

ДИСКУССИИ

УДК 574.524

**К ВОПРОСУ О РАСЧЕТЕ ТРОФИЧЕСКИХ УРОВНЕЙ ГИДРОБИОНТОВ  
В МОРСКИХ ЭКОСИСТЕМАХ**

© 2016 г. Ю. В. Кончина

*Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии,  
Москва, 107140*

*E-mail: vnirol@rambler.ru*

Поступила в редакцию 26.02.2014 г.

Окончательный вариант получен 12.05.2015 г.

Обсуждаются различные подходы расчетов трофических уровней гидробионтов — одного из основных параметров экосистемных моделей «Экопас». Условность полученных величин данных уровней в международных компьютерных базах, в том числе Fishbase, Seagroundus и Sealifebase, представлена показателями первичной обработки фактического материала питания потребителей и их жертв в морских экосистемах. Дискутируется необходимость коррекции величин трофических уровней в этих базах данных.

*Ключевые слова:* экосистемные модели «Экопас» и «Экосим», трофический уровень, составные индексы, потребители и жертвы.

**ВВЕДЕНИЕ**

В динамике численности рыб важную роль играют такие экологические процессы, как трофодинамические взаимодействия, т.е. хищничество и конкуренция (Вах, 1998). Хищничество является ключевым вопросом экосистемного подхода по управлению рыболовством в Мировом океане. Этот подход, заявленный в Декларации в Рейкьявике (Исландия) в 2001 г., был принят на Мировом форуме в Йоханнесбурге (ЮАР) в 2002 г., чтобы соединить научные результаты, социальные нужды и эффективный подход по управлению рыболовством (Cigu et al., 2005).

Необходимость в использовании экосистемного подхода по управлению рыболовством возникла несколько десятилетий назад, когда стали наблюдать существенные изменения структуры и функционирования многих экосистем Мирового океана. Эти изменения нередко сопровождались вспышками численности ранее малочисленных видов и снижением фактически до нуля таковой у экс-доминантов. Такие изменения, напри-

мер, были отмечены у перуанских анчоуса и сардины у берегов Перу и Чили, у капских сардины и ставриды неритической зоны Бенгельского течения, у хамсы и гребневигов в Черном море (Кончина, Павлов, 2004).

При разработке подхода к экосистемному моделированию был создан комплекс многовидовых моделей, основой которого служит модель «Экопас» (Christensen, Pauly, 1992). Эта модель представляет собой пакет компьютерных программ, основой которых является схема трофической структуры водного сообщества. Следует отметить, что трофическая структура водной экосистемы представляет собой трофическую пирамиду, в которой пищевая энергия, накопленная на одном трофическом уровне (ТУ), при переходе по трофической цепи на более высокий ТУ в огромном количестве (около 90%) расходуется на поддержание, размножение и другие аспекты жизнедеятельности гидробионтов. Поэтому каркас схемы трофической структуры в модели «Экопас» построен на знании трофических связей гидробионтов, общем принципе экологии о переносе (транс-

формации) энергии пищи по трофической цепи, что предполагает 10-кратное снижение количества пищевой энергии при переходе с одного ТУ на следующий и балансе биомассы в трофической структуре живых сообществ. Подчеркнем, что коэффициент переноса энергии между ТУ, равный 10%, был рассчитан как среднее значение при амплитуде от 2 до 24% на основе результатов 48 трофических моделей для разных водных экосистем (Pauly, Christensen, 1995). Для унификации расчетных параметров моделей схема трофической структуры строго ограничена пятью ТУ — от продуцентов (1-й ТУ) до высших хищников (5-й ТУ) — с обязательным расчетом ТУ для каждого из включенных в модель гидробионтов вида.

По основному уравнению баланса биомасс, по которому продукция плюс иммиграция (поступление, вход в экосистему извне) всех гидробионтов экосистемы за вычетом всех их потерь по причине гибели от хищничества, промысла, эмиграции (выхода из экосистемы) равна нулю, рассчитывают потоки энергии между ТУ (Christensen, Pauly, 1992). Расчетные данные модели «Экопас» для всех включенных гидробионтов используют далее в последующих моделях, в том числе в моделях «Экосим» и «Экоспейс». В последних моделях вводятся новые значения определенных параметров в модель «Экопас», проигрывая различные варианты изменений состояния экосистемы, например, биомассы промысловых объектов («Экосим») или океанографических изменений («Экоспейс»). В настоящее время стандартным инструментом экосистемного моделирования считается модель «Экопас» плюс «Экосим» («Э+Э») (Walters et al., 1997; Pauly et al., 2000; Gascuel et al., 2011), которая включает трофические блоки видов, или возрастные стадии отдельных видов, или их сообщества со сходными показателями продукции, составом пищи и хищниками, что позволяет рассчитать биомассу каждого блока и ее перераспределение между блоками.

В связи с развитием и совершенствованием многовидовых моделей для измерения

структурных изменений экосистемы в результате воздействия промысла возникла необходимость в создании трофодинамических индикаторов, которые, учитывая конкуренцию и хищничество, характеризуют состояние всей экосистемы. В 2000-е гг. в научной литературе к наиболее известным индикаторам экосистемного уровня отнесены три индикатора: морской трофический индекс (МТИ), усеченный МТИ (уМТИ), а также промысел в балансе (ПвБ). Цель нашего исследования — проанализировать приемы и способы расчета величин ТУ у морских гидробионтов, представленные в научной литературе. В связи с тем что величины ТУ входят в один из элементов формулы расчета каждого из трех трофодинамических индикаторов, от величины ТУ, вычисленного для каждого вида гидробионтов, зависит изменение результирующих трендов в этих индикаторах.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Впервые расчет ТУ потребителя из среднего ТУ его жертв был предложен в 1970-е гг. (Odum, Heald, 1975). Дробная величина ТУ определяет его функциональную сущность, выражающую степень всеядности, т.е. диапазон потребления жертв с разных ТУ. При этом ТУ потребителя представляет собой сумму произведений ТУ каждой жертвы на ее долю в пище потребителя, к этой сумме прибавляется единица, которая определена как ТУ продуцентов, т.е. водорослей и детрита (Christensen, Pauly, 1992). Из приведенного примера для расчета ТУ по вышеприведенной формуле у потребителя, который поедает 40% водорослей ( $TU = 1$ ) и 60% растительных ( $TU = 2$ ), его ТУ:  $1 + (0,41 + 0,62) = 2,6$  (Christensen, Pauly, 1992). Таким образом, получается, что величина 2-го ТУ условна, как и 1-го ТУ, о чем авторы расчета не упоминают. Следовательно, при схеме трофической структуры экосистемы в модели «Экопас», ограниченной пятью ТУ, расчет ТУ происходит только с 3-го ТУ, а зна-

