоформ (11 из 15). В эту группу входила и треска. В целом значение каннибализма было невелико, хотя питание сородичами встречалось в половине проб исследованных лет (табл. 3; рис. 2). Он был незначителен у среднеразмерных рыб, но у крупных рыб потребление собственной молоди достигало уровня дополнительной пищи (табл. 2).

Четыре пелагических вида включали шпрот, балтийскую сельдь, обыкновенного саргана *Belone belone* и европейского анчоуса *Engraulis encrasicolus*. Основной пищей служат первые два вида, а остальные – случайной (табл. 2, 3).

Остатки саргана длиной 20 см (26,6 % длины хищника) в пище крупной трески длиной 75 см встретились лишь один раз 15 февраля 2005 г. в точке с координатами 54°34' с.ш.

и 19°38' в.д. (глубина места 46 м). Весной сарганы совершают массовую нерестовую миграцию из Северного в Балтийское море [Collette, Parin, 1986; Кукуев, 2014; Anon, 2017]. Вполне возможно, что данная находка была связана с этим явлением. Однако в данном случае это произошло в собственно зимний период. Возможно, часть сарганов остается на зимовку в Юго-Восточной Балтике.

Единственный экземпляр европейского анчоуса длиной 14 см (20,3 % длины хищника) был обнаружен 19 февраля 2007 г. в точке с координатами 54°48'с.ш. и 19°21'в.д. (глубина места 105 м) в желудке трески длиной 69 см. На этой же станции несколько экземпляров рыб этого вида были обнаружены в траловом улове. Ближайшая граница его ареала находится в Северном море [Whitehead et al., 1988]. По-видимому, эти анчоусы пассивно мигрировали в собственно Балтику с затоком североморских вод. В Балтийском море этот вид достигает побережья Эстонии [Anon, 2000; Кукуев, 2014].

Таблица 3

**Список пищевых организмов, их частота встречаемости (ЧВ, %) в пробах разных лет и доля по массе в пищевом комке (ДМП,%)**  
**List of food organisms and their frequency of occurrence (FO in %) in samples collected in different years and share in a food lump by weight (SWF in %)**

Периоды, годы	1992–1995, 2010			1996–2009		
	ЧВ (FO), %	ДМП (SWF), %		ЧВ (FO), %	ДМП (SWF), %	
		средняя	min–max		средняя	min – max
<b>Объекты питания</b>						
<b>Рыбы, всего</b>	<b>100,0</b>	<b>97,5</b>	<b>94,4–99,6</b>	<b>100,0</b>	<b>80,6</b>	<b>55,8–90,9</b>
<i>Lampetra fluviatilis</i>	–	–	–	7,1	0,5	0,0–4,7
<i>Sprattus sprattus</i>	100,0	84,1	73,6–90,6	100,0	38,9	14,1–60,4
<i>Clupea harengus</i>	100,0	9,3	0,8–15,4	100,0	22,5	4,0–58,4
<i>Engraulis encrasicolus</i>	–	–	–	7,1	0,03	0,0–0,6
<i>Osmerus eperlanus</i>	–	–	–	64,3	0,9	0,0–3,9
<i>Gadus morhua</i>	60,0	2,5	0,0–7,6	50,0	1,7	0,0–7,3
<i>Enchelyopus cimbrius</i>	40,0	0,5	0,0–1,5	57,1	3,6	0,0–16,0
<i>Zoarces viviparis</i>	–	–	–	57,1	0,6	0,0–3,0
<i>Belone belone</i>	–	–	–	7,1	0,1	0,0–0,9
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	60,0	0,002	0,0–1,5	21,4	0,02	0,0–0,1
<i>Myoxocephalus scorpius</i>	20,0	0,03	0,0–0,08	7,1	0,1	0,0–0,7
<i>Eutrigla gurnardus</i>	–	–	–	7,1	0,1	0,0–1,0
<i>Ammodytes tobianus</i>	–	–	–	35,7	0,4	0,0–4,2
<i>Pomatoschistus minutus</i>	60,0	0,8	0,0–4,8	100,0	1,9	0,2–17,7
<i>Platichthys flesus</i>	20,0	0,3	0,0–2,0	92,9	9,2	0,0–24,4
<b>Беспозвоночные, всего</b>	<b>100,0</b>	<b>2,5</b>	<b>0,4–5,6</b>	<b>100,0</b>	<b>19,4</b>	<b>9,1–44,3</b>
<i>Halicryptus spinulosus</i>	20,0	0,01	0,0–0,1	28,6	0,01	0,0–0,05
<i>Bylgides sarsi</i>	60,0	0,1	0,0–0,13	85,7	0,4	0,0–2,0
<i>Balanus improvisus</i>	20,0	0,001	0,0–0,1	–	–	–
<i>Idotea baltica</i>	–	–	–	28,6	0,001	0,0–0,002
<i>Saduria entomon</i>	100,0	1,8	0,1–4,8	100,0	16,0	4,3–36,8
<i>Hyperia galba</i>	–	–	–	21,4	0,2	0,0–3,8
<i>Pontoporeia</i> spp.	–	–	–	7,1	0,04	0,0–0,6
Amphipoda, Gammaridae	40,0	0,1	0,0–0,8	64,3	0,1	0,0–0,6
<i>Misys mixta</i>	80,0	0,2	0,0–0,8	100,0	2,1	0,0–5,5
<i>Crangon crangon</i>	60,0	0,3	0,0–1,5	92,9	0,4	0,0–2,2
<i>Macoma baltica</i>	20,0	0,0004	0,0–0,004	57,1	0,03	0,0–0,1
<b>Макрофиты</b>	–	–	–	14,3	0,01	0,0–0,02
Кол-во исслед. рыб, экз.		1396			6039	
Кол-во рыб с пищей, экз.		1162			4482	

Таблица 4

Абсолютные и относительные размеры основных жертв у двух размерных групп взрослой трески в феврале–апреле 1992–2010 гг. в Калининградской зоне РФ Балтийского моря

Absolute and relative length of the main preys in two size groups in adult cod in February–April 1992–2010 in the Kaliningrad EEZ of the Russian Federation of the Baltic Sea

Длина трески Объект питания	31–60 см						60–118 см							
	длина, см			к-во рыб, экз.	длина, %			длина, см			к-во рыб, экз.	длина, %		
	min-max	средн.	min-max		средн.	min-max	средн.	min-max	средн.	min-max		средн.		
<i>Sprattus sprattus</i>	3,0–13,0	9,7	7,0–27,5	22,9	1468	6,0–14,5	10,5	9,2–24,2	15,7	174	9,2–24,2	15,7	174	
<i>Clupea harengus</i>	9,0–22,0	15,5	18,2–41,5	31,9	266	10,5–23,0	16,5	16,4–37,7	24,3	76	16,4–37,7	24,3	76	
<i>Gadus morhua</i>	7,0–20,0	13,9	17,3–37,6	28,7	9	6,0–35,0	22,4	8,8–46,4	30,2	45	8,8–46,4	30,2	45	
<i>Pomatoschistus minutus</i>	2,4–8,0	3,7	7,1–22,9	9,9	194	3,4–11,0	5,5	5,1–17,2	8,4	4	5,1–17,2	8,4	4	
<i>Platichthys flesus</i>	7,5–34,0	12,9	16,0–77,3	27,0	16	10,1–27,0	12,3	12,7–29,9	22,9	70	12,7–29,9	22,9	70	
<i>Enchelyopus cimbrius</i>	13,0–22,0	16,8	31,7–37,9	31,5	9	14,0–35,0	22,3	22,2–50,7	31,8	27	22,2–50,7	31,8	27	
<i>Osmerus eperlanus</i>	8,5–21,0	12,7	27,4–38,2	28,0	35	4,5–20,0	12,7	6,5–25,0	17,3	9	6,5–25,0	17,3	9	
<i>Saduria entomon</i>	3,0–10,0	4,8	7,6–21,3	10,8	62	4,0–8,1	4,9	5,8–11,1	8,6	5	5,8–11,1	8,6	5	
<i>Crangon crangon</i>	1,0–5,0	3,2	2,4–10,0	8,2	72	–	–	–	–	–	–	–	–	
<i>Mysis mixta</i>	0,5–2,6	1,8	1,5–8,0	3,8	28	1,0–2,8	2,1	1,1–4,4	2,5	16	1,1–4,4	2,5	16	

**Размерные отношения взрослой трески и ее основных жертв.** Размерный диапазон жертв взрослой трески весьма широк и несущественно отличается у средне- и крупноразмерных рыб. Различия в основном связаны с небольшим увеличением крайних абсолютных размеров жертв и естественным уменьшением их относительных размеров у крупной трески (табл. 4, рис. 2).

Абсолютные размеры жертв варьировали от 0,5–1,0 до 23–35 см, а относительные – от 1,1–1,5 до 50,7–77,3 % длины хищника. Наиболее часто встречались жертвы длиной 10–25 см или 8–35 %. Шпрот и сельдь, составляющие основу пищевого рациона, были мелких и в основном средних размеров: от 3–9 до 13–23 см (от 7–9 до 27,5–41,5 %), преимущественно 10–15 % длины хищника (табл. 4, рис. 2).

Наименьшие размеры имели ракообразные, бычок *P. minutus* и мелкие особи шпрота и корюшки *O. epelanus*. Наибольшие размеры имели корюшка, сельдь, собственная молодь, речная камбала *P. flesus* и налим *E. cimbrius* (табл. 4).

