

УДК 597.556.25: 591.13: 591.543.43

ПИТАНИЕ БЕЛОМОРСКОЙ ТРЕХИГЛОЙ КОЛЮШКИ *GASTEROSTEUS ACULEATUS* (LINNAEUS, 1758) НА НЕРЕСТИЛИЩАХ

**А. С. Демчук, М. В. Иванов, Т. С. Иванова, Н. В. Полякова,
П. В. Головин, Д. Л. Лайус**

*Санкт-Петербургский государственный университет, кафедра ихтиологии
и гидробиологии, Россия*

Приведены результаты исследования питания в течение всего нерестового периода (конец мая – начало июля 2016 г.) половозрелых особей трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* L., отловленных в губе Чупа Кандалакшского залива Белого моря на трех нерестилищах. Определен полный спектр кормовых объектов, обнаруженных в желудках рыб, отдельно для самцов и самок. Показан преимущественно бентосный характер питания производителей в прибрежье. Основными кормовыми объектами на нерестилищах являются собственная икра (до половины спектра питания), куколки и личинки Chironomidae, Polychaeta и Amphipoda, а также имаго Diptera. Выявлены половые, временные и пространственные различия в пищевом спектре. Самки по сравнению с самцами имеют более широкий спектр питания (20 пищевых компонентов против 13 у самцов) и более выраженную его динамику в течение нереста. В отличие от самцов они не связаны заботой о потомстве, что позволяет им переключаться на более доступный и энергетически выгодный в данный момент корм. Самки заканчивают нерест раньше и начинают интенсивный посленерестовый откорм, в то время пока большая часть самцов еще охраняют потомство и питаются менее интенсивно. На нерестилищах с высокой плотностью нерестящихся рыб значение собственной икры в питании было выше по сравнению с нерестилищем с низкой плотностью производителей. Также в течение нереста у рыб обоих полов наблюдается снижение упитанности.

Ключевые слова: трехиглая колюшка; *Gasterosteus aculeatus*; спектр питания; интенсивность питания; коэффициент упитанности; нерест; Белое море.

**A. S. Demchuk, M. V. Ivanov, T. S. Ivanova, N. V. Polyakova,
P. V. Golovin, D. L. Lajus. FEEDING OF THE THREESPINE STICKLEBACK
GASTEROSTEUS ACULEATUS (LINNAEUS, 1758) IN SPAWNING GROUNDS**

The feeding of mature threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* L. was studied during the entire spawning period (late May – early July) in 2016 at three locations in the mouth of Chupa Inlet, Gulf of Kandalaksha, White Sea. The fish mostly feed on benthos: stickleback eggs (up to a half of stomach content), pupae and larvae of Chironomidae, Polychaeta and Amphipoda, as well as imagoes of Diptera. In good spawning grounds with a high density of spawners, the proportion of stickleback eggs in the diet is higher. The effects of sex, spawning stage and location were determined. Females, in comparison with males, have a more diverse diet (20 food items versus 13) and show greater changes

during the spawning season, in particular, they consume energetically richer food items. This is likely because the more territorial males, occupied with guarding the progeny, are more limited in their diet modification possibilities. Differences between the sexes are especially high by the end of the spawning period. Females begin intensive post-spawning feeding earlier than males, who have to guard the nests. We also observed a decrease of the condition factor during the spawning period, which is probably associated with high energetic costs of spawning.

Key words: threespine stickleback; *Gasterosteus aculeatus*; feeding spectrum; feeding intensity; condition factor; spawning; White Sea.

Введение

Трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) – один из наиболее распространенных видов рыб, обитающих как в пресных водах, так и в морях [Берг, 1949; Wootton, 1984; Решетников, 2002)]. Она часто является доминирующим видом в ряде пресноводных и прибрежно-морских экосистем и определяет их облик, будучи связана разнообразными зависимостями с рядом других видов [Гурвич, 1938; Зюганов, 1991; Ljunggren et al., 2010; Sieben et al., 2011; Bergström et al., 2015; Bystrom et al., 2015; Jakubavičiūtė et al., 2017a]. На данный момент колюшка – самая многочисленная пелагическая рыба в ихтиоценозе Белого моря [Лайус и др., 2011, 2013а, б; Ivanova et al., 2016]. В Белом море колюшки мечут икру в мелководных районах, предпочитая заросли подводной растительности [Ivanova et al., 2016]. Кандалакшский залив Белого моря с чрезвычайно изрезанной береговой линией и отличающийся обилием заросших водной растительностью (в первую очередь морской травой *Zostera marina* L.) мелководных заливов и многочисленных литоральных луж с илистым грунтом создает благоприятные условия для нереста этого вида рыб [Зюганов, 1991; Ivanova et al., 2016]. Икра развивается в гнезде под охраной самца. Кроме того, самец вентилирует икру в гнезде и убирает неоплодотворенные и погибшие икринки. Самки, отложив икру, некоторое время остаются в прибрежной зоне, где усиленно питаются. Часто самки нападают на гнезда и, если удастся, поедают икру и молодь собственного вида [Мухомедияров, 1966]. Мальки колюшки после вылупления держатся у берега, предпочитая заросли морской травы зостеры и, в меньшей степени, заросли фукусовых водорослей [Rybkina et al., 2017].

Приходя на нерест из пелагиали в прибрежные биотопы, колюшка играет важную роль в питании многих прибрежных хищных рыб в Белом [Ершов, 2010а, б; Bakhvalova et al., 2016] и Балтийском [Hansson et al., 2001; Almqvist et al.,

2010] морях. В свою очередь, весьма велика роль колюшки в прибрежных биотопах и как потребителя пищи. Современных сведений о питании взрослой колюшки на нерестилищах немного. Большинство авторов описывают питание пресноводной формы взрослой колюшки [Hynes, 1950; Walkey, 1967; Wootton, 1984; Зюганов, 1991]. Достаточно много работ сделано по сильно опресненному Балтийскому морю [Костричкина, 1970; Peltonen et al., 2004; Lankov et al., 2010; Ojaveer et al., 2017; Jakubavičiūtė et al., 2017a], где в большей степени описывается питание колюшки в открытых частях водоема. Литературы о питании именно морской колюшки на нерестилищах, включая более ранние исследования на Белом море, относительно мало [Абдель-Малек, 1963; Мухомедияров, 1966; Blegwad, 1971; Sanchez-Gonzales et al., 2001]. Есть достаточно подробные данные о питании сеголетков трехиглой колюшки в местах нагула во второй половине лета до их отхода от берега [Demchuk et al., 2015] и связи питания мальков с зараженностью паразитами [Rybkina et al., 2016].

