

ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ  
РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА И ОКЕАНОГРАФИИ ( ВНИРО )

---

На правах рукописи  
УДК 597-153 (261.7)(265.1)

КОНЧИНА  
Олиана Владимировна

ТРОФИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ В ИХТИОЦЕНАХ ПАССАТНЫХ АПВЕЛЛИНГОВ

Специальность: 03.00.10 - ихтиология

ДИССЕРТАЦИЯ  
на соискание ученой степени доктора биологических наук  
в форме научного доклада

МОСКВА  
1993

4

1.3.93.

Работа выполнена во Всероссийском научно-исследовательском институте рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО).

Официальные оппоненты – доктор биологических наук, профессор Н.В.Парин; доктор биологических наук, профессор А.А.Нейман; доктор биологических наук, доцент Г.Г.Новиков.

Ведущее учреждение – Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), г. Калининград

Защита диссертации – 9 г. в 10.01.02 по специальности «Биология рыбного хозяйства» (7а).  
С публ. в журнале «Вестник ВНИРО».

Ученый консультант – кандидат биологических наук

## I. ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность проблемы.** В последнее десятилетие интенсивно разрабатывается многовидовой подход для управления рациональным промыслом, в котором проблеме хищничества рыб в шельфовых и океанских экосистемах отведена ключевая роль. Для разработки и совершенствования моделей по управлению многовидовым промыслом необходимы детальные представления о трофическом статусе (=роли) рыб-хищников (конечных звеньев пищевых цепей) в экосистемах, следовательно, о трофической структуре сообществ, а также степени влияния этих хищников на состояние популяций жертв, в том числе промысловых рыб.

Представления о трофической структуре ихтиоценоза и трофическом статусе видов-доминантов (преобладающих в сообществах по биомассе и численности) необходимы для выявления механизмов и путей перераспределения (=переноса) энергии пищи в сообществах, в том числе неритической зоны и открытой пелагиали Мирового океана. Они особенно важны для выявления причин и механизмов формирования биомассы доминирующих видов, в конечном счете для определения ее потенциального уровня, а также для выявления причин экологических перестроек в ихтиоценозах, т.е. смены видов-доминантов, следовательно флуктуаций их численности. С этими вопросами тесно сопряжена проблема принадлежности вида к тому или иному сообществу, в том числе освоение видом новых биотопов. Наконец, выявление пресса хищников, включая каннибализм, на состояние популяций промысловых рыб есть ключевой вопрос изучения отношений хищник-жертва, учитывая, что доля каннибализма – важнейший параметр расчета коэффициента естественной смертности в моделях многовидового промысла.

В настоящее время представления о трофической структуре сообществ Мирового океана разработаны слабо, что в первую очередь свя-

ВНИРО  
№ \_\_\_\_\_  
Библиотека

зано с недостаточной изученностью питания, тем более отношений хищник-жертва, даже для видов рыб, преобладающих в ихтиоценах. Такое положение дел характерно для неритических экосистем пассатных апвеллингов Мирового океана, особенно Перуанского и Бенгельского течений, которые наряду с экосистемами Калифорнийского и Канарского течений, считаются районами самой высокой рыбопродуктивности и развитого многовидового рыболовства (Cushing, 1969; Crawford, 1987).

Первоочередность изучения отношений хищник-жертва в ихтиоценах прибрежных апвеллингов Мирового океана вызвана сменой видов-доминантов, которая особенно ярко проявилась в ихтиоценах Перуанского течения. В последние два десятилетия на шельфе Перу на фоне резкого снижения уловов главного объекта промысла - перуанского анчоуса (с 13 млн. т в 1970 г. до 0,1 млн. т в 1983-84 гг.) увеличился вылов перуанских сардины и, особенно, ставриды. В настоящее время (1989 г.) годовой улов анчоуса находится на уровне 5 млн. т, сардины - 4 млн. т и ставриды - 3,5 млн. т (Yearbook of fishery statistics..., 1990). Одновременно с конца 70-х годов отмечена колонизация океанской пелагиали Южной Пацифики перуанскими рыбами, включая сардину, скумбрию и ставриду, которых, по последним представлениям, относят к группе псевдонеритических видов (Parin, 1984; Парин, 1987). В настоящее время перуанская ставрида, основной объект отечественного промысла, заселила всю нотальную зону Южной Пацифики, на западе граница ее ареала проходит в пограничных водах Индийского и Тихого океанов (Jones, 1990).

Смена видов-доминантов прослеживается и в ихтиоценах неритической зоны Бенгельского течения, здесь капскую сардину заменили капская ставрида и бородатый бычок (Crawford et al., 1987). Гипотезы, объясняющие природу экологических перестроек в ихтиоценах пассатных апвеллингов, в том числе заселение "чужого биотопа"-оке-

анской пелагиали, включают отношения хищник-жертва. Эти отношения, рассматривая каннибализм индикатором внутривидовой пищевой конкуренции (Prenski, 1980), основаны на предположении о межвидовой пищевой конкуренции популяций видов-доминантов и замещении экологической ниши (Santander et al., 1983; Crawford et al., 1987).

**Цель и задачи исследований.** Цель работы заключалась в определении трофического статуса и занимаемой трофической ниши у популяций промысловых рыб, основного компонента неритического ихтиоцена пассатных апвеллингов Мирового океана на примере Перуанского и Бенгельского течений для выявления степени влияния исследуемых хищников на состояние популяций жертв, в первую очередь промысловых рыб, в конечном счете - для выявления механизмов, определяющих рыбопродуктивность неритических и океанских экосистем.

Для этого решались следующие задачи:

- 1) разработка приемов количественной методики для обработки содержимого желудков рыб;
- 2) исследование интенсивности питания и состава пищи рыб, основываясь на анализе временной и пространственной динамики этих процессов;
- 3) обобщение традиционных представлений, объясняющих высокую рыбопродуктивность шельфов пассатных апвеллингов, а также литературных и оригинальных сведений по биологии рыб, исследуемых видов, и их основных видов-жертв (с акцентом на жизненные циклы);
- 4) выделение звеньев трофической сети, формирующих биомассу исследуемых рыб, исходя из определения трофического статуса видов-жертв и их доли в пище рыбы-потребителя для определения принадлежности исследуемых рыб к определенным ихтиоценам, выявления пресса хищников, включая каннибализм (с объяснением его природы) на состояние популяций жертв, в первую очередь промысловых рыб, и выяв-

ления трофической структуры исследуемых экосистем;

5) выявление причин смены видов-доминантов в ихтиоценах шельфовой зоны, в том числе причин заселения этими видами океанской пелагиали и механизмов перераспределения пищевой энергии, вносимых этими рыбами в океанские трофические системы.

**Научная новизна результатов исследований.** Впервые оригинальной количественной методикой обработано содержимое желудков у рыб, составляющих основной компонент неритического ихтиоцена пассатных апвеллингов, Перуанского (у пяти видов, в том числе перуанских анчоуса, сардины, скумбрии, ставриды и мерлузы) и Бенгельского (у двух видов, капских ставриды и мерлузы). У этих видов впервые прослежена интенсивность питания и определен состав пищи на основе анализа его временной и пространственной динамики. На фоне обобщения литературных и оригинальных представлений по биологии исследуемых рыб и их основных видов-жертв с акцентом на жизненные циклы впервые сконструированы схемы звеньев трофической сети, формирующие биомассу рыб-потребителей, что позволило определить их трофический статус и занимаемые трофические ниши. Впервые, вопреки традиционным представлениям, выявлена сложная структура трофической системы шельфовой зоны Перуанского течения, для которой свойственны длинные пищевые цепи (до 4-5 трофических уровней). Впервые, основываясь на особенностях трофической ниши, определена принадлежность рыб к определенным ихтиоценом шельфовой зоны: пелагическому, бентопелагическому и донному. Определена природа пульсаций численности и высокой биомассы у сельдевидных рыб пассатных апвеллингов - анчоусов и сардин. Основываясь на особенностях откорма и принадлежности рыб к определенному ихтиоценому, впервые выявлены причины заселения перуанскими псевдонеритическими рыбами, особенно ставридой, нового биотопа - океанской пелагиали, а также

вносимый этими рыбами новый механизм перераспределения пищевой энергии в океанских трофических системах. Определен пресс перуанских рыб-хищников, в том числе скумбрии, ставриды и мерлузы, на состояние популяции перуанского анчоуса неритической зоны. Получены предпосылки для моделирования экосистем океанской пелагиали, прилежащих к неритической зоне пассатных апвеллингов: здесь впервые обосновано наличие прессы хищников из разных сообществ, макропланктона и нектона, влияющих на пополнение псевдонеритических видов. Впервые объяснена природа каннибализма в популяциях неритических рыб пассатных апвеллингов (на примере мерлузы), представляющего один из механизмов регулирования их численности. Наличие четко выраженных отношений хищник-жертва у неритических и псевдонеритических рыб впервые рассматривается как механизм, регулирующий численность их пополнения. Выявлены четко выраженные отношения хищник-жертва у рыб-доминантов Бенгельского течения, регулирующие численность пополнения этих видов. Утверждается наличие сильного прессы крупных рыб-хищников (снэк, капская мерлуза, скаты) на популяции рыб-доминантов неритической зоны Бенгельского течения. Выявлен комплекс причин, определяющих смену видов-доминантов в неритических ихтиоценом пассатных апвеллингов. Одним из пусковых механизмов перестроек в этих ихтиоценом впервые рассматривается интенсивный промысел. Выявлены особенности развития этого механизма в неритических ихтиоценом разных апвеллингов. В одном случае (Перуанское течение) интенсивный промысел, разрушив на фоне океанографических нарушений (катастрофическое Эль-Ниньо) запас вида-доминанта (перуанского анчоуса), освободил нишу для двух пелагических видов-заместителей (перуанской сардины и пополнения, т.е. рыб младшего возраста, перуанской ставриды). В другом случае (Бенгельское течение) интенсивный промысел нарушает отношения хищник-жертва: изымая хищника (капскую мерлузу), промысел увеличивает числен-

ность его жертвы (капской ставриды).

**Практическая значимость результатов исследований.** Результаты исследований составляют звено биологического обоснования прогнозирования возможного вылова основных объектов отечественного промысла в Мировом океане, в первую очередь перуанской ставриды в Южной Пацифике и капских ставриды и мерлузы в Юго-Восточной Атлантике. Выявленные отношения хищник-жертва, включая долю каннибализма, служат основой для выполнения международных программ по созданию и развитию моделей для управления многовидовым рациональным промыслом в неритических зонах апвеллингов Мирового океана, одновременно обеспечивая предпосылки для моделирования прилегающих к этим зонам участков океанской пелагиали. Эти отношения составляют ключевое звено при решении вопросов ассоциированности запасов псевдонеритических рыб, в первую очередь запаса перуанской ставриды шельфовых зон Перу и Чили, а также океанской пелагиали Южной Пацифики.

**Апробация работы.** Основные положения и материалы исследований докладывались 16 раз, в том числе на Международном симпозиуме "Исследование факторов, управляющих функционированием морских экосистем" (Таллин, 1978), Советско-американском симпозиуме "Биопродуктивность экосистем апвеллингов" (Москва, 1979), I-м Национальном конгрессе инженеров по рыболовству (Перу, Лима, 1982), Спецсимпозиуме 5-й ежегодной сессии НАТО (Ленинград, 1983), 8-II-й ежегодных сессиях ИКСЕАФ (Испания, 1985-1988), Всесоюзном совещании "Биологические ресурсы талассобатиальной зоны Мирового океана" (пос. Рыбное, 1988), заседании Ихтиологической комиссии "Ставрида и другие промысловые объекты Тихого океана и их использование" (Москва, 1990), Международном симпозиуме "Трофическое функционирование

Бенгельских экосистем" (ЮАР, Кейптаун, 1991), спецсеминарах Программы развития ООН (ЮНДП) (Чили, Консепсьон и Вальпараисо, 1993), Ученом совете ВНИРО (Москва, 1982, 1985, 1992, 1993).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 32 работы общим объемом 37 печатных листа.

## 2. МАТЕРИАЛ, МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПРЕДПОСЫЛКИ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ТРОФИЧЕСКОГО СТАТУСА РЫБ В ЭКОСИСТЕМАХ

Основные положения работы я выдвигаю по материалу экспедиций ВНИРО (в 6 экспедициях я принимала непосредственное участие) в районы Перуанского и Бенгельского течений (на шельф и в океанскую пелагиаль в основном до 350 миль от берега за пределами шельфов Перу и Чили в 1972-1973 гг., 1980-1983 гг.; на шельф Намибии и участки океанской эпипелагиали за его пределами в 1979 г., 1985 г. и 1988 г.). Часть материала собрана в экспедициях ВНИРО, АтлантНИРО и АН СССР для разработки подхода по многовидовому моделированию экосистем (в 1985 г. и 1988 г.).

Мною были разработаны приемы количественной (весовой) методики для обработки содержимого желудков у основных представителей неритических ихтиоценов Перуанского и Бенгельского апвеллингов, они опубликованы в ряде статей (Кончина, 1979, 1982, 1985, 1991). Этой методикой обработаны желудки у 5 видов рыб Перуанского течения, включая перуанских анчоуса, сардину, скумбрию, ставриду и мерлузу. Всего камерально (весовым методом) из района Перуанского апвеллинга обработано около 2 тыс. экз. рыб (1953 экз.), около 7 тыс. экз. рыб (6819 экз.) вскрыто на борту судна и обработано полевым методом (частоты встречаемости).

Из района Бенгельского апвеллинга весовым методом обработаны

желудки у двух основных промысловых видов, капских ставриды и мерлузы. Кроме того обработан материал по питанию ряда видов рыб, перспективных для развития промысла, а также крупных хищников, включая снэка и крупных скатов. Всего из района Бенгельского апвеллинга количественной методикой обработаны желудки более 1,5 тыс. экз. рыб (1622 экз.), около 4,5 тыс. экз. рыб (4415 экз.) вскрыто на борту судна и обработано полевым методом.

Проанализировав существующие методы, которые используются для определения состава пищи рыб и их трофического статуса в сообществах, включая целый ряд составных (=комбинированных) индексов, особенно широко применяемых сейчас в зарубежной литературе, в свете дискуссии о правомерности использования этих методов и индексов для количественных расчетов, я, поддерживая точку зрения ряда авторов (Cushing, 1978; Berg, 1979; Hyslop, 1980; Wallace, 1981; James, 1987), считаю единственным методом, который в настоящее время приемлем для оценки (=расчета) доли хищничества в популяциях морских рыб - весовой метод (по сырой массе), обеспечивающий прямой переход к биомассе рыб, также определяемой в весовых единицах.

Методы встречаемости и числовой, широко применяемые при исследовании питания рыб, относятся к разряду субъективных, они позволяют обработать массовый материал, собранный в полевых условиях, служат для выявления фоновых многолетних изменений состава пищи. Эти методы непригодны для определения трофического статуса вида-потребителя в экосистеме (количественного расчета). При расчете методом частоты встречаемости не учитываются размеры, число и количество (объем или вес) съеденных жертв: одна и та же величина получается при обнаружении в желудках рыб 1-2 экз., например, копепод и 2-3 сотен экз. этих раков. При числовом методе процентная доля каждой жертвы рассчитывается от суммарного числа всех съеденных жертв. Поэтому числовая доля мелких жертв, например, клеток

фитопланктона, размеры которых на 5-6 порядков меньше размеров массовых видов зоопланктона, чрезвычайно возрастает, приводя к неверным выводам.

У видов рыб, исследованных мной, диапазон размеров жертв достигал несколько порядков (от десятков и сотен микрон у водорослей и некоторых ракообразных до десятков сантиметров у макропланктонных рыб). По моим данным, у перуанских анчоуса и сардины внутреннее строение пилорического отдела желудка напоминает мускульный желудок птиц (Кончина, 1985, 1991). По сравнению с кардиальной частью пилорический отдел желудков у этих рыб небольшой, его стенки утолщены и имеют жесткую перетирающую внутреннюю поверхность. Эта поверхность представляет собой роговидные структуры, похожие на зубчики, которые пронизывают эпителий стенки желудка. Эти структуры расположены рядами и хорошо видны при малом увеличении бинокля. Сходное строение внутренней поверхности оболочки желудка впервые описано у анчоветы *Cetengraulis mysticetus*, обитающей в Панамском заливе (Baulliff, 1963). Такое строение пилорической части желудка у перуанских анчоуса и сардины, по всей видимости, служит для разрушения клеток фитопланктона, обеспечивая переваривание пищи растительного происхождения.

Мной обосновано, что по материалу биологического анализа, т.е. по вскрытию рыб в полевых условиях, определение состава пищи у перуанских анчоусов и сардин нецелесообразно (Кончина, 1985, 1991). Визуальное содержимое их желудков часто по консистенции представляет неопределимую массу, имеющую из-за присутствия клеток водорослей зеленый оттенок. В полевых условиях такое состояние содержимого желудка соответствует определению "фитопланктон". На самом деле при встречаемости во всех желудках (100%-ная встречаемость) весовая доля водорослей в таком пищевом комке близка нулю. Сходным образом утверждение, что анчоус или сардина питаются эвфа-

узидами, обязано присутствию в содержимом их желудков непереваренных, но отделенных от головы животных глаз, например, у представителей ракообразных из разных систематических групп (мизид, декапод, стоматопод) или у личинок рыб. Эти глаза, видимые как черные точки, вызывают неверное представление о питании анчоуса или сардины эвфаузидами.

Я отказалась от методики, обычно применяемой для рыб планктофагов, т.е. просчета кормовых объектов в камере Богорова (Методическое пособие..., 1974). Приемы, которые я использовала для обработки желудков анчоуса и сардины, заключались в следующем (Кончина, 1985, 1991). Содержимое желудков рыб взвешивали, весь пищевой комок просматривали под малым увеличением бинокля и выбирали крупные кормовые организмы, например, эвфаузиид и рыб. Затем в зависимости от массы всего пищевого комка брали навеску, составляющую от 1/5 до 1/40 части пищевого комка. Эту навеску тщательно разбирали под большим увеличением бинокля, кормовые объекты определяли, по возможности, до вида, просчитывали и измеряли. Далее под малым увеличением бинокля просматривали всю пробу, выбирая тех животных, которых не оказалось в навеске. И наконец, для определения доли растительной пищи (фитопланктона) брали 2-5 навесок в 1 мг из разных частей пищевого комка. Каждую навеску при малом увеличении микроскопа просматривали в капле воды (10-30 полей зрения), клетки водорослей определяли, по возможности, до вида, просчитывали и находили объемную долю растительной пищи (на глаз). После этого производили перерасчет на общую массу всего пищевого комка.

Обработка желудков других видов рыб, особенно перуанской скумбрии и капской ставриды чрезвычайно трудоемка, особенно когда накормленность рыб высока. Учитывая, что рыбы использовали как основную пищу организмы мезо- и макропланктона, в желудке одной осо-

би одновременно находились десятки салпы (или кальмаров), сотни эвфаузиид и более тысячи экземпляров копепод. Поэтому при обработке таких желудков сначала определяли вес всего пищевого комка, затем брали навеску, составляющую от 1/10 до 1/40 общего веса всего содержимого желудка. После определения, взвешивания, просчета и измерения кормовых организмов в навеске просматривалось все остальное содержимое желудка. При этом кормовые компоненты, не встреченные в навеске, также взвешивались и просчитывались. В дальнейшем производился пересчет веса согласно общепринятым методикам (Руководство по изучению питания рыб..., 1961; Методическое пособие..., 1974).

Весь полевой материал по питанию рыб (при вскрытии на борту судна) обработан методом частоты встречаемости от числа желудков с пищей (в %), для построения диаграмм использовали проценты частоты встречаемости (Методическое пособие..., 1974). Об интенсивности питания рыб судили по величине среднего балла наполнения желудков и доле непитающихся особей (в %), при камеральной обработке желудков - по индексам наполнения желудков (в продецимилле). Рыб, извергнувших пищу или имеющих вывернутые желудки (например, у мерлуз), из дальнейших расчетов исключали. В пищевод и передней части полости желудка многих особей перуанских рыб, в том числе сардины, скумбрии и ставриды, а также капской ставриды, нередко в большом количестве отмечалась свежезаглоченная чешуя рыб, в основном своего вида или вида, преобладающего в улове. Эту чешую рыбы заглатывали несомненно случайно при подъеме трала. Такая чешуя из дальнейшего расчета исключалась.

С 20-х годов нашего столетия огромный интерес к изучению трофических связей в морских сообществах определен уникальностью этого направления экологии, позволяющего по упрощенным схематическим подходам составить общие представления о структуре и функциониро-

вании сообществ. К настоящему времени в литературе накоплено большое число работ, рассматривающих трофические связи морских животных, в том числе рыб, начиная со схем Харди (Hardy, 1924) для атлантической сельди и Дейвиса (Davies, 1949) для капской мерлузы, ставших классическими. Многие схемы объединяет общий принцип построения о переносе энергии в живых сообществах от продуцентов к консументам, предполагающий десятикратное снижение потребленной энергии пищи при переходе на более высокий трофический уровень (Ryther, 1969; Одум, 1975, 1986), хотя в большинстве работ представлены качественные связи потребителей и жертв (без какого-либо расчета), эти связи условны и изображены в произвольной форме (Angelescu et al., 1958; Day, 1967; McHugh, 1967; Парин, 1968; De Sylva, 1975; Cushing, 1978).

По современным представлениям в пелагиали Мирового океана основной перенос энергии происходит от фитопланктона (по пастбищной пищевой цепи), доля участия бактерий (так называемой детритной цепи: от мертвой органики к микроорганизмам) в производстве энергии пока дискуссионна (Виноградов и др., 1977; Парин, Тимонин, 1985). Для определения трофического статуса исследуемых рыб в рассматриваемых биотопах (неритической и океанической пелагиали) я принимаю, что в трофической системе этих биотопов живые организмы принадлежат к одному трофическому уровню, если получают пищу от продуцентов через одинаковое число уровней, последовательный ряд которых образует трофическую структуру сообщества (Одум, 1975; Пианка, 1981; Бигон и др., 1989). В пищевых цепях консументов число трофических уровней обычно не превышает 5, так как при переходе на более высокий уровень большая часть энергии (до 80-90%) теряется (Ryther, 1969; Одум, 1975, 1986), с точки зрения ряда авторов, число трофических уровней может достигать 6-7 (Парин, 1968; Парин, Тимонин, 1985; Пианка, 1981).

На современном уровне знаний такое положение дел обязано комплексу причин, включая технические трудности (точность определения жертв в пищеварительном тракте потребителя, изученность питания самих жертв), а также специфику самих биологических процессов (всеядность многих морских животных, смену их трофического статуса в онтогенезе и в зависимости от наличия подходящего корма). Один из важных моментов - когда расхождения в размерной структуре популяций жертв со сходным типом питания, по преимущественной пище занимающих один трофический уровень, достигает нескольких порядков. При представлении схем трофической структуры сообществ, на мой взгляд, критическим белым пятном остается вопрос временной и пространственной динамики соотношения разных размерных фракций в популяциях водорослей, зоопланктона и nekтона.

Размеры клеток основных видов водорослей, которыми питается основной компонент океанского мезопланктона, копеподы и эвфаузииды, составляют сотни микрон, превышая на два порядка размеры клеток водорослей - основной пищи протозойного зоопланктона (менее 5 мкм) (Милейковский и др., 1977; Арашкевич и др., 1980; Соповег, 1982; Turner, 1984; Воронина, 1989). Поэтому, в ряде случаев, среди простейших выделяют 2 трофических уровня: зоофлагеллят, потребителей мелкого фитопланктона и инфузорий, поедающих зоофлагеллят. При выделении в трофической системе протозойных звеньев, ракообразные, преимущественно питаются одной из 3 групп жертв (фитопланктоном, зоофлагеллятами или инфузориями), могут занимать вершину пищевой цепи, длина которой будет меняться от двух до четырех уровней.

При конструировании схем трофических звеньев, формирующих биомассу исследуемых рыб, я принимала, что в рассматриваемых экосистемах основными продуцентами служат фитопланктон и бактерии, общее число трофических уровней не превышает 5. При этих положи-



ях первый трофический уровень представлен продуцентами, второй - растительным зоопланктоном, включая протозойные звенья, третий - хищным зоопланктоном и планктоноядными рыбами, четвертый - нектоными ихтиофагами средних размеров и пятый - крупными нектоными ихтиофагами, включая зубатых китов.

В последние 2 десятилетия накопление количественного материала по экологии питания многих морских животных позволило определить новое направление для оценки относительной доли переноса пищевой энергии в сообществах: при наличии детальных данных о составе пищи вида-потребителя, включающих возрастной состав популяции, трофический статус и принадлежность к определенному сообществу каждого вида его жертв, определить, за счет каких видов-жертв формируется его биомасса, следовательно, определить относительную долю биомассы вида-потребителя, создаваемую за счет того или иного уровня.

Методический подход для определения звеньев трофической сети, т.е. относительной (количественной) доли жертв в пище потребителя я отработывала, создав схему трофических связей у взрослых особей 2 близких видов морских окуней неритической зоны Северо-Западной Атлантики, кловорылого окуня *Sebastes mentella*, составляющего основу отечественного промысла, и розового окуня *S. fasciatus*, впервые идентифицированного самостоятельным видом В.В.Барсуковым в 1972 г. (Konchina, 1983; Кончина, 1985). Я выделила на схеме основные и случайные трофические связи, эти связи качественные, выделены по встречаемости (в %). Схемы трофических звеньев, формирующих биомассу потребителя, я сконструировала для молоди розового окуня шельфа Северо-Западной Атлантики (Кончина, 1985), что и позволило мне в дальнейшем сконструировать схемы трофических звеньев для взрослых особей перуанских ставриды и мерлузы шельфовой зоны Перу (Кончина, 1983) и для перуанских сардины, скумбрии и ставриды из

океанской эпипелагиали за материковым склоном Перу, представленных рыбами младшего возраста (в возрасте 2-4 лет) (Кончина, 1992). На схемах трофических звеньев изображены только те жертвы, за которыми охотился исследуемый хищник, трофические звенья на схемах выделены по весовой доле жертв (масса, %).

Для конструирования схем я определяла спектр питания, анализировала временную (суточную, сезонную, межгодовую, возрастную) и пространственную (вертикальную, широтную, субконтинентальную) динамику интенсивности питания и состава пищи у каждого вида исследуемых рыб, затем выделяла основные кормовые компоненты в пище каждого вида рыб (систематические группы жертв обычно не ниже уровня отряда). К основным компонентам при определении трофических связей (у взрослых морских окуней) я относила жертвы, которые в отдельные сезоны составляли 50% и более по встречаемости в пище рыб каждого вида, при выделении трофических звеньев - 10% или более (по массе в общей пище). Затем, основываясь на представлениях по биологии видов-жертв в каждой группе основных компонентов (по литературным и оригинальным данным), я определяла, какую часть популяции данного вида-жертвы использовал в пищу вид-потребитель (исследуемый хищник), выявляла в состав какого сообщества исследуемого биотопа входит данный вид-жертва (принадлежность жертвы к определенному сообществу) и, исходя из принятых мной предпосылок об общих принципах переноса энергии в трофической системе и характере питания самой жертвы (по преимущественной пище), в первом приближении определяла трофический статус вида-жертвы в исследуемых экосистемах.

На каждой схеме я выделила 2 звена в трофической системе исследуемого биотопа, изобразив на них кормовые компоненты, которыми питались рыбы-потребители: I - всеядные (внизу схемы), по предположению, в равной степени использующие в пищу фито- и зоопланктон

и занимающие как бы промежуточное положение между консументами I-го и 2-го порядка, и 2 - консументы 2-го порядка (в середине схемы), т.е. хищный зоопланктон и планктоноядные рыбы. При построении схем трофических звеньев я не учитывала те кормовые объекты, чья доля в общей массе пищи рыбы-потребителя составляла менее 1%, а также жертвы, которыми питался только один из рыб-потребителей.

В связи с большой разницей размеров съедаемых жертв в пределах каждого из 2 выделенных звеньев (всеядных и консументов 2-го порядка) я, в свою очередь, выделяла несколько вертикальных звеньев: у всеядных - 2, среди консументов 2-го порядка - 3 или 4 звена. Внутри данного звена выше по вертикали я располагала жертв, которые могли использовать в пищу более мелких жертв, по преимущественной пище принадлежавших к тому же трофическому звену. Например, среди консументов 2-го порядка у морских окуней я выделила 4 вертикальных звена (рис. 1): на самом верху (4-е вертикальное звено) располагаются паралеписы (Paralepididae), которые, по литературным данным, откармливаются рыбами мезопелагического комплекса, в том числе светящимися анчоусами (Бородулина, 1974; Виноградов и др., 1977) (2-е вертикальное звено) или питаются гипериидами (Константинов, Подражанская, 1972) (1-е вертикальное звено). Пищей таких рыб, как бекасорыльные угри (Nemichthyidae) (2-е вертикальное звено), служат макропланктонные креветки (Парин, 1971) (1-е вертикальное звено). Гребневика рода *Beroe* (2-е вертикальное звено) могут питаться себе подобными, медузами и хищным зоопланктоном (Swanberg, 1974; Зеликман, 1977).

На схеме пищевых связей морских окуней я изобразила также звенья детритной пищевой цепи: к всеядным отнесен нехищный зообентос, использующий в пищу органическое вещество детрита (ракообразные-детритофаги - мизиды, гаммариды, кумовые раки), к консументам 2-го порядка - хищный макробентос (плотоядные беспозвоночные, в

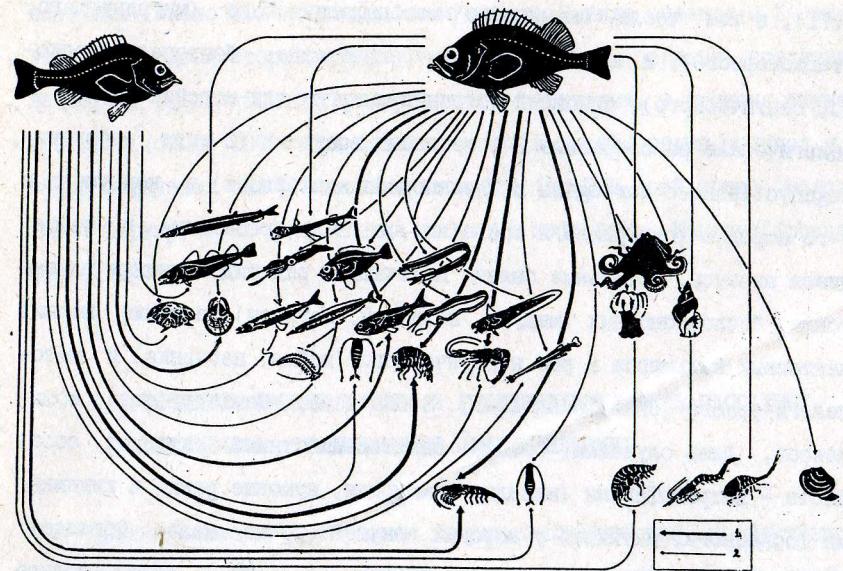


Рис. 1. Схема трофических связей морских окуней Северо-Западной Атлантики: 1 - основные связи, 2 - случайные связи. Вверху слева - *Sebastes fasciatus*, справа - *S. mentella*.