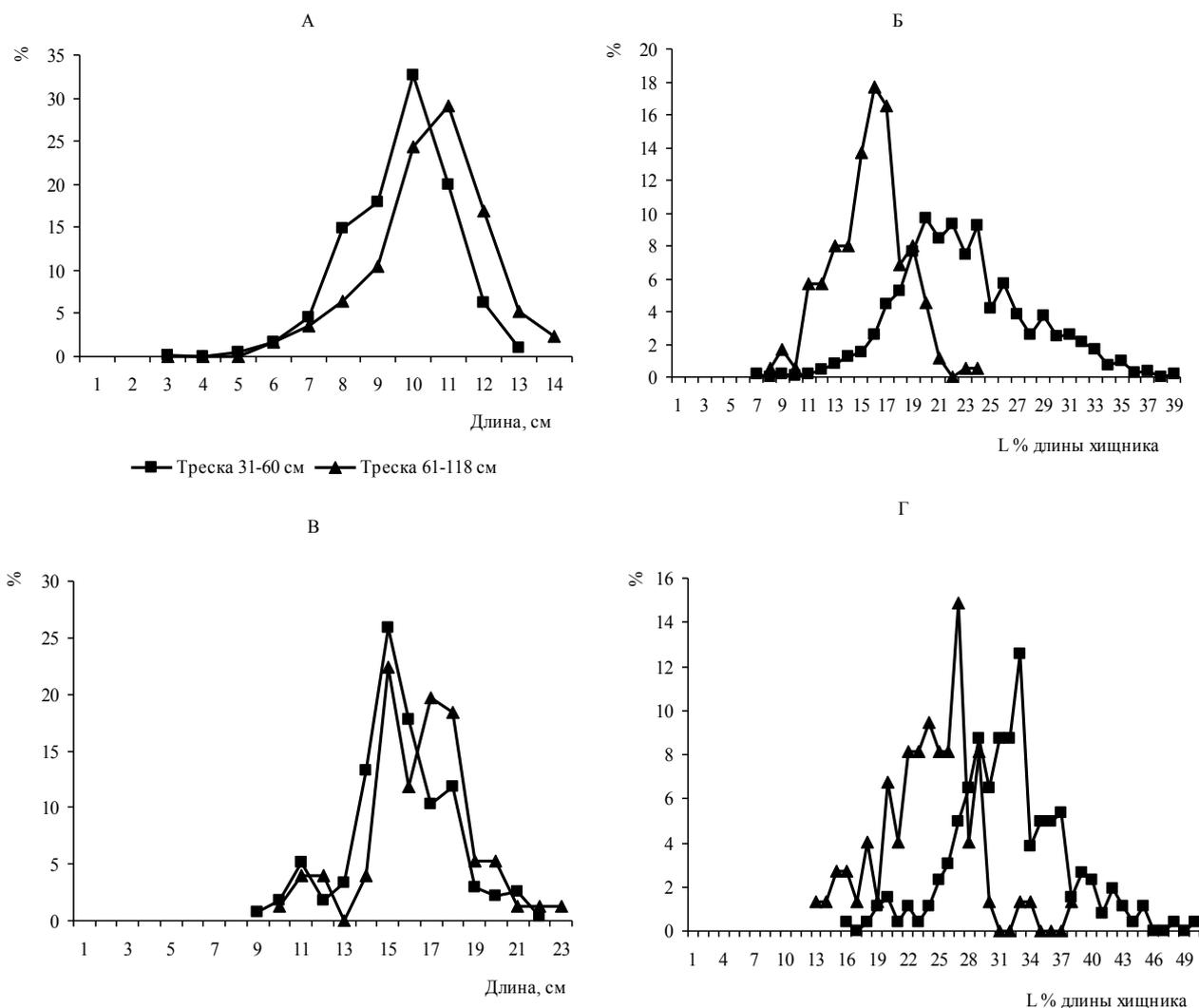


Рис. 2. Абсолютные и относительные размеры шпрота (А, Б) и сельди (В, Г) из желудков взрослой трески (данные о количестве измеренных рыб см.: табл. 4)  
 Fig.2. Absolute and relative length of sprat (A, Б) and herring (В, Г) from the adult cod stomachs (data on the quantity of fishes measured, see the Table 4)

**Многолетняя изменчивость состава пищи.** Беспозвоночные встречались в пище трески во всех пробах. Их доля в пище варьировала от 0,4 % в 1993 г. и до 44,3 % в 2007 г. В большинстве случаев (58 %) она была более 15 %. Многолетняя серия данных была разделе-

на на две группы по значению доли беспозвоночных в пище трески пробы данного года: а) менее 6 % в 1992–1995 и 2010 гг. и б) более 9 % в 1996–2009 гг. Среди беспозвоночных абсолютно доминировала *Saduria entomon* (табл. 2, 3; рис. 3) и она определяла степень межгодовых вариаций роли беспозвоночных в питании взрослой трески. Ее доля в пищевом комке трески в пробах разных лет изменялась от отсутствия в 1993 г. до 8,6 % в 2001 г. В 79 % проб она была менее 5 %. В некоторых пробах была заметна роль *Mysis mixta* – до 3,4–5,5 % в 1966, 1997, 2001, 2003 и 2004 гг.; *Crangon crangon* – до 1,0–2,2 % в 1994, 2001 и 2007 гг.; амфипод – до 3,8 % в 2007 г. и *Bylgide* – до 2,0 % в 1997 г.

Остатки рыб были также представлены во всех пробах (табл. 3; рис. 3). В основном это была главная пища с минимумом значения 55,8 % в 2007 г. и максимумом 99,6 % в 1992 и 1993 гг. В подавляющем большинстве проб рыбные остатки составляли по массе более 70 % (94,7 %) и даже 80 % (73,7%). Почти полностью заполненные рыбой желудки (более 94 % от массы пищевого комка) наблюдались в 1992–1995 и 2010 гг.

Остатки трески встречались в 52,9 % проб. Их доля не превышала 7,3–7,6 % и главным образом варьировала между 1,0 и 3,7 % (табл. 2, 3; рис. 3). Остатки других рыб, за исключением трески, шпрота и сельди, были обнаружены во всех пробах (рис. 3) при значениях доли в пищевом комке от 0,1 % в 1993 г. до 37,1 % в 2005 г. Большинство значений этого показателя (57,9 %) варьировало в пределах 10–30 %. В наибольших количествах среди этих рыб встречались в пище остатки речной камбалы *Platichthys flesus*, налима *Enchelyopus cimbrius*, европейской корюшки *Osmerus eperlanus* и малого бычка *Pomatoschistus minutus* (табл. 3).

Остатки шпрота и сельди были обнаружены во всех пробах (табл. 3; рис. 3). Значения доли сельди в пробах колебались от 0,8 % в 1994 г. до 58,4 % в 2002 г., основная часть этих значений (73,6 %) была в пределах 10–40 %. Наибольшая роль сельди в питании взрослой трески (более 30 % по массе) наблюдалась в 1996, 1997, 2002 и 2003 гг. и несколько меньшая (15–20 % по массе) – в 1999–2001, 2004 и 2005 гг. В одном случае (5,3 %) сельдь была главной пищей, в 42,1 % проб – второстепенной, 42,1 % – дополнительной и в 10,5 % – случайной (рис. 3).

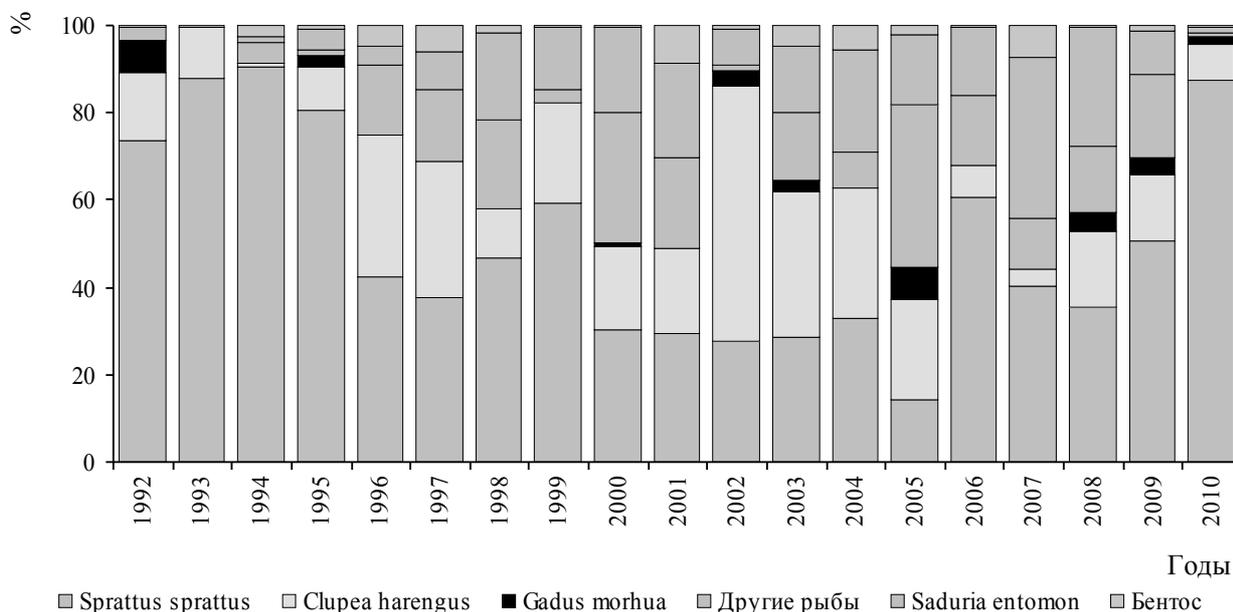


Рис. 3. Многолетняя изменчивость состава пищи взрослой трески в феврале–апреле 1992–2010 гг., доля по массе в пищевом комке пробы (другие беспозвоночные, исключая *Saduria*)

Fig. 3. Long-term variability of food composition of adult cod in February–April 1992–2010, by the share of weight in food lump of given sample (other invertebrates except for *Saduria*)

Шпрот был наиболее важной пищей взрослой трески. Его доля по массе варьировала от 14,1 % в 2005 г. до 90,6 % в 1994 г. Шпрот был главной пищей в 57,9 % проб, второстепенной – в 36,9 % и дополнительной – в 5,2 % (рис. 3). Наша временная серия проб, как и в

случае с беспозвоночными, по доле шпрота в массе пищевого комка пробы разделяется на две группы: а) более 70 % в 1992–1995 и 2010 гг. и б) менее 61 % в 1996–2009 гг.

Общее значение сельдевых рыб (шпрот + сельдь) было весьма высоким и значение их доли в пищевом комке колебалось между 37,5 % в 2005 г. и 99,6 % в 1993 г. За исключением пробы 2005 г., во всех остальных пробах группа сельдевых рыб была главной пищей, составляя по доле более 50 % в 89,5 % случаев и более 80 % в 36,8 %.

На основании всей совокупности данных о межгодовых вариациях значимости основной и второстепенной пищевых групп были выделены два основных периода.

1. В 1992–1995 гг. в пище взрослой трески абсолютно доминировал шпрот (73,6–90,6 % по массе, в среднем 84,1 %) и второстепенной пищей была сельдь (0,8–15,4 %, 9,3 %). В 2010 г. наблюдалась та же ситуация с доминированием шпрота (87,4 %) и незначительной ролью сельди (8,4 %).

2. В 1996–2009 гг. значение шпрота в питании взрослой трески было относительно низким (14,1–59,3 %, 38,9 %), но он оставался второстепенной и реже главной пищей при параллельном увеличении роли сельди (4,0–58,4 %, 22,5 %) и изоподы *Saduria entomon* (4,3–36,8 %, 16,0 %), и в меньшей степени рыб *Platichthys flesus*, *Osmerus eperlanus*, *Pomatoschistus minutus* и *Enchelyopus cimbrius*.

## Обсуждение

В исследованный период шпрот и сельдь почти стабильно были главной и второстепенной пищей взрослой трески. Роль сельди и *Saduria*, а также нескольких демерсальных рыб возрастала в периоды, когда доля шпрота уменьшалась. Сходная ситуация наблюдалась в Юго-Восточной Балтике в 1977–1990 гг. [Zalachowski, 1985, 1986; Usars, 1994], но в этом случае значение беспозвоночных в пище трески было заметно выше. Кроме того, в 1977–1982 гг. доля сельди в питании трески была выше таковой шпрота. Это, по мнению автора [Zalachowski, 1986], связано с высоким обилием сельди в районе и относительно низким – шпрота.

Аналогичная ситуация с доминированием сельди в пище среднеразмерной и крупной сельди в Юго-Восточной Балтике была характерна и для второй половины 1950-х и начала 1960-х годов [обзор: Бирюков, 1970а]. В то же время в 1955–1957 гг. на Клайпедском мелководье главной пищей взрослой трески длиной более 40 см была *Saduria* (= *Mesidothea*) *entomon* и второстепенной – рыбы, включая сельдь, шпрота и мелких бычков. У трески длиной более 70 см рыбы, наряду с садурией, были главной пищей [Спасский, Мережинская, 1956, 1958; Бирюков, 1970а]. Эта вариабельность состава основной пищи взрослой трески вполне обычна и типична для нее как хищника-оппортуниста [Bagge et al., 1994; Link et al., 2009].

Аналогичная многолетняя изменчивость пищевого спектра и роли главной и второстепенной пищи наблюдается в различных частях ареала этого вида в Северной Атлантике [Gerasimova, Kiseleva, 1998; Link, Garrison, 2002; Link et al., 2009; Palsson, Björnsson, 2011; Долгов, 2016] и в первую очередь в наиболее изученном в этом отношении Баренцевом море. Здесь, как и в Балтике шпрот, главным объектом питания взрослой трески служит мойва. При снижении ее доступности возрастает роль второстепенных объектов, таких как сельдь, молодь тресковых, морские окуни, камбала-ерш и северная креветка *Pandalus borealis* (включая и частый каннибализм) [обзоры: Орлова, 1992 а,б, 1997; Карамушко, Карамушко, 1995; Орлова и др., 1996; Пономаренко, Ярагина, 2003; Orlova et al., 2005, 2010; Карамушко, 2007; Johannesen et al., 2012; Долгов, 2016].

Сходная стратегия питания характерна и для тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* в прибрежных водах Северной Пацифики. В зависимости от локального района и сезона, в пище взрослой трески доминируют один–два объекта, в основном минтай, сельдь, реже камбалы, однопёрый терпуг и крабы-стригуны, а состав второстепенных пищевых объектов весьма широк, включает два десятка видов рыб, креветок и крабов [обзоры: Чучукало, 2006; Urban, 2012].

Треска, будучи хищником-оппортунистом, в каждом конкретном случае ориентируется на наиболее массовые и доступные группы кормовых организмов [Узарс, 1982; Орлова,

1992, 1997; Bagge et al., 1994; Link, Garrison, 2002; Link et al., 2009] с минимизацией затрат на активный метаболизм [Карамушко, 2007]. Вместе с тем для трески характерно и выраженное предпочтение жертв – обычных доминант в рационе, в первую очередь сельдевых рыб [Link, Garrison, 2002; Link et al., 2009]. Состав ее пищи в большой мере отражает состояние потенциальной кормовой базы локальных участков экосистем.