Целью данной работы является изучение особенностей питания взрослой беломорской трехиглой колюшки во время нереста в разных прибрежных биотопах.

Материалы и методы

Материал собирали в 2016 г. на трех станциях в районе учебно-научной базы (УНБ) СПбГУ «Беломорская» в Керетском архипелаге Кандалакшского залива Белого моря (рис. 1). Координаты станций и даты сбора приведены в таблице. Сбор проб привязывали к началу, середине и концу нерестового периода.

Отлов производителей колюшки осуществляли с помощью равнокрылого малькового невода длиной 7 м, невод заводили на 30 м от берега. Исходя из предварительных исследований, при оценке плотности рыб площадь облова принимали 120 м², коэффициент уловистости 0,6, погрешность повторности 10 %.

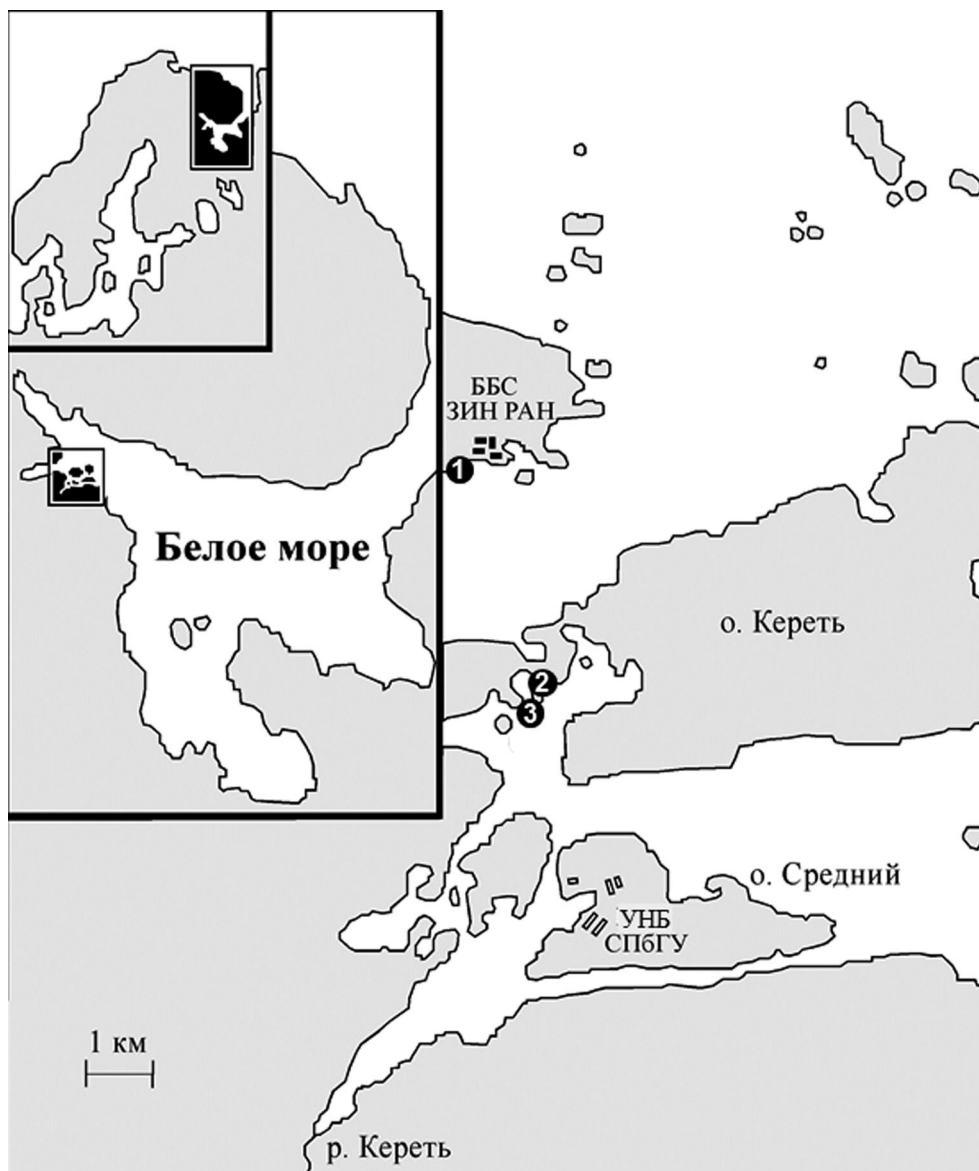


Рис. 1. Карта-схема расположения станций пробоотбора:

1 – губа Сельдяная, 2 – лагуна Колюшковая, 3 – пролив Сухая Салма

Fig. 1. Sampling locations:

1 – Seldianaia Inlet, 2 – Koliushkovaia Lagoon, 3 – Sukhaia Salma Strait

На каждой станции из невода случайным образом отбирали:

1. 7 самцов и 7 самок для изучения питания.

2. Пробу объемом 0,5 литра (примерно 100 рыб) для оценки популяционных характеристик (численность, соотношение полов). После оценки популяционных характеристик из этих рыб случайным образом отбирали 15 самцов и 15 самок для анализа индивидуальной массы и возраста.

У всех отобранных особей измеряли длину тела, общую массу. У рыб, взятых для анализа питания, желудок и пищевод фиксировали 4% формалином. В дальнейшем пищевод и желуд-

ки вскрывали и под бинокулярным микроскопом просматривали их содержимое в камере Богорова. Найденные организмы определяли до наименьшего возможного ранга и подсчитывали их численность. У части наиболее хорошо сохранившихся экземпляров каждой группы (до 10 шт.) с помощью окуляр-микрометра измеряли линейные размеры с точностью до 0,03 мм. Далее, зная линейные размеры идентифицированных организмов, восстанавливали их массу. Для большинства планктонных организмов бралась уже ранее известная стандартная масса [Перцова, 1967]. Для некоторых бентосных организмов использовали опубликован-

ные аллометрические уравнения зависимости длины от массы тела [Численко, 1968; Балушкина, 1987]. У всех особей путем суммирования восстановленных биомасс идентифицированных организмов также определяли массу пищевого комка с точностью до 0,05 мг и рассчитывали индекс наполнения желудка (отношение массы пищевого комка к общей массе рыбы [Методическое пособие..., 1974]). Роль отдельных кормовых объектов в питании молоди определяли, используя их частоту встречаемости и долю в пищевом комке [Hyslop, 1980].

Коэффициент упитанности рыб рассчитывали по формуле Кларка:

$$Q = \frac{W}{L^3} \times 100\%,$$

где Q – коэффициент упитанности, W – масса рыбы без внутренностей (в г), L – стандартная длина тела (в см).

Для комплексного анализа спектров питания использовали анализы PCA и ANOSIM. Для анализа отдельных показателей, таких как коэффициент упитанности и индекс наполнения, использовали анализы GLM и ANOVA с post hoc анализом. Для анализа связи длины и массы тела рыб (без внутренностей) использовали регрессионный анализ. Статистическую обработку данных проводили с использованием программ MS Excel 2010 и Past 3.18.

Краткое географическое и физико-химическое описание исследованных нерестилищ колюшки

Расположение станций пробоотбора показано на карте (рис. 1). Основные характеристики станций приведены в таблице.

Губа Сельдяная. Треугольная губа с широким входом (максимальная глубина около 4 м), вершина мелководная, с очень небольшим пресноводным стоком. Интенсивный водообмен за счет приливов. Грунт илистый. Очень густые заросли морской травы *Zostera marina* в центральной и кутовой части губы. Одно из наиболее продуктивных нерестилищ колюшки.

Лагуна Колюшковая. Полузамкнутая акватория (площадь поверхности – 0,07 км²), связанная с морем через мелководный пролив. Вода заходит во время приливов, в основном сизигийных. В остальное время вода стекает в море в виде небольшого ручья. Амплитуда колебаний уровня в сизигий – 0,4 м. Средняя глубина около 1,5 м, максимальная – 4 м. Площадь мелководий (<1,5 м) занимает примерно половину акватории. Температура воды летом приблизительно на 2 градуса выше, чем в при-

Характеристики станций. Температура и соленость приведены на день пробоотбора

Characteristics of sampling locations. Temperature and salinity are provided for the time of sampling

Станция Location	Дата сбора Date of sampling	Температура, °C Temperature, °C	Соленость, ‰ Salinity, ‰
Сельдяная Seldianaia 66,338066°N 33,622516°E	29.05.2016	15	12
	15.06.2016	12	20
	07.07.2016	20	24
Колюшковая Koliushkovaia 66,313262°N 33,645953°E	30.05.2016	16	15
	17.06.2016	14	15
	09.07.2016	22	20
Сухая Салма Sukhaia Salma 66,311696°N 33,647370°E	28.05.2016	12	16
	16.06.2016	12	17
	08.07.2016	20	19

легающей морской акватории. Грунт илистый в основной части лагуны и каменисто-илистый в проливе. Как нерестилище лагуна явно привлекательна для колюшек, в том числе и из-за отсутствия хищных рыб.

Пролив Сухая Салма. Типичное илисто-песчаное побережье, характерное как для района исследований, так и для Кандалакшского залива в целом. Расположено в акватории, закрытой для сильного волнового воздействия. Сильно разреженные заросли фукоидов и зоотеры. Интенсивный водообмен за счет приливов. Место сбора проб расположено в 50 м от пролива в лагуну Колюшковая. В качестве нерестилища акватория имеет среднюю привлекательность для колюшек.

Более подробно характеристики указанных станций приведены Доргамом с соавторами [2018].

Динамика численности производителей колюшки в течение нереста

Анализ численности производителей колюшки позволяет разделить изученные нерестилища на условно «хорошие», где количество производителей исчисляется десятками особей на квадратный метр, и «плохие», где оно исчисляется единицами (рис. 2). К первой группе относятся нерестилища в губе Сельдяная и лагуне Колюшковая, ко второй – в проливе Сухая Салма. На «хороших» нерестилищах больше всего самцов наблюдается в начале нерестового периода, а самок – либо в начале, либо в середине. На «плохом» нерестилище численность и самок, и самцов максимальна в середине нерестового периода. К концу нереста численность и самцов, и самок резко снижается на всех нерестилищах.

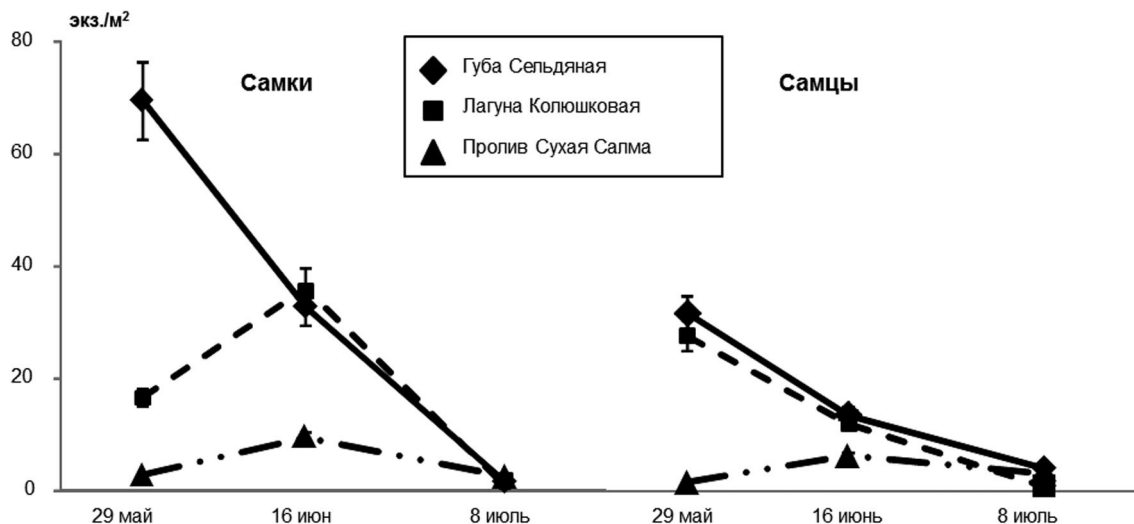


Рис. 2. Динамика численности самок и самцов колюшки на нерестилищах

Fig. 2. Dynamics of the abundance of stickleback females and males on spawning grounds

Все исследованные рыбы имели возраст 2 или 3 года.

Динамика показателей состояния производителей на нерестилищах

Связь длины с массой. В начале и середине нереста и самки, и самцы колюшки имеют высокие коэффициенты детерминации линейно-весовых уравнений, а к концу нереста коэффициенты детерминации снижаются (рис. 3). То есть при одинаковой длине тела разброс веса увеличивается, в основном за счет повышения доли истощенных, худых рыб. У самок этот эффект выражен слабее, а у самцов разброс значений массы становится настолько высоким, что связь длины и массы становится статистически недостоверной.

Индекс упитанности. Для оценки влияния разных факторов на коэффициент упитанности (Q) провели трехфакторный дисперсионный анализ (ANOVA). Показано достоверное и независимое друг от друга влияние всех трех факторов (ANOVA, этап нереста – $F(2, 253) = 25,2, p < 0,0001$, станция – $F(2, 253) = 12,2, p < 0,0001$; пол – $F(1, 253) = 86,6, p < 0,0001$). Динамика коэффициента упитанности производителей обоих полов в течение нерестового периода на трех станциях представлена на рис. 4.

Более подробный анализ влияния отдельных факторов при сравнении упитанности показал следующее.

Между самками и самцами. На всех станциях и во все сроки нереста упитанность у самок в среднем всегда достоверно ниже, чем у самцов (post hoc, все $p < 0,05$).

Между станциями. В начале и середине нереста между станциями нет достоверных отличий по упитанности ни у самцов, ни у самок. В конце нерестового периода самцы в проливе Сухая Салма имеют достоверно более низкий коэффициент упитанности, чем самцы в губе Сельдяная (post hoc, $p = 0,02$). Также в конце нереста самки из губы Сельдяная были достоверно более упитаны, чем самки из двух других акваторий (post hoc, $p < 0,001$ в обоих случаях).

На разных этапах нерестового периода. В течение нереста упитанность самцов снижается во всех акваториях. Есть достоверные отличия в коэффициенте упитанности между началом и концом нереста (post hoc, губа Сельдяная, $p = 0,015$; лагуна Колюшковая, $p = 0,005$; пролив Сухая Салма, $p = 0,004$). В середине нереста коэффициент упитанности имеет промежуточные значения, достоверно не отличаясь от начала и конца нереста. У самок коэффициент упитанности не меняется до середины нереста. К концу нереста на станциях в лагуне Колюшковая и проливе Сухая Салма этот показатель снижается, и его значения достоверно отличаются от начала и середины нереста (post hoc, $p < 0,001$ во всех случаях). На станции в губе Сельдяная в конце нереста упитанность самок остается на прежнем уровне.

Интенсивность питания. Индекс наполнения желудка характеризует интенсивность питания рыб в течение нерестового периода (рис. 5). Часть рыб (в среднем 20 %) были с пустым желудком. Эта цифра не различалась достоверно ни между самцами и самками, ни между станциями, ни по этапам нереста.

Для выявления факторов, влияющих на интенсивность питания производителей колюш-

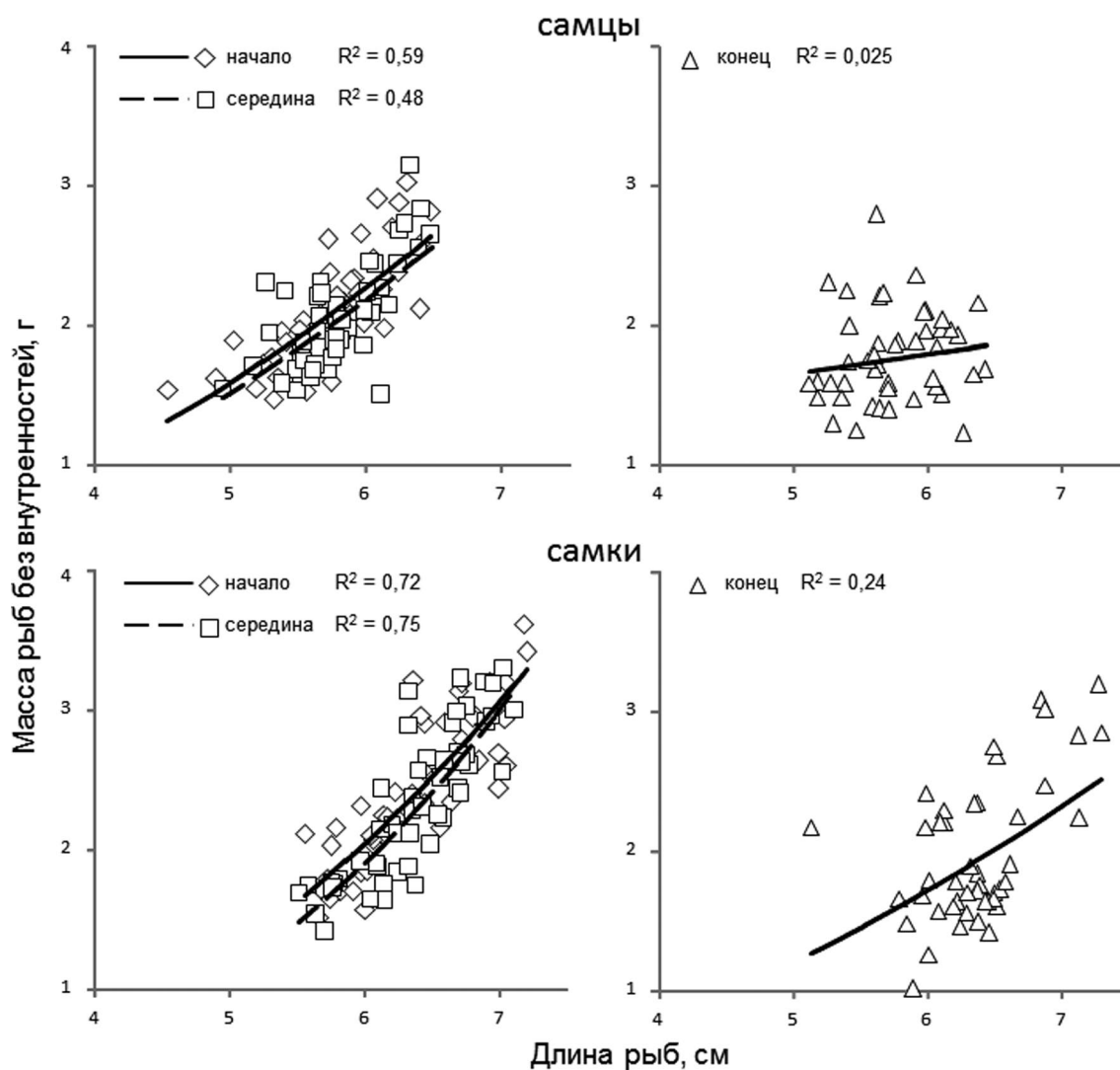


Рис. 3. Связь длины с массой у нерестящихся колюшек в начале, середине и конце нерестового периода. R^2 – коэффициент детерминации уравнения зависимости массы от длины

Fig. 3. The relationship of body length to mass in spawning stickleback at the beginning, in the middle, and at the end of the spawning period. R^2 is the coefficient of determination for the equation of the dependence of mass on length

ки на нерестилищах, провели анализ GLM. Из четырех исследованных факторов – стандартная длина тела, этап нерестового периода, станция и пол – достоверно влияет на индекс наполнения только этап нереста ($p = 0,025$).

Также достоверно совместное влияние этапа нереста и станции ($p = 0,003$), этапа нереста и пола ($p = 0,001$). Исходя из post hoc анализа, различия выражаются в следующем.

В начале нереста по интенсивности питания нет достоверных различий между самцами и самками на всех станциях.

В середине нереста выделяется станция в Сухой Салме, где рыба питается достоверно более интенсивно, чем в губе Сельдяная ($p = 0,005$) и в лагуне Колюшковая ($p = 0,024$).

При этом достоверных различий в питании самцов и самок не наблюдается.

В конце нереста наблюдается достоверно более высокая интенсивность питания самок по сравнению с самцами в Сельдяной и Колюшковой ($p = 0,007$ и $0,027$ соответственно). Самки из Сельдяной питаются наиболее интенсивно, достоверно превосходя в этом самок и самцов из Сухой Салмы и самцов из Колюшковой лагуны ($p = 0,025$; $p = 0,0002$; $p = 0,0004$ соответственно).

Спектр питания производителей колюшки во время нереста

Всего в желудках исследованных особей трехиглой колюшки были обнаружены организ-

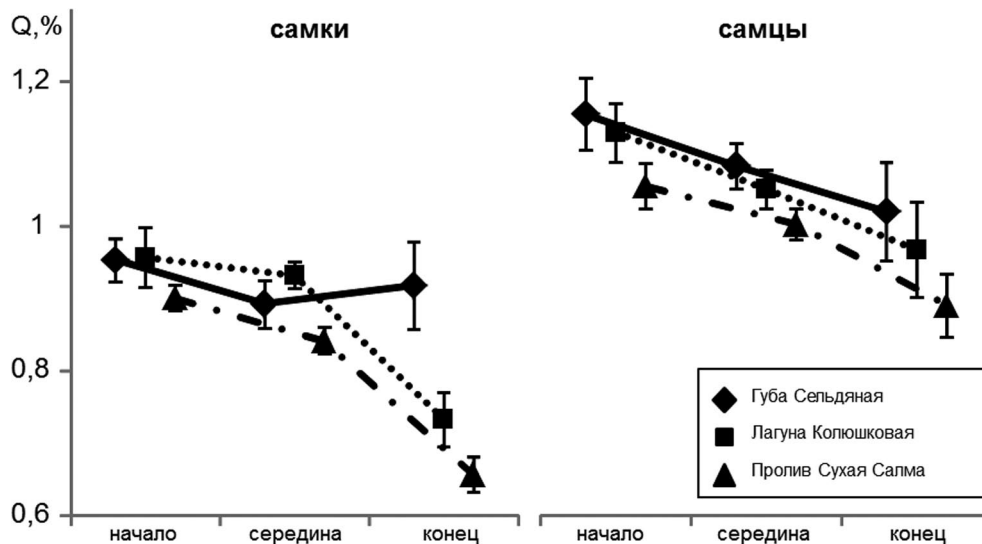


Рис. 4. Динамика коэффициента упитанности самцов и самок в течение нерестового периода на трех нерестилищах

Fig. 4. Dynamics of Fulton's condition factor of stickleback males and females during spawning period on three spawning grounds

мы, принадлежащие к 22 таксонам различного ранга. Из них 14 относились к зообентосу, 2 к микрофитобентосу, 3 к зоопланктону и 1 к фитопланктону, а также имаго Diptera, икра и личинки трехиглой колюшки.

Для формализованной оценки гетерогенности спектра питания самцов и самок колюшек на разных станциях в течение нереста мы использовали PCA по доле массы объектов питания в желудках рыб (рис. 6 и 7).

Первая и вторая компоненты (25 и 19 % общей дисперсии) обусловлены в основном различиями станций (рис. 6). Отдельно лежит облако точек, образуемое пробами из пролива Сухая Салма. Облака точек губы Сельдяной и лагуны Колюшковой практически полностью перекрываются, но при этом облако Колюшковой гораздо сильнее вытянуто, особенно по первой компоненте за счет самок в конце нерестового периода. Отличия колюшек Сухой Салмы в начале и середине нереста обусловлены питанием различными амфиподами и большим разнообразием относительно немногочисленных бентосных и планктонных организмов (на рис. 6 – «Прочие»), в конце нереста – питанием имаго Diptera и различными полихетами. Особенностью питания колюшек в лагуне Колюшковая является потребление большого количества личинок и куколок Chironomidae, а также в значимых количествах планктонных рачков *Acartia longiremis* (Lilljeborg, 1853).

Третья и четвертая компоненты (14 и 12 % общей дисперсии) в основном связаны с раз-

личиями питания самцов и самок (рис. 7). У самцов питание мало меняется в течение нереста и более сходно на разных станциях (три небольших перекрывающихся треугольника в центре). У самок выражена как динамика спектра питания от начала к концу нерестового периода (практически не перекрывающиеся облака), так и отличия на разных станциях.

Основными компонентами спектра питания (больше 80 % от массы в желудке) в течение всего нереста были: икра трехиглой колюшки, имаго Diptera, куколки и личинки Chironomidae, Polychaeta и Amphipoda (рис. 8). В целом у самок спектр питания более разнообразный (20 компонентов), чем у самцов (13 компонентов).

Использование двухфакторного анализа ANOSIM (факторы – этап нерестового периода и станция) по доле компонентов в спектре питания показало, что на питание и самцов, и самок колюшки достоверно влияют оба фактора (для самок: стадия нереста $R = 0,11$, $p = 0,0048$, станция $R = 0,13$, $p = 0,001$; для самцов: стадия нереста $R = 0,089$, $p = 0,0255$, станция $R = 0,169$, $p = 0,0004$). Рассмотрим эти различия более подробно.

В губе Сельдяная в начале нерестового периода у самок в спектре питания отсутствует собственная икра, тогда как у самцов она составляет более половины пищи. В остальном спектры похожи (имаго Diptera, куколки и личинки Chironomidae, Harpacticoida). В дальнейшем в течение нереста спектр питания самцов изменялся незначительно, тогда как самки к середине нереста перешли на питание поч-

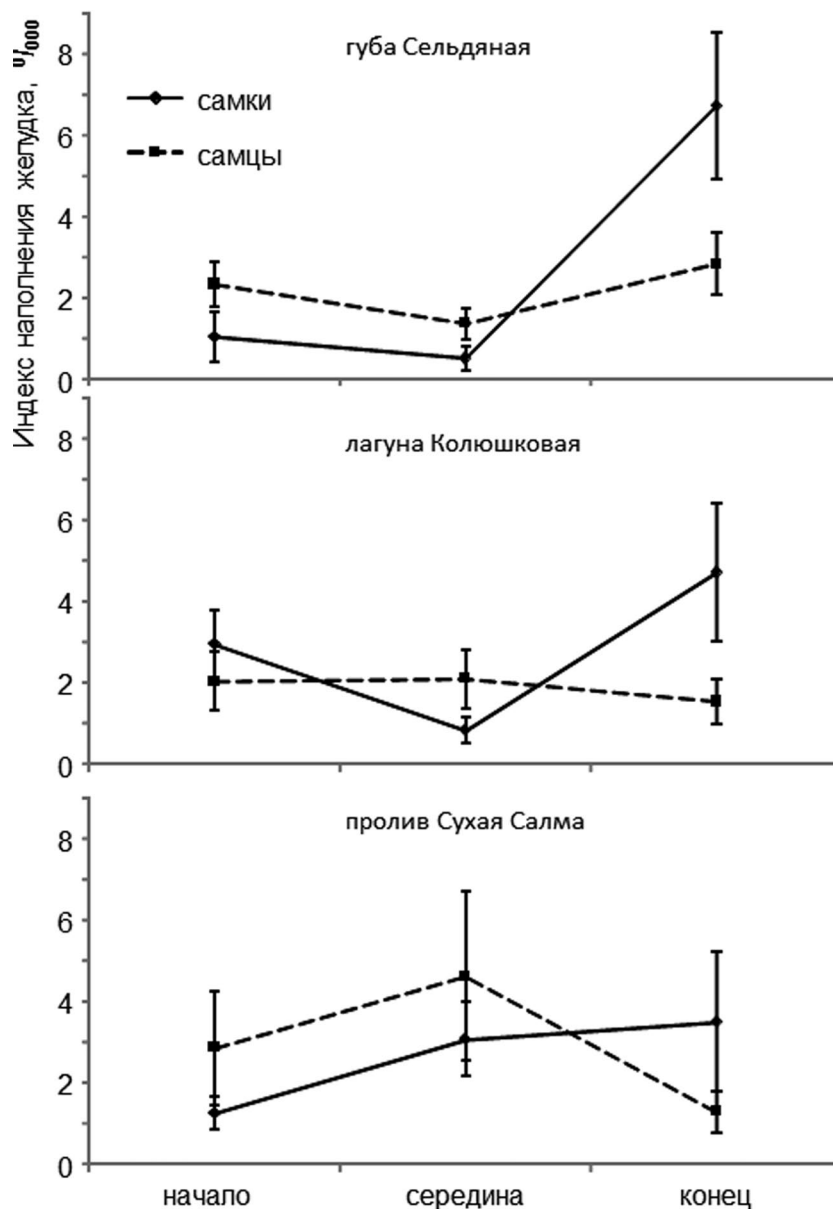


Рис. 5. Динамика индекса наполнения желудка самок и самцов колюшки

Fig. 5. Dynamics of the stomach fullness index of stickleback females and males

ти исключительно своей икрой (больше 85 %), а к концу нереста снизили долю икры до 30 % и включили в рацион ранее практически не отмеченных Amphipoda, Gastropoda и *Podon leuckarti* (Sars, 1862).

В лагуне Колюшковая в начале нерестового периода и у самок и у самцов в пищевом спектре примерно половину составляла собственная икра, а вторая половина спектра у самцов была значительно беднее – только имаго Diptera, тогда как у самок кроме вышеперечисленного значимо присутствовали куколки и личинки Chironomidae, Gastropoda, Polychaeta. К середине нереста значимость икры в питании всех рыб

снизилась до 10–20 %. Самцы более чем половину питались имаго Diptera, также были значимы Amphipoda – около 20 %. У самок имаго Diptera практически не было отмечено в питании, его основой были Amphipoda и Harpacticoida (приблизительно по 35 %). К концу нереста самцы примерно поровну (20–30 %) питались икрой и куколками Chironomidae, Amphipoda. Самки же перешли на питание практически одними Chironomidae (больше 85 %).

В проливе Сухая Салма практически весь нерестовый период в питании колюшек почти отсутствовала икра, исключение составили самцы в конце нереста с очень высокой долей

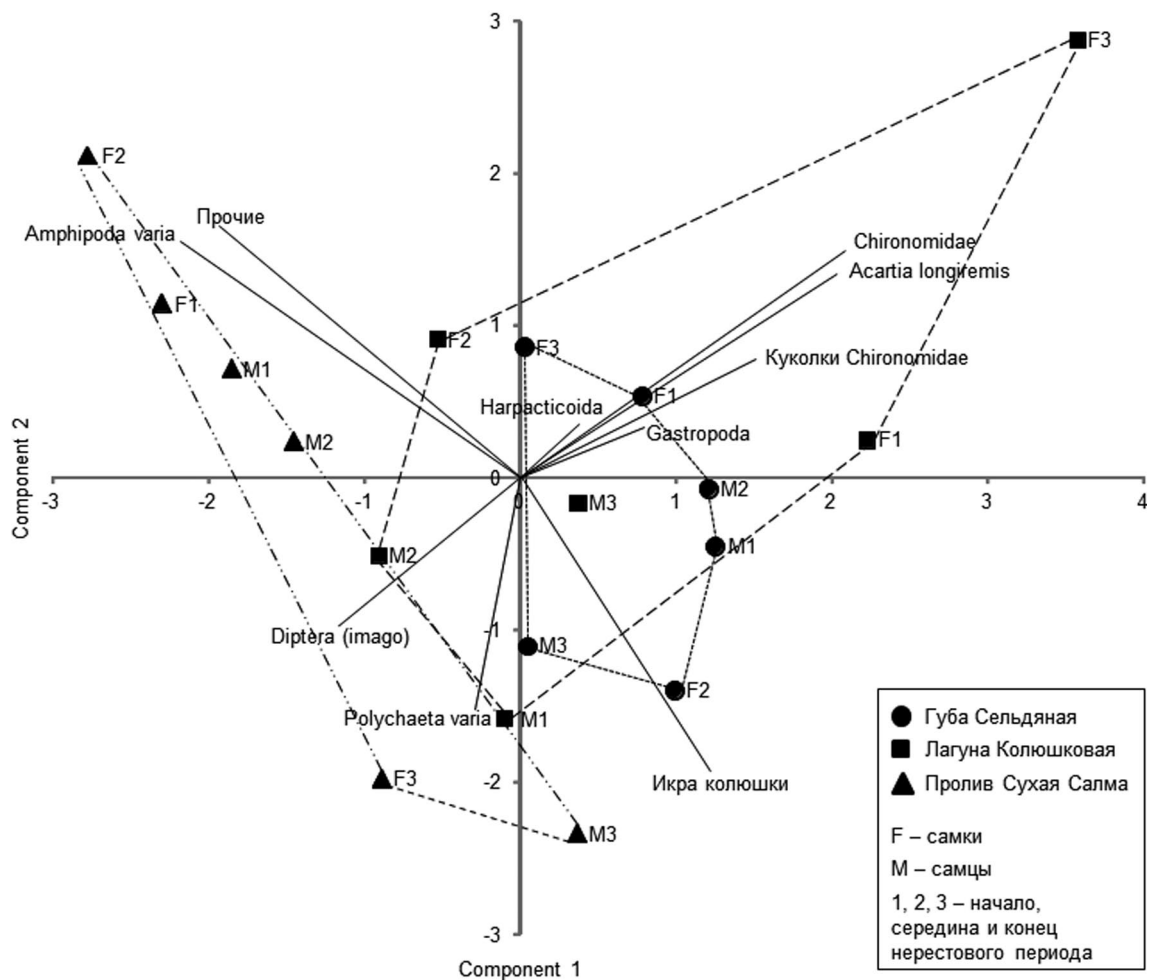


Рис. 6. PCA по долям биомассы объектов питания в желудках колюшек. Плоскость первой и второй компонент

Fig. 6. Share of various food components by weight in the stickleback stomachs along the PC1 and PC2 axes

икры в желудке (больше 60 %). В начале нереста основной питания и самцов и самок были имаго Diptera и Amphipoda. К середине нереста все рыбы питались в основном Amphipoda (более 75 %), второй значимой группой у самцов были Polychaeta. В конце нереста, как отмечено выше, самцы ели много икры, а самки примерно столько же имаго Diptera. Второй значимой группой (больше 30 %) у всех рыб были Polychaeta.

Обсуждение

В Белом море, исходя из численности производителей, легко выделяются биотопы, которые можно назвать хорошими нерестилищами для трехиглой колюшки [Лайус и др., 2013а, б; Ivanova et al., 2016]. Вероятно, основная часть рыб сначала занимает хорошие нерестилища, но так как их емкость ограничена, то в даль-

нейшем колюшки используют и условно плохие нерестилища, представляющие собой типичные прибрежные биотопы и расположенные на большей части побережья. Именно поэтому мы наблюдали максимальную численность колюшек на таких нерестилищах ближе к середине нерестового периода (более подробно об этом см. в работе [Доргам и др., 2018]).

В течение нереста начинают проявляться различия и в интенсивности питания колюшек. В начале нерестового периода таких различий нет, поскольку все рыбы, по-видимому, довольно быстро перемещаются в прибрежной зоне в поисках подходящего места для нереста и различия в нерестовом поведении самцов и самок еще не успели оказать влияние на характер их питания. В середине нерестового периода особенности нерестилищ влияют на интенсивность питания. На условно «плохом» нерестилище пролив Сухая Салма интенсивность

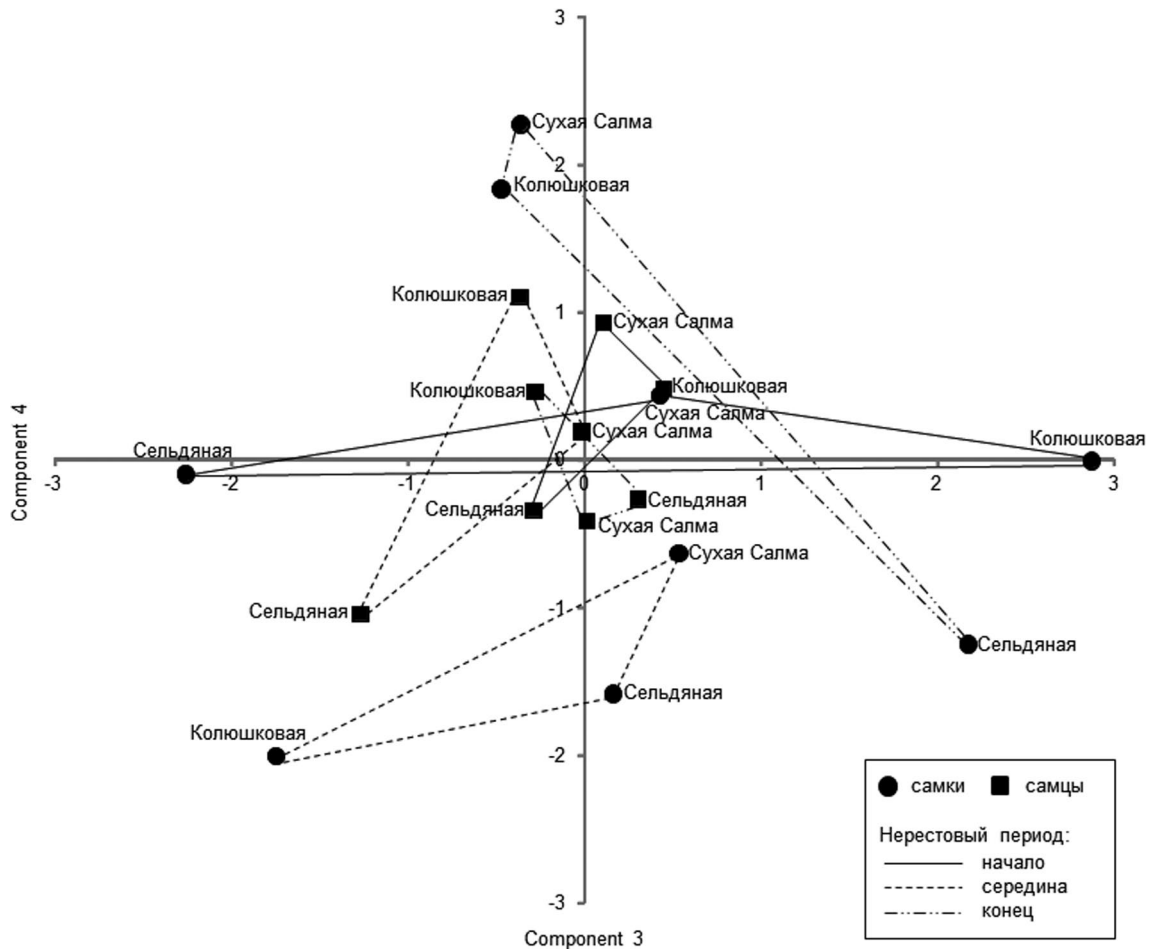


Рис. 7. PCA по долям биомассы объектов питания в желудках колюшек. Плоскость третьей и четвертой компонент

Fig. 7. Share of various food components by weight in the stickleback stomachs along the PC3 and PC4 axes

питания увеличивается. Это может быть связано с тем, что немногочисленные рыбы здесь успевают отнереститься раньше (в «первую волну») и начинают посленерестовый откорм или сюда могут приходить на откорм после нереста самки с более благоприятных нерестилищ, т. к. здесь меньше пищевая конкуренция. В конце нерестового периода на интенсивность питания наиболее сильно начинают влиять различия в нерестовом поведении самок и самцов. Практически все самки отнерестились и начали посленерестовый откорм, тогда как большая часть самцов еще охраняет гнезда или вылупившихся личинок и питается менее интенсивно. В литературе есть сведения, что интенсивность питания колюшек увеличивается с началом нереста [Hynes, 1950]. В нашем исследовании мы не сравнивали питание колюшек до нереста и во время нереста, но в его ходе достоверное увеличение интенсивности питания наблюдается только в конце нерестового пе-

риода, когда отнерестившиеся рыбы начинают откорм.

Анализ литературы показывает, что пищевые спектры колюшек, нерестящихся в прибрежной зоне, значительно отличаются от таковых у колюшек, находящихся в открытых участках моря. В пелагических районах моря, где трехиглая колюшка проводит большую часть своей жизни, она питается преимущественно планктонными организмами Copepoda и Cladocera [Peltonen et al., 2004; Lankov et al., 2010; Jakubavičiūtė et al., 2017b]. Однако в прибрежье основными компонентами питания становятся куколки и личинки Chironomidae и Amphipoda [Костричкина, 1970; Ojaveer et al., 1997; Candolin et al., 2016]. Общая тенденция – переход с планктонного питания на бентосное. Наше исследование питания беломорской колюшки на нерестилищах целиком подтверждает эти данные. Интересно, что в пресноводных водоемах колюшка одновременно питается

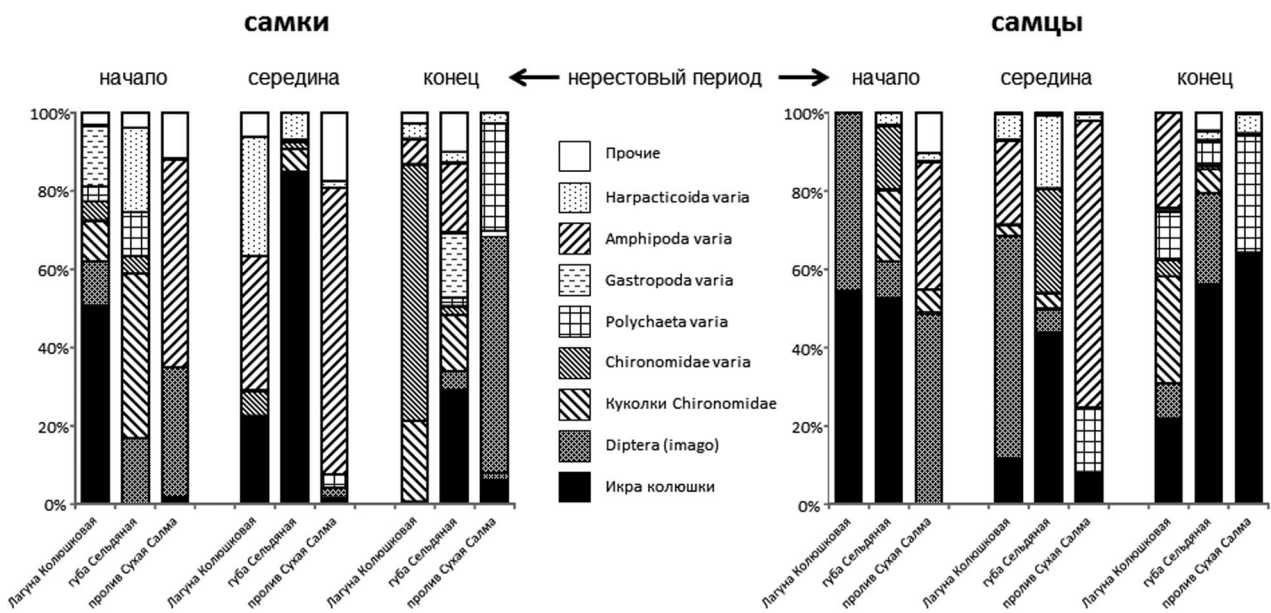


Рис. 8. Спектры питания (доля пищевых компонентов по массе) трехиглых колюшек в течение нерестового периода

Fig. 8. Feeding spectra (proportion of food components by weight) of threespine sticklebacks during the spawning period

как планктоном, так и бентосом [Hynes, 1950; Walkey, 1967; Frande, 1993]. Одновременное питание планктоном и бентосом наблюдается и у молоди колюшки в Белом море [Demchuk et al., 2015].

Спектр питания взрослой колюшки весьма широк: от фито- и зоопланктона до бентоса, в питании присутствуют также воздушные насекомые, икра, личинки и даже мальки рыб, поедает она и собственную икру и молодь [Зюганов, 1991; Решетников, 2002]. В нашем исследовании основными доминирующими видами в желудках взