

УДК 574.523(261.245)

Потоки энергии в экосистеме Вислинского (Калининградского) залива Балтийского моря

Е.Н. Науменко*,
М.М. Хлопников, Л.В. Рудинская
Федеральное государственное унитарное предприятие
«Атлантический научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии»
(ФГУП «АтлантНИРО»)
Россия 236022, Калининград, Дм. Донского, 5¹

Received 7.06.2012, received in revised form 14.06.2012, accepted 21.06.2012

На многолетнем материале определена величина потоков энергии через пастбищную и детритную пищевую цепь на промысловую рыбопродукцию в российской части Вислинского (Калининградского) залива. Пелагические и донные сообщества представлены эвригаллиными видами: фитопланктон – 412, зоопланктон – 74, бентос – 43, рыбы – 54. Средняя за вегетационный период биомасса (апрель-сентябрь) составила: фитопланктон – 6,2 г/м² (8,7 кДж/м²), зоопланктон – 2,5 г/м² (5,2 кДж/м²), бентос – 20,6 г/м² (61,8 кДж/м²). За год в заливе добывалось туводных рыб 1,4 т/км², или 1,4 г/м² (60 кДж/м²).

Валовая первичная продукция достигала 14 000 кДж/м² за год. Среднегодовая продукция зоопланктона и зообентоса составила 300 и 1100 кДж/м² соответственно. Отношение продукции планктонных ракообразных, зообентоса и промысловой рыбопродукции к валовой первичной продукции равно 2,3, 8,5 и 0,06 % соответственно. Промысловая рыбопродукция туводных рыб формировалась в основном за счет детритной (донной) пищевой цепи. Вселение хищного ветвистоусого ракообразного *Cercoragis pengoi* способствовало возникновению напряженных конкурентных отношений с молодью рыб Вислинского залива.

Ключевые слова: Вислинский (Калининградский) залив, рыбопродукция, пищевая цепь, потоки энергии, *Cercoragis pengoi*.

Введение

Вислинский залив расположен в юго-восточной части Балтийского моря. Половина

его акватории находится в пределах России, другая – в пределах Польской Республики. По гидрологическому режиму залив может быть

* Corresponding author E-mail address: naumenko@atlant.baltnet.ru

¹ © Siberian Federal University. All rights reserved

Таблица 1. Параметры, характеризующие морфометрию (по: Соловьев, 1971) и степень эвтрофирования российской части Вислинского (Калининградского) залива (среднегодовые значения по: Сенин и др., 2004). В скобках указаны минимальные и максимальные значения

Параметры	Показатель
Площадь, км ²	472,5
Средняя глубина, м	2,7 (0-5,2)
рН	8,5 (7,0-9,5)
Содержание кислорода, мг/л	11,0 (2,0-30,2)
Соленость, ‰	4,1 (0,15-8,0)
Минеральный фосфор, мкг/ л	48,4 (0-283,0)
Нитратный азот, мкгN/ л	201,3 (1,0-2440,0)
Прозрачность по диску Секки, м	0,6 (0,3-3,5)
Хлорофилл «а», мг/м ³	41,7 (4,6-424,7)

отнесен к полукрытым эстуариям лагунного типа (Шибин, Чубаренко, 2003) и в настоящее время представляет собой эвтрофный водоем (табл. 1). Гидрохимический режим Вислинского (Калининградского) залива определяется особенностями гидрологического режима: высоким водообменом с Балтийским морем, мелководностью, стоком с водосбора реки Преголя, ветровыми течениями и высоким перемешиванием (Силич, 1971). В целом концентрации биогенных элементов – фосфатов и нитратов – не превышают предельно допустимые концентрации (ПДК) для рыбохозяйственных водоемов (Перечень..., 1999).

В современной седиментации преобладает терригенный компонент. Поступлению в толщу воды взвешенных частиц способствуют волнения, биотурбация грунтов донными беспозвоночными, антропогенное взмучивание (судоходство) (Чубаренко, 1994; Блажчишин, 1998; Чечко и др., 1999, 2004, 2005). Скорость седиментации в Вислинском заливе невысокая и составляет в среднем 0,2-0,5 мм/год (Чечко, 2006). В расходной части баланса осадочного материала преобладают вынос терригенного материала в море и утилизация биогенного материала в заливе (табл. 2). Во-

дообмен с Балтийским морем также способствует обеднению воды Вислинского залива соединениями биогенных элементов, что влияет на его продуктивность.

Особенностью экосистемы Вислинского залива является то, что здесь находятся нерестилища весенне-нерестующей балтийской сельди (салаки) (*Clupea harengus membras* L.). В период нереста численность балтийской сельди, по данным ФГУП «АтлантНИРО», в среднем составляет 116 млн экз., а биомасса – 5910 т. В период нерестового хода (март-май) сельдь образует плотные косяки, которые вытесняют аборигенные виды рыб в прибрежные участки (Кейда, 2004). Балтийская сельдь – планктофаг, однако в заливе взрослые особи не питаются и не создают промысловую рыбопродукцию. Потребителем зоопланктона выступает молодь балтийской сельди, которая откармливается в заливе до ската в море (Жудова, 1978; Янченко, 1992).

Цель исследований – на основании обобщения многолетнего материала по биологической составляющей экосистемы Вислинского (Калининградского) залива оценить величину потоков энергии, идущих через пастбищ-

Таблица 2. Элементы баланса осадочного материала в Вислинском заливе (по: В.А. Чечко, 2006)

Элемент	Приход						Расход				
	речной сток	поступление с моря	атмосферные осадки	абразия, эрозия и эолов. привнос	продуцирование организмами	всего	вынос в море	испарение	осаждение на дно	растворение и минерализация	всего
Жидкий сток, км ³ /год	3,67	17,0	0,5	-	-	21,2	20,5	0,6	-	-	21,2
Концентрация взвеси, мг/л	27,2	4,4	-	-	-	-	17,0	-	-	-	-
Терригенный материал, тыс. т в год	72,8	30,6	-	23,0	-	125,4	104,5	-	20,9	-	125,4
Биогенное вещество, тыс. т в год	31,2	45,9	-	1,0	525,0	603,1	243,9	-	8,3	350,9	603,1
Всего осадочного материала, тыс. т в год	104,0	76,5	-	23,0	525,0	728,5	348,4	-	29,2	350,9	728,5

ную и детритную пищевые цепи на конечное звено – промысловую рыбопродукцию.

Материалы и методы

Материалом для данного исследования послужили данные о состоянии зоопланктона, бентоса, вылова и питания промысловых рыб, полученные авторами (Хлопников, 1988, 1992 а, б; Науменко, 1992, 2010; Рудинская, 2000; Ежова, Рудинская, Лятун, 2004), а также сведения о фитопланктоне и первичной продукции, заимствованные из литературных источников, охватывающих период с 1974 по 2009 гг. (Крылова, 1985; Крылова, Науменко, 1992; Semionova, 2003; Александров, 2010). Пробы собирали на девяти стандартных станциях, расположенных по акватории водоема в соответствии с гидрологическим районированием (рис. 1).

Пробы фитопланктона отбирали батометром Нансена объемом 1 л, фиксировали нейтрализованным 2 %-ным раствором формалина и концентрировали отстойным методом (Киселев, 1969; Федоров, 1979). Обработку проб фитопланктона проводили общеприня-

тыми методами (Лаврентьева, Бульон, 1981). Первичную продукцию определяли скляночным методом в кислородной модификации с экспозицией непосредственно в водоеме (Винберг, 1960; Крылова 1985), а также в палубном проточном инкубаторе (Александров, 2010).