Одно из демонстративных проявлений оппортунизма в питании взрослой трески – широчайший спектр размеров пищевых организмов: от 1 до 77 % длины хищника (табл. 4). В исследованном районе и прилежащих водах при отсутствии достаточных концентраций любимой пищи (шпрота и сельди) и наличии плотных придонных скоплений мелких объектов (мизиды, креветки, бычки), взрослая треска может переходить на преимущественное питание этими объектами [Спасский, Мережинская, 1956, 1958; Бирюков, 1970а; Узарс, 1982; Zalachowski, 1985, 1986; Orlova et al., 2005, 2010; Патокина, неопубликованные данные]. Но основу ее рациона составляют среднеразмерные пищевые объекты, имеющие относительную длину 8–35 %. Полученные данные о размерных отношениях трески и ее жертв вполне соответствуют таковым, имеющимся в литературе по балтийской и атлантической треске [Узарс, 1982; Орлова, 1992, 1997; Scharf et al., 2000; Orlova et al., 2010] и общим представлениям о размерных отношениях хищник-жертва у рыб [Фортулатова, Попова, 1973; Попова, 1982; Scharf et al., 2000; Михеев, 2006].

Уровень каннибализма был невысок и в два выделенных нами периода изменялся слабо. Он встречался примерно в половине годовых проб на питание, его значение по массе в среднем было в пределах 1,7–2,8 % и не превышало 7,6 %. Это вполне соответствует тому, что наблюдалось в этом же и близлежащих районах Балтики в 1963–1994 гг. [Zalachowski, 1985, 1986; Usars, 1994; Neuenfeldt, Koster, 2000; Usars, Plikshs, 2000].

Наличие двух довольно длительных периодов, различающихся в основном разной ролью шпрота в питании взрослой трески, требует ответа на вопрос: каковы возможные причины этого явления? Для ответа на него были проанализированы данные о долгосрочной изменчивости отслеживаемых и значимых экосистемных и популяционных событий в эти годы. Они включали данные о долговременной изменчивости температуры поверхности моря и придонной температуры воды, солености и содержания кислорода, интенсивности затоков североморских вод [Зезера, 2009; Карпушевский, Зезера, 2009; Зезера и др., 2014; Амосова и др., 2017; Зезера, личное сообщение] и динамики численности запасов шпрота, сельди и трески [MacKenzie, Koster, 2004; Васильева, 2009; Карпушевский, Зезера, 2009; Зезера и др., 2014; ICES, 2011, 2016; Eero et al., 2011; Труфанова, 2017; Амосова и др., 2017] в Юго-Восточной Балтике.

Явные связи между характером питания взрослой трески и перечисленными выше экологическими факторами отсутствовали. В оба периода наблюдались и сходные и самые различные ситуации как в отношении абиотических факторов, так и эколого-популяционных параметров трех взаимодействующих видов рыб. Роль шпрота и сельди в пище трески в данном году не была связана с общими величинами запасов этих рыб в том же году. Так, в 2005 г., в год максимальной величины запаса шпрота [ICES, 2011], его значение в пище взрослой трески в исследованном районе было минимальным (рис. 3). В связи с этим важно подчеркнуть, что в период наших исследований уровень состояния запаса шпрота был на высоком и достаточно устойчивом уровне [Васильева, 2009; ICES, 2011, 2016].

В целом ясной прямой связи между обилием запаса основной жертвы – шпрота и его ролью в пище трески в нашем случае не обнаружено. Известно, что численность шпрота и сельди в Юго-Восточной Балтике подвержена межгодовой изменчивости. Особенно это проявляется в периферических частях ареала, включая исследованную акваторию. Кроме того, в переходный между зимой и весной период сбора материала происходят массовые сезонные миграции с выраженным пространственным перераспределением численности [Бирюков, 1968, 1970а,б, 1980; Оявеер, 1987; Aro, 1989; Parmanne et al., 1994; MacKenzie, Koster, 2004; Карпушевский, Зезера, 2009; Васильева, 2009; Труфанова, 2017]. Можно полагать, что эта многолетняя изменчивость пищевого спектра взрослой трески во многом связана с малым размером исследованной

акватории, которая служит небольшой периферической частью ареалов запасов трески и ее основных пищевых объектов – шпрота и сельди. Во многом эта ситуация связана с проблемой масштабирования (scaling) экологических процессов, включая взаимоотношения хищник-жертва [Rose, Leggett, 1990; Neuenfeldt, Beyer, 2003; Sveegaard et al., 2012].

Предлагается *ad hoc* гипотеза для объяснения природы этих явлений. Для локальной, небольшой по размерам, исследованной акватории, не имеющей выраженных экологических границ, наиболее важным и определяющим фактором в формировании пищевого спектра взрослой трески оказывается не уровень обилия основных пищевых объектов (шпрота и сельди) в целом. Особенности состава пищи трески в нашем случае в первую очередь связаны с характером количественного распределения запасов этих рыб в пределах их популяционных ареалов и, соответственно, уровнем их доступности для трески в данном местообитании.

Так, в локальном районе исследований наблюдались существенные многолетние изменения величин численности и биомассы шпрота в результате перераспределения рыб между акваториями 26-го и 28-го подрайонов ИКЕС. В начале 1990-х годов основная масса шпрота Юго-Восточной Балтики была сконцентрирована в 26-м подрайоне, где и были собраны наши материалы. Затем со второй половины 1990-х годов по 2005 г. в 26-м подрайоне численность шпрота снизилась: он равномерно распределялся между двумя подрайонами. И наконец, в 2005–2009 гг. в 26-м подрайоне произошло дальнейшее снижение численности шпрота [Васильева, 2009, 2012; Васильева, Патокина, 2015]. Возможно, что это одна из основных причин выявленной нами многолетней изменчивости роли шпрота в питании взрослой трески в районе исследований.

В рамках предлагаемой рабочей гипотезы ведущий экологический фактор, влияющий на состав пищи взрослой трески в данной ситуации, – особенности количественного перераспределения запасов шпрота и сельди в пределах Юго-Восточной Балтики в целом и их мезо- и микромасштабного распределения на исследованной узко локализованной акватории. В конечном счете формирование пищевого спектра и соотношение его основных компонентов носит на локальной акватории ситуационный характер. Сходное объяснение предложено при анализе многолетней изменчивости роли мойвы в питании трески в водах Исландии [Palsson, Vjörnsson, 2011].

Это, естественно, не отрицает влияния колебаний величины запасов этих рыб. Для исследованного периода в целом было характерно их относительно стабильное состояние у шпрота на достаточно высоком, и сельди – низком и среднем уровнях [Васильева, 2009; ICES, 2011, 2016; Труфанова, 2017]. По всей видимости, эта квазистабильность состояния запасов основных пищевых объектов взрослой трески не повлияла в явном виде на многолетнюю изменчивость значения главной пищи взрослой трески в локальном исследованном районе и вместе с тем обусловила их в той или иной степени доминирующее положение в пищевом спектре.

Доминирующая в структуре микронектона и нектонна Балтийского моря функциональная триада «треска-сельдь-шпрот» сложилась и поддерживается не менее 5–6 тыс. лет [Limburg et al., 2008, 2011; Кукуев, 2014]. Принимая во внимание всю совокупность имеющихся данных о длительных и квазиустойчивых трофических связях трески со шпротом и сельдью, можно утверждать, что они носят коэволюционный характер и во многом определяют успешное освоение треской Балтики, ее относительно высокую численность и большие размеры тела.

### **Благодарности**

Выражаем сердечную благодарность сотрудникам лаборатории Балтийского моря АтлантНИРО за большую помощь в сборе материала в экспедициях. Особая благодарность В.Н. Фельдману, Е.М. Карасевой, А.С. Зезере, В.М. Амосовой, Т.Г. Васильевой и И.С. Труфановой за полезные консультации и Р.Н. Буруковскому за чтение рукописи и важные критические замечания.

## Список литературы

Амосова В.М. [и др.]. Биологические и гидрологические компоненты, характеризующие многолетние изменения и современное состояние трески *Gadus morhua callarias* в Балтийском море (Гданьский бассейн, 26-й подрайон ИКЕС) / Амосова В.М., Зезера А.С., Карпушевская А.И., Карпушевский И.В., Патокина Ф.А., Дмитриева М.А., Винокур М.Л., Шумилова К.Ю. // Вопросы рыболовства, 2017. Т. 18, № 1. С. 42–51.

Бирюков Н.П. Биология основных промысловых рыб Балтийского моря и закономерности формирования их запаса. Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. Калининград: КТИРПиХ, 1968. 32 с.

Бирюков Н.П. Балтийская треска. Калининград: АтлантНИРО, 1970а. 168 с.

Бирюков Н.П. Сельди Балтийского моря. Калининград: АтлантНИРО, 1970б. 206 с.

Бирюков Н.П. Балтийский шпрот (биологическое состояние и хозяйственное использование). Л.: Изд-во ЛГУ, 1980. 142 с.

Васильева Т.Г. Многолетние пространственно-временные изменения в распределении биомассы, численности и возрастной структуры шпрота Юго-Восточной Балтики на рубеже XX–XXI веков // Промыслово-биологические исследования АтлантНИРО в 2006–2007 годах. Том 1. Балтийское море и заливы. Калининград, 2009. Труды АтлантНИРО. С. 41–54.

Васильева Т.Г. Современное состояние запаса и промысел шпрота (*Spattus sprattus balticus* L.) в Балтийском море // Труды X Юбилейной междунар. науч. конф. «Инновации в науке и образовании – 2012» (Калининград, 17–19 октября 2012 г.). Калининград: КГТУ, 2012. С. 31–33.

Васильева Т.Г., Патокина Ф.А. Влияние трофических условий на распределение шпрота в Юго-Восточной Балтике // II Междунар. конф. «Актуальные проблемы планктонологии» (Светлогорск Калининградской области, 14–18 сентября 2015 г.). Тез. докл. Калининград: КГТУ, 2015. С. 36–37.

Долгов А.В. Состав, формирование и трофическая структура ихтиоценозов Баренцева моря. Мурманск: ПИНРО, 2016. 336 с.

Зезера А.С. Многолетние изменения абиотических условий в Балтийском море (1975–2007 гг.) // Промыслово-биологические исследования АтлантНИРО в 2006–2007 годах. Том 1. Балтийское море и заливы. Калининград, 2009. Труды АтлантНИРО. С. 6–17.

Зезера А.С. [и др.]. Результаты интегрированного анализа изменения абиотических условий и величин запасов основных промысловых видов рыб в Балтийском море (юго-восточная часть, Гданьский бассейн, 26-й подрайон ИКЕС) / Зезера А.С., Амосова В.М., Патокина Ф.А., Карпушевский И.В., Васильева Т.Г., Калинина Н.А. // Промыслово-биологические исследования АтлантНИРО в 2010–2013 годах. Том 1. Балтийское море и заливы. Калининград, 2014. Труды АтлантНИРО. С. 6–18.

Иванов Б.Г. Изучение экосистем рыбохозяйственных водоемов, сбор и обработка данных о водных биологических ресурсах, техника и технология их добычи и переработки. Выпуск 2. Методическое пособие по промыслово-биологическим исследованиям морских креветок (съемки запасов и полевые анализы). М.: ВНИРО, 2004. 100 с.

Карамушко Л.И. Биоэнергетика рыб северных морей. М.: Наука, 2007. 256 с.

Карамушко О.В., Карамушко Л.И. Питание и биоэнергетика основных промысловых рыб Баренцева моря на разных этапах онтогенеза. Апатиты: Кольский научный центр РАН, 1995. 202 с.

Карасева Е.М. Многолетняя изменчивость сроков массового нереста трески *Gadus morhua callaris* (Gadidae) в юго-восточной части Балтийского моря // Вопр. ихтиол., 2006. Т. 46, Вып. 3. С. 345–355.

Карпушевский И.В., Зезера А.С. Распределение трески юго-восточной части Балтийского моря в зависимости от гидрологических условий в зимне-весенний период 1996–2003

годов // Промыслово-биологические исследования АтлантНИРО в 2006–2007 годах. Том 1. Балтийское море и заливы. Калининград, 2009. Труды АтлантНИРО. С. 25–41.

*Кукуев Е.И.* Видовой состав и зоогеографическая характеристика морской ихтиофауны Балтийского моря // Промыслово-биологические исследования АтлантНИРО в 2010–2013 годах. Том 1. Балтийское море и заливы. Калининград, 2014. Труды АтлантНИРО. С. 19–28.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях / под ред. Е.В. Боруцкого. М.: Наука, 1974. 253 с.