том числе, актинии, брихоногие моллюски и осьминоги).

Схема трофических связей 2 видов морских окуней впервые показала, что эти рыбы, используя в пищу беспозвоночных животных (из 14 систематических групп не ниже уровня отряда) и рыб, представителей неритических и океанических ихтиоценов, получают энергию пищи за счет планктонных сообществ (Кончина, 1985). При использовании в пищу животных из разных трофических комплексов (Парин, 1971), в том числе океанского мезопелагического (мигрирующего, стационарного), и неритического (пелагического, бентопелагического, бентического), основной источник энергии для морских окуней - пелагические ракообразные 2-х звеньев: всеядных (2 вида эвфаузиид, *Meganctiphanes norvegica* и *Thysanopoda acutifrons*) и консументов 2-го порядка (гиперииды и креветки), а также гребневники и светящиеся анчоусы. Остальные связи, включающие ряд видов хищных планктонных беспозвоночных (медузы, полихеты, сагитты), а также мелких нектонных кальмаров и рыб неритического (мойва, песчанка) и мезопелагического (*Chauliodontidae*, *Stomatidae*, *Nemichthyidae*) комплексов, лишь случайны. Степень связи с животными бентосных сообществ - детритофагами (мизиды, гаммариды, кумовые раки) и хищниками (осьминоги, актинии) у морских окуней также мала. Обращает внимание меньшее разнообразие пищевых связей и почти полное отсутствие животных бентосных сообществ в пище розового окуня по сравнению с клюворылым окунем, обосновывающее существенное расхождение их пищевых ниш.

Для взрослых морских окуней основной источник энергии - мезопелагические мигрирующие ракообразные, а также мигрирующие рыбы (светящиеся анчоусы) и гребневники, что впервые подтвердило трофический характер суточных вертикальных миграций окуней и их принадлежность к разным сообществам. Розовый окунь - член бентопелагического ихтиоценоза шельфовой зоны. Клюворылый окунь входит в бен-

топелагическую группировку мезобентального ихтиоценоза (материкового склона), транспортирует энергию вниз на глубины мезобентали океана (Кончина, 1985).

Схема трофических звеньев для молоди розового окуня Северо-Западной Атлантики (длиной 10-20 см) при определении его жертв до видового уровня (рис. 2) впервые утверждает, что в период нагула (май-август) практически всю пищу молодые окуни получают со звена всеядных (около 90% по весу), включающего 3 вида копепод и 3 вида эвфаузиид, доля второго звена, консументов 2-го порядка, представленного 1 видом копепод, гипериидами и сагиттами, в рационе окуней невелика (около 10%). При использовании в пищу 4 видов копепод и 3 видов эвфаузиид более половины биомассы (до 2/3 всей пищи) молодь окуня формирует за счет 1 вида всеядных эвфаузиид *Meganctiphanes norvegica*.

### 3. ОТНОШЕНИЯ ХИЩНИК-ЖЕРТВА И РЫБОПРОДУКТИВНОСТЬ ПАССАТНЫХ АПВЕЛЛИНГОВ (ТРАДИЦИОННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ)

Традиционные представления теории биологической продуктивности Мирового океана, объясняющие высокую рыбопродуктивность шельфовых экосистем пассатных (=квазистационарных) апвеллингов Мирового океана, основаны на следующих положениях.

Считают, что этим экосистемам свойственна простая трофическая структура, т.е. <sup>для них</sup> характерны короткие 2-членные трофические цепи. Основным компонентом ихтиоценоза шельфовой зоны составляют сельдевидные рыбы, анчоусы и сардины, которые способны достигать высокого уровня биомассы (особенно перуанский анчоус). Из небольшого числа других бореальных (нотальных в Южном полушарии) видов промысловых рыб, сходных во всех апвеллингах, неритическую зону населяют также

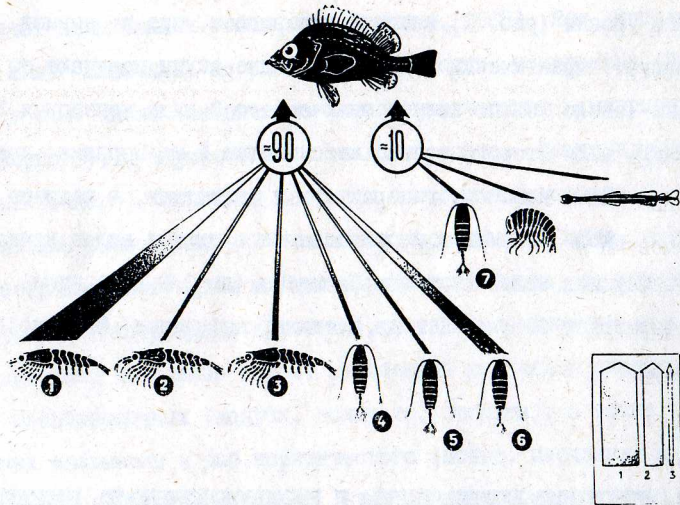


Рис. 2. Схема трофических звеньев, за счет которых формируется биомасса молоди *Sebastes fasciatus*. Толщина стрелок соответствует значению в общей пище потребителя: 1 - более 50, 2 - 10-20, 3 - до 10% (по массе). 1 - *Meganycitiphanes norvegica*, 2 - *Thysanoessa inermis*, 3 - *T. raschii*, 4 - *Metridia longa*, 5 - *Calanus hyperboreus*, 6 - *C. finmarchicus*, 7 - *Pareuchaeta norvegica*. Цифры 90 и 10 - доля компонентов данного звена в пище потребителя.

пелагиды, скумбрии, ставриды и мерлузы, их биомасса не так велика. Всех этих рыб до недавнего времени рассматривали типичными представителями вод неритической (=шельфовой) зоны, не выходящими за пределы материкового склона (Марти, Парин, 1973). Достаточно сказать, что в начале 70-х годов на шельфе Перу при общем улове 13 млн. т в год практически весь улов оставлял перуанский анчоус, доля других видов рыб не превышала 4% (Santander, de Castillo, 1977).

По описательным данным полагают (Schaefer, 1965), что анчоусы и сардины растительноядны. Питаясь исключительно фитопланктоном (диатомовыми и перидиниевыми водорослями), они располагаются у основания трофической пирамиды, длина их пищевых цепей не превышает 2 уровня (Ryther, 1969; Longhurst, 1971; Виноградов и др., 1977). Обязательная растительноядность, согласно общим экологическим принципам переноса пищевой энергии в живых сообществах логично объясняет высокий уровень биомассы, которого достигают рыб-фитофаги. Прибрежный (квазистационарный) подъем вод, в результате которого поднимается с глубины к поверхности вода, богатая биогенными элементами автохтонного (=местного) происхождения, в свою очередь, обеспечивает высокий уровень первичной продукции (фитопланктона) в этих экосистемах (Cushing, 1969; Ryther, 1969).

Считают, что облигатная растительноядность свойственна перуанским анчоусу и сардине (Rojas de Mendiola, 1969, 1971; Santander, 1981; Santander et al., 1983). В Бенгельском течении облигатным фитофагом, наряду с капскими анчоусом и сардиной (King, MacLeod, 1976) рассматривают бородатого бычка *Nematogobius bibarbatus*, мелкую короткоцикловую рыбу, не достигающую в длину 20 см (Crawford et al., 1985; Crawford, 1987; Crawford et al., 1987). Этого представителя бентопелагического ихтиоценоза из-за значительной численности рассматривают видом, перспективным для развития промысла.

В последние два десятилетия в неритических ихтиоцонах пассатных апвеллингов происходят экологические перестройки, представленные сменой видов-доминантов, которые особенно ярко проявились в ихтиоцонах Перуанского течения. В 60-е годы на шельфе Перу преобладал перуанский анчоус. В последние два десятилетия годовой улов анчоуса с 13 млн. т в 1970 г. снизился до 0,1 млн. т в 1983-1984 гг., сейчас (1989 г.) улов анчоуса находится на уровне 5 млн. т (Yearbook of fishery statistics..., 1990). В эти же годы на шельфе Перу увеличилась численность трех псевдонеритических рыб, включая сардину, скумбрию и ставриду. Особенно заметно увеличилась биомасса сардины (годовой улов от менее 0,1 млн. т в 1970 г. вырос до 6 млн. т в 1985 г., в настоящее время (1989 г.) находится на уровне 4 млн. т). Одновременно резко возрос вылов ставриды (с 0,1 млн. т в 1970 г. в настоящее время (1989 г.) превысил 3,5 млн. т). У скумбрии уловы остались на порядок ниже уловов сардины и ставриды (не превысили 0,3 млн. т).

На шельфе Бенгельского течения в 60-е годы преобладала по численности и биомассе капская сардина, затем ее уловы резко снизились (с 1,5 млн. т в 1968 г. до 0,06 млн. т в 1980 г.). В последние два десятилетия в северной части шельфа стала доминировать капская ставрида (ее уловы выросли от 0,1 млн. т в 1963 г. до 1,0 млн. т в 1978 г.). В центральной части шельфа (к южнее 23° ю.ш.) увеличилась численность бородатого бычка и крупных медуз *Chrysaora* sp., одновременно в южной части шельфа произошло увеличение численности капского анчоуса (Crawford, 1987; Crawford et al., 1987).

Экологические перестройки в неритических ихтиоцонах пассатных течений объясняют несколькими причинами, включая природные нарушения океанографической обстановки на фоне сильного пресса промысла и замещение освободившейся экологической ниши. Природные нарушения, известные как явления Эль-Ниньо - Южная Осцилляция, являясь

составляющей процесса глобальных взаимодействий между атмосферой и океаном, особенно ярко проявляются в шельфовой зоне Перуанского апвеллинга. В зависимости от мощности этого явления происходят нарушения разного масштаба, в том числе затухание прибрежного апвеллинга и повышение температуры поверхностных вод. Эль-Ниньо наибольшей мощности, относимые к катастрофическим, наблюдали у берегов Перу в 1957-1958 гг., 1972-1973 гг. и 1982-1983 гг. Резкое увеличение численности сардины в 70-е годы на фоне разрушения запаса анчоуса на шельфе Перу объясняют тремя факторами: влиянием катастрофического Эль-Ниньо 1972-1973 гг., переломом анчоуса в 1971-1972 гг. и замещением сардиной экологической ниши анчоуса. Полагают, что "экс-доминант" (перуанский анчоус) и заменивший его вид (сардина) - пищевые конкуренты (Rojas de Mendiola, 1969, 1971; Jordan, 1976): питаются фитопланктоном, они занимают одну и ту же пищевую нишу, как следствие, при снижении численности анчоуса сардина заняла его пищевую нишу.

В шельфовых экосистемах Бенгельского апвеллинга экологические перестройки также связывают с нарушениями океанографической обстановки и замещением экологической ниши. Аналогами Эль-Ниньо в Бенгельском течении (годы с повышенным температурным режимом водных масс) считают 1934 г., 1949 г., 1963 г., начало 70-х, особенно мощным бенгельским Эль-Ниньо считают 1984 г. (Shannon et al., 1988). Полагают, что потепление 1984 г. снизило биомассу бородатого бычка в 3 раза (Cruickshank et al., 1991), привело к неурожайным поколениям у капских анчоуса и ставриды, а также снижению численности пополнения у капской мерлузы из-за возрастания в аномально теплые годы доли каннибализма в ее популяции (Shannon et al., 1988). Утверждают, что будучи пищевыми конкурентами, бородатый бычок и капская сардина, питающаяся фитопланктоном, занимают одну пищевую нишу, занятием освободившейся ниши сардины бычком объясняют

увеличение его численности в шельфовой зоне Бенгельского течения (Crawford et al., 1985; Crawford, 1987; Crawford et al., 1987). Видами-конкурентами, которые выедают один кормовой ресурс - ракообразных (эвфаузиид) и не имеют отношений хищник-жертва, считают взрослых особей капской ставриды и мерлузу младшего возраста (до 4 лет) (Krzeptowski, 1982; Wyzokinski, 1981), объясняя увеличение биомассы ставриды в северной части Бенгельского течения снижением запаса мерлузы.

С конца 70-х годов наряду с возросшей биомассой перуанских сардины и ставриды в неритической зоне Перуанского течения отмечена колонизация сардиной, скумбрией и ставридой океанской пелагиали Южной Пацифики. Эти 3 вида рыб, по последним представлениям, относятся к группе псевдонеритических видов, т.е. стайных пелагических рыб неритического происхождения, у которых в результате долгопериодных флуктуаций запасов происходит "инвазия" за пределы неритической зоны в океанскую эпипелагиаль (Parin, 1984; Парин, 1987). Колонизацию тремя перуанскими рыбами океанской эпипелагиали отмечают с 1978 г. В последние 10 лет в этом биотопе у трех видов рыб происходит постоянное расширение ареала (Кончина, 1992).

За пределами шельфа Перу 3 вида проводят часть года: здесь в зимне-весенний период (июль-декабрь) обитают рыбы младшего возраста (в возрасте 2-4 лет) в основном до 300-350 морских миль от берега. За пределами шельфа Чили перуанская ставрида, включая рыб старшего возраста (4 года и старше), ловится круглый год. В океанской эпипелагиали ставрида служит основным объектом отечественного промысла (годовой улов на уровне 1 млн. т), сардина и скумбрия составляют прилов к ставриде. К настоящему времени ставрида заселила всю нотальную зону Южной Пацифики, сейчас западная граница ее ареала проходит в пограничных водах Индийского и Тихого океанов. Крупные особи ставриды (длиной 48-56 см, в возрасте 7 лет и стар-

ше) в районах многолетнего тралового промысла на восточных шельфах Новой Зеландии и Тасмании впервые обнаружены, соответственно, в 1986 г. и в 1989 г. (Kawahara et al., 1988; Jones, 1990). В начале 80-х годов скопления сардины и скумбрии облавливали вблизи экономической зоны Перу, в последние годы эти 2 вида вылавливают за зоной Центрального Чили, эпизодически они встречаются сейчас в нотальной зоне Центральной Пацифики.

В экосистемах Бенгельского течения выхода близких видов, т.е. капских сардины, скумбрии и ставриды в океанскую эпипелагиаль не отмечено. Об этом свидетельствуют результаты неоднократных траловых съемок в океанской пелагиали за пределами шельфа Намибии и ЮАР в течение двух последних десятилетий, включая экспедиции ВНИРО, в которых автор принимал участие (в 1979 г., 1985 г. и 1988 г.).

Колонизацию океанской пелагиали тремя перуанскими рыбами связывают с долговременными флуктуациями их численности: в результате всплеск численности на шельфе у этих рыб происходит расширение сначала нагульного, затем при благоприятных условиях - нерестового ареала, обуславливая освоение этими рыбами океанской эпипелагиали (Parin, 1984; Парин, 1987). Альтернативное мнение утверждает, что инвазия ставриды в океанскую пелагиаль носит сезонный характер, обеспечивая ей избавление от пресса хищников, особенно каннибализма, на икру и личинок в шельфовой зоне: взрослые особи уходят в океан на нерест, затем на нагул возвращаются в зону шельфа (Segra, 1991). Выход за пределы шельфов Перу и Чили промысловых концентраций сардины трактуют приуроченностью появления ее урожайных поколений к периодам Эль-Ниньо средней и большой мощности (Greschina, Kuznetsov, 1986).

В настоящее время перуанские рыбы, особенно ставрида, составляют существенный компонент океанского эпипелагического ихтиоценоза. По традиционным представлениям, в трофических системах океанской

пелагиали (эпи-, мезо- и батипелагической) существует "энергетический клапан безопасности" переноса пищевой энергии только вниз на глубину (Roger, 1977), обеспеченный двумя механизмами: 1) суточной вертикальной миграцией мезопелагических мигрирующих животных и 2) расхождением суточных ритмов питания у мезопелагических мигрирующих и у эпипелагических видов. Для эпипелагических крупных хищников (например, тунцов и алепизавров) рассматривают один механизм опосредованного потребления мезопелагических мигрирующих животных - через охоту за немигрирующими мезопелагическими хищниками, например, веретенниками, живоглотами и гемпиловыми рыбами (Парин, 1988).

Для шельфа Перуанского течения существуют предположения, что перуанская сардина, выедавая икру и молодь анчоуса, может снижать численность его пополнения, что способствует занятию сардиной его экологической ниши (Santander, 1981; Jordan, 1976). Для Бенгельского течения считают, что доля каннибализма в популяции капской мерлузы - индикатор внутривидовой пищевой конкуренции (Prenski, 1980). Утверждают, что в 70-е годы снижение промыслом, т.е. перелов, численности рыб старшего возраста (длиной более 50-70 см), по основной пище главных потребителей своей молоди (длиной 30-40 см) вызвало увеличение численности пополнения в популяции мерлузы и усиление внутривидовой конкуренции у молоди, вынужденной из-за недостатка пищи (ракообразных-эвфаузиид) пререйти на питание рыбами (своими сородичами). Предположение об отсутствии отношений хищник-жертва у капских ставриды и мерлузы обосновывает представление о существовании межвидовой пищевой конкуренции у этих рыб, объясняя увеличение биомассы ставриды и снижение численности мерлузы.

#### 4. ПЕРУАНСКИЙ АПВЕЛЛИНГ: ТРОФИЧЕСКИЙ СТАТУС РЫБ, ОСНОВНОГО КОМПОНЕНТА НЕРИТИЧЕСКОГО ИХТИОЦЕНА

Интенсивные исследования рыбопродуктивности шельфовых вод Перу начались в 60-е годы, основное внимание было направлено на изучение динамики численности перуанского анчоуса, единственного объекта кошелькового промысла, который использовался на производство кормовой муки и жира (Santander, de Castillo, 1977). Благодаря огромной биомассе анчоуса по вылову рыб Перу вышло на первое место в мире. В начале 70-х годов бурное развитие рыбной промышленности Перу выдвинуло первоочередность выявления ресурсов ценных пищевых рыб. Впервые представления по экологии, включая оценку запаса, видов рыб, преобладающих по биомассе в ихтиоценах шельфовой зоны, в первую очередь анчоуса, сардины, скумбрии, ставриды и мерлузы, были получены в результате совместных советско-перуанских исследований в 1972-1973 гг. (Druzhinin, Konchina, 1972, 1973).

С середины 70-х годов в связи с резким снижением запаса анчоуса и возросшей численностью других видов рыб, особенно сардины, в литературе стали появляться данные о жизненном цикле рыб, составляющих основной компонент неритического ихтиоцена. По обобщению этих сведений и оригинального материала составлены следующие представления.

Общие черты жизненного цикла перуанских промысловых рыб. К основному компоненту неритического ихтиоцена Перуанского апвеллинга в настоящее время относят 5 видов рыб. Среди них 4 вида, т.е. перуанские анчоус, сардина, скумбрия и ставрида - стайные рыбы, населяющие пелагиаль шельфовой зоны. Анчоус использует главным образом верхний 40-метровый слой пелагиали (Jordan, 1976), вертикальный диапазон обитания сардины, скумбрии и ставриды шире (до 250 и более метров). Временами скумбрия и ставрида образуют

см в возрасте 2-4 лет. За пределами шельфа Чили, где ставрида ловится круглый год, обычно встречается ставрида младшего возраста, длиной до 50 см, более крупные рыбы мигрируют на запад к шельфам Новой Зеландии и Тасмании. В настоящее время ставрида заселила всю нотальную зону Южной Пацифики. На шельфе у восточных берегов Новой Зеландии, где траловый промысел существует более 20 лет, крупные особи ставриды (длиной 48-56 см в возрасте 7 лет и старше) впервые были обнаружены в 1986 г. (Kawahara et al., 1988). На восточном шельфе Тасмании в районах многолетнего традиционного промысла скопления крупной ставриды впервые обнаружены в 1989 г. (Jones, 1990). Следовательно, сейчас западная граница ареала ставриды проходит в пограничных водах Индийского и Тихого океанов.

В нотальной зоне Южной Пацифики, где концентрации ставриды встречаются в полосе 35-52° ю.ш. оптимальная для ее нереста изотерма +16°C в начале и конце ее нерестового сезона (весна и лето Южного полушария - август-март) проходит в зоне субтропической конвергенции (вдоль 40-41° ю.ш.). В предполагаемый сезон нагула (осень и зима - март-август) скопления ставриды (в основном рыбы длиной 35-65 см в возрасте 4 лет и старше) смещаются южнее к зоне субантарктического фронта (в основном до 48° ю.ш.).

В океанской эпипелагиали встречаются молодь и взрослые сардины длиной 16-34 см, здесь основную массу рыб составляют впервые созревающие особи длиной 20-25 см в возрасте 2-4 лет. В начале 80-х годов скопления сардины встречались только за пределами экономической зоны Перу, до 300-350 морских миль от берега, но не южнее 24° ю.ш. В последние годы сардина эпизодически попадает и за границей 200-мильной зоны у центральной части Чили.

За 200-мильную зону Перу выходит в основном скумбрия длиной 26-30 см в возрасте 2-3 лет, иногда в океанской эпипелагиали встречаются рыбы длиной до 38 см. В конце 70-х годов скумбрия встре-

чалась только вблизи зоны Перу, в конце 80-х годов ее стали вылавливать как прилов к ставриде за зоной Чили на юг до 45° ю.ш., сейчас скумбрия встречается и в нотальной зоне Центральной Пацифики.

До моих исследований выводы о составе пищи перуанских анчоуса и сардины и их статусе облигатных фитофагов основывали на субъективных методах изучения питания - числом и встречаемости (Rojas de Mendiola, 1969, 1971, 1980; Rojas de Mendiola, Ochoa, 1971; Jordan, 1976; Santander, 1976). Описательные выводы по питанию анчоуса основаны на результатах обработки проб, собранных в основном из уловов промысловых судов, т.е. у рыб, выловленных главным образом утром. По этим данным, основу пищи взрослого анчоуса составлял фитопланктон (диатомовые водоросли), на зоопланктон приходилось менее 1% всей пищи, хотя в южной части шельфа (районы пастбищ анчоуса) и в отдельные сезоны на северном участке шельфа Перу (районы основного нереста) основу рациона анчоуса составлял зоопланктон. Считали, что переход к облигатной фитофагии происходил у анчоуса по мере его роста: молодь питалась преимущественно зоопланктоном, взрослые особи длиной более 10 см - фитопланктоном. Высказана гипотеза, что под влиянием катастрофического Эль-Ниньо в 1972 г. у анчоуса произошла смена состава пищи: на северном и центральном участках шельфа основной пищей анчоусу служил зоопланктон, на юге Перу - фитопланктон (Jordan, 1976).

Для перуанской сардины сообщали, что сардина как и анчоус - фитофаг, до 90% в ее пище приходится на фитопланктон (главным образом диатомовые водоросли) (Jordan, 1976; Santander, 1976). В пище сардины была обнаружена икра перуанского анчоуса, которая встречена у 60% вскрытых сардин (Santander et al., 1983). По последним данным (Alamo, Bouchon, 1987), в нормальные годы и в период Эль-Ниньо, фитопланктон (диатомовые и перидиниевые водоросли) и зоопланктон (главным образом копеподы) встречались в пище сардины в



равном соотношении.

Для перуанских скумбрии и мерлузы был известен перечень состава пищи, основанный на вскрытии рыб в море. Для скумбрии сообщали, что она питается пелагическими рыбами (включая анчоа, анчоуса, мачету, сардину и собственную молодь), икрой рыб и ракообразными (копеподами и эвфаузидами) (Minao, Castillo, 1971). В желудках мерлузы отмечали беспозвоночных (кальмаров, эвфаузиид, галатеид, стоматопод) и рыб (представителей горбылевых и молодь своего вида) (Del Solar, 1968). Исследований питания перуанской ставриды вообще не проводили.

**Трофический статус перуанских рыб шельфовой зоны.** У пяти исследованных мной видов неритического ихтиоценоза высока пластичность питания, их пищевой спектр включает широкий набор беспозвоночных (до 20 таксономических групп не ниже уровня отряда) и рыб, представителей разных ихтиоценозов шельфовой зоны (пелагического, бенто-пелагического, бентического), включая их икру, личинок и молодь. У всех видов велика пространственная и временная динамика интенсивности питания и состава пищи.

В шельфовой зоне основной период нагула у взрослых особей 4 видов рыб, за исключением ставриды, происходил в зимне-весенний период. Анчоус (длиной 13-17 см) и сардина (длиной 24-30 см в возрасте старше 4 лет) интенсивно питались в весенний период (общие индексы наполнения желудков достигали 80-100<sup>0</sup>/ооо). У отдельных особей, особенно анчоуса, в вечернее время (после 18 час.) накормленность была высокой (индексы превышали 270<sup>0</sup>/ооо). У скумбрии (в основном длиной 34-38 см в возрасте 3-5 лет) интенсивность питания в отдельные месяцы зимне-весеннего периода резко варьировала: в июле и сентябре рыбы питались слабо (индексы составляли 15<sup>0</sup>/ооо), самая высокая интенсивность питания отмечена в августе (индекс равен 162<sup>0</sup>/ооо) за пределами материкового склона (80 морских миль от

берега). У ставриды (длиной 32-44 см в возрасте 3-7 лет) и мерлузы (длиной 35-50 см в возрасте 3-5 лет) наибольшая накормленность также отмечена в зимне-весеннее время (август-декабрь). По сравнению с другими видами, ставрида и в этот период питалась слабо: индексы наполнения не превышали 40<sup>0</sup>/ооо (Кончина, 1979, 1980). Для сравнения, у мерлузы на отдельных участках шельфа в этот период индексы превышали 500<sup>0</sup>/ооо (Кончина, 1983).

По основной нише в шельфовой зоне Перуанского течения анчоус и сардина - преимущественные зоопланктофаги (Кончина, 1991). В пище анчоуса найден фитопланктон (перидиниевые и диатомовые водоросли с размерами клеток в десятки микрон) и представители мезо- и макрозоопланктона, включая беспозвоночных (сифонофор, моллюсков, полихет, ракообразных, оболочников) и рыб (фотихтиевых из рода *Vinciguerria* длиной до 50 мм). Основу биомассы анчоуса формировали крупные массовые интерзональные копеподы (из родов *Eucalanus* и *Candacia* длиной до 5 мм) и эвфаузииды (*Euphausia eximia* длиной до 15 мм), т.е. основной компонент мезопланктона Перуанского течения, биомасса которого максимальна у границы с материковым склоном (Тимонин, Флинт, 1985). Весовая доля водорослей в пище анчоуса близка нулю, их роль, как и других мелких жертв, например, икры ракообразных, возрастала при использовании для расчета метода встречаемости (Кончина, 1991). Пищевая ниша у анчоуса изменялась от факультативного фитофага до факультативного потребителя макропланктонных рыб (океанских мигрирующих винцигуэрий).

Сардине, как и анчоусу, свойственна высокая пластичность питания, сардина питалась фито- и мезопланктоном, размеры ее жертв не превышали 20 мм. В отличие от анчоуса в пище сардины представителей макропланктона не найдено (Кончина, 1985, 1991). Главную пищу сардины составляли веслоногие раки (в основном неритический вид *Calanus australis* длиной 3-4 мм) и эвфаузииды (эндемик Перуанского

течения *Euphausia mucronata*), последних сардина использовала в пищу за пределами материкового склона (в 80 морских милях от берега), когда интенсивность питания рыб низка. Весовая доля водорослей, как и у анчоуса, в пище сардины близка нулю, их роль возрастает только при расчете методом частоты встречаемости. Пищевая ниша сардины изменялась от факультативного фитофага до мезозоопланктонофага, потребителя ракообразных (копепод и эвфаузиид).

Таким образом, использование оценки частоты встречаемости существенно меняет представления о составе пищи сардины и анчоуса, следовательно, о той роли, которую играют эти виды рыб в сообществах региона. Судя по частоте встречаемости, сардина, как и анчоус, использует в пищу водоросли (фитопланктон) и ракообразных (например, копепод) в равном соотношении, что может вызвать неверное заключение о их всеядности. Традиционные выводы об облигатной фитофагии перуанского анчоуса, на мой взгляд, объясняются 2 моментами: 1) сбором фактического материала в те интервалы суток (утром), когда анчоус не питается, и 2) использованием для обработки желудков рыб методов числового и встречаемости, непригодных для определения трофического статуса. По моим количественным данным анчоус питался зоопланктоном, по частоте встречаемости при сопоставлении моих и литературных данных (Rojas de Mendiola, 1969, 1971; Rojas de Mendiola, Ochoa, 1971) водоросли и зоопланктон найдены в его пище в равном соотношении (Кончина, 1991). По-видимому, анчоус питается во второй половине дня и вечером (после 18 часов), когда в поверхностном слое ему доступны для охоты скопления массовых интразональных видов мезо- или макрозоопланктона.

Исследования последних лет показали, что главная пища аргентинского анчоуса *Engraulis anchoita* шельфа Аргентины и капского анчоуса *E. japonicus capensis* Бенгельского течения - мезопланктон (копеподы и эвфаузииды), за которым анчоус селективно охотится, а

фитопланктон рассматривается как случайная пища (Angelescu, 1982; James, 1987; James, Findlay, 1989). Вопреки бытующему представлению о питании анчоусов днем, основной период откорма у этих рыб происходил вечером после подъема к поверхности (до середины ночи), второй, более слабый пик питания наблюдали перед рассветом, когда рыбы опускались в толщу или придонный слой воды. Для капского анчоуса отмечены дополнительные периоды приема пищи в течение суток, характерные для рыб-планктофагов: рыбы могли питаться во второй половине дня, т.е. перед периодом основного откорма вечером (James, 1987).

Представляется, что при совпадении зоны охоты перуанских анчоуса и сардины с участками большой плотности фитопланктона, эти рыбы могут успешно им питаться. Это подтверждают морфологические особенности строения пилорического отдела желудка обоих видов и та огромная плотность, которой могут достигать диатомовые водоросли. Пульсации численности и высокий уровень биомассы анчоуса и сардины связаны с их способностью изменять трофический статус в зависимости от наличия подходящего корма: от облигатных фитофагов при большой концентрации диатомовых или перидиниевых водорослей, во время вспышки численности образующих так называемую водорослевую "пленку" (Robison, 1984), до мезозоопланктофага - для сардины и до макрозоопланктофага, потребителя мелких короткоцикловых рыб - для анчоуса. Последнее связано со способностью анчоуса в отличие от сардины откармливаться в местах наибольшей концентрации мезо- и макропланктона (у кромки шельфа и мористее).

Изменения трофического статуса у сельдевидных рыб, анчоуса и сардины, происходят кратковременно, например, неоднократно в течение суток, особенно при смене океанографической обстановки. У анчоуса в разные временные интервалы одних суток трофический статус может отличаться на 2 трофических уровня.

Скумбрия, также как анчоусы и сардины, на шельфе - преимущественный зоопланктофаг, она использовала в пищу мезо- и макрозоопланктон, в том числе беспозвоночных (сифонофор, моллюсков, полихет, ракообразных, оболочников, щетинкочелюстных) и рыб (представителей 6 семейств), а также их икру и личинок. Более 1/3 пищи, съеденной скумбрией, составляли эвфаузиевые раки (Кончина, 1982). Когда скумбрия питалась слабо (июль-сентябрь), ее основная эвфаузиид-жертва на шельфе - всеядная *Nyctiphanes simplex* длиной 15 мм, за материковым склоном при интенсивном питании скумбрии (август) - более крупный вид, консумент 2-го порядка *Euphausia musconata* длиной 20-25 мм. Среди рыб-жертв в желудках скумбрии отмечены взрослые анчоусы и фотихтиевые (длиной до 70 мм), а также молодь перуанской мерлузы, фотихтиевых и хиазмодовых рыб. Хотя в отдельных случаях (на локальных участках шельфа) роль рыб-жертв в пище скумбрии высока (до 20% по массе и до 40% по встречаемости), общая доля рыб в ее пище невелика (до 3% по массе). Таким образом, в неритической зоне скумбрия занимала пищевую нишу зоопланктофага - потребителя ракообразных.

В спектре питания ставриды и мерлузы, как и у скумбрии, встречаются различные беспозвоночные (моллюски, ракообразные, щетинкочелюстные) и рыбы, основу биомассы у обоих видов рыб формировали 2 группы кормовых компонентов: эвфаузииды и рыбы (Кончина, 1983). Эвфаузииды составляли более половины пищи у ставриды, в пище мерлузы их весовая доля не достигала 1/5. В пище ставриды эвфаузииды представлены главным образом неритическим видом *Nyctiphanes simplex*, в пище мерлузы - эндемиком Перуанского течения *Euphausia musconata* (2/3 съеденных раков).

В спектре питания ставриды встречены представители 10 семейств рыб, мерлузы - 15 семейств. Доля рыб-жертв в пище ставриды достигала 1/5, в пище мерлузы - 4/5 (от всех съеденных жертв). Для

ставриды основными видами рыб-жертв служили представители анчоусовых, фотихтиевых и норманихтовых (около 90% рыбной пищи). Мерлуза охотилась в основном за анчоусами, горбылевыми и норманихтовыми (в сумме 3/4 съеденных рыб-жертв). В желудках мерлузы отмечены представители 8 семейств рыб, которыми ставрида не питалась. Кроме того в отличие от ставриды мерлуза использовала в пищу собственную молодь (8% от съеденных рыб). Каннибализм свойственен мерлузе с первого года жизни: молодь мерлузы длиной 15-20 см способна заглатывать рыб, превышающих половину размера хищника (более 9 см). Взрослая мерлуза длиной более 40 см становится облигатным хищником. В желудках взрослых мерлуз длиной 50-55 см иногда встречались сородичи длиной свыше 40 см. Каннибализм отмечен у большинства видов рода *Merluccius* (Angelescu et al., 1958; Hickling, 1935; Jensen, Fritz, 1960). Я поддерживаю предположение Эдвардса и Баумана (Edwards, Bowman, 1979), рассматривающих каннибализм механизмом регулирования численности в популяциях мерлуз (Кончина, 1983).

При конструировании схем трофических звеньев у взрослых особей ставриды и мерлузы я приняла положение, что перуанский анчоус, важная рыба-жертва обоих потребителей (у ставриды - 6%, у мерлузы - 16% от всех жертв по массе), принадлежит к звену всеядных (рис. 3). Схема убеждает, что ставрида и мерлуза представляют конечное звено пищевой цепи ихтиофагов средних размеров, их пищевые ниши существенно расходятся (Кончина, 1983). Оба вида рыб - факультативные ихтиофаги. Ставрида создает за счет рыб-жертв значительную часть биомассы в отдельные месяцы нагула, мерлуза становится облигатным ихтиофагом по мере роста: рыбы-жертвы - единственный источник пищевой энергии для взрослой мерлузы длиной более 50 см в возрасте старше 5 лет.

Основа биомассы обоих хищников создается за счет компонентов 2-х звеньев: всеядных и консументов 2-го порядка. Степень потреб-

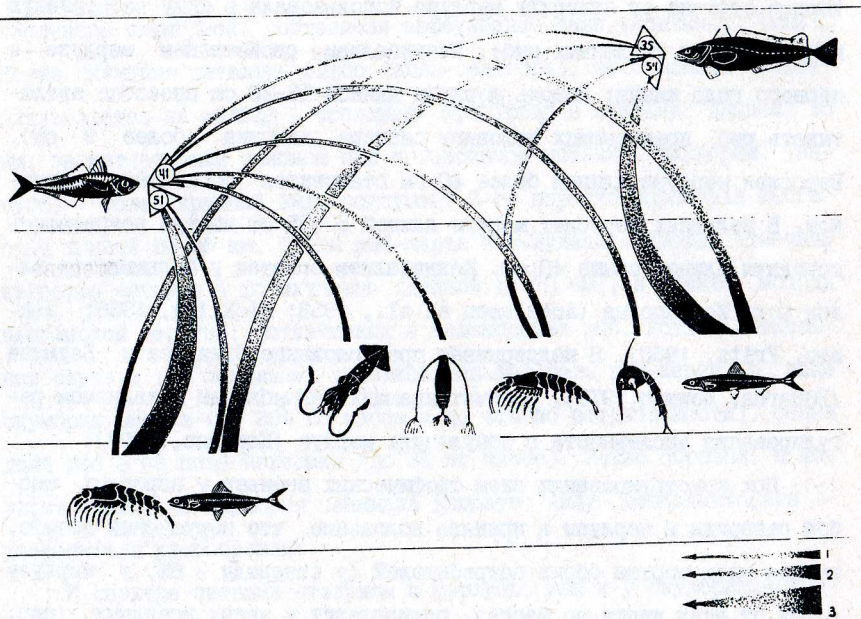


Рис. 3. Схема трофических звеньев, за счет которых формируется биомасса перуанских ставриды и мерлузы: внизу (слева) - всеядные (уровень между консументами 1-го и 2-го порядков), в середине схемы (справа) - консументы 2-го порядка, наверху - хищники-ихтиофаги. Толщина стрелок соответствует значению в общей пище потребителя: 1 - до 10, 2 - 20-30, 3 - более 40% (по массе). Цифры - доля консументов данного звена в пище исследуемого потребителя (масса, %).

ления хищниками 2-х одинаковых компонентов, эвфаузиид и рыб различна. Для ставриды основной источник энергии - эвфаузииды нижнего звена (всеядных), мерлуза в равной степени использует в пищу рыб-жертв обоих звеньев (всеядных и консументов 2-го порядка).

Перекрытие ниши по основным жертвам, эвфаузиидам и рыбам не превышает 1/5. У каждого хищника специфичны число основных жертв, их видовой состав, доля в создании биомассы хищника, различны биотопы, в которых происходит нагул хищника. Ставрида является постоянным членом трофической цепи пелагического сообщества: она использует в пищу пелагических животных, нагул ее происходит в неритической пелагиали. Основные рыбы-жертвы ставриды - анчоусовые, фотихтивые и норманихтовы. Доля жертв придонного сообщества, представленных 2 видами рыб, анчоа *Anchoa nasus* и норманихтом *Normanichthys crockeri*, не превышала 1/10 от съеденной пищи. Мерлуза - временной член пелагиали: она в равной степени (до 40% по массе) использует в пищу жертв из 2 сообществ неритической зоны, пелагического и придонного. Используя в пищу большое число видов рыб-жертв (представителей 21 вида), мерлуза охотится за наиболее массовыми представителями 2 ихтиоценов: пелагического (перуанский анчоус - до 16% по массе) и придонного (горбыль *Stenosciaena peruviana* - до 15% по массе).

Можно представить второй вариант схемы трофических звеньев перуанских ставриды и мерлузы, когда при низкой биомассе фитопланктона перуанский анчоус - потребитель крупного мезопланктона, консумент 2-го порядка, т.е. с учетом кратковременных изменений его трофического статуса. В этом случае схема трофических звеньев ставриды по сути не изменится, учитывая небольшую долю анчоуса в ее пище (6% по массе). У мерлузы, доля потребления анчоуса которой существенна (до 16% по массе), схема трофических звеньев будет иной: 2/3 биомассы мерлузы будет создавать за счет рыб 3-го трофи-

ческого уровня (около 70% по массе), доля использования в пищу всеядных (эвфаузиид и рыб) снизится (до 20% по массе).

**Трофический статус перуанских псевдонеритических рыб в океанской эпипелагиали.** В океанской эпипелагиали за пределами шельфовых вод Перу (250-350 миль от берега) у сардины, скумбрии и ставриды младшего возраста (в возрасте 2-4 лет), по моим данным, высокая пластичность питания. Спектр питания у 3 видов рыб включал широкий набор беспозвоночных (14-19 систематических групп не ниже уровня отряда), виды мелких стайных рыб из разных семейств, а также их икру и личинок (Кончина, 1992).

В зимне-весенний период в этом биотопе у сардины (молодые и взрослые особи длиной 18-26 см) и скумбрии (длиной 26-34 см) происходил интенсивный откорм: общий индекс наполнения желудков в отдельные месяцы не снижался ниже 55<sup>0</sup>/ооо, достигая у сардины 100, у скумбрии - более 290<sup>0</sup>/ооо. Ставрида (длиной 32-36 см), напротив, почти не питалась: общий индекс в большинстве случаев составлял 4-23<sup>0</sup>/ооо. Нагул отмечен только у молодой ставриды длиной 22-26 см в возрасте 2 лет (индекс наполнения - 135 и 120<sup>0</sup>/ооо).

По основной пище в трофических цепях океанской эпипелагиали рассматриваемые виды - преимущественные зоопланктофаги, основу их пищи составляли 2 - 4 кормовых компонента (у сардины - 2, у скумбрии - 4, у ставриды - 3). Все жертвы сардины входят в состав сообществ мезопланктона (максимальная длина жертв не превышала 2 см), скумбрия и ставрида использовали в пищу мезо- и макропланктон (максимальная длина жертв - 15 и 17 см соответственно). Сардина в океанской эпипелагиали занимала нишу факультативного фитопланктофага, основа ее биомассы формировалась за счет мелкого растительного мезозоопланктона. Главные жертвы сардины - копеподы (2/3 от съеденной пищи), до 1/5 ее пищи составляли сальпы и оболочники длиной до 6 мм, весовая доля фитопланктона (главным образом периди-

ниевых водорослей) не превышала 2%.

Скумбрия и ставрида в океанской эпипелагиали занимали пищевую нишу факультативных ихтиофагов. Основа биомассы этих рыб формировалась за счет крупных форм интерзонального мезо- и макропланктона мезопелагического мигрирующего комплекса. Главные жертвы скумбрии - оболочники, в основном сальпы длиной до 30 мм (до половины пищи), до 1/5 ее пищи составляли мезопелагические мигрирующие рыбы, в меньшей степени скумбрия питалась кальмарами (15%) и эвфаузидами (11%). Основу пищи ставриды составляли копеподы (44% по массе), до 1/3 - эвфаузииды, в меньшей степени она использовала в пищу мезопелагических рыб (15% по массе). В отдельные месяцы доля мигрирующих рыб в пище скумбрии и ставриды превышала 1/3 от съеденной пищи (35-40% по массе).

Конструирование схемы трофических звеньев у 3 псевдонеритических рыб впервые показало, что в океанской эпипелагиали основа их биомассы формировалась за счет разных составляющих мигрирующего комплекса океанской пелагиали (рис.4) (Кончина, 1992). В этом биотопе у 3 видов рыб происходило совпадение пространственных и разобщение пищевых ниш, динамику состава их пищи обуславливала временная и пространственная неоднородность видового состава и распределения пятен мезо- и макропланктона.

Основа биомассы сардины формировалась за счет мелкого "растительного" мезопланктона - копепод и оболочников, не превышающих в длину 2 и 6 мм соответственно. Более половины биомассы сардина создавала за счет всеядных (до 70% всех жертв): копепод-эврифагов (виды родов *Nannocalanus*, *Centropages*, *Scolecithrix* - около 40% по массе) и мелких оболочников (в основном бочоночников-долиolid - 1/6 всех жертв). Доля жертв, консументов 2-го порядка у сардины мала (1/5 всей пищи), среди этих жертв она по существу использует только мелких хищных копепод (виды родов *Oncaea* и

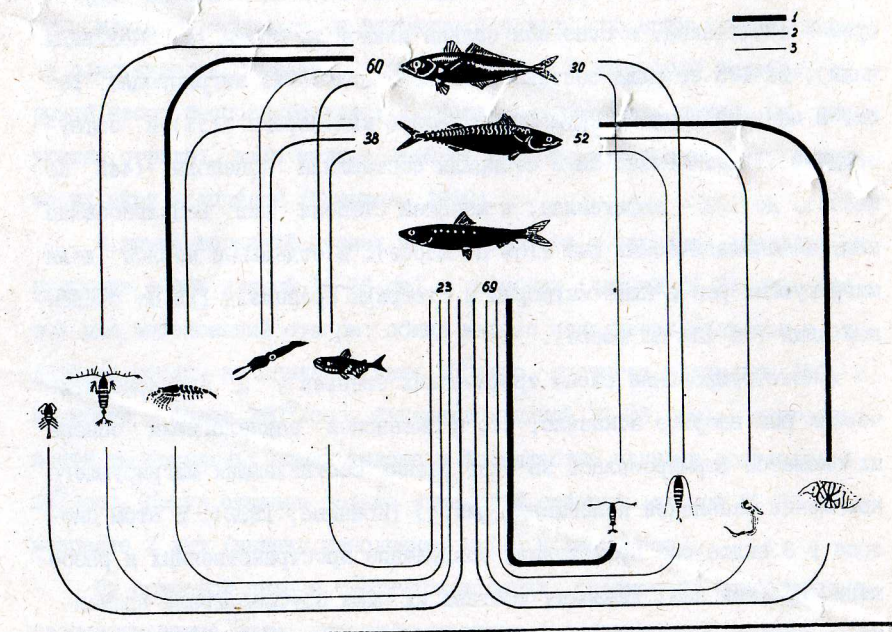


Рис. 4. Схема трофических звеньев, за счет которых формируется биомасса перуанских сардины, скумбрии и ставриды в океанской эпипелагиали. Толщина стрелок соответствует значению кормовых объектов в пище потребителя: 1 - более 30, 2 - 10-20, 3 - до 10% (по массе). Арабские цифры - доля компонентов данного звена в составе пищи потребителя (масса, %).

*Coquasaeus* - около 1/5 всей пищи ).

Биомасса скумбрии и ставриды формировалась за счет крупных форм мезопланктона, а также макропланктона мигрирующего комплекса, включая короткоцикловых рыб. Главные жертвы скумбрии в океанской пелагиали - оболочники, в основном всеядные сальпы длиной до 30 мм (более 1/3 всей пищи). В ее пище существенна доля 3-х консументов 2-го порядка, которых она потребляла в равной степени (в сумме около 40%): эвфаузиид *Euphausia mucronata*, кальмаров *Aburriopsis affinis* с мантией длиной 5 см и рыб.

Ставрида в отличие от скумбрии формировала основу биомассы за счет консументов 2-го порядка (60%). Степень утилизации ставридой эвфаузиид *Euphausia mucronata* длиной 20-25 мм (около 30%) равна суммарной доле крупных хищных копепод (виды родов *Euchaeta* и *Candacia* длиной 3-6 мм) и рыб. Со звена всеядных ставрида получала около 1/3 жертв, в основном крупных копепод-эврифагов (виды рода *Eucalanus* длиной 3-6 мм).

Основные рыбы-жертвы скумбрии и ставриды - наиболее многочисленные представители океанского мезопелагического мигрирующего комплекса, составляющего основу звуко рассеивающих слоев. В спектре питания скумбрии и ставриды встречены представители 7 семейств рыб, общими оказались представители *Photichthyidae* и *Mystophidae* длиной 5 - 6 см, ( у скумбрии - 2/3, у ставриды - более 4/5 всех рыб - жертв ). Среди фотихтиевых в желудках обеих рыб найдена *Vinciguerrria lucetia*, из светящихся анчоусов в пище скумбрии обнаружены представители 4, ставриды - 5 родов, общими оказались представители родов *Ceratascorelus* и *Gymnoscopelus*. Кроме винцигуэриий и миктофид скумбрия питалась икрой рыб, в основном перуанской ставриды (до 1/5 всех рыб), ставрида - личинками рыб, главным образом семейств *Photichthyidae* и *Clupeidae* (1/10 всех рыб-жертв). Скумбрия получала энергетически выгодный корм - икру перуанской

ставриды в талассной зоне хребта Наска, охотясь за сальпами, которые вегетативно размножились и фильтровали эту икру. В талассной зоне численность икры ставриды в это время была на порядок выше, чем в океанской эпипелагиали.

Итак, по положению в трофической системе океанской эпипелагиали сардина располагается на 3-ем трофическом уровне – консументов 2-го порядка. Ставрида занимает место у нижней границы 4-го трофического уровня – консументов 3-го порядка. Скумбрия, хотя доля рыб-жертв в ее пище достигает того же порядка, что и у ставриды, в трофической системе размещается несколько ниже ставриды, получая основную часть пищевой энергии с нижнего звена – всеядных.

**Заключение.** Определение трофического статуса у основных представителей неритических ихтиоценов Перуанского течения позволяет резюмировать следующее. Вопреки традиционным представлениям, в шельфовой зоне структура трофической системы оказалась сложной. Здесь вырисовываются 2 трофические цепи, начинающиеся от фитопланктона. Одна цепь, преимущественных зоопланктофагов включает 3 трофических уровня, на ее вершине располагаются анчоус, сардина и скумбрия. Вторая трофическая цепь, вершину которой занимают ставрида и мерлуза, включает 4 трофических уровня.

У перуанского анчоуса длина пищевой цепи может кратковременно изменяться во временном интервале (например, на протяжении суток) от 2 до 4 уровней в зависимости от наличия подходящих жертв и при смене океанографической обстановки, что определяется ярко выраженной временной и пространственной разнородностью пятен планктона и способностью анчоуса изменять трофический статус от облигатного фитофага до потребителя макропланктонных рыб (короткоцикловых мигрирующих винцигуэрий) и наоборот. Сардина, питаясь в основном мелким "растительным" мезозoopланктоном (копеподами и оболочниками), находится ближе к нижней границе 3-го трофического уровня,

чем скумбрия, которая располагается у верхней границы 3-го трофического уровня, формируя биомассу в основном за счет крупного мезопланктона (эффаузиид).

Ставрида и мерлуза располагаются у противоположных границ 4-го уровня. Ставрида находится ближе к нижней границе и создает за счет рыб-жертв значительную часть биомассы (в отдельные месяцы нагула). Мерлуза занимает место у верхней границы 4-го уровня. Она становится облигатным ихтиофагом по мере роста (рыб-жертвы – единственный источник энергии у взрослой мерлузы длиной более 50 см в возрасте старше 5 лет).

Высокая пластичность питания перуанского анчоуса и целый ряд его способностей, включая морфологические особенности строения желудка, использование в пищу организмов нескольких трофических уровней (от продуцентов до консументов 2-го и 3-го порядков), переход на выбор энергетически выгодного корма и охоту за крупными массовыми и высококалорийными жертвами в районах их наибольшей концентрации (у материкового склона и мористее), позволяют анчоусу в отличие от сардины в короткий срок достигать огромной биомассы (для сравнения максимальный улов перуанского анчоуса – 13 млн. т, сардины – 6 млн. т). Этот вывод подтверждают новые представления об огромном репродуктивном потенциале анчоуса. В зависимости от океанографической обстановки он способен изменять активность нереста: прекращать или постоянно нереститься, выметывая порцию икры каждую неделю (Андрианов, 1991).

Разный уровень биомассы анчоусов и сардин обусловлен различиями пищевых ниш, включая различия размерного состава жертв (анчоус откармливается макропланктоном, в том числе мигрирующими рыбами длиной до 5 см, сардина – представителями мезопланктона длиной до 2 см), наряду с другими особенностями жизненного цикла, включая продолжительность жизни (анчоус живет 4 года, вырастает в длину до

20 см; сардина живет 10 лет, достигает в длину 40 см), возраст созревания рыб (анчоус созревает на I-м году жизни, сардина - в 2-3 года), особенности воспроизводства (разная репродуктивная емкость, в том числе число порций выметанной икры).

На мой взгляд, экологические перестройки в ихтиоценозах шельфа Перуанского апвеллинга обязаны антропогенному фактору. При разрушении запаса перуанского анчоуса под влиянием интенсивного промысла в начале 70-х годов его пищевую нишу могли занять 2 вида рыб: сардина, потребитель мелкого мезопланктона и ставрида младшего возраста (в возрасте 2-4 лет). Эта ставрида, судя по моим данным, как и взрослый анчоус, способна откармливаться интерзональным мезо- и макропланктоном, включая мигрирующих рыб. Увеличение численности ("вспышки") у сардины и ставриды разобщено во времени и пространстве. Сардина в этот период заселяет нерестилища анчоуса по всему побережью Перу, нерест ставриды происходит только в южной части шельфа. Сардина, выходя на нагул в океанскую пелагиаль за пределы материкового склона, как и на шельфе, использует в пищу мелкий мезопланктон. Ставрида младшего возраста в обоих биотопах использует в пищу крупный мезопланктон, а также макропланктон, включая мигрирующих рыб.

Принадлежность псевдонеритических рыб к разным сообществам, следовательно, биотопам шельфовой зоны, выявленная по отношениям хищник-жертва, определяет причины их инвазии в океанскую эпипелагиаль. Эти причины видоспецифичны, их природа различна. Миграции взрослой ставриды (длиной 32 - 36 см и более в возрасте 4 года и старше) в океанскую пелагиаль к шельфам Новой Зеландии и Тасмании обусловлены, на мой взгляд, 2 причинами. В шельфовой зоне Перуанского апвеллинга ставрида - член пелагического сообщества, степень связи с донным сообществом у нее невелика. В отличие от мерлузы она не выносит дефицита кислорода и избегает участки шельфа с

сероводородным заражением. Для нагула ставрида использует 2 биотопа - неритическую и океанскую эпипелагиаль. Взрослая ставрида (в возрасте 4 года и старше) на шельфах Перу и Чили и на прилежащих к ним участках океанской пелагиали не находит энергетически выгодного корма. За зоной Перу, где ставрида проводит зимне-весенний период (июль-декабрь), как и в шельфовой зоне, нагул отмечен только у молодой ставриды (длиной 22-26 см в возрасте 2 лет). Здесь, как и за зоной Чили, где ставрида обитает круглый год, рыбы старшего возраста, по моим данным, практически не питались (общий индекс наполнения желудков не превышал 30 ‰) (Кончина, 1992), что подтверждают и литературные данные (Ермолович, 1988). У такой ставриды наблюдали откорм на отдельных участках нотальной зоны Центральной Пацифики (Горбатенко, 1988) и в другой сезон - в летне-осенний период (февраль-март), где в это время года велика концентрация макропланктона, салпы и звфаузиид - основного корма ставриды в этом районе (индекс наполнения составлял 93-174 ‰).

По последним представлениям, выход ставриды в открытый океан носит сезонный характер (Serra, 1991): взрослые рыбы уходят в океанскую пелагиаль за пределы чилийских вод для нереста и проводят там весну и лето (сентябрь-март), затем на осень и зиму (апрель-август) они возвращаются на нагул в зону шельфа. Такой цикл миграций избавляет ставриду от пресса хищников, главным образом собственных сородичей, способных на шельфе уничтожить ее молодь (икру и личинок), а также снижает конкуренцию с другими неритическими видами рыб. Вопреки этим представлениям, по моим данным, инвазия ставриды в океанскую пелагиаль служит расширению ее нагульного и нерестового ареала: взрослые рыбы уходят в океан в поисках пастбищ. Здесь в весенне-летний период (август-март) происходит их интенсивный нерест, несмотря на наличие прессы многочисленных хищников. Взрослая ставрида не возвращается на шельф для нагула: она



откармливается в нотальной зоне Центральной Пацифики в осенне-зимний период (март-август). Одним из защитных механизмов для молоди (мальков и сеголеток) ставриды в океанской пелагиали от выедания хищниками, по моим данным, служат скопления крупных медуз рода *Chrysaora*, колокол которых, как и колонии крупных пирсом, молодь ставриды использует убежищами.

Перуанская скумбрия, как и ставрида, использует для нагула 2 биотопа: неритическую и океаническую эпипелагиаль (Кончина, 1982, 1990). В отличие от ставриды у скумбрии выход в океанскую пелагиаль - сезонная адаптация, свойственная пополнению нерестового стада (рыбы длиной 26-34 см в возрасте 2-4 лет), ее нагул в океанской эпипелагиали не сопряжен с годами Эль-Ниньо. В зимне-весенний период у таких рыб происходит сезонное "расширение" пищевой ниши: переход от зоопланктофагии на шельфе к факультативной ихтиофагии в океанской эпипелагиали. Выходя в океанскую пелагиаль, скумбрия получает доступ к высококалорийным кормовым ресурсам - макропланктону океанского мезопелагического мигрирующего комплекса (кальмарам, эвфаузидам, оболочникам, рыбам).

При катастрофическом Эль-Ниньо (например, 1982-1983 гг.) благоприятные условия для нагула скумбрии и ставриды младшего возраста возможны в талассобатиальной зоне (хребет Наска), где, по моим данным, оба вида интенсивно питались мезо- и макропланктоном океанских мигрирующих сообществ: скумбрия - сальпами и кальмарами, ставрида - эвфаузидами, гипериидами и рыбами (светящимися анчоусами) (Кончина, 1990).

Перуанская мерлуза, по моим данным, использует для нагула 3 биотопа. На шельфе она в равной мере откармливается в пелагиали и эпибентали. Ее пополнение (рыбы младшего возраста длиной 38-42 см) может использовать для нагула и 3-й биотоп - океанскую эпипелагиаль (до 160 миль от берега), где для них источником пищевой энер-

гии служили мигрирующие рыбы - винцигуэррии (Кончина, 1983). Возможно, для мерлузы выход в океанскую пелагиаль служит механизмом переживания последствий катастрофических Эль-Ниньо.

В настоящее время перуанские сардина, скумбрия и ставрида - существенный компонент океанского пелагического ихтиоценоза. На мой взгляд, они вносят новый механизм перераспределения пищевой энергии в океанских трофических системах (эпи-, мезо- и батипелагической), нарушая традиционный "клапан безопасности" ее переноса только вниз на глубину. Охота за псевдонеритическими рыбами, в частности перуанской ставридой, использующей в пищу мезопелагических мигрирующих кальмаров и рыб, обеспечивает крупных эпипелагических хищников, например длинноперых тунцов *Thunnus alalunga* (Kawahara et al., 1988; Bailey, 1989), пищей за счет океанических мезопелагических сообществ.

До сих пор существовали только экспертные оценки выедания перуанского анчоуса хищниками в шельфовой зоне Перу, предполагали, что от хищников за год погибает 6-11 млн. т (Jordan, 1976). Среди хищников анчоуса известны птицы (бакланы, олуши и пеликаны), морские млекопитающие (в основном морские львы), кальмары, хищный зоопланктон (в первую очередь щетинкочелюстные) и рыбы (13 видов). Среди рыб к хищникам анчоуса относят тунцов (желтоперого, альбакора и полосатого), пеламиду, снаэка, из масляных рыб - кохинобу *Seriolaella violacea*, а также акулу-скватину и палтуса, скумбрию и ставриду, крупных донных горбылевых рыб - корвину *Sciaena gilberti* и лорну *S. deliciosa* (Jordan, 1976; Santander, 1976). Питание большинства этих рыб-хищников вообще не изучали. Предполагали, что только пеламида выедает в год около 1 млн. т анчоуса (Jordan, 1976).

Я впервые показала, что 3 вида рыб, включая скумбрию, ставриду и мерлузу, могут влиять на состояние популяции перуанского ан-

чоуса (Кончина, 1982, 1983). Небольшая доля его выедания в период моих исследований (у скумбрии - менее 3%, у ставриды - 6%, у мерлузы - 16% всей пищи по массе) связана с резким снижением его запаса на шельфе Перу (перелов при катастрофическом Эль-Ниньо 1972-1973 гг.). Скумбрия и мерлуза могут также влиять на численность поколений мерлузы, выедавая ее молодь. Доля каннибализма в популяции мерлузы, не подверженной влиянию промысла, достигала 8% (от съеденных жертв), потребление молоди своего вида характерно с первого года жизни для рыб всех возрастов, убеждая, что каннибализм - один из механизмов регулирования ее численности.

По моим представлениям, в океанской эпипелагиали пополнение перуанской ставриды (икра, сеголетки, годовики) подвержено прессу хищников с большой биомассой, входящих в состав разных сообществ: макропланктона (сальпы) и нектона (перуанская скумбрия, длинноперый тунец). Нектонные хищники охотились за молодь ставриды 1981-1982 гг. и 1985-1986 гг. рождения, т.е. по предположению, 2-х урожайных поколений (Назаров, Нестеров, 1990). За зоной Перу в таласной зоне хребта Наска, где в 1983 г. отмечен интенсивный нерест перуанской ставриды, ее икру выедали скопления вегетативно размножающихся сальп (длина взрослых сальп 10-30 мм) (Кончина, 1985, 1990). Нагуливаясь на сальпах, перуанская скумбрия получала одновременно энергетически выгодный корм - икру перуанской ставриды (до 1/5 от всей пищи). Скумбрия питалась также сеголетками ставриды (длиной до 9 см) многочисленного поколения 1981-1982 гг. рождения (Кончина, 1990), в нотальной зоне Центральной Пацифики длинноперые тунцы нагуливались на молоди (сеголетках и годовиках) ставриды 1985-1986 гг. рождения (Bailey, 1989).

Исследования отношений хищник-жертва по новому поднимают вопрос о желетелем зоопланктоне, особенно оболочниках, включая апшендикулярий и сальп, как важном сезонном кормовом ресурсе и од-

новременно хищниках 2 видов псевдонеритических рыб в океанской пелагиали. Здесь оболочники, особенно сальпы, создают кратковременные скопления огромной плотности благодаря сложному циклу и большой скорости размножения (Madin, 1974; Harbison, 1982), в силу чего сейчас их рассматривают основными концентраторами органического вещества в этих экосистемах (Одум, 1986).

По моим данным, в океанской пелагиали весной в разные годы оболочники, главным образом сальпы, служили главным кормом для сардины и скумбрии. Период нагула рыб на сальпах совпадал с периодом вегетативного размножения у этих беспозвоночных, когда образуются агрегации многочисленных особей. Нагул на сальпах энергетически выгоден рыбам: скумбрия, охотясь за сальпами, одновременно получала икру перуанской ставриды, которую фильтровали размножающиеся сальпы (Кончина, 1990).

Вопреки традиционным представлениям изучение отношений хищник-жертва в неритических ихтиоценозах убеждает, что пусковой механизм перестроек в сообществах рыб шельфа - антропогенный фактор (интенсивный промысел), а отнюдь не нарушения океанографической обстановки под влиянием Эль-Ниньо разной мощности, как считали многие годы. Наш результат подтверждают исследования пульсаций численности у макробентоса Перуанского течения, включая высшие водоросли и моллюсков (Castilla, Camus, 1991). Человек, как ключевой хищник при интенсивной эксплуатации морских животных нарушает сложившиеся отношения хищник-жертва, являясь основным фактором, определяющим флуктуации их численности. Эль-Ниньо не имеет прямого отношения к смене видов-доминантов на шельфе, хотя нельзя отрицать возможность его влияния на урожайность поколений у рыб. Полагают, что совпадение сроков Эль-Ниньо с периодом созревания годовиков у рыб или его проявление до созревания производителей обуславливает появление неурожайных поколений у рыб (Shannon et al.,

1986).

Для решения поднятых вопросов необходима разработка многовидового подхода для изучения отношений хищник-жертва всех звеньев трофической сети от первичных консументов до крупных хищников, включая птиц и морских млекопитающих. В выполнение международных комплексных рыбохозяйственных проектов необходимо внести коррективы с обязательным учетом 3 моментов, в том числе: 1) одновременность периодов исследований шельфа и участков океанской пелагиали за его пределами, 2) унификацию сбора фактического материала по питанию морских животных и 3) унификацию методов его обработки, приняв за основу программу ИКЕС для Северного моря в 1981 г. (Daan, 1983, 1986).

#### 5. БЕНГЕЛЬСКИЙ АПВЕЛЛИНГ: ОТНОШЕНИЯ ХИЩНИК-ЖЕРТВА ПОПУЛЯЦИИ ПРОМЫСЛОВЫХ РЫБ

Современные знания по основным вопросам биологии, особенно отношениям хищник-жертва, даже для наиболее многочисленных видов ключевых хищников Бенгельского течения, в том числе морских птиц, китов, ластоногих, кальмаров и рыб, фрагментарны, что подтолкнул Международный симпозиум "Трофическое функционирование Бенгельских экосистем", который состоялся в ЮАР в 1991 г. (Кончина, 1992). В настоящее время основные промысловые виды рыб, преобладающие по биомассе и численности в неритической зоне этого течения - капские ставрида и мерлуза, вылов которых квотировался Международной комиссией по рыболовству в Юго-Восточной Атлантике (ИКСЕАФ) во всех районах конвенционного промысла от 17° до 28° ю.ш. Лишь с конца 70-х годов в связи с повышенным интересом к охране ресурсов рыб Бенгельского течения стали уделять пристальное внимание исследованию экологии этих 2 видов рыб, особенно изучению питания ценного

объекта донного промысла - капской мерлузы (Chlapowski, 1977; Assorov, Kalinina, 1979; Macpherson, 1980; Prenski, 1980; Krzeptowski, 1982; Andronov, 1983; Konchina, 1986, 1989; Кончина, 1989). Появились работы с расчетом суточного потребления пищи мерлузы и подходами к оценкам естественной смертности в ее популяции с учетом внутри- и межвидового хищничества, в том числе доли каннибализма (Prenski, 1980, а и b; Leonart et al., 1985) или выедания мерлузы отдельными рыбами-хищниками (Macpherson, 1983, 1985).

Оригинальный материал по распределению и экологии питания этих 2 видов рыб на фоне обобщения литературных данных по состоянию изученности их популяций позволил мне впервые выявить принадлежность этих рыб к определенным сообществам и определить их трофический статус. Материал уникальной суточной станции, в выполнении которой в 1988 г. автор принимал участие, включающий 8 видов из многовидового комплекса рыб эписбентали, впервые позволил рассмотреть суточные особенности распределения и питания у капских ставриды и мерлузы, а также других ценных промысловых рыб, в том числе снэка, большеглазого зубана *Dentex macrophthalmus* и морского петуха *Chelidonichthys capensis* (Konchina, 1989).

Общие черты жизненного цикла основных промысловых рыб. Капская ставрида *Trachurus trachurus capensis* в последние годы составляла основу многовидового пелагического промысла (кошельковыми неводами и разноглубинными тралами) во всех районах конвенционного рыболовства у берегов Намибии (районы I.3 - I.5 ИКСЕАФ). Эта ставрида населяет неритическую зону Юго-Восточной Атлантики, включая отмель Агульяс, встречаясь и у берегов Юго-Восточной Африки (Komrowski, 1975; Шабонеев, 1980). До 1971 г. запас ставриды оценивался на уровне 0,5 млн. т, после появления урожайных поколений 1970 г. и 1971 г. рождения ее запас вырос до 2,3 млн. т (Troadec et al., 1980). Ставрида является длиннопериодической рыбой, живет 10

лет, в уловах встречаются рыбы в возрасте от 2 до 10 лет ( Babayan et al., 1983 ). Капская ставрида созревает в возрасте 2-х лет при длине более 20 см, рыбы длиной более 25 см все половозрелые (Andronov, 1983). Сведения о составе пищи капской ставриды содержатся в ряде работ (Липская, 1972; Andronov, 1983; Kompowski, Slosarczyk, 1976; Krzeptowski, 1982). По этим данным, взрослая ставрида - факультативный ихтиофаг, основу рациона взрослых рыб составляют эвфаузииды, рыбы служат второстепенным кормом. У молоди ставриды длиной 13-20 см в возрасте 1-2 года основу пищи составляют copeподы. Основной откорм у ставриды происходит у дна в светлое время суток.

На шельфе Намибии и ЮАР основу донного промысла составляет капская мерлуза. Район Бенгельского течения населяют 3 вида мерлуз, внешне очень похожих: ангольская *Merluccius merluccius polli*, капская *M. capensis* и глубоководная *M. paradoxus*. Из-за трудности разделения мерлуз до вида, особенно в уловах промысловых судов, традиционная оценка запаса этих рыб до сих пор проводится на уровне рода, т.е. для капской и глубоководной мерлуз дается одна общая цифра вылова (Babayan et al., 1985). Капская мерлуза, обитает вдоль всего шельфа Юго-Западной Африки, включая банку Агульяс, от мелководий у берега до глубины 600 м (Kawahara, Nagai, 1980). Мерлуза - позднеосзревающая и долгоживущая рыба, ее особи живут до II лет, достигая длины 96 см и массы 4 кг. Самки и самцы не различаются по темпу роста и продолжительности жизни (Chlapowski, 1982). Предполагается, что созревание у этого вида происходит в возрасте 3 лет по достижении длины более 30 см, все рыбы длиной более 40 см в возрасте 4 года половозрелые (Prenski, 1980, a; Krzeptowski, 1982). Личинок капской и глубоководной мерлуз не различают. Судя по появлению в планктоне только что вылупившихся личинок, нерест происходит в весенне-летний период Южного

полушария (с сентября по апрель), особенно в районе Уолфиш-Бей (23° ю.ш. ). Пик нереста отмечен весной, в сентябре-ноябре (Chlapowski, 1982), второй, более слабый пик приходится на осень (апрель-май) (Assorov, Kalinina, 1979). Личинки проводят в пелагиали 1,5 - 2,5 мес., затем происходит оседание мальков на дно. Предполагается, что молодь длиной 15-30 см в возрасте до 3 лет ведет стайный образ жизни (Prenski, 1980, a).

**Трофический статус видов-доминантов шельфовой зоны.** По обобщенным литературным данным и оригинальному материалу (Konchina, 1986, 1987, 1989 a, b), у капских ставриды и мерлузы пластичность питания высока, велика пространственная и временная динамика интенсивности питания и состава пищи. У капской ставриды спектр питания включает беспозвоночных (6 таксономических групп не ниже уровня отряда) и рыб. Ставрида занимает нишу факультативного ихтиофага, основу ее пищи составляют эвфаузииды.

По моим данным, капская ставрида входит в состав бентопелагического ихтиоцена, совершает суточные вертикальные миграции: днем держится в придонном слое, ночью поднимается к поверхности (Konchina 1986, 1989). У ставриды изменчив суточный ритм питания, сезоны и биотопы нагула. Согласно бытующим представлениям, ставрида в летний период может питаться днем в придонном слое (Липская, 1972; Andronov, 1983). Мои исследования, включая суточную станцию, убеждают, что летом и осенью нагул у ставриды происходил в темное время суток у поверхности или в толще воды. Она охотилась за мигрирующими ракообразными (эвфаузиидами *Euphausia hanseni*, креветками *Pasiphaea semispinosa*) и рыбами (светящимися анчоусами рода *Diaphus*). Судя по уловам трала Айзекса-Кидда, эти жертвы ставриды - преобладающий компонент планктонных сообществ Бенгельского апвеллинга, в темное время суток они образуют значительные концентрации у поверхности воды.

У капской мерлузы спектр питания разнообразен, он включает беспозвоночных (II таксономических групп не ниже уровня отряда) и рыб (представителей 8 семейств) из разных сообществ шельфовой зоны и материкового склона (пелагического, бентопелагического и бентического). Главные жертвы капской мерлузы - ракообразные (главным образом эвфаузииды) и мелкие короткоцикловые рыбы, особенно из семейств Mусторhidae и Gobiidae, а также молодь своего вида (Konchina, 1989; Konchina, 1986, 1989).

Пространственная и временная динамика состава пищи и интенсивности питания у мерлузы чрезвычайно изменчива. Мерлуза начинает охотиться за молодь своего вида с I-го года жизни, каннибализм отмечен у мерлузы длиной 20 см (Davies, 1949; Konchina, 1989). Капская мерлуза занимает пищевую нишу факультативного ихтиофага, у которого по мере роста происходит переход к облигатной ихтиофагии. По моим данным, в отдельные сезоны в разные годы на отдельных участках шельфа годовики и 2-годовики капской мерлузы питались исключительно рыбами.

Таким образом, вопреки традиционному представлению (Prenski, 1980, a, b), каннибализм не служит индикатором внутривидовой конкуренции в популяции капской мерлузы. Подобно другим видам мерлуз, включая калифорнийскую и перуанскую, капская мерлуза охотится за молодь своего вида с первого года жизни по достижении длины 20 см (Davies, 1949; Chlapowski, 1977). Я полагаю, что каннибализм является адаптацией, свойственной всем видам рода *Merluccius*, и служит одним из механизмов регуляции их численности, как предполагали Эдвардс и Бауман (Edwards, Bowman, 1979). Эта гипотеза справедлива и для капской мерлузы: каннибализм в ее популяции отмечали в 40-е года, когда популяция мерлузы не подвергалась прессу промысла (Davies, 1949). Особенно высока доля каннибализма в популяции капской мерлузы в районах совместного обитания молодых и взрослых особей

(Macpherson, 1980; Andronov, 1983; Lleonart et al., 1985). По моим данным, летом взрослая мерлуза (длиной более 40 см) питалась годовиками своего вида (длиной 20-23 см) в районах их наибольшей концентрации. С прессом хищников были связаны необычные особенности распределения капской мерлузы: годовики мерлузы обитали у кромки шельфа на большей глубине, чем рыбы старших возрастов (Konchina, 1989).

**Заключение.** Для экосистем Бенгельского течения представления об обязательной растительности капских анчоуса, сардины и бордатого бычка основаны на выводах работ, в которых для обработки питания рыб использован метод частоты встречаемости (King, MacLeod, 1976; Crawford et al., 1985). Эти выводы также несостоятельны, как и для перуанских видов сельдевидных рыб. По последним данным с использованием весового метода обработки питания рыб выявили, что главная пища капского анчоуса - мезопланктон (копеподы и эвфаузииды), за которыми анчоусы селективно охотились, фитопланктон служил случайной пищей (James, 1987; James, Findlay, 1989). Вопреки бытующему представлению о питании анчоусов днем, основной период откорма у рыб происходил вечером, в течение суток отмечены дополнительные периоды приема пищи, характерные для рыб-планктофагов.

В Бенгельском апвеллинге, также как у берегов Перу, капские анчоус и сардина способны изменять трофический статус кратковременно на протяжении суток. Однако на шельфе Бенгельского течения анчоус не выходит к кромке шельфа и мористее, сардина и ставрида не выходят в океанскую эпипелагиаль за пределы материкового склона. У капской ставриды больше связь с дном, чем у перуанской ставриды, она - бентопелагический вид.

Мой материал опровергает бытовавшее представление, что капская ставрида получает энергию пищи из донных сообществ (Липская, 1972; Andronov, 1983). В отличие от перуанской ставриды она явля-

ется временным членом пелагического сообщества, использует для нагула 2 биотопа: пелагиаль и эпибенталь (придонный слой), питается мигрирующими животными (ракообразными и рыбами), степень связи с неритической зоной у капской ставриды теснее, чем у перуанской ставриды.

Обобщение литературных данных и оригинального материала убеждает в преждевременности количественных расчетов для популяции капской мерлузы. Из-за недостатка фактических данных и отсутствия представлений по важнейшим вопросам ее биологии, включая состав пищи, суточные особенности распределения и питания, а также интенсивность, сроки и биотопы нагула, количественный расчет возможен только по целому ряду допущений и грубой экстраполяции. Исследователи объединяли материал разнопланово, использовали разные методы камеральной обработки и расчетов, даже основных жертв мерлузы определяли с небольшой точностью - до рода или семейства (Konchina, 1989; Кончина, 1989). Из-за отсутствия суточных сборов материала по питанию мерлузы при расчете доли каннибализма материал, собранный за несколько месяцев и на разных участках шельфа, считали за 1 сутки (Prenski, 1980, a), т.е. просто группировали согласно временному интервалу суток.

В преждевременности количественного расчета выедания жертв на популяционном, не говоря об экосистемном уровне, для экосистем Бенгельского течения убеждают следующие данные. С одной стороны, для всех крупных хищников, включая морских птиц, морских млекопитающих (китов и тюленей), кальмаров и рыб получена величина выедания за год - 18 млн. т пищи, с другой стороны, для одного вида рыб - капской мерлузы только северной части Бенгельского шельфа - 11 млн. т пищи (Кончина, 1992).

Для количественного расчета хищничества в популяциях морских животных необходима разработка унифицированного сбора и обработки

фактического материала. Прототипом исследований в будущем может служить уникальный эксперимент, выполненный в рамках ИКЕС в Северном море (Daan, 1986, 1987), по включению отношений хищник-жертва в модели многовидового виртуально-популяционного анализа (МВВПА).

На мой взгляд, по сравнению с близкими видами Бенгельского течения, капскими ставридой и мерлузой, перуанские ставрида и мерлуза более эврибионтны и пластичны. На шельфе Перуанского апвеллинга спектр питания у этих видов шире, ставрида откармливается (основной откорм) в пелагиали, использует зонами нагула неритическую и океаническую пелагиаль. Мерлуза на шельфе Перуанского течения - бентопелагический вид, в равной мере использует для нагула 2 биотопа неритической зоны: пелагиаль и эпибенталь (шельф), иногда ее молодь выходит на нагул в 3-й биотоп - океанскую эпипелагиаль.

У капской ставриды более тесная связь с неритической зоной, чем у перуанской, она использует для нагула 2 биотопа шельфовой зоны Бенгельского течения: пелагиаль и эпибенталь (шельф). Капская мерлуза в отличие от перуанской также более тесно связана с донным сообществом: она не совершает суточных вертикальных миграций, питается у дна. По-видимому, тесная связь с донными сообществами объясняет отсутствие миграций капской ставриды в океанскую эпипелагиаль, равно как препятствует выходу капской мерлузы за пределы материкового склона.

Учитывая серьезное влияние международного промысла, существовавшего в северной части шельфа Бенгельского течения, на современном уровне знаний вопрос о причинах экологических перестроек в ихтиоценах, т.е. смены видов-доминантов, здесь остается открытым. Сейчас отчетливо прослеживаются 2 случая смены видов-жертв, которые предполагают существенные изменения численности как самих жертв, доминирующих в сообществах шельфовой зоны Бенгельского течения, так и хищников, их выедающих.

Во-первых, в последнее десятилетие (1979-1990 гг.) у морских птиц-олуш южной части Бенгельской экосистемы выявлена смена главных жертв с капских анчоуса и сардины (высококалорийных жертв) на макрелешуку и кальмаров (менее калорийных жертв) и увеличение численности олуш (в 2,7 раза по сравнению с 1956 г.), объясняемое снижением численности хищных рыб (Klages et al., 1991). Во-вторых, в 50-е годы морские котики на шельфе Намибии охотились за кальмарами, капскими сардиной и ставридой, в начале 80-х годов произошла смена жертв на бородатого бычка. После Бенгельского Эль-Ниньо 1984 г. биомасса бычка из-за потепления водных масс снизилась в 3 раза, объясняя снижение численности морских котиков - основного хищника бородатого бычка в 80-е годы (Cruickshank et al., 1991).

По моим данным, летом 1988 г. в северной части шельфа бородатый бычок, несмотря на 3-х разное снижение его биомассы после 1984г. (Cruickshank et al., 1991), служил основной жертвой целого ряда рыб-хищников бентического ихтиоценоза (4 вида), достигающих средних размеров (длиной до 60 см), включая капскую мерлузу младшего возраста, большеглазого зубана, морского петуха *Chelidonichthys capensis* и ската *Raja miraletus* (Konchina, 1989). Здесь весной 1979 г. и осенью 1985 г. бородатый бычок составлял 1/3 пищи у мерлузы младшего возраста (Konchina, 1986), летом 1988г. на этом участке шельфа доля бородатого бычка в пище такой мерлузы увеличилась в 2 раза (Konchina, 1989).

Мой материал утверждает, что пополнение капской ставриды в неритической зоне Бенгельского течения испытывает пресс целого ряда крупных рыб-хищников из пелагического (снэк) и бентического (капская мерлуза, скаты *Raja nascothyncha*) ихтиоценозов, достигающих значительной биомассы (Konchina, 1989). У этих хищников летом 1988 г. в северной части шельфа Бенгельского течения 1- и 2-х

годовики ставриды (длиной 15-21 см) составляли более 70% пищи (по массе), убеждая, вопреки традиционным представлениям, что ярко выраженные отношения хищник-жертва у капских ставриды и мерлузы существовали всегда. Ставрида в 40-е годы служила одной из основных жертв мерлузы в южной части шельфа Бенгельского течения (Davies, 1949). По моим данным, капской ставридой питалась мерлуза всех возрастных групп с первого года жизни (осенью 1985 г. и летом 1988 г.). Доля ставриды в пище мерлузы младшего возраста в обоих случаях составила 1/3 от съеденных жертв (Konchina, 1986, 1989). У мерлузы старшего возраста (длиной более 40 см) ставрида - главная жертва (лето 1988 г. - более 80% по массе). Здесь же, по моим данным, весной 1979 г. ставрида младшего возраста (длиной 18-31 см) была основной жертвой взрослого снэка (длиной 70-99 см).

На мой взгляд, одна из причин смены видов-доминантов в северной части шельфа Бенгельского апвеллинга сводится к следующему. В последнее десятилетие (80-е годы) снижение запаса капской мерлузы, как и многих других донных рыб (Macpherson, Gordo, 1991), из-за увеличения интенсивности промысла способствовало увеличению запаса ее основной жертвы - капской ставриды.

## 6. ВЫВОДЫ

1. В шельфовых водах пассатных апвеллингов сложная структура трофической системы. На шельфе Перуанского апвеллинга вырисовываются 2 трофические цепи. Одна цепь, преимущественных зоопланктофитов, включает 3 трофических уровня, на ее вершине располагаются анчоус, сардина и скумбрия. Вторая цепь, необязательных рыбоядных хищников, состоит из 4-х трофических уровней, ее завершают ставрида и мерлуза.

2. Вспышки численности и высокий уровень биомассы перуанских

анчоуса и сардины определены постоянным, в том числе кратковременным (неоднократно на протяжении одних суток), изменением длины их пищевой цепи в зависимости от наличия подходящего корма и при смене океанографической обстановки: у сардины - от 2 до 3, у анчоуса от 2 до 4 трофических уровней. Огромный уровень биомассы анчоуса по сравнению с сардиной связан с его способностью в отличие от сардины откармливаться в местах наибольшей концентрации его главных жертв - интерзонального мезо- и макропланктона (у кромки шельфа и мористее).

3. Особенности питания служат пусковым механизмом (движущей силой) миграций перуанских псевдонеритических рыб, в первую очередь ставриды, в океанскую пелагиаль. Процессы временной и пространственной динамики распределения (формирования пятен) их жертв, представителей мезо- и макропланктонных сообществ контролируют направление и мощность этих миграций.

4. Перуанская ставрида старшего возраста (в возрасте 4 года и старше) уходит в океан в поисках пастбищ, чему способствуют два обстоятельства: 1) рыбы старшего возраста входят в состав пелагического сообщества шельфовой зоны, их нагул происходит за счет жертв неритического пелагического сообщества, связь с неритической зоной у них невелика; такая ставрида не способна конкурировать с крупными неритическими рыбами-хищниками, например, перуанской мерлузой, которая в отличие от ставриды использует в качестве зон нагула 2 биотопа шельфовой зоны (пелагиаль и придонный слой) и обитает на участках шельфа с низким содержанием кислорода и сероводородным заражением; и 2) на шельфе и вблизи экономических зон Перу и Чили ставрида старшего возраста не находит энергетически выгодного корма, мелкие неритические эвфаузииды, в частности *Nustiphanes simplex*, непригодны для их откорма; откорм ставриды старшего возраста происходит южнее 40° ю.ш. на отдельных участках нотальной

зоны Центральной Пацифики, где сальпы и крупные эвфаузииды мезопелагического комплекса могут создавать значительные концентрации.

5. У прсевдонеритических перуанских рыб, в частности ставриды, в 2 разных биотопах, неритической и океанской пелагиали пространственные ниши совпадают: эти рыбы обитают в верхней эпипелагической зоне (до 200-300 м). Пищевые ниши в разных биотопах у ставриды, напротив, существенно разделены. Ставрида в каждом биотопе использует главным источником энергии компоненты разных сообществ: в шельфовой зоне (на шельфах Перу и Чили) - неритических эпипелагических животных, в океанской пелагиали она создает биомассу за счет животных мезопелагического мигрирующего комплекса, не используя в пищу океанских эпипелагических животных.

6. В шельфовой зоне Перуанского апвеллинга 3 вида рыб - скумбрия, ставрида и мерлуза могут влиять на состояние популяции перуанского анчоуса, 2 вида рыб - скумбрия и мерлуза могут влиять на численность поколений мерлузы. В нотальной зоне Южной Пацифики пополнение перуанской ставриды (икра, сеголетки, годовики) находится под прессом хищников с большой биомассой из сообществ макропланктона (сальпы) и нектона (перуанская скумбрия, длинноперый тунец).

7. Перуанские псевдонеритические рыбы, особенно ставрида, являясь в настоящее время существенным компонентом океанского эпипелагического ихтиоценоза вносят новый механизм перераспределения энергии в океанской пелагиали, где эти рыбы в отличие от шельфа не используют в пищу эпипелагических животных, создавая биомассу за счет мезопелагических мигрирующих сообществ. Крупные океанские эпипелагические хищники (например, тунцы), охотясь, например, за перуанской ставридой, используют пищевую энергию океанского мигрирующего комплекса.

8. Вопреки бытующим представлениям, в неритической зоне Бенгальского течения каннибализм не служит индикатором внутривидовой



конкуренции в популяции капской мерлузы. Канныализм свойственен всем видам мерлуз, представляя один из механизмов регуляции их численности. Пополнение капской ставриды испытывает здесь пресс ряда крупных рыб-хищников, включая снэка, капскую мерлузу и ска-тов. Ярко выраженные отношения хищник-жертва у капских ставриды и мерлузы, по всей видимости, существовали всегда.

9. Один из пусковых механизмов смены видов-доминантов в не-ритических ихтиоцонах пассатных апвеллингов - интенсивный промысел. В неритической зоне Перуанского течения интенсивный промысел, разрушив запас перуанского анчоуса, способствовал занятию его экологической ниши 2-мя видами рыб: сардиной и ставри-дой младшего возраста (в возрасте 2-4 лет). В ихтиоцонах Бен-гельского течения интенсивный промысел нарушил отношения хищник-жертва: снизив запас капской мерлузы способствовал увеличению запаса ее основной жертвы - капской ставриды.

10. В будущем для изучения проблемы хищничества (отношений хищник-жертва) в ихтиоцонах пассатных апвеллингов, составляющей ключевое звено для разработки моделей по управлению рациональным промыслом методом многовидового виртуально-популяционного ана-лиза (МВВПА) и долгосрочного прогнозирования запасов рыб, необ-ходима разработка и проведение экосистемных морских исследований с корректировкой международных программ, включая 3 основных направ-ления: 1) единовременный период сбора материала по питанию рыб в разных биотопах: на шельфе и в океанской пелагиали, 2) унифика-цию методик сбора полевого материала и 3) унификацию методов обра-ботки и анализа собранного материала. Прототипом таких исследова-ний может служить программа ИКЕС для Северного моря (Daan, 1986, 1987).

#### СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Distribucion y estado biologico de los peces en la costa del Peru durante el invierno 1972. Ins. del Mar del Peru. Ser. Informes Especiales. 1972. No. IM-128, p. 132-192 (Co-author: A.D.Druzhinin).

2. Distribucion y estado biologico de los peces frente a la costa del Peru durante la primavera 1972. Inst. del Mar del Peru. Ser. Informes Especiales. 1973. No. IM-129, p. 64-227 (Co-authors: A.D.Druzhinin, A.N.Kotliar, A.V.Kvitchenko).

3. Informacion sobre la distribucion y estado biologico de los peces. Inst. del Mar del Peru. Ser. Informes Especiales. 1973. No. IM-130, p. 13 - 38 (Co-authors: A.D.Druzhinin, A.N.Kotliar, A.V.Kvitchenko).

4. Distribucion y estado biologico de los principales peces comerciales del Peru. Inst. del Mar del Peru. Ser. Informes Especiales. 1973. No. IM-131, p. 32-46 (Co-author: A.D.Druzhinin).

5. Некоторые данные о питании перуанской ставриды *Trachurus symmetricus murphyi* (Nichols). Вопросы ихтиологии. 1978. Т. 18, вып. 4(III), с. 774-777.

6. Trophic interrelations of hake and jack mackerel in ecosystems of Peruvian coastal upwelling. Symposium on the study of main factors which govern functioning of marine ecosystems. 1978. Tallin, USSR, June 5-10, 1978. Moscow, VNIRO, p. 46-47.

7. Питание перуанской ставриды *Trachurus symmetricus murphyi* (Nichols). Вопросы ихтиологии. 1979. Т. 19, вып. 5(II8), с. 829-839.

8. Перуанская ставрида - факультативный хищник экосистемы при-брежного апвеллинга. Вопросы ихтиологии. 1980. Т. 20, вып. 5(124), с. 820-835.

9. Питание перуанской скумбрии *Scomber japonicus peruanus* (Jordan et Hubbs). Вопросы ихтиологии. 1982. Т. 22, вып. 6, с. 996-1005.

10. Перуанский шельф: перспективы рыбохозяйственных исследо-ваний. I-й Национальный конгресс инженеров по рыболовству, 15-19 ноября 1982 г. 1982. Лима, Перу ( № 10/384 от 16.II.1982 г. УВС Минрыбхоза СССР ), с. I-II (Соавтор: С.А.Евсеев).

II. Трофические отношения факультативных хищников экосистемы перуанского апвеллинга. Сб.: "Биопродуктивность экосистем апвеллин-гов". 1983. ИОАН СССР, М., с. 124-134.

12. Пищевая ниша мерлузы *Merluccius gayi* (Guichenot) (Merlucciidae) и ставриды *Trachurus symmetricus* (Ayres) (Carangidae) в трофической системе прибрежного апвеллинга. Вопросы ихтиологии. 1983. Т. 23, вып. 2, с. 269-279.

13. Main trophic relations of redfishes in the Northwest Atlantic. NAPO, Fifth Annual Meeting. 1983. September 1983, SCR Doc. 83/1X/75, Serial No. N741, p. 1-24.

14. Основные трофические связи морских окуней *Sebastes mentella* Travin и *S. fasciatus* Storer (Scorpaenidae) Северо-Западной Атлантики. Вопросы ихтиологии. 1985. Т. 25, вып. 6, с. 973-985.

15. Экология питания nektonных рыб. Сб.: "Питание и обеспеченность пищей рыб на разных стадиях развития как фактор формирования их численности, роста и скоплений". 1985. ОНТИ ВНИРО, М., с. 57-70.

16. Results of a scientific cruise in the Southeast Atlantic (off Namibia) in March-June 1985. Colln scient. Pap. int. Commn SE. Atl. Fish. 1986. ICSEAF, 13 (1), p. 75-76 (Co-authors: V.M. Belkovich, A.S. Kazmin, V. Ja. Kitain, N.V. Kucheruk, K.N. Nesis, Yu.A. Rudjakov).

17. Distribution and feeding of the South African horse mackerel and hake in the Namibian shelf waters. Colln scient. Pap. int. Commn SE. Atl. Fish. 1986. ICSEAF, 13(11), p. 7-18.

18. Population state of South African hake in the Benguela upwelling as influenced by predation. ICSEAF, Seventh Meeting. 1986. Las Palmas, December 1986, SAC/86/S.P./38, p. 1-36.

19. Специальная сессия о трофических взаимоотношениях морских рыб Северо-Западной Атлантики, включенных в регулируемый промысел. Вопросы ихтиологии. 1987. Т. 27, вып. I, с. 179-181.

20. О структуре трофической системы Перуанского апвеллинга. Сб. научных трудов "Комплексные рыбохоз. исслед. ВНИРО в Мировом океане". 1987. ОНТИ ВНИРО, М., с. 184-206.

21. Effect of predation on *Merluccius capensis* in the Benguela upwelling area. Colln scient. Pap. int. Commn SE. Atl. Fish. 1987. ICSEAF, 14(1), p. 249-261.

22. Predation of fishes and multispecies fisheries models. ICSEAF, Regular Session, Madrid. 1987. December 1987, SAC/87/S.P./43, p. 1-29.

23. Экология основных представителей ихтиоценов океанской пелагиали и талассных зон Юго-Восточной Атлантики. Тез. докладов Всесоюз. совещания "Биологические ресурсы талассобатиальной зоны

Мирового океана". 1988. Пос. Рыбное, ноябрь 1988 г., с. 28-30.

24. Multispecies complex of epibenthic ichthyofauna in the Benguela upwelling. ICSEAF, Eighth Special Meeting, Madrid. 1988. SAC/88/S.P./12, p. 1-33.

25. Хищничество в популяции южноафриканской мерлузы *Merluccius capensis*. Вопросы ихтиологии. 1989. Т. 29, вып. 3, с. 465-474.

26. Fish predation and multispecies fisheries models. ICSEAF, 1989. Sel. Pap. Int. Commn SE. Atl. Fish., 1, p. 55-63.

27. Epibenthic species in the Benguela system. ICSEAF, 1989. Colln scient. Pap. int. Commn SE. Atl. Fish., 16(1), p. 149-168.

28. Экология питания псевдонеритических рыб над хребтом Наска. Вопросы ихтиологии. 1990. Т. 30, вып. 6, с. 983-993.

29. О трофическом статусе перуанских анчоуса и сардины. Вопросы ихтиологии. 1991. Т. 31, вып. 2, с. 240-252.

30. The trophic status of Peruvian fishes in South Pacific oceanic ecosystems. In: "Programme and Abstracts". 1991. International Symposium "Benguela Trophic Functioning", Zoology Department, University of Cape Town, 8-13 September 1991, p. 74.

31. Трофический статус перуанских псевдонеритических рыб в океанской эпипелагиали. Вопросы ихтиологии. 1992. Т. 32, вып. 3, с. 67-82.

32. Хищничество и конкуренция в популяциях морских животных -Международный симпозиум "Трофическое функционирование Бенгельских экосистем" в Кейптауне. Вопросы ихтиологии. 1992. Т. 32, вып. 6, с. 179-182.

Подп. к печати 29. 03.93

Заказ 69

Объем 4,25 п.л.

Формат 60x80 I/I6 Тираж 100

ОО "Нерей". ВНИРО. 107140, Москва, В.Красносельская, 17