Пробы зоопланктона отбирали планктонобатометром ПБ-5 объемом 5 л, интегрировали с трех горизонтов (0,5, 1,0 и 2,0 м) и фиксировали 4 %-ным формалином с сахарозой (Haneу, Hall, 1973) для предотвращения выпадения яиц из марсупиев у ветвистоусых ракообразных. Камеральную обработку проб осуществляли по общепринятой методике счетным методом Гензена (Киселев, 1969; Салазкин и др., 1984). Биомассу организмов определили по зависимостям массы тела от длины особи (Балушкина, Винберг, 1979 а, б).

Скорость продукции ($P'_{(i)}$) коловраток рассчитывали «физиологическим» методом (Иванова, 1985):

$$P'_{(i)} = \left(\sum R_i \right) \cdot (K_2 / (1 - K_2)), \quad (1)$$



Рис. 1. Карта отбора проб в Вислинском (Калининградском) заливе

где R_i траты на обмен коловраток, рассчитанные по формуле (6), K_2 – коэффициент эффективности использования ассимилированной энергии на рост, исходя из следующих положений. Так как популяции коловраток невозможно разделить на размерно-возрастные группы вследствие незначительных различий в размерах молодых и взрослых особей, их можно рассматривать как состоящие из одноразмерных особей. Скорость изменения численности коловраток можно представить в общем виде как разность между скоростью пополнения численности популяции и скоростью элиминации особей. Отсюда скорость продукции популяций животных, состоящих из одноразмерных особей, равна скорости пополнения численности популяции (b) (Иванова, 1979). При отсутствии элиминации скорость продукции равна скорости прироста биомассы, а изменение численности и биомассы описывается экспоненциальной функцией. Данная зависимость верна как при отсутствии, так и при наличии элиминации (Заика, 1972). Величина b зависит как от видового состава со-

общества коловраток, так и от конкретных условий развития популяций (температура, трофические условия и т.д.). Существует несколько способов определения b (Иванова, 1979). Авторы определяли b и коэффициент использования ассимилированной энергии на рост (K_2) в период первого весеннего пика численности коловраток, когда их смертность (d) практически равна нулю. Учитывая экспоненциальный характер изменения численности популяций коловраток, принималось допущение, что в течение сезона K_2 не меняется и равно 0,77. В расчете использовали уравнения:

$$P_{(t)}^i = b \cdot B; \quad (2)$$

$$b = r - d; \quad (d = 0); \quad (3)$$

$$b = r = \ln \left(\frac{N_2}{N_1} \right) \cdot (t^2 - t^1)^{-1}, \quad (4)$$

где B – биомасса, единицы массы в единице объема; N_1 и N_2 – численность животных в единице объема в момент времени t_1 и t_2 .

В период экспоненциального роста численности коловраток мгновенная скорость из-

менения численности (r) составила $0,514 \text{ сут.}^{-1}$ и, следовательно, $K_2=0,77$ ($B=28,0 \text{ мг/м}^3$, $W=0,16 \cdot 10^{-3} \text{ мг}$). Высокое значение K_2 связано с хорошими трофическими условиями в Вислинском заливе и значительным количеством взвешенного органического вещества (Крылова, 1985; Чечко, 2006).

Скорость продукции ветвистоусых и веслоногих ракообразных рассчитана по уравнению (Иванова, 1985)

$$P'_{(t)} = \sum_{i=0}^n (w_i - w_{i-1}) \cdot N_i / D_i \cdot q, \quad (5)$$

где w_i, w_{i-1} – масса особи в начале и конце размерного интервала, мг; D – длительность прохождения данного интервала, сут.; N_i – численность особей данного размерного интервала (стадии), экз.; q – температурная поправка для длительности развития, соответствующая $Q_{10} = 2,25$ (Иванова, 1985).

Длительность прохождения копепоидитных стадий у веслоногих рачков рассчитывали по зависимости, установленной М.Б. Ивановой (1985). Данные о длительности развития особей и яиц ракообразных были заимствованы из литературы (Монаков, 1958, 1959 а, б; Иванова, 1985), а также определены на основании натуральных наблюдений за динамикой численности и размерно-возрастным составом популяций.

Траты на обмен ($R'_{(t)}$) (Дж/сут) коловратками (Галковская, 1980) и ракообразными (Сушня, 1972) рассчитаны по скорости потребления кислорода в зависимости от массы животных с учетом оксикалорийного коэффициента:

$$R'_{(t)} = (24 \cdot 0.107 W^{0.796} \cdot OK \cdot N) / \gamma \text{ (Rotifera);} \quad (6)$$

$$R'_{(t)} = (24 \cdot 0.143 W^{0.803} \cdot OK \cdot N) / \gamma \text{ (Cladocera);} \quad (7)$$

$$R'_{(t)} = 24 \cdot 0.200 W^{0.777} \cdot OK \cdot N / \gamma \text{ (Copepoda),} \quad (8)$$

где W – средняя масса особи, г; 24 – количество часов в сутках; OK – оксикалорийный коэффициент, равный $20,3 \text{ Дж/мл O}$; N – численность особей, экз/м³; γ – температурная поправка для скорости обмена, соответствующая изменению Q_{10} от 2 до 3 (Иванова, 1985).

Определение рационов беспозвоночных произведено с учетом усвояемости пищи, которая принималась равной: мирные – 0,6; хищники – 0,8; всеядные – 0,7, К мирным беспозвоночным отнесены все кладоцеры (кроме лептодор и церкопагисов), науплиальные и младшие копепоидитные стадии всех веслоногих, а также вся популяция диаптомусов и коловратки (кроме аспланхн). В число хищников включены IV-VI копепоидитные стадии *Megacyclops viridis* (Jugine, 1820), а также *Leptodora kindtii* (Focke, 1844) и *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891). Старшие копепоидитные стадии остальных веслоногих рачков, в том числе *Eurytemora affinis* (Pope, 1880), а также аспланхны отнесены к всеядным видам (Кутикова, 1970; Крылова, 1985; Крылов, 1989; Монаков, 1998). Продукция зоопланктона (P_z) рассчитывалась как арифметическая сумма продукций коловраток, ветвистоусых и веслоногих ракообразных

$$P_z = P_r + P_{cl} + P_{cop}, \quad (9)$$

где P_r, P_{cl}, P_{cop} – продукция коловраток, ветвистоусых и веслоногих ракообразных.

При этом предполагалось, что рыбы имеют конкурентное преимущество в охоте над планктонными беспозвоночными. Кроме того, учитывалось, что численность хищных планктонных беспозвоночных низка и они не могут оказать существенного влияния на продукцию сообщества зоопланктона.

Сбор проб зообентоса проводили дно-черпателем Петерсена с площадью захвата 0,025 м². Камеральную и статистическую обработку проб осуществляли общепринятыми методами. Все организмы измеряли и взвешивали на торсионных весах. У моллюсков замеряли длину тела, ширину и высоту раковин, у полихет – длину и ширину тела, у олигохет – ширину верхнего отдела тела и количество сегментов, у хирономид – ширину и высоту головной капсулы, длину и высоту субментума, высоту гулярнолабиального склерита. Возрастные стадии определяли по Петерсеновской кривой зависимости численности от размерного состава популяции (Салазкин и др., 1984).

Определение продукции выполнили для доминирующих популяций донных беспозвоночных с учетом размерно-возрастной структуры и длительности развития. Продукцию донных беспозвоночных рассчитывали как сумму когорт (Салазкин и др., 1984). Продолжительность развития возрастных групп определяли по изменению пиков их численности за период времени между взятиями проб. Расчет месячных и годовых Р/В-коэффициентов производили по отношению суммарной за период времени продукции к средней за этот же период времени биомассе.

Материал по питанию рыб собран в 1981-1988 гг. Отбор проб осуществляли мелкоячейным опытным донным тралом. Обработку проб по питанию рыб, расчет рационов и рыбопродукции проводили общепринятыми методами (Метод. пособие..., 1974). Перед вскрытием рыб шёл их полный биологический анализ, включавший измерение длины, массы, определение возраста. Камеральную обработку по питанию рыб проводили индивидуально в соответствии с количественно-весовой методикой (Метод. пособие..., 1974).

Спектры питания рыб рассчитывали по восстановленной массе пищи. Массу кормовых организмов реконструировали по ширине головной капсулы (хирономиды), размерам раковины (моллюски), длине щетинок (полихеты), размерам тельсона (мизиды). Для этих целей использовали уравнения регрессии, связывающие размеры фрагментов, длину и массу беспозвоночных (Крылова, 1985). Учет малощетинковых червей проведен по методике Т.С. Житенева (1971). Средний состав пищи определен для различных возрастных и размерных групп рыб.

Индексы пищевой элективности рассчитывали по методике В.С. Ивлева (1977). Рационы бентофагов определяли по материалам суточных станций: угря – по методике Дж. Эллиотта и Л. Персона (Elliott, Persson, 1978), леща – Е.В. Краснопера (1986). Скорость эвакуации пищи угря определяли как разность натуральных логарифмов максимальной и минимальной массы пищи в период спада интенсивности питания (по данным суточных станций). Для леща использовали литературные данные по скоростям эвакуации пищи (Краснопер, 1989). Суточные и годовые рационы промысловых рыб определяли также методом балансового равенства (Винберг, 1956), что является реальным способом получения рационов для видов, уловы которых в период проведения суточных станций были единичными.

Коэффициенты эффективности использования пищи на рост (K_1 и K_2) у промысловых рыб определены по В.С. Ивлеву (1986), степень пищевого сходства, напряженность и сила пищевой конкуренции – по А.А. Шорыгину (1952).

Данные по температуре и солености воды предоставлены Калининградским центром по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды.

Результаты

Видовой состав, динамика численности и биомассы фитопланктона. Современный фитопланктон Вислинского залива представлен 412 видами водорослей, относящимся к 8 систематическим отделам. Наибольшее количество видов относится к зеленым – 143, диатомовым – 106, синезелёным – 77, 33 таксона ниже рода являются потенциально токсичными (Semionova, 2003). По видовому составу фитопланктон российской части Вислинского (Калининградского) залива типично солоноватоводный. В течение сезона обычно в пробах отмечают 9-12 видов. Большинство случайных видов заносится морскими и речными водами. Альгофлора залива неоднородна в экологическом отношении. В состав сообщества входят планктонные, бентопланктонные и бентические водоросли. В состав «ядра» (детерминанта) входили пять массовых видов с частотой встречаемости в течение года 100 %. Это *Ankistrodesmus falcatus*

(Corda) Ralfs, *Gomphosphaeria lacustris* Chod, *Planktolyngbya contorta*(Lemmermann) Anagnostidis & Komárek, *Merismopedia glauca* (Ehr.) Naegeli, *Phormidium* sp. Kuetzing Ex Gomont. Характерной особенностью фитопланктона Вислинского залива является то, что морские и пресноводные виды, входящие в состав сообщества, имеют морфологически меньший объем клеток.

В среднем за год численность фитопланктона составляла 140 млрд кл/м³, биомасса 1,8 г/м³ (табл. 3). Весной основную биомассу создавали диатомовые, летом и осенью – синезеленые. По акватории водоема фитопланктон распределен неравномерно. Количество водорослей увеличивается в прибрежных районах и по мере удаления от Балтийского пролива. Увеличение солёности вызывает снижение видового разнообразия.

Первичная продукция характеризуется двумя пиками, совпадающими с пиками биомассы фитопланктона. В период летнего мак-

Таблица 3. Среднегодовалые среднемесячные биомасса фитопланктона (B_f , г/м³), чистая первичная продукция (P_p , кДж/м³), P/B , валовая продукция (A , кДж/м²) и прозрачность воды по диску Секки (S_m) в Вислинском заливе (σ – среднее квадратичное отклонение, число проб 717)

Месяц	B_f	P_p	P/B	A	S
I	0,8	-	-	-	-
II	0,6	-	-	-	-
III	2,2	616,3	0,6	1658,5	0,7
IV	2,0	511,2	0,8	1528,5	0,8
V	2,0	836,4	0,8	2000,7	0,5
VI	2,3	766,8	0,8	1604,9	0,6
VII	3,5	484,2	0,4	1013,4	0,6
VIII	2,8	1364,6	1,1	3264,1	0,6
IX	2,4	852,0	0,8	1783,2	0,6
X	1,4	308,1	0,5	737,0	0,7
XI	1,0	85,2	0,5	254,7	0,7
XII	1,0	31,2		93,3	1,0
Среднее III-XII	1,8	585,6	0,7	1393,8	0,7
σ	0,9	397,9	0,2	925,9	0,1

симула фотосинтеза чистая первичная продукция составляет около 1400 кДж/м³ в месяц. Осенью процессы образования автохтонного вещества замедляются и к декабрю практически полностью прекращаются. Максимальная интенсивность фотосинтеза отмечается в поверхностном слое воды, снижаясь с глубиной.

Экосистема Вислинского залива характеризуется не только высокой скоростью образования автохтонного вещества, но и высокой скоростью его утилизации. В среднем за вегетационный сезон в поверхностном слое на деструкционные процессы расходуется 18,4 кДж/м³ в сут. кл и разрушается ежедневно от 40 до 80 % сестона. В отдельные годы с повышенной солнечной инсоляцией пики первичной продукции бывают значительными. В среднем за год в Вислинском заливе в поверхностном слое продуцируется около 14 000 кДж/м² органического вещества (табл. 3). Годовая чистая первичная продукция достигает 3100 кДж/м².

Зоопланктон. Зоопланктон в российской части Вислинского залива представлен 74 эвригалинными видами и подвидами, относящимися к трем таксономическим группам:

Rotifera, Cladocera, Copepoda. По численности и биомассе преобладают Copepoda – 64 и 80 % соответственно. По численности и биомассе в составе зоопланктона в заливе доминирует *E. affinis*. В среднем за вегетационный период за сутки продуцируется (0,75±0,78) кДж/м³ (табл. 4). За год продукция зоопланктона составляет 85 кДж/м³, или 300 кДж/м².

Зоопланктон представлен тремя трофическими группами: фитофагами, всеядными и хищниками, составлявшими 75, 14 и 11 % от общего количества видов. Основной поток энергии идет по одной ветви – через веслоногих ракообразных, представленных всеядными видами (табл. 4). В рационе всеядных видов преобладает растительная пища. Численность хищных планктонных животных низкая, поэтому их рационом можно пренебречь.

После вселения в Вислинский залив хищных ветвистоусых ракообразных *C. pengoi* в 1999 г. произошли структурные изменения в сообществе зоопланктона (Науменко, Телеш, 2008). Увеличилась численность коловраток, а веслоногих ракообразных – снизилась. Период появления церкопагисов в планктоне совпадает с выклевом личинок балтийской

Таблица 4. Среднемноголетние за вегетационный сезон суточные показатели функционирования зоопланктона Вислинского залива (В – биомасса зоопланктона, мг/м³, Р – продукция зоопланктона, Дж/м³; А – ассимилированная энергия зоопланктоном, Дж/м³; С – рацион зоопланктона, Дж/м³; σ – среднеквадратичное отклонение, число проб 1100)

Показатель	В, мг	Р, Дж	А, Дж	С, Дж
Rotifera	67,8	173,4	212,1	351,5
σ	95,5	201,4	243,3	404,8
Cladocera	242,9	268,6	377,1	617,0
σ	255,5	392,9	542,3	880,9
Copepoda	791,9	307,5	926,0	1389,3
σ	695,4	186,7	572,4	887,2
Всего	1102,6	749,5	1515,2	2357,8
σ	745,1	781,0	1358,0	2172,9

Таблица 5. Среднемноголетние показатели продуцирования донных беспозвоночных в Вислинском заливе (апрель-сентябрь), число проб – 1620

Показатель	Хирономиды	Олигохеты	Полихеты	Моллюски	Всего
Биомасса, г/м ²	11,1	2,6	4,6	6,9	25,1
σ	7,7	1,8	5,3	10,6	13,8
P/B мес.	3,6	3	2	0,8	2,3
Продукция, г/м ² мес.	13,3	2,6	5,1	15,4	36,0
σ	14,0	2,0	5,4	57,0	65,6
Продукция кДж/м ² год	625,7	197,9	224,1	39,6	1087,3
σ	429,6	138,7	265,8	61,1	452,5

сельди, что создает, по мнению авторов, напряженные трофические отношения между ракообразными и личинками балтийской сельди.

Зообентос. Зообентос в российской части Вислинского залива в современный период представлен 43 таксонами ниже рода беспозвоночных. Основную биомассу создавали хирономиды, олигохеты, полихеты и моллюски. После вселения и натурализации полихет *Marenzelleria viridis* Verlin отмечено изменение в структуре зообентоса в сторону снижения роли хирономид и увеличения доли этого вида (Ежова и др., 2004). В результате кормовая база рыб-бентофагов ухудшилась, так как маренцеллерии, углубляясь в грунт до 40 см, становятся недоступными для рыб.

Средняя с апреля по сентябрь биомасса донных беспозвоночных составила (25,1±13,8) г/м². Сезонная динамика продукции зообентоса совпадает с динамикой биомассы (табл. 5). Донными беспозвоночными в российской части Вислинского залива продуцируется в среднем за вегетационный период (36,0±65,6) г/м², или около 1100 кДж/м².

Использование первичной продукции планктонными и донными беспозвоночными. Пищевой спектр планктонных фильтраторов в Вислинском заливе включает бактерий, детрит, фитопланктон, инфузорий и мелких

коловраток. Веслоногие рачки потребляли клетки размером от 4 до 50 мкм³, причем у *E. affinis* преобладала растительная пища, составляя до 60 % массы пищевого комка. Рацион *E. affinis*, рассчитанный методом балансового равенства, в течение вегетационного периода менялся от 0,1 до 3,6 кДж/м³.сут, составляя в среднем 1,1 кДж/м³.сут. За вегетационный период ракообразными потребляется около 970 кДж/м². Отношение годового рациона планктонных рачков к валовой первичной продукции равнялось 6,9 %, к чистой первичной продукции – 31,3 %. Донные беспозвоночные (хирономиды, олигохеты, полихеты, моллюски) по характеру потребляемой ими пищи относятся к фитодетритофагам. Их пищевой спектр зависел преимущественно от преобладания кормовых объектов в данный сезон. В среднем за вегетационный период суточный рацион хирономид составил 20 %, олигохет – 12 % от массы тела. Рацион бентосных беспозвоночных был у хирономид – 2,1, у олигохет – 0,18 г/м² в сутки. Отношение рациона донных беспозвоночных к чистой первичной продукции достигает 1 %.

Рыбы. Ихтиофауна в Вислинском заливе включает 54 вида круглоротых и рыб, представленных пятью основными трофическими группами, среди которых по количеству видов преобладают бентофаги (55 %) и

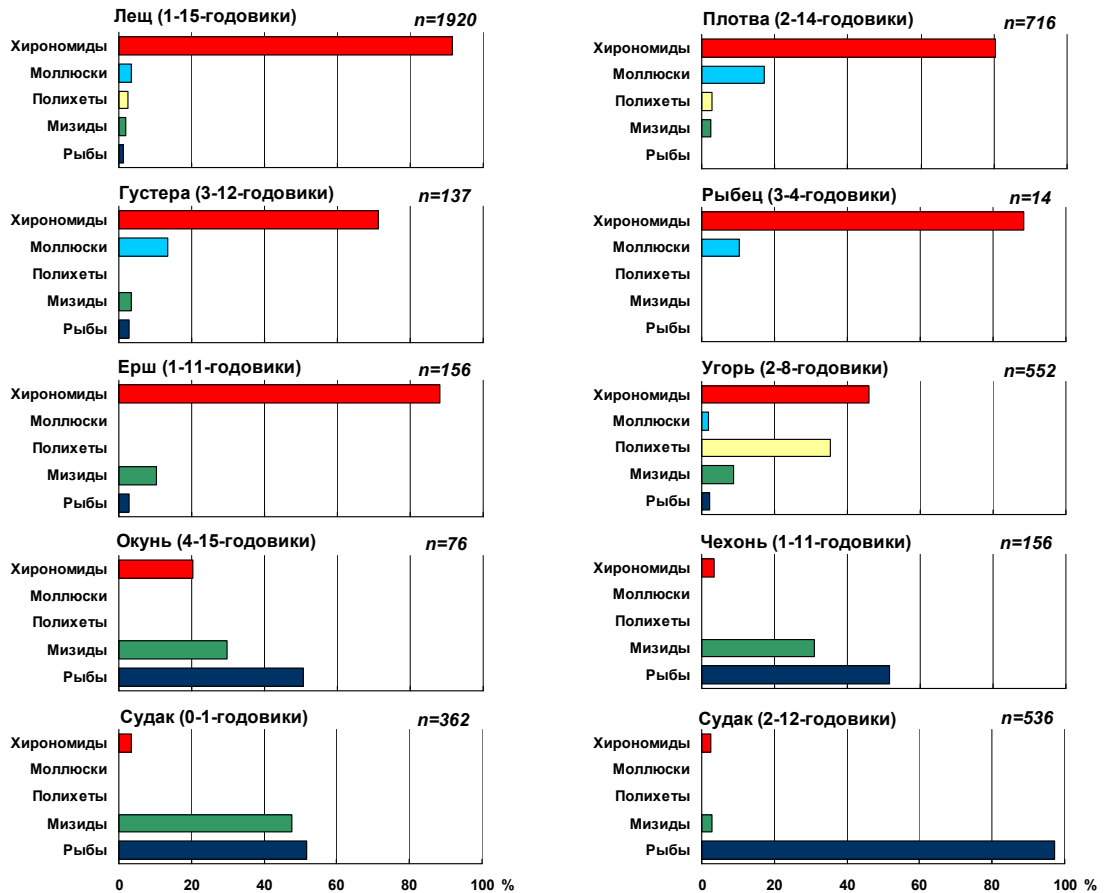


Рис. 2. Средние за вегетационный период спектры питания бентосоядных и хищных рыб в Вислинском заливе. По оси абсцисс – процент от массы пищевого комка

хищники (18 %). На долю планктофагов приходится 11 %, всеядных – 13 %. Среди аборигенных (туводных) видов наибольшее значение в промысле имеют лещ (*Abramis brama* (Linne)), судак (*Sander lucioperca* (Linne)), чехонь (*Pelecus cultratus* (L.)) и угорь (*Anguilla anguilla* (Linne)).

Наиболее многочислен из бентосоядных рыб залива лещ, который был представлен в опытных уловах особями от 1 до 15 лет. Лещ в возрасте старше двух лет питался преимущественно личинками хирономид на протяжении всего периода нагула. Особи всех возрастных групп питались бентосом, планктонные беспозвоночные встречались в пи-

щевых комках в незначительном количестве (рис. 2).

Плотва в Вислинском заливе в основном потребляет моллюсков, которые служат главной пищей и составляют 80 % годового рациона. Второстепенной пищей плотвы являются хирономиды (17 %), присутствующие в рационе в значительном количестве весной, третъестепенной – нитчатые водоросли, мизиды и другие беспозвоночные (рис. 2).

Густера и ерш довольно редко встречаются в российской части Вислинского залива. Густера питается в основном хирономидами (до 75 % годового рациона). Второстепенной пищей служат моллюски, мизиды, бокопла-

вы, личинки ручейников – до 20 % и третьестепенной пищей – молодь рыб, жесткокрылые, ракушковые ракообразные (около 5 %).

Основная пища ерша в течение всего вегетационного сезона – личинки хирономид, а также мизиды. Личинки хирономид в пище составляют 88 %, второстепенной пищей являются мизиды (11 %), третьестепенной – молодь рыб, остракоды (рис. 2).

В пищевом комке угря в Вислинском заливе встречались преимущественно бентосные и нектобентосные беспозвоночные: полихеты, хирономиды, мизиды. Молодь рыб составляла незначительную часть его рациона. Главная пища угря – полихеты и хирономиды (84 %), второстепенная – мизиды (16 %), третьестепенная – моллюски, рыбы – менее 1 % пищи, потребляемой в течение года (рис. 2).

Судак занимает в промысле второе место после леща. Сеголетки и годовики судака весной и в начале лета потребляют хирономид, но начиная с июля, когда продукция хирономид снижается, переходят на питание мизидами (*Neomysis integer* (Leach)), молодью балтийской сельди и снетком (*Osmerus eperlanus eperlanus morpha spirinchus* Pallas). Начиная с 2-годовалого возраста судак питается преимущественно рыбой, беспозвоночные являются случайной пищей и потребляются в небольшом количестве. Весной судак откармливается салакой, зашедшей на нерест. Летом, когда отнерестившаяся балтийская сельдь скатывается в Балтийское море, судак питается снетком, ершом, а также собственной молодью. Осенью в питании судака вновь возрастает значение салаки. Частично это производители осененерестующей балтийской сельди, которые единично заходят в Вислинский залив. Кроме того, судак, как и лещ, может выходить в прибрежную часть Балтийского моря, где питается салакой.

Главной пищей сеголетков и годовиков судака являются мизиды и снеток, которые составляли 78 %; второстепенной – молодь балтийской сельди, бычки, куколки комаров-звонцов (19 %); третьестепенной пищей, составившей 6 %, – сеголетки судака, окуня, личинки хирономид. Главная пища судака с двух лет состояла из балтийской сельди и снетка (70 %); второстепенная – из ерша, молоди судака (24 %); третьестепенная – из корюшки *Osmerus eperlanus eperlanus* Pallas, трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* L., речной камбалы *Pleuronectes flesus* L., окуней, бычков, креветок и мизид (6 %) (рис. 2). Таким образом, в солоноватоводном Вислинском заливе пищевые потребности судака на разных стадиях онтогенеза в значительной степени удовлетворяются за счет видов морского происхождения: мизид и салаки.

Окунь в заливе не образовывал большой численности и характеризовался смешанным питанием. Он потреблял рыб, бентосных и нектобентосных беспозвоночных (рис. 2). Следует отметить, что главной пищей окуня, составляющей 72 % годового потребления корма, являются мизиды, ерш и снеток. Хирономиды представляли второстепенную пищу и составляли 20 % массы пищи. Их значение особенно велико в мае и июне. Третьестепенная пища – молодь судака, речная камбала, бычки, креветки, крабы, бокоплавцы, которые составляли 8 % (рис. 2).

Главной пищей другого хищника в Вислинском заливе – чехони – были молодь снетка, судака и салаки и мизиды (до 80 %), второстепенной – паукообразные (до 17 %), третьестепенной, составившей около 3 %, – личинки и куколки хирономид, жесткокрылые и бокоплавцы. Следует отметить, что в течение всего вегетационного сезона в пищевых комках преобладали рыбы. Как и окунь, чехонь высокой численности не образует (рис. 2).

Щука и налим в уловах встречались редко, и детально их питание изучить не представлялось возможным. В желудках налима обнаружены ерш, бычки, мизиды, личинки комаров-звонцов, брюхоногие моллюски. У щуки присутствовали переваренные остатки молоди судака, ерш, снеток.

Для характеристики питания, кроме состава пищи, необходимо знание отношения потребителя к тому или иному корму, показателем которого служит избирательная способность, или пищевая элективность рыб. Хируномиды являются излюбленной пищей леща, индекс элективности составляет +0,20. Излюбленная пища плотвы – моллюски, индекс их элективности +0,46. Густера предпочитает питаться брюхоногими моллюсками (+0,20), хируномидами (+0,43). Излюбленная пища ерша – хируномиды (+0,14), а угря – полихеты и куколки хируномид. Угорь – единственный в заливе потребитель полихет, индекс их элективности очень высок и составляет +0,93. Лещ избегает олигохет, полихет, моллюсков; плотва – хируномид, олигохет; густера – олигохет, полихет; ерш – олигохет, полихет, моллюсков, угорь – мелких хируномид, моллюсков, олигохет.

Суточный рацион промысловых рыб Вислинского (Калининградского) залива изменялся от 1,2 до 3,2 % от массы тела (табл. 6). Наибольший рацион у плотвы, которая потребляет низкокалорийную пищу, и угря, интенсивно накапливающего жир. У судака наименьший рацион по отношению к массе тела, но его пища примерно в два раза более калорийная, чем у бентосоядных рыб. Величина промысловой рыбопродукции составила от 0,1 г/м² (0,4 кДж/м²) у окуня и чехони, до 2,7 г/м² (7,9 кДж/м²) у леща (табл. 6).

Структура пищевых цепей. Трансформация вещества и энергии в Вислинском (Калининградском) заливе идет по двум направлениям: через планктонную (пелагическую) и детритную (донную) пищевые цепи. Планктонная пищевая цепь связана с прямым использованием энергии, ассимилированной фитопланктоном, составляющей в Вислинском заливе 14 000 кДж/м². Фитопланктон в основном потребляется зоопланктоном, средняя за вегетационный период продукция которого сравнительно небольшая – 300 кДж/м². Зоопланктон главным образом используется в пищу личинками и мальками рыб, особенно молодью балтийской сельди (салаки) *C. harengus membras*. Снеток *O. eperlanus*

Таблица 6. Рационы и среднегодовая промысловая рыбопродукция аборигенных рыб Вислинского залива

Вид	Рацион		Среднегодовая промысловая рыбопродукция	
	Суточный, % от массы рыбы	Годовой, кДж/экз	г/м ²	кДж/м ²
<i>Abramis brama</i>	1,6	8545	2,7	7,9
<i>Anguilla anguilla</i>	2,6	7200	1,2	3,5
<i>Sander lucioperca</i>	1,2	17800	1,3	5,4
<i>Perca fluviatilis</i>	1,6	4000	0,1	0,4
<i>Rutilus rutilus</i>	3,2	4650	0,5	0,8
<i>Pelecus cultratus</i>	1,8	6500	0,1	0,4

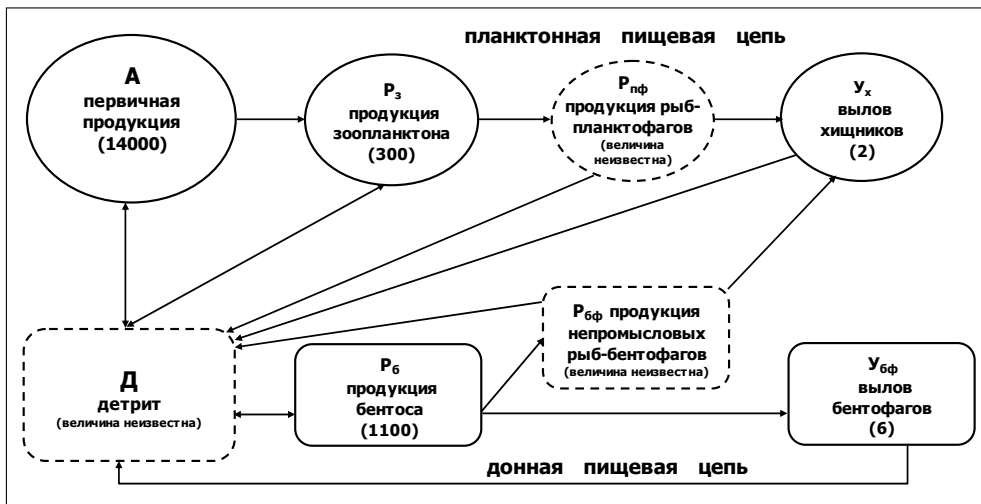


Рис. 3. Схема пищевой цепи и потоков энергии в Вислинском заливе на промышленную рыбопродукцию (в скобках – кДж/м² в год)

eperlanus morpha spirinhus – единственный планктофаг в Вислинском заливе, но численность его невелика, и промыслового значения он не имеет. Молодь балтийской сельди во второй половине лета скатывается в море, где нагуливается до половой зрелости. Затем сельдь возвращается в залив на нерест, где не питается, но служит объектом промысла.

Конечным звеном пастбищной цепи являются хищные рыбы: судак, чехонь, окунь. Последние два вида промыслом почти не используются, поэтому их ролью в схеме пищевых отношений можно пренебречь. Промысловая рыбопродукция судака равна около 0,4 г/м², или 2 кДж/м², что составляет примерно 30 % общего вылова аборигенных видов рыб. Около 50 % рациона половозрелого судака составляет балтийская сельдь, 40 % – снеток и молодь рыб, 10 % – ерш. Допуская примерно одинаковую калорийность пищи этих видов, получается, что 50 % продукции судака образуется за счет экосистемы Балтийского моря, куда он выходит на нагул и где формируется промысловый запас балтийской сельди. В Вислинском заливе промысловая

рыбопродукция судака формируется за счет планктонной пищевой цепи на 40 и на 10 % – за счет донной. Таким образом, собственно за счет планктонной пищевой цепи формируется только 12 % промысловой рыбопродукции Вислинского залива (хищные рыбы составляют около 30 % от вылова аборигенных видов рыб). Основной поток энергии по планктонной цепи идет на создание продукции молоди рыб, т.е. для пополнения запасов.

Годовая продукция донных беспозвоночных составляет около 1100 кДж/м². Бентофаги обеспечивают около 70 % общего вылова рыбы, их промысловая рыбопродукция – 1 г/м² (6 кДж/м²) (рис. 3).

В качестве самостоятельного элемента пищевой цепи выделены непромысловые бентосоядные рыбы, главным образом ерш. Численность и биомасса этого вида в заливе незначительна, но по существу он является видом, связывающим пелагическую и донную пищевые цепи на последнем трофическом уровне, так как ерш – единственный бентосоядный вид, потребляемый судаком. Таким образом, для экосистемы Вислинского залива

характерна трансформация вещества и энергии на промысловую рыбопродукцию через донную пищевую цепь (до 75 %). Около 20 % промысловой рыбопродукции залива (или 50 % вылова судака) образуется за счет планктонной пищевой цепи Балтийского моря.

Отношение вылова промысловых видов рыб к величине валовой первичной продукции составляет 0,06 %.

Обсуждение

Исследованию потоков энергии и вещества в экосистемах, особенностям рыбопродукционного процесса уделяется достаточно много внимания (Алимов и др., 1993; Голубков, Павлов, 1993; Алимов, 2000; Руденко, 2000; Hakanson, Vuolion, 2002). Эти исследования имеют в своей основе балансовый метод. В рамках балансового метода были предложены модели, увязывающие низшие и высшие трофические уровни в водоеме (Меншуткин, 2000; Криксунов и др., 2001).

В Вислинском заливе по типу питания преобладают рыбы-бентофаги, которые имеют ведущее значение в промысловой рыбопродукции. Особенностью питания бентосоядных рыб залива стало практически полное отсутствие в их рационе зоопланктона. Необходимо отметить, что во многих водоемах для бентосоядных рыб характерен переход на питание зоопланктоном в период вылета хирономид. Данное явление наблюдается в Куршском заливе Балтийского моря, расположенном в данном регионе (Хлопников, 1982). Для бентосоядных рыб Вислинского залива характерно совпадение главной и излюбленной пищи, а фактическое значение в пище избегаемых организмов низко. Практически все группы зообентоса используются в пищу рыбами. Исключение составляют олигохеты. Это косвенно указывает на хорошую обеспеченность бентофагов пищей. Другой осо-

бенностью питания рыб в Вислинском заливе является преобладание в пище угря донных беспозвоночных. По литературным данным угорь – эврифаг, питающийся массовыми организмами, преобладающими в данном водоеме (Nie de, 1987). Некоторые авторы классифицируют угря как хищника-бентофага. В Вислинском заливе угорь – типичный бентофаг.

Низкая численность рыб-планктофагов в Вислинском заливе способствовала тому, что основной поток энергии на промысловую рыбопродукцию, в том числе и рыбопродукцию хищных рыб, направляется через донную пищевую цепь. Экосистема Вислинского залива получает значительную энергетическую дотацию от экосистемы Балтийского моря на конечных уровнях рыбопродукционного процесса, что способствует поддержанию существующего уровня рыбопродуктивности, которая, по данным ФГУП «АтлантНИРО», без учета балтийской сельди в среднем составляет около 1,4 г/м². Это довольно низкое значение промысловой рыбопродукции. В эвтрофных водоемах, к которым по величине первичной продукции относится Вислинский залив, рыбопродукция составляет порядка 24 г/м² (Руденко, 2000). Исходя из величины рыбопродукции Вислинский залив может быть отнесен к олиготрофным водоемам, в которых рыбопродукция составляет в среднем 6-7 г/м² (Руденко, 2000).

Компьютерное моделирование на ряде водоемов (Голубков, Павлов, 1993; Меншуткин, 2000; Криксунов и др., 2001) показало, что увеличение численности рыб-планктофагов способствует увеличению численности хищных рыб и таким образом возрастает эффективность переноса энергии на формирование промысловой рыбопродукции. Величина отношения вылова рыб к величине валовой первичной продукции

в Вислинском заливе ниже, чем в других водоемах (Бульон, 1994), что также связано с низкой численностью аборигенных рыб-планктофагов. Низкие значения этого соотношения связаны с особенностью функционирования экосистемы Вислинского залива, которая определяется как гидрологическими условиями, так и биологическими процессами, происходящими в водоеме.

Заключение

Для экосистемы Вислинского (Калининградского) залива характерно преобладание переноса вещества и энергии через донную

пищевую цепь, обеспечивающее до 75 % промысловой рыбопродукции. За счет планктонной пищевой цепи формируется только продукция молоди рыб. Аборигенные промысловые рыбы-планктофаги в заливе отсутствуют, что объясняет низкое значение отношения вылова рыбы к первичной продукции (0,06 %), служащего показателем эффективности утилизации вещества в водоеме. Питание хищных промысловых рыб залива в Балтийском море позволяет поддерживать существующий уровень рыбопродуктивности 1,4 г/м², что соответствует продукции рыб в олиготрофных водоемах.

Работа выполнена при частичной поддержке гранта РФФИ № 11-04-00053.

Список литературы

- Александров С.В. (2010) Первичная продукция планктона в лагунах Балтийского моря (Вислинский и Куршский заливы). Калининград: Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, 228 с.
- Александров С.В., Сенин Ю.М., Смыслов В.А. (2006) Первичная продукция планктона, содержание хлорофилла «а» и биогенных элементов как показатели экологического состояния Куршского и Вислинского заливов Балтийского моря. Биология внутренних вод. 1: С. 41-47
- Алимов А.Ф. (2000) Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 147 с.
- Алимов А.Ф., Бульон В.В., Голубков С.М., Крылов П.И., Руденко Г.П. (1993) Влияние рыб на структуру и функционирование экосистем озер-питомников. В: Биотические взаимоотношения в экосистеме озер-питомников. СПб.: Гидрометеиздат, с. 299-311
- Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. (1979а) Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных. В: Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л.: ЗИН АН СССР, с. 58-72
- Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. (1979б) Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных В: Общие основы изучения водных экосистем. Л.: ЗИН АН СССР, с. 169-172
- Блажчишин А.И. (1998) Палеогеография и эволюция позднечетвертичного осадконакопления в Балтийском море. Калининград: Янтарный сказ, 160 с.
- Бульон В.В. (1994) Закономерности первичной продукции в лимнических экосистемах. СПб.: Наука, 222 с.
- Винберг Г.Г. (1956) Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск: БГУ, 253 с.
- Винберг Г.Г. (1960) Первичная продукция водоема. Минск: АН БССР, 328 с.
- Галковская Г.А. (1980) Скорость потребления кислорода коловратками из естественных популяций. Вестник АН БССР. Серия Биология. 6: 114-116

Грекова В.А., Прокофьева И.М., Пехура Я. (1971) Температура воды. В: Гидрометеорологический режим Вислинского залива. Л.: Гидрометеиздат, с.173-194

Голубков С.М., Павлов А.М. (1993) Управление продуктивностью сообществ донных животных с помощью рыб-бентофагов. В: Биотические взаимоотношения в экосистеме озер-питомников. СПб.: Гидрометеиздат, с. 283-299

Ежова Е.Е., Рудинская Л.В., Павленко-Лятун М.В. (2004) Вислинский залив. Макрозообентос. В: Закономерности гидробиологического режима водоемов разного типа. М.: Научный мир, с. 146-164,

Житенева Т.С. (1971) К методике количественного учета олигохет в пище леща верхне-волжских водохранилищ В: Гос. НИИ озern. и речн. рыб. хоз-ва, вып. 6, Л., с. 49-51

Жудова А.М. (1978) Питание личинок салаки в Вислинском заливе. Гидробиол. журн. 14 (4): 116-117

Иванова М.Б. (1985) Продукция ракообразных в пресных водах. Л.: Наука, 246 с.

Ивлев В.С. (1977) Экспериментальная экология питания рыб. Киев: Наукова думка, 272 с.

Ивлев В.С. (1986) О превращении энергии при росте беспозвоночных. В: Эффективность роста гидробионтов. Гомель, с.6-19,

Кейда М.Э. (2004) Вислинский залив. Ихтиоценоз. В: Закономерности гидробиологического режима водоемов разного типа. М.: Научный мир, с. 168-172

Киселев И.А. (1969) Планктон морей и континентальных водоемов. т. 1, Л.: Наука, 438 с.

Краснопер Е.В. (1986) Энергетический баланс и пищевые потребности леща Рыбинского водохранилища: Автореф. дисс. .. канд биол наук. М., 34 с.

Краснопер Е.В. (1989) Скорость эвакуации содержимого кишечника у леща *Abramis brama*. Вопр. ихтиологии. 29 (4): 624-633,

Криксунов Е.А., Куга Т.И., Бурменский В.А., Бобырев А.Е. (2001) Балансовая модель экосистемы мезотрофного озера. В: Тезисы докладов VIII съезда гидробиологического общества при РАН, г. Калининград, 16-23 сентября 2001 г. Т. I. Калининград: Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, с.16-18

Крылов П.И. (1989) Питание пресноводного хищного зоопланктона. Итоги науки и техники. Серия Общая экология. Биоценология. Гидробиология, т. 7, М.: ВИНТИ, 145 с.

Крылова О.И. (1985) Функционирование планктона и бентоса Куршского и Вислинского заливов Балтийского моря в связи с их экологическими различиями. Деп. в ЦНИИТЭИРХ. 21,10,85; № 714-рх. Калининград: Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, 225 с.

Крылова О.И., Науменко Е.Н. (1992) Фитопланктон и первичная продукция Вислинского залива В: М.М. Хлопников (ред.) Экологические рыбохозяйственные исследования в Вислинском заливе Балтийского моря. Калининград: Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, с. 14-52

Кутикова Л.А. (1970) Коловратки фауны СССР. Л.: Наука, 744 с.

Лаврентьева Г.М., Бульон В.В. (1981) Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Фитопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, 32 с.

Мельничук Г.Л. (1982) Методические рекомендации по применению современных методов изучения питания рыб и расчета рыбной продукции по кормовой базе в естественных водоемах. Л.: ГосНИОРХ, 26 с.

- Монаков А.В. (1958а) Жизненный цикл *Mesocyclops leuckarti* (Copepoda, Cyclopoida). Доклады АН СССР. 120 (2): 419-421
- Монаков А.В. (1958б) Некоторые данные по биологии развития и размножения *Acanthocyclops viridis* (Copepoda, Cyclopoida). Доклады АН СССР. 119 (3): 613-616
- Монаков А.В. (1959) Основные черты биологии *Acanthocyclops viridis* (Jurine) и *Mesocyclops leuckarti* (Claus) (Copepoda, Cyclopoida): автореф. дис... канд. биол. наук. М., 26 с.
- Монаков А.В. (1998) Питание пресноводных беспозвоночных. М.: РАН, 320 с.
- Меншуткин В.В. (2010) Сообщество рыб Водозера. Модельный подход. Актуальные проблемы современной ихтиологии (к 100-летию Г.В. Никольского). М.: КМК, с. 283-304
- Науменко Е.Н., Телеш И.В. (2008) Влияние вида-вселенца *Cercopagis pengoi* (Ostroumov) на структуру и функционирование зоопланктона Вислинского залива Балтийского моря. Известия Самарского научного центра РАН. 9 (5/1): 244-252
- Науменко Е.Н. (2009) Зоопланктон в эстуариях разного типа (на примере Куршского и Вислинского заливов Балтийского моря). Биология внутренних вод 1: 76-85
- Науменко Е.Н. (2010) Структурно-функциональная организация зоопланктона Вислинского залива Балтийского моря. Калининград: Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, 198 с.
- Перечень рыбохозяйственных нормативов: предельно допустимых концентраций (ПДК) и ориентировочно безопасных уровней воздействия (ОБУВ) вредных веществ для воды водных объектов, имеющих рыбохозяйственное значение (1999). М.: ВНИРО, 304 с.
- Руденко Г.П. (2000) Продукционные особенности ихтиоценозов малых и средних озер Северо-запада и их классификация. СПб.: ГосНИОРХ, 223 с.
- Рудинская Л.В. (2000) Динамика биомассы и численности *Marezzellaria viridis* и ее влияние на структуру бентосного сообщества Вислинского залива. В: Виды-вселенцы в Европейских морях России. Апатиты, с. 193-202
- Салазкин А.А., Алимов А.Ф., Финогенова Н.П., Винберг Г.Г. (1984) Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зообентос и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, 51 с.
- Салазкин А.А., Иванова М.Б., Огородников В.А. (1984) Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, 33 с.
- Семенова С.Н., Хлопников М.М. (1998) Современное состояние альгофлоры Калининградской области. В: Промыслово-биологические исследования АтлантНИРО в Балтийском море в 1996-1997 годах. Калининград: Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, с. 96-129
- Сенин Ю.М., Смыслов В.А., Хлопников М.М. (2004) Общая характеристика Вислинского залива В: Закономерности гидробиологического режима водоемов разного типа. М.: Научный мир, с. 17-18
- Силич М.В. (1971) Водный баланс. В: Гидрометеорологический режим Вислинского залива. Л.: Гидрометеиздат, с. 143-164
- Соловьев И.И. (1971) Географическое положение и границы залива. Морфометрическая характеристика залива и его береговая линия. В: Гидрометеорологический режим Вислинского залива. Л.: Гидрометеиздат, с. 6-9
- Сушеня Л.М. (1972) Интенсивность дыхания ракообразных. Киев: Наукова думка, 195 с.

- Федоров В.Д. (1979) О методах изучения фитопланктона и его активности. М.: МГУ, 166 с.
- Хлопников М.М. (1982) Сезонная динамика питания леща Куршского залива Балтийского моря. В: Питание и пищевые отношения рыб и беспозвоночных Атлантического океана. Атлант. Калининград: НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, с. 75-80
- Хлопников М.М. (1988) Питание угря (*Anguilla anguilla*) в Вислинском заливе Балтийского моря. В: Экологические и рыбохозяйственные исследования в Атлантическом океане и юго-восточной части Тихого океана. Калининград: Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, с. 97-107
- Хлопников М.М. (1992а) Пищевые отношения бентосоядных рыб в Вислинском заливе. В: Экологические и рыбохозяйственные исследования в Вислинском заливе Балтийского моря. Хлопников М.М. (ред.). Калининград: Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, с. 165-188
- Хлопников М.М. (1992б) Питание хищных рыб в Вислинском заливе Балтийского моря. Вопросы ихтиологии. 32 (3): 171-176
- Чечко В.А., Ежова Е.Е. (1999) Преобразование донных осадков Вислинской лагуны организмами бентоса. В: Международная научная конференция, материалы. Калининград, с. 96
- Чечко В.А., Чубаренко Б.В., Курченко В.Ю. (2004) Динамика концентрации водной взвеси в Калининградском морском канале в связи с движением судов и проведением дноуглубительных работ. В: Прибрежная зона моря: морфолитодинамика и геоэкология. XXXI Международная научная конференция, материалы. Калининград, с. 178-180
- Чечко В.А., Чубаренко Б.В., Курченко В.Ю. (2005) О роли антропогенного фактора в переносе осадочного материала в Вислинской лагуне. В: Геология морей и океанов. XVI Международная научная школа по морской геологии, материалы. Т.2, М., с. 237-238,
- Чечко В.А. (2006) Процессы современного осадкообразования в Вислинском заливе Балтийского моря: автореф. дис... канд. геолого-минералог. наук, Калининград, 23 с.
- Чубаренко Б.В. (1994) Анализ зон вторичного загрязнения акваторий Калининградского и Куршского заливов. География и природные ресурсы. 3: 33-40
- Шибин А.И., Чубаренко Б.В. (2003) Обзор определений лагунных систем и подходов к классификации прибрежных водоемов. В: Ученые записки Русского географического общества (Калининградское отделение). Т. 2, Калининград: CD-ROM версия, 12С-1 – 12С-32
- Шорыгин А.А. (1952) Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат, 268 с.
- Янченко Н.Н. (1992) Трофические отношения молоди рыб в Вислинском заливе. В: Экологические рыбохозяйственные исследования Балтийского моря. Калининград: Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, с. 151-165,
- Elliott J.M., Persson L. (1978) The estimation of daily rates of food consumption for fish. J. Animal. Ecol. 47 (3): 977-991
- Hakanson L., Buolion V.V. (2002) The lake food web. Modeling predation and abiotic/biotic interaction. Leiden: Backhuys Publishers, 344 p.
- Haney J.F., Hall D.J. (1973) Sugar-coated Daphnia: A preservation technique for Cladocera. Limnol. Oceanogr. 18 (2): 331-333
- Nie H.W. de (1987) Food, feeding periodicity and consumption of the eel *Anguilla anguilla* (L.) in the shallow eutrophic Tjeukemeer (the Netherlands). Arch. Hydrobiol. 109 (3): 421-443

Semionova S.N. (2003) Peculiarities of phytocene state in the Vistula Lagoon of the Baltic Sea in the current conditions. In: Abstract Publication Baltic Sea Science Congress. Helsinki, 24-28 August, 2003, P. 56

Energy Flows in the Vistula Lagoon of the Baltic Sea

**Elena N. Naumenko,
Mikhail M. Khlopnikov and Liliya V. Rudynskaya**
*Atlantic Scientific Research Institute of Marine Fisheries
and Oceanography (AtlantNIRO)
5 Dm. Donskoy St., Kaliningrad, 236000 Russia*

Energies of the Vistula Lagoon ecosystem is estimated based on observations made by authors in the northern Vistula Lagoon literature data. The pelagic and bottom communities are represented by euryhaline species: phytoplankton – 412, zooplankton – 74, zoobenthos – 43, fish – 54, Mean biomasses during the vegetation season (April-October) were: 6,2 (8,7 kJ) of phytoplankton, 2,5 (5,2 kJ) of zooplankton, 20,6 (61,8 kJ) g/m² of benthos. Yield of aboriginal fish amounted to 1,4 tons/km² (60 kJ/m²).

Annual primary production was 14000, pure -3900; zooplankton and benthos production during vegetation period amounted to 300 and 1100 kJ/ m², respectively. Ratios of production of planktonic crustaceans, benthos and fish catch to primary production were 2,3, 8,5 and 0,06 %, respectively. Yield of aboriginal fish is formed mainly due to detritus food chain.

Keywords: Vistula Lagoon, production, fish yield, food chain, energy flows.