*Михеев В.Н.* Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. М.: Наука, 2006. 191 с.

*Нигматуллин Ч.М.* Ошибки при реконструкции пищевого поведения океанических рыб по данным о составе пищи: траловая и транзитная пища и судовые отбросы // Матер. IV Всерос. конф. с междунар. участием «Поведение рыб» (Борок, Россия, 19–21 октября 2010 г.). М.: Акварос, 2010. С. 306–310.

*Орлова Э.Л.* Многолетняя динамика питания баренцовоморской трески как отражение ее пищевой стратегии // Г.Г. Матишов (ред.). Теоретические подходы к изучению экосистем морей Арктики и Субарктики. Апатиты: Кольский научный центр РАН, 1992а. С. 63–75.

*Орлова Э.Л.* Влияние хищников на структуру популяций и численность некоторых промысловых рыб Баренцева моря // Вопр. ихтиол., 1992б. Т. 32, вып. 3. С. 83–93.

*Орлова Э.Л.* Трофические отношения и структурно-функциональная роль трески в экосистеме Баренцева моря: автореф. дисс. на соискание уч. степени д-ра биол. наук. М.: Ин-т океанологии РАН, 1997. 56 с.

*Оявеев Э.А.* Балтийские сельди (биология и промысел). М.: Агропромиздат, 1987. 205 с.

*Патокина Ф.А., Калинин Н.А.* Пространственно-временная изменчивость питания молоди трески в юго-восточной части Балтийского моря в 1993–1999 годах // Промыслово-биологические исследования АтлантНИРО в 1998–1999 годах. Калининград, 2000. Труды АтлантНИРО. С. 149–159.

*Патокина Ф.А., Нигматуллин Ч.М.* Многолетняя изменчивость состава пищи массовых рыб и структуры пелагического сообщества в весенний и летний периоды 1998–2006 гг. в юго-восточной части Балтийского моря // Тез. I Міжнар. іхтіол. наук.-практич. конф. «Су-частні проблеми теоретичної і практичної іхтіології». Канів (Україна), 2008. С. 113–115.

*Пономаренко И.Я., Ярагина Н.Я.* Питание и пищевые отношения. Треска в экосистеме Баренцова моря // Треска Баренцова моря: биология и промысел. Изд. 2-ое. Мурманск: ПИНРО, 2003. С. 62–113.

*Попова О.А.* Реакция хищных рыб на изменение условий обитания под влиянием деятельности человека // Шатуновский М.И. (ред.). Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 1982. С. 146–160.

*Правдин И.Ф.* Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая промышленность, 1966. 376 с.

*Спасский Н.Н., Мережинская С.М.* Питание балтийской трески (по материалам 1955 года) // Труды БалтНИРО, 1958. Вып. 4. Калининград: Изд-во «Калининградская правда». С. 301–326.

*Спасский Н.Н., Мережинская С.М.* Распределение и сезонные изменения кормовой базы и питания трески в клайпедском районе Балтийского моря в 1956–1957 годах // Труды БалтНИРО, 1956. Вып. 2. Калининград: Калининградское книжное издательство. С. 64–74.

*Труфанова И.С.* Размерно-возрастной состав и численность осеннерестующей сельди *Clupea harengus tembras* юго-восточной части Балтийского моря и ее значение для российского промысла в 1992–2015 годах // Труды АтлантНИРО. Новая серия. Т. 1, № 2. 2017. Калининград: АтлантНИРО. С. 154–165.

*Узарс Д.В.* Питание балтийской трески (*Gadus morhua callarias* L.) и ее роль в экосистеме моря. Автореф. дис. на соискание уч. степени канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 1982. 23 с.

- Фортунатова К.Р., Попова О.А. Питание и пищевые взаимоотношения хищных рыб в дельте Волги. М.: Наука, 1973. 299 с.
- Чучукало В.И. Питание и пищевые отношения nekтона и nekтобентоса в дальневосточных морях. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2006. 484 с.
- Anon. 2017. Garfish. Living in the Baltic Sea / Electronic resource / – Mode of access: [http://www.livinginthebalticsea.com/sea\\_life/fish/garfish/](http://www.livinginthebalticsea.com/sea_life/fish/garfish/)
- Anon. 2000. Systematic list of Estonian fishes. World Wide Web Electronic Publication, 14 January 2000. / Electronic resource / – Mode of access: <http://sunsite.eenet.ee/animals/Kalad/kalalist2.htm>
- Aro E. A review of fish migration patterns in the Baltic Sea // Rapport et Procès Verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer, 1989. Vol. 190. P. 72–96.
- Bagge O. [et al.]. The Baltic cod / Bagge O., Thurow F., Steffensen E., Bay J. // Dana, 1994. Vol. 10. P. 1–28.
- Collette B.B., Parin N.V. Belonidae // Whitehead P.J.P., Bauchot M.-L., Hureau J.C., Nielsen J., Tortonese E. (eds). Fishes of the north-eastern Atlantic and the Mediterranean. Paris: Unesco, 1986. Vol. 2. P. 604–609.
- Eero M. [et al.]. Multi-decadal responses of a cod (*Gadus morhua*) population to human-induced trophic changes, fishing, and climate / Eero M., MacKenzie B.R., Köster F.W., Gislason H. // Ecological Applications, 2011. Vol. 21. P. 214–226.
- Gerasimova O.V., Kiseleva V. M. Long-term Variations in Cod Distribution and Feeding on the Newfoundland Shelf in Spring and Summer // NAFO Sci. Coun. Studies, 1998. Vol. 31. P. 79–110.
- Hänninen J., Vuorinen I., Hjel, P. Climatic factors in the Atlantic control the oceanographic and ecological changes in the Baltic Sea // Limnol. Oceanogr., 2000. Vol. 45. P. 703–710.
- Harvey C.J. [et al.]. An ecosystem model of food web and fisheries interactions in the Baltic Sea / Harvey C.J., Cox S.P., Essington T.E., Hansson S., Kitchel J.F. // ICES J. Mar. Sci., 2003. Vol. 60. P. 939–950.
- (ICES, 2011). Report of the Baltic Fisheries Assessment Working Group (WGBFAS), 12–19 April 2011, ICES Headquarters, Copenhagen, Denmark. ICES CM 2011. ACOM:10. 824 p.
- (ICES, 2016). Report of the Baltic Fisheries Assessment Working Group (WGBFAS), 12–19 April 2016, ICES Headquarters, Copenhagen, Denmark. ICES CM 2016. ACOM:11. 593 p.
- Johannesen E. [et al.]. Feeding in a heterogenous environment: spatial dynamics in summer foraging Barents Sea cod / Johannesen E., Lindstrom U., Michalsen K., Skern-Mauritzen M., Fauchald P., Bogstad B., Dolgov A. // Mar. Ecol. Prog. Ser., 2012. Vol. 458. P. 181–197.
- Limburg K.E. [et al.]. Prehistoric versus modern Baltic Sea cod fisheries: selectivity across the millennia / Limburg K.E., Walther Y., Hong B., Olson C., Stora J. // Proc. R. Soc. B, 2008. Vol. 275. P. 2659–2665.
- Limburg K.E. [et al.]. Tracking Baltic hypoxia and cod migration over millennia with natural tags / Limburg K.E., Olson C., Walther Y., Dale D., Slomp C.P., Hole H. // Proc. Nat. Acad. Sci., 2011. Vol. 81. P. 796–825.
- Link J.S. [et al.]. Trophic role of Atlantic cod in the ecosystem / Link J.S., Bogstad B., Sparholt H., Lilly G.R. // Fish and fisheries, 2009. Vol. 10. P. 58–87.
- Link J.S., Garrison L.P. Trophic ecology of Atlantic cod *Gadus morhua* on the northeast US continental shelf // Mar. Ecol. Prog. Ser., 2002. Vol. 227. P. 109–123.
- MacKenzie B.R., Koster F.W. Fish production and climate: sprat in the Baltic Sea // Ecology. 2004. Vol. 85. P. 784–794.
- Möllmann C. [et al.]. Climate, zooplankton, and pelagic fish growth in the central Baltic Sea / Möllmann C., Kornilovs G., Fetter M., Köster W. // ICES J. Mar. Sci., 2005. Vol. 62. P. 1270–1280.
- Neuenfeldt S., Beyer J.E. Oxygen and salinity characteristics of predator-prey distributional overlaps shown by predatory Baltic cod during spawning // Journal of Fish Biology, 2003. Vol. 62. P. 168–183.