чит, трофические взаимоотношения на двух нижних ТУ экосистемы не рассматриваются. При таком расчете ТУ у большинства рыб и других водных потребителей может принимать значения от 2,0 до 5,0, об этом авторы сообщили в дальнейших статьях, указав, что ТУ, равный 2,0 у растительноядных, принят в соответствии со стандартом Международной биологической программы (Smith, 1968; Index ..., 1969; Pauly, Christensen, 1995; Pauly et al., 1998a), а ТУ, равный 5,0, встречается только у специализированных морских хищников, таких как кит-косатка *Orcinus orca* и белый медведь *Ursus maritimus* (Pauly et al., 1998b).

Итак, для расчета ТУ необходима точная величина доли каждой жертвы в пище потребителя. На наш взгляд, до сих пор при рассмотрении трофической структуры сообществ проблемой остается вопрос временной и пространственной динамики соотношения разных размерных фракций в популяциях продуцентов и потребителей, например, в сообществах планктона — пико, нано, микро, мезо и макропланктон (Lenz, 2000; Telesh et al., 2009). Одна из сложностей у исследователей возникает тогда, когда в питании потребителя минимальная и максимальная длина у жертв со сходным типом питания различается на несколько порядков. Например, у факультативных планктофагов, таких как перуанские анчоус и сардина, диапазон размеров съеденных жертв составлял 5—6 порядков: от десятков и сотен микрон у фитопланктонных водорослей и некоторых ракообразных до десятка сантиметров — у макропланктонных рыб (Кончина, Павлов, 1995).

Еще в конце 1980-х гг. стало ясно, что среди продуцентов фитопланктона выделяются две размерные фракции: мелкий фитопланктон с размером клеток менее 5 мкм, которым питается протозойный зоопланктон, т.е. зоофлагелляты и инфузории, и водоросли, размеры клеток которых составляют сотни микрон, т.е. на два порядка больше, чем первая фракция, которыми питаются виды-фильтраторы океанического

мезопланктона, а именно фильтраторы копеподы, эвфаузииды и сальпы (Воронина, 1989). Учитывая, что зоофлагелляты питаются мелким фитопланктоном, а инфузории потребляют мелкий фитопланктон и зоофлагеллят, до фильтраторов ракообразных и желетельных выделяются два протозойных ТУ. Таким образом, фильтраторы могут занимать вершину пищевой цепи, длина которой будет меняться от 2 до 4 ТУ. При учете протозойных ТУ исходная посылка для растительноядных, заложенная в «Экопас», некорректна: ТУ, равный 2, присущ только зоофлагеллятам и фильтраторам, которые питаются фитопланктоном; ТУ инфузорий и фильтраторов — ракообразных и желетельных, потребляющих фито- и протозойный зоопланктон, превышает величину 2.

Перейдем к количественному расчету доли каждого вида жертв в пище потребителя. Для анализа состава пищи потребителей, например рыб, применяют две группы методов: субъективные (качественные) — методы частоты встречаемости и числовой — и объективные (количественные) — методы объемный и весовой (Методическое пособие ..., 1974; Hyslop, 1980; James, 1987). При использовании четырех основных методов обработки питания рыб вычисляют соответственно четыре показателя на основе первичной обработки фактического материала (в процентах) для каждого вида, таксона или группы жертв: частоту встречаемости, а также доли по числу, объему и массе. По величине этих показателей судят о доле (значении) жертвы в пище потребителя. В настоящее время зарубежные исследователи кроме четырех показателей на основе первичной обработки фактического материала по питанию потребителей и их жертв вычисляют составной индекс — индекс относительной значимости (ИОЗ) (Pinkas et al., 1971). По величине этого индекса (в процентах) определяют долю жертв в пище потребителя и его место в трофической цепи (Cortes, 1997, 1999; Cabrera-Chavez-Costa et al., 2010; Rosas-Luis et al., 2011; Bornatowski et al., 2012; Kadri et al., 2014), а также величи-

ну ТУ потребителя (Cortes, 1999; Va et al., 2013).

Напомним, что в методической литературе подробно рассмотрены недостатки и достоинства четырех названных выше методов для оценки доли жертв в пище потребителя, а также дискутируется неприемлемость использования составных индексов для изучения трофических взаимоотношений гидробионтов, искажающих биологический смысл наблюдаемого явления (Berg, 1979; Hyslop, 1980; Wallace, 1981; Roscchi, Nouaze, 1985; Ahlbeck et al., 2012). Ниже кратко изложим самое главное.

Основное различие двух групп методов для анализа состава пищи потребителей состоит в том, что субъективные методы, т.е. частоты встречаемости и числовой, не измеряют действительное количество, т.е. объем или массу жертв, съеденных потребителями, равно как не учитывают размеров съеденных жертв, а метод частоты встречаемости не учитывает и численность этих жертв. Следовательно, нецелесообразность использования этих методов для расчета количественной доли жертв в пище потребителя, так же как для расчета параметров моделей по управлению многовидовым промыслом, очевидна.

Объективные методы, т.е. объемный и весовой, также не лишены недостатков. Объемный метод для исследования питания морских рыб мало приемлем, так как в морских условиях измерение объема жертв не всегда возможно: при замещении объема трудно экстрагировать воду, содержащуюся в жертвах, также не всегда возможны три измерения жертв (длина, высота, ширина). Следовательно, объемный метод не обеспечивает прямого перехода к биомассе потребителя, измеряемой весовыми единицами. Кроме того, часто используются модификации этого метода, ведущие к субъективной оценке доли жертвы по объему. Например, одна из модификаций — точечный метод и различные его вариации, где доля жертвы по объему оценивается визуально (на глаз) по отношению к общему объему пищи (Hyslop, 1980; Кончина, Павлов, 1995).

Как и предыдущие методы, весовой метод также не лишен недостатков. При определении сырой массы пищи основной источник ошибки — удаление воды с поверхности жертвы. Кроме того, этот метод, как и объемный, включает в измерение части жертв, не имеющие пищевой ценности для потребителя, т.е. неперевариваемый материал (хитиновый скелет, раковины моллюсков и т.п.). В то же время весовой метод дает прямое измерение основной массы пищи и применим для измерения практически любых жертв, включая аморфную массу. В многовидовых моделях обилие промысловых видов потребителей обычно представляется их биомассой, т.е. в весовых единицах. На наш взгляд, для расчета параметров этих моделей наиболее приемлем весовой метод, обеспечивающий прямой переход к биомассе потребителя, измеряемой весовыми единицами.

Как отмечено выше, сейчас в зарубежной литературе для определения долей жертв в составе пищи потребителя, а также его места в трофической системе широко используется составной индекс ИОЗ (Pinkas et al., 1971). В настоящее время известно более десятка составных индексов, по величине которых исследователи судят о доле (значении) жертв в пище потребителя, следовательно, о его месте в трофической цепи. В этих индексах в разных математических комбинациях объединяют величину двух или трех показателей первичной обработки фактического материала по питанию потребителей. Разные исследователи математически объединяют разные показатели, например, процентную долю от числа, от массы или объема жертвы, а также частоту встречаемости. Некоторые исследователи соединяют в составном индексе процентные доли одних со средним арифметическим значением других показателей, например, средним числом от всех съеденных жертв из расчета на одного потребителя. В табл. 1 представлен ряд наиболее известных составных индексов.

Подчеркнем, что исследователи вводили составные индексы, предполагая, что с их помощью можно сгладить недостатки,

**Таблица 1.** Составные индексы для оценки доли жертв в пище потребителя

Название	Формула	Источник
Индекс плотности	$(\%F \times \%W)^{1/2}$	Богоров, 1934
Пищевой коэффициент	$\%N \times \%W$	Hureau, 1969
Индекс относительной значимости	$(\%N + \%Vol.) \times \%F$	Pinkas et al., 1971
Индекс относительной значимости кормового объекта	$100 (\%F + \%N + \%W)$	George, Hadley, 1979
	$\sum_{a=1}^n (\%F + \%N + \%W)$	
Индекс основной пищи	$\left( \frac{\%N + \%F}{2} \times \%W \right)^{1/2}$	Zander, 1982

**Примечание:**  $n$  – число (групп) кормовых компонентов (объектов);  $\%F$  – частота встречаемости,  $\%N$  – числовая доля,  $\%W$  – весовая доля,  $\%Vol.$  – объемная доля.

свойственные тому или иному методу обработки питания потребителей. Однако они не учитывали, что по величине самого составного индекса невозможно составить представление о значении одного из включенных показателей первичной обработки фактического материала, в результате получаются искусственные (условные) величины, которые лишены биологического смысла. Не говоря уже о дополнительных громоздких расчетах для вычисления составных индексов, разнообразие этих индексов и их модификаций исключает сравнение результатов, полученных разными авторами, что делает данные результаты несопоставимыми.

Судя по табл. 1, ИОЗ в оригинале представляет собой произведение суммы процентных долей от числа и объема жертвы на процент ее частоты встречаемости, чаще всего рассчитываются процентные значения этого индекса (Cortes, 1997, 1999; Cabrera-Chavez-Costa et al., 2010; Rosas-Luis et al., 2011; Bornatowski et al., 2012). Кроме того, в последнее время при отсутствии объемной доли жертв исследователи вместо этой доли рассчитывают ИОЗ, вводя в формулу долю по массе жертв (Cortes, 1997; Cabrera-Chavez-Costa et al., 2010; Rosas-Luis et al., 2011; Kadri et al., 2014). Предположим,

основная причина использования этого индекса заключается в том, что он уравнивает погрешности во включенных показателях первичной обработки фактического материала, т.е. в величинах долей от числа, объема и частоты встречаемости жертвы (Cortes, 1997). Подчеркнем, что в ИОЗ величина двух показателей из трех, т.е. частота встречаемости и числовая доля, зависит от размера съеденных жертв. При мелких жертвах, доля которых по объему или массе ничтожна, значение этих показателей резко возрастает. Как мы отмечали выше, оба этих показателя характеризуют только качественную картину питания, так как в обоих показателях не учитываются размеры жертв, а по показателю встречаемости не рассматривается и численность жертв, поэтому включение величин ИОЗ в дальнейший расчет, например в расчет ТУ, искажает смысл наблюдаемого явления, приводя к ошибочным выводам.

Сколь велика разница при определении значения жертв в составе пищи потребителя по весовой доле и по ИОЗ, проиллюстрируем на примере исследований трофических взаимоотношений гигантского кальмара *Dosidicus gigas* и виндигуэрии *Vinciguerria lucetia* в водах Перуанского течения у берегов Перу (Rosas-Luis et al.,

2011). Состав пищи кальмара определили по анализу содержимого желудков 829 особей, пойманных в разные три сезона года (Южное полушарие): летом (март) 2007 г., осенью-зимой (июнь-июль) и весной (ноябрь-декабрь) 2008 г. (табл. 2). Кальмаров ловили до 300 морских миль от берегов Перу (напомним, что ширина шельфа Перу не превышает 70 морских миль). Длина мантии у основной массы кальмаров составляла 10–30 см, а амплитуда размерного ряда – 3–104 см. Основываясь на величине ИОЗ, авторы утверждали, что в 2008 г. главной жертвой кальмаров была винцигуэрия, которую они потребляли все три сезона, а ее значение в питании кальмара увеличивалось на протяжении года. Второе место в питании кальмаров занимали их сородичи, чья доля в пище гигантского кальмара в 2008 г. снизилась.

Авторы высказывают точку зрения о том, что каннибализм связан с тем, что

кальмары откусывают куски от сородичей, пойманных на джиггер, так как особой ловили в районах промысла кальмара.

Однако если проанализировать долю по массе, то летом 2007 г. главной жертвой кальмаров были особи своего вида, составлявшие около половины пищи, второе место занимали рыбы, среди которых преобладал перуанский анчоус (около 1/4 по массе), а винцигуэрия составила около 10%. В 2008 г. осенью-зимой на первое место в питании кальмаров встали рыбы, среди которых 1/3 занимал перуанский анчоус, около 16% – винцигуэрия, а кальмары своего вида сместились на второе место по значимости, составив более 40% (по массе). Весной 2008 г. рыбы были главной жертвой кальмаров (87% по массе), сменился видовой состав рыб-жертв: до 60% (по массе) среди рыб составила винцигуэрия. Доля сородичей в пище кальмаров сильно снизилась, лишь немного превышая 1/10. Таким обра-

**Таблица 2.** Состав пищи гигантского кальмара в 2007–2008 гг. (по: Rosas-Luis et al., 2011, с изменениями)

Кормовые компоненты	Март 2007 г.		Июнь-июль 2008 г.		Ноябрь-декабрь 2008 г.	
	Масса, %	ИОЗ, %	Масса, %	ИОЗ, %	Масса, %	ИОЗ, %
<b>Pisces</b> , в том числе:	37,1	59,1	55,2	86,0	87,4	98,4
<i>Mystophum nitidulum</i>	0,5	0	0,2	0	9,0	4,2
<i>Diogenichthys laternatus</i>	-	-	2,2	2,3	11,1	1,3
<i>Vinciguerria lucetia</i>	9,6	14,3	15,8	31,6	59,1	44,8
<i>Engraulis ringens</i>	23,6	3,2	29,7	1,7	0,1	0,3
<b>Teuthida</b> ,	62,0	39,8	43,8	12,3	12,5	1,6
в том числе <i>Dosidicus gigas</i>	48,2	11,7	42,9	4,0	12,2	0,4
Неопределенные <i>Teuthida</i>	13,8	7,0	0,2	0	0,1	0
Прочие	0,9	1,1	1,0	1,7	0,1	0
Число кальмаров с пищей в желудках	59		576		194	

**Примечание.** ИОЗ – индекс относительной значимости (по: Pinkas et al., 1971).

зом, виндигуэррия была основной жертвой кальмара только весной, подчеркивая сезонную смену состава пищи у этого хищника.

Исследования состава пищи гигантского кальмара в других районах Тихого океана показали, что он является хищником-оппортунистом, использующим в питании разнообразных пелагических и донных рыб, ракообразных и кальмаров, многие из которых совершают суточные вертикальные миграции, и охотится за жертвами, образующими многочисленные скопления в местах его обитания (Zeidberg, Robison, 2007; Alarcon-Munoz et al., 2008; Silver, 2010). По видеосъемкам у Центральной Калифорнии удалось обнаружить смену структуры питания у гигантского кальмара в разных биотопах: в океанической пелагиали за пределами края шельфа кальмар охотился за эвфаузидами, светящимися анчоусами и веретенниковыми рыбами, тогда как на шельфе и материковом склоне его главной жертвой служила тихоокеанская мерлуза *Merluccius productus*, которая является самым многочисленным промысловым видом рыб у калифорнийского побережья США (Zeidberg, Robison, 2007). У берегов Центрального Чили кальмар охотился за важными промысловыми рыбами: чилийско-перуанской мерлузой *M. gayi*, чилийской сельдью *Strangomera bentincki*, перуанскими ставридой *Trachurus symmetricus murphyi* и анчоусом *Engraulis ringens*. Кроме того, кальмар питался светящимися анчоусами и эвфаузидами. Однако основным объектом питания кальмара у Центрального Чили являлась чилийско-перуанская мерлуза (Alarcon-Munoz et al., 2008). Ряд авторов высказали опасения, что хищничество кальмара влияет на снижение биомассы обоих видов мерлуз (Zeinberg, Robison, 2007; Alarcon-Munoz et al., 2008). Таким образом, гигантскому кальмару присуща пространственная и временная динамика смены состава пищи, что необходимо учитывать при определении доли жертв в составе его пищи и расчете его ТУ. Как явствует из материалов табл. 2, гигантский кальмар у берегов Перу — явный каннибал, так как

в течение двух сезонов особи своего вида составляли примерно половину всей массы его пищи. Расчет ТУ гигантского кальмара в настоящее время вряд ли возможен, так как неизвестны ТУ многих его жертв, в том числе собственных сородичей.

Проанализируем определение состава пищи и расчет ТУ у морских млекопитающих (Pauly et al., 1998a) и акул (Cortes, 1999) Мирового океана, основываясь на литературных данных. В конце 1990-х гг. удалось впервые выполнить расчет нормализованного состава пищи и ТУ для 97 видов морских млекопитающих Мирового океана (Pauly et al., 1998a). Результаты этого расчета в дальнейшем были использованы для оценки количества биоресурсов, съедаемых морскими млекопитающими в Тихом океане (Trites et al., 1997; Predation by marine ..., 2000), т.е. для решения сложнейшей проблемы конкуренции между рыболовством и морскими млекопитающими. Для определения состава пищи у каждого из 97 видов морских млекопитающих все их жертвы были разделены на восемь групп: донные беспозвоночные, крупный зоопланктон, мелкие кальмары, крупные кальмары, мелкие пелагические рыбы, мезопелагические рыбы, прочие рыбы и высшие позвоночные. Для каждой из восьми групп жертв представили средние ТУ, опубликованные в более ранних статьях авторов моделей разных экосистем Мирового океана, например, для группы мезопелагических рыб — из Южно-Китайского моря (Pauly et al., 1998a).

Для определения доли каждой из восьми групп жертв в пище каждого вида потребителя предприняли ранжирование групп жертв (по массе или объему). Принимая за единицу общий состав пищи каждого потребителя, значение 0,5 присваивали тем жертвам, которые по литературным данным классифицировались как его основная пища. Жертвам с меньшим значением в пище потребителя снижали ранг (с шагом 0,1), включая тех жертв, которые указаны в литературных источниках по качественным данным. Затем, используя полученный состав пищи

каждого вида потребителя и средние ТУ каждой из восьми групп жертв, рассчитали среднее значение ТУ для каждого вида потребителя по формуле, представляющей собой частное от суммы произведений доли каждой из групп жертв в пище потребителя и ТУ этой группы жертв на сумму долей всех восьми групп жертв. Полученные результаты показали, что средний ТУ потребителей изменялся от 3,2–3,4 у усатых китов и калана до 3,8–4,4 — у большинства видов ластоногих и зубатых китов. Максимальные значения ТУ получены для кита-косатки *O. orca* — 4,5–4,6 (Pauly et al., 1998a).

Авторы расчета (Pauly et al., 1998a) отметили, что полученный подобным образом состав пищи каждого вида потребителя носит ориентировочный характер. На наш взгляд, условность величины ТУ для 97 видов морских млекопитающих Мирового океана вызвана следующими обстоятельствами: 1) субъективностью выделения восьми групп; 2) несопоставимостью исходных данных осреднения количественного (по массе или объему) и качественного (описательного характера) материала, 3) ранжированием жертв в составе пищи каждого потребителя.

По отношению к разноплановости выделения трофических групп жертв отметим, что в расчете, рассмотренном выше, из восьми групп жертв для всех потребителей группа высших позвоночных объединяет животных, относящихся к разным систематическим классам животного мира — млекопитающим, птицам и пресмыкающимся. В то же время животные из отряда кальмаров, которые наряду с наутилусами, осьминогами и каракатицами входят в один класс головоногих моллюсков, разделены на две отдельные группы на основании длины их спинной мантии — мелких и крупных кальмаров с длиной мантии соответственно менее или более 50 см.

Кроме того, морские млекопитающие включают представителей нескольких отрядов, к ним относятся усатые и зубатые киты, ушатые и настоящие тюлени, моржи и морские выдры — каланы. Разнообра-

зие поедаемых морскими млекопитающими жертв огромно: от зоопланктона и донных беспозвоночных до тюленей и китов. Например, одна из экологических группировок кита-косатки *O. orca*, а именно транзитные косатки, охотится за усатыми китами (малым полосатиком и горбачами), дельфинами и тюленями (Кончина, Павлов, 2005). Авторы расчета для группы высших позвоночных установили  $TU = 4.0$ , указав, что это средний ТУ для всех морских млекопитающих, которые не охотятся за высшими позвоночными (Pauly et al., 1998a). В то же время для группы мелких кальмаров ТУ определили равным 3,2 в соответствии с величиной ТУ для головоногих моллюсков шельфовых экосистем (Pauly, Christensen, 1995). В свою очередь для группы крупных кальмаров принят ТУ, равный 3,7, с предположением, что у этой группы ТУ на 1/2 выше, чем у группы мелких кальмаров. При таком выделении групп жертв условность величины ТУ очевидна.

Далее, при расчете доли жертв в пище потребителя выполнено осреднение количественного (по массе или объему) и качественного (описательного характера) материала, т.е. неверны исходные послышки: объединены несопоставимые данные. Что касается ранговой корреляции, которую исследователи вынуждены применять при моделировании водных сообществ, необходимо подчеркнуть, что коэффициенты ранговой корреляции, например коэффициент Спирмана, подходят для обработки данных обилия (или биомассы) видов, что достаточно для ранжирования видов, но непригодно для оценки их долей. Хотя эти коэффициенты проверяются статистически (с помощью коэффициента Стьюдента), они могут иметь отрицательные значения, поэтому их нельзя использовать для определения степени сходства (Wallace, 1981; Песенко, 1982).

В конце 1990-х гг. вслед за расчетами, представленными выше, была предпринята попытка рассчитать ТУ у 149 видов акул Мирового океана (Cortes, 1999). В этом расчете, на наш взгляд, выявляются



два источника некорректного осреднения использованного литературного материала по питанию акул. Первый источник — выделение 11 групп жертв в основном очень высокого таксономического ранга для всех видов потребителей — акул (Cortes, 1999). Эти группы жертв таковы: морские растения, зоопланктон, головоногие моллюски, прочие моллюски, десятиногие раки, прочие беспозвоночные, хрящевые рыбы, костистые рыбы, морские птицы, морские рептилии и морские млекопитающие. Для каждой группы жертв представлен ТУ, который заимствован или рассчитан на основе литературных данных. Например, ТУ для костистых рыб (3,24) получен как средняя величина из 19 ТУ, рассчитанных для разных групп видов, — от сельдевых (2,6) до скумбриевых (4,2). ТУ для 19 групп видов, рассчитанные по модели «Экопас», заимствованы из статьи Паули и Кристенсена (Pauly, Christensen, 1995).

Второй источник некорректного осреднения — объединение несопоставимых данных. Определение доли каждой группы жертв в пище того или иного вида акул выполнено как осреднение составных (комбинированных) индексов обработки питания рыб, например ИОЗ (Pinkas et al., 1971) или его процентов, наряду с показателями первичной обработки фактического материала по питанию рыб, в том числе качественными (частота встречаемости и число, %) и количественными (масса и объем, %). Если для данного вида акул в литературе находили два показателя первичной обработки фактического материала, то вычисляли среднее значение; например, число жертв и объем, выраженные в процентах, суммировали и делили на два. Несопоставимость данных по питанию акул, полученных с помощью комбинированных индексов и показателей первичной обработки фактического материала по питанию рыб, ранее уже отмечалась (Cortes, 1997). На наш взгляд, в результате подобных осреднений величина ТУ для каждого вида акул оказалась далека от реальности. Даже у очень крупных рыб величина ТУ не достигала 5,0: у большой белой акулы его

величина составила 4,5, у семижаберной акулы — 4,7 (Cortes, 1999).

Несмотря на развитие экосистемных моделей «Экопас» на протяжении трех последних десятилетий, в настоящее время при использовании модели «Э+Э» субъективность выделения трофических групп потребителей и их жертв очевидна, а их отнесение к трофическим уровням во многом условно. Например, для экосистемы восточной части Большой Австралийской бухты для получения представлений о трофических взаимоотношениях главных функциональных групп и оценки влияния промысла за 18-летний период (1991–2008) применили модель «Э+Э» (Goldsworthy et al., 2013). Судя по рисунку, в трофической системе модели «Экопас» этой экосистемы выделена 41 функциональная группа, тогда как основное внимание в статье уделено пяти главным трофическим группам высших хищников 5-го ТУ, включая морских млекопитающих, морских птиц, пелагических акул, крупных пелагических рыб и головоногих моллюсков, а также их жертвам 4-го ТУ — группе мелких пелагических рыб. Если дельфины и ластоногие рассмотрены на видовом уровне, то функциональные группы пелагических акул, так же как и группы крупных бентопелагических рыбоядных рыб, включают разные виды. Например, отмечено, что группа пелагических акул состоит из четырех видов, в том числе узкозубой, темной, белой акул и мако. Сколько разных видов включено в разнородные группы крупных бентопелагических рыбоядных рыб, кальмаров-теутид, средних донных беспозвоночных или мелких донных всеядных, не представляется возможным установить, так как эти сведения в статье (Goldsworthy et al., 2013) отсутствуют (рисунок). Также трудно понять, как получена величина ТУ этих разнородных групп, например, для группы средних донных беспозвоночных ТУ = 4,00, а для группы мелких донных всеядных ТУ = 3,77. Напомним, что в модели «Экопас» каждая функциональная группа рассматривается в виде отдельной биомассы, следовательно,

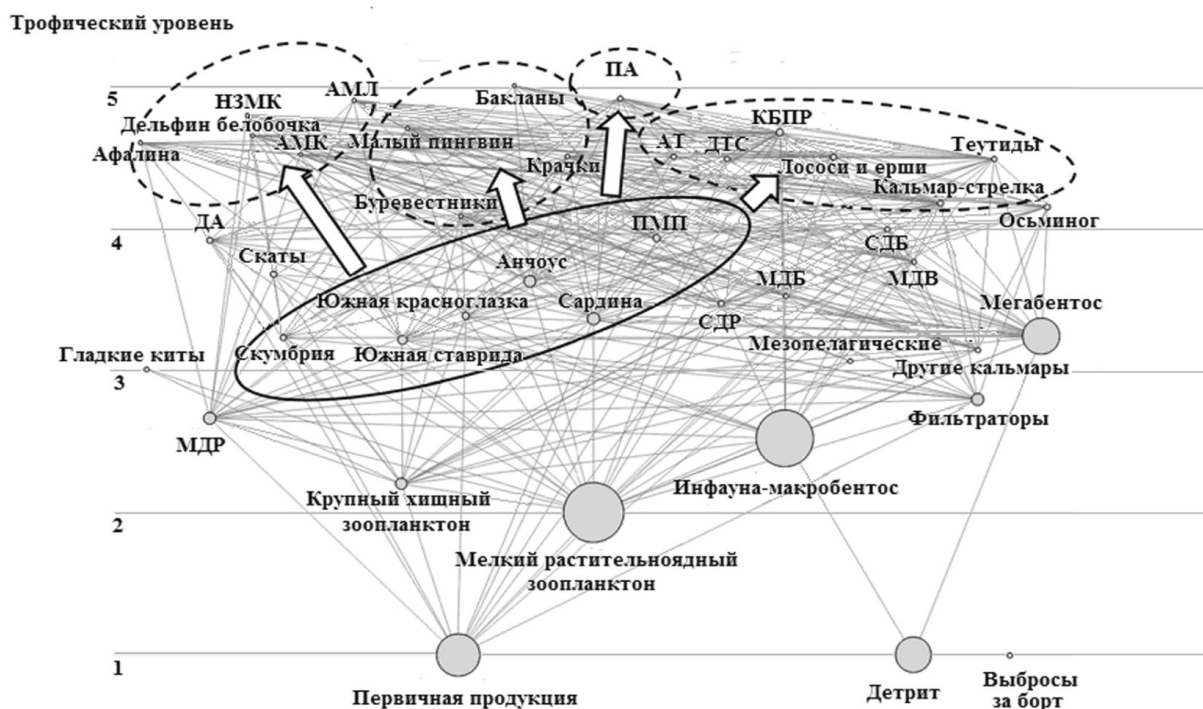


Схема трофической структуры экосистемы восточной части Большой Австралийской бухты в модели «Экопас» (по: Goldsworthy et al., 2013, с изменениями). (○) — функциональные группы (их 41), диаметр круга пропорционален биомассе этих групп; (⋯) — главные трофические группы, в том числе группы морских млекопитающих, морских птиц, пелагических акул, крупных пелагических рыб и головоногих моллюсков; (○) — группа мелких пелагических рыб; (—) — трофические связи между функциональными группами. НЗМК — новозеландский морской котик, АМК — австралийский морской котик, АМЛ — австралийский морской лев, ПА — пелагические акулы, АТ — австралийский тунец, ДТС — другие тунцы и сериола, КБПР — крупные бентопелагические рыбаобразные рыбы, ДА — донные акулы, ПМП — прибрежные мелкие планктофаги, СДР — средние донные рыбаобразные рыбы, МДБ — мелкие донные беспозвоночные, СДБ — средние донные беспозвоночные, МДВ — мелкие донные всеядные, МДР — мелкие донные рыбаобразные рыбы.

число видов, включенных в функциональную группу, влияет как на величину вычисленных ТУ, так и на конечный результат моделирования. На последний, естественно, влияет и число выделенных в трофической структуре экосистемы функциональных групп. Отметим, что до сих пор модели «Экопас» не учитывают онтогенетические изменения состава пищи, особенно для крупных видов, например рыб. Эти виды по мере развития переходят от планктофагии к рыбаобразности, поэтому, как заключили разработчики этих моделей, представить поток биомассы через ТУ для особей, переходящих с одной онто-

генетической ниши на другую, невозможно (Pauly et al., 2000).

В последнее десятилетие с развитием моделей «Э+Э» для хорошо изученных морских экосистем их трофическая структура включает большое число функциональных групп. Например, для экосистемы шельфа залива Аляска модель представлена 122 функциональными группами, включая 14 разных типов промысла (Gaichas et al., 2010). Из-за сложности трофических взаимоотношений исследователи сосредоточили внимание на четырех основных функциональных группах: хищников высокого ТУ — белокорого

палтуса *Hippoglossus stenolepis* (1) и длиннорылого ската *Raja rhina* (2) (ТУ = 4,5 и 4,7 соответственно) — и хищников среднего ТУ — минтая *Theragra chalcogramma* (3) и кальмаров отр. *Teuthoidea* (4) (ТУ = 3,7 для обеих функциональных групп). Высшим хищником в заливе Аляска по результатам моделирования оказался ярусный промысел палтуса (ТУ = 5,4), следующее высокое положение в трофической системе занял траловый промысел минтая (ТУ, как и у ската, = 4,7). Для палтуса и минтая расчеты в модели выполнены на видовом уровне с разделением половозрелой и неполовозрелой частей популяций с учетом многолетних данных о составе пищи и его изменениях в 1990—2007 гг. Для ската и особенно кальмаров, как сообщили авторы, данные для модели намного более низкого качества (Gaichas et al., 2010). Например, для скатов из рода *Raja* расчет о составе пищи основывали на коллекционных сборах, модифицируя его с учетом качественных данных из залива Аляска в 2003 г. Функциональная группа кальмаров (отр. *Teuthoidea*) включает много пелагических видов среднего размера (<1 м). По предположению авторов, в нее могут входить 18 видов, обитающих в мезопелагиали Берингова моря. Наряду с ними в эту группу могут входить и другие виды кальмаров. Эта функциональная группа фактически оказалась неизученной, материалы о составе пищи этой сборной группы взяты из литературных источников по кальмару *Berryteuthis magister* Берингова моря. Нам представляется, что серьезные несоответствия результатов моделирования, например, то, что потребление минтая в заливе Аляска превышает величину его продукции, объясняемое авторами превышением или недооценкой величины биомассы минтая, могут быть связаны с некорректной величиной ТУ потребителей и их жертв, в том числе минтая.

В последнее десятилетие среди семейства моделей «Э+Э» появилась новая модель «ЭкоТроф», рассматривающая потоки пищевой энергии в экосистеме как полуфизический процесс (a quasi-physical

process), так как она основана на простых уравнениях, полученных для динамики жидкости (кинетики потоков). В семействе моделей «Э+Э» модель «ЭкоТроф» рассматривают как конечную стадию в использовании ТУ для экосистемного моделирования, потому что в ней виды и функциональные группы «Экопас» замещены их ТУ. Средний ТУ этих видов и функциональных групп для модели «ЭкоТроф» предложено заимствовать из международных компьютерных баз данных (Gascuel et al., 2011).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

До настоящего времени знания о ТУ таковы, что нельзя определить критический порог их значений. ТУ для тысяч разных видов рыб, использующихся в морском рыболовстве, представлены в Рыбной базе на сайте [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org), величина этих ТУ в основном основана на данных о составе пищи этих видов рыб (Pauly, Watson, 2005). В настоящее время ТУ для огромного числа гидробионтов содержатся еще в двух компьютерных базах данных: на сайтах [www.seaaroundus.org](http://www.seaaroundus.org) (Pennino et al., 2011) и [www.Sealifebase.org](http://www.Sealifebase.org) (Gascuel et al., 2011). Как показал наш анализ, величины ТУ во всемирных компьютерных базах данных нуждаются в серьезной коррекции, их необходимо рассчитать для каждого вида гидробионтов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богоров В.Г. Исследование питания планктоноядных рыб // Бюл. ВНИРО. 1934. № 1. С. 19—32.
- Воронина Н.М. Антропогенная эволюция пелагического сообщества Антарктики // Вестн. АН СССР. 1989. № 9. С. 64—68.
- Кончина Ю.В., Павлов Ю.П. О методах определения трофического статуса видов в ихтиоценах // Вопр. ихтиологии. 1995. Т. 35. № 4. С. 504—514.

Кончина Ю.В., Павлов Ю.П. Об экосистемном подходе к оценке промысловой численности морских биологических ресурсов // *Вопр. рыболовства*. 2004. Т. 5. № 4 (20). С. 656–679.

Кончина Ю.В., Павлов Ю.П. Косатка *Orcinus orca*: экотипы и пищевая специализация // Там же. 2005. Т. 6. № 1 (21). С. 24–43.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 274 с.

Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 288 с.

Ahlbeck I., Hansson S., Hjerne O. Evaluating fish diet analysis methods by individual-based modeling // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2012. V. 69. P. 1184–1201.

Alarcon-Munoz R., Cubillos L., Gatica C. Jumbo squid (*Dosidicus gigas*) biomass off central Chile: effects on Chilean hake (*Merluccius gayi*) // *CalCOFI Rep.* 2008. V. 49. P. 157–166.

Ba A., Diop M.S., Diatta Y. et al. Diet of milk shark, *Rhizoprionodon acutus* (Rüppell, 1837 (Chondrichthyes: Carcharinidae), from the Senegalese coast // *J. Appl. Ichthyol.* 2013. V. 29. P. 789–795.

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

Berg J. Discussion of methods of investigation the food of fishes, with reference to a preliminary study of the prey of *Gobisculus flavescens* (Gobiidae) // *Mar. Biol.* 1979. V. 50. № 3. P. 263–273.

Bornatowski H., Heithaus M.R., Abilhoa V., Correa M.F.M. Feeding of the Brazilian sharpnose shark *Rhizoprionodon lalandii* (Müller et Henle, 1839) from southern Brasil // *J. Appl. Ichthyol.* 2012. V. 28. P. 623–627.

Cabrera-Chavez-Costa A.A., Galvan-Magana F., Escobar-Sanchez O. Food habits of the silky shark *Carcharhinus falciformis* (Müller et Henle, 1839) off the western coast of Baja California Sur, Mexico // *Ibid.* 2010. V. 26. P. 499–503.

Christensen V., Pauly D. The ECO-PATH II – a software for balancing steady-state models and calculating network characteristics // *Ecol. Modelling.* 1992. V. 61. P. 169–185.

Cortes E. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes // *Can. J. Fish. Aquatic Sci.* 1997. V. 54. P. 726–738.

Cortes E. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks // *ICES J. Marine Sci.* 1999. V. 56. P. 707–717.

Cury P.M., Shannon L.J., Roux J.-P. et al. Trophodynamic indicators for an ecosystem approach to fisheries // *Ibid.* 2005. V. 62. P. 430–442.

Gaichas S.K., Aydin K.Y., Francis R.C. Using food web model results to inform stock assessment estimates of mortality and production for ecosystem-based fisheries management // *Can. J. Fish. Aquatic Sci.* 2010. V. 67. P. 1490–1506.

Gascuel D., Guenette S., Pauly D. The trophic-level-based ecosystem modelling approach: theoretical overview and practical uses // *ICES J. Marine Sci.* 2011. V. 68. P. 1403–1416.

George E.L., Hadley W.F. Food and habitat partitioning between rock bass (*Ambloplites rupestris*) and small-mouth bass (*Micropterus dolomieu*) young of the year // *Transact. Amer. Fish. Soc.* 1979. V. 108. P. 253–261.

Goldsworthy S.D., Page B., Rogers P.J. et al. Trophodynamics of the eastern Great Australian Bight ecosystem: Ecological change associated with the growth of Australia's largest fishery // *Ecol. Modelling.* 2013. V. 255. P. 38–57.

Hureau J.C. Biologie compare de quelques poissons antarctiques (Nothotheniidae) // *Bull. Inst. Oceanogr. Monaco.* 1969. V. 68. P. 1–44.

Hyslop E.J. Stomach contents analysis – a review of methods and their application // *J. Fish. Biol.* 1980. V. 17. P. 411–429.

Index of national projects, section PM (productivity marine) // *IBP News.* 1969. V. 18. P. 1–31.

- James A.G.* Feeding ecology, diet and field-based studies on feeding selectivity of the cape anchovy *Engraulis capensis* Gilchrist // S. Afr. J. Marine Sci. 1987. V. 5. P. 673–692.
- Kadri H., Marouani S., Bradai M.N., Bouain A.* Food habits of the brown ray *Raja miraletus* (Chondrichthyes: Rajidae) from the Gulf of Gabes (Tunisia) // Marine Biol. Res. 2014. V. 10. № 4. P. 426–434.
- Lenz J.* Introduction // ICES Zooplankton Methodology Manual / Eds Harris R. et al. San Diego: Academic Press, 2000. P. 1–30.
- Odum W.T., Heald E.J.* The detritus-based food web of an estuarine mangrove community // Estuarine research. V. 1 / Ed. Cronin L. E. N.Y.: Academic Press, 1975. P. 265–286.
- Pauly D., Christensen V.* Primary production required to sustain global fisheries // Nature. 1995. V. 374. P. 255–257.
- Pauly D., Watson R.* Background and interpretation of the «Marine Trophic Index» as a measure of biodiversity // Royal Soc. 2005. V. 360. P. 415–423.
- Pauly D., Trites A.W., Capuli E., Christensen V.* Diet composition and trophic levels of marine mammals // ICES J. Marine Sci. 1998a. V. 55. P. 467–481.
- Pauly D., Christensen V., Dalsgaard J.P.T. et al.* Fishing down marine food webs // Science. 1998b. V. 279. P. 860–863.
- Pauly D., Christensen V., Walters C.* Ecopath, ecosim and ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries // ICES J. Marine Sci. 2000. V. 57. P. 697–706.
- Pennino M.G., Bellido J.M., Conesa D., Lopez-Quilez A.* Trophic indicators to measure the impact of fishing on an exploited ecosystem // An. Biodiversity Conservation. 2011. V. 34. №1. P. 123–131.
- Pinkas L., Oliphant M.S., Iverson I.L.K.* Food habits of albacore, bluefin tuna, and bonito in California waters // Fish Bull. Calif. 1971. № 152. P. 1–105.
- Predation by marine birds and mammals in the Subarctic North Pacific Ocean // ICES Sci. Report. 2000. № 14. 165 p.
- Rosas-Luis R., Tafur-Jimenez R., Alegre-Norza A.R. et al.* Trophic relationships between the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) and the lightfish (*Vinciguerria lucetia*) in the Humboldt Current System off Peru // Sci. Marine. 2011. V. 75. № 3. P. 549–557.
- Rosecchi E., Nouaze J.* Comparaison de cinq indices alimentaires utilisés dans l'analyse des contenus stomacaux // Rev. Trav. Inst. Peches Marine. 1985. V. 49. № 3–4. P. 111–123.
- Silver M.* Squid on the fly // Nat. Geographic. 2010. V. 218. № 2. P. 28.
- Smith F.E.* The international biological program and the science of ecology // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1968. V. 60. № 1. P. 5–11.
- Telesh I., Postel L., Heerkloss R. et al.* Zooplankton of the open Baltic Sea: Extended atlas. V. 76. BMB Publ. № 21. Warnemünde: Meereswiss. Ber., 2009. 290 p.
- Trites A.W., Christensen V., Pauly D.* Competition between fisheries and marine mammals for prey and primary production in the Pacific Ocean // J. Northw. Atl. Fish. Sci. 1997. V. 22. P. 173–187.
- Wallace R.K., Jr.* An assessment of diet-overlap indexes // Transact. Amer. Fish. Soc. 1981. V. 110. P. 72–76.
- Walters C., Christensen V., Pauly D.* Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments // Rev. Fish Biol. Fisheries. 1997. V. 7. P. 139–172.
- Zander C.D.* Feeding ecology of littoral gobiid and blennioid fish of the Banyuls area (Mediterranean Sea). 1. Main food and trophic dimension of niche and ecotope // Vie Milieu. 1982. V. 32. № 1. P. 1–10.
- Zeidberg L.D., Robison B.H.* Invasive range expansion by the Humboldt squid, *Dosidicus gigas*, in the eastern North Pacific // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2007. V. 104. № 31. P. 12948–12950.

**A PROBLEM ON THE TROPHIC LEVELS CALCULATION  
OF AQUATIC ORGANISMS IN MARINE ECOSYSTEMS**

© 2016 y. Yu. V. Konchina

*Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow, 107140*

Different approaches for estimating of hydrobionts trophic levels, regarded as ones of basic parameters for ecosystem models «Ecopath» are presented. The uncertainty of such levels values in international computer databases, including Fishbase, Searoundus and Sealifebase, was performed by the analysis of initial treatment indices on original diet data for consumers and their prey in marine ecosystems. The necessity of the correction for values of trophic levels in these databases are discussed.

*Keywords:* ecosystem models of «Ecopath» with «Ecosim», trophic level, compound indices, consumers and prey.