*Neuenfeldt S., Koster F.W.* Trophodynamic control on recruitment success in Baltic cod: the influence of cannibalism // ICES J. Mar. Sci., 2000. Vol. 57. P. 300–309.

*Orlova E.* [et al.]. The influence of hydrographic conditions on the structure and functioning of the trophic complex Plankton – Pelagic fishes – Cod / Orlova E., Boitsov V., Nesterova V. // P.E. Renaud (ed.). Murmansk: PINRO Publ., 2010. 190 p.

*Orlova E.L.* [et al.]. The effect of abiotic and biotic factors on the importance of macroplankton in the diet of Northeast Arctic cod in recent years / Orlova E.L., Dolgov A.V., Rudneva G.B., Nesterova V.N. // ICES J. Mar. Sci., 2005. Vol. 62. P. 1463–1474.

*Parmanne R., Rechlin O., Sjöstrand B.* Status and future of herring and sprat stocks in the Baltic Sea // Dana, 1994. Vol. 10. P. 25–59.

*Palsson O.K., Björnsson H.* Long-term changes in trophic patterns of Iceland cod and linkages to main prey stock sizes // ICES J. Mar. Sci., 2011. Vol. 68. P. 1488–1499.

*Patokina F.A., Kalinina N.* Ecology of Baltic cod feeding and its place in the trophic system of the Baltic Sea // ICES C.M. 1997/GG: 06: 15 p.

*Rose, G.A., Leggett W.C.* 1990. The importance of scale to predatory-prey spatial correlations: An example of Atlantic fish // Ecology, 1990. Vol. 71. P. 33–43.

*Rudstram L.G., Aneer A., Hilden M.* Top-down control in the pelagic Baltic ecosystem // Dana, 1994. Vol. 10. P. 105–129.

*Scharf F.S., Juanes F., Rountree R.A.* Predator size-prey size relationships of marine fish predators: interspecific variation and effects of ontogeny and body size on trophic-niche breadth // Mar. Ecol. Prog. Ser., 2000. Vol. 208. P. 229–248.

*Sparholt H.* 1994. Fish species interactions in the Baltic Sea // Dana, 1994. Vol. 10. P. 131–162.

*Sveegaard S.* [et al.]. Spatial interactions between marine predators and their prey: herring abundance as a driver for the distributions of mackerel and harbour porpoise / Sveegaard S., Nabe-Nielsen J., Stæhr K.-J., Jensen T.F., Mouritsen K.N., Teilmann J. // Mar. Ecol. Prog. Ser., 2012, Vol. 468. P. 245–253.

*Urban D.* Food habits of Pacific cod and walleye pollock in the northern Gulf of Alaska // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2012. Vol. 469. P. 215–222.

*Usars D.* Feeding of cod (*Gadus morhua callarias* L.) in the Central Baltic in relation to environmental changes // ICES Marine Science Symposia. 1994. Vol. 198: P. 612–623.

*Usars D., Plikshs M.* Cod (*Gadus morhua* L.) cannibalism in the central Baltic: interannual variability and influence of recruit abundance and distribution // ICES J. Mar. Sci., 2000. Vol. 57. P. 324–329.

*Whitehead P.J.P., Nelson G.J., Wongratana T.* FAO species catalogue. Vol. 7. Clupeoid fishes of the world (Suborder Clupeoidei). An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, anchovies and wolf-herrings. Part 2. Engraulidae // FAO Fish. Synop., 1988. (125) Vol. 7, Pt. 2. P. 305–579.

*Zalachowski W.* Amount and composition of food of cod (*Gadus morhua*) in the southern Baltic in 1977–1982 // Acta Ichthyologica et Piscatoria, 1985. Vol. 15, Fasc. 2. P. 95–118.

*Zalachowski W.* An attempt to estimate food biomass eliminated annually by the cod (*Gadus morhua* L.) population in the Baltic based on studies in 1977–1982 // Acta Ichthyologica et Piscatoria, 1986. Vol. 16, Fasc. 1. P. 3–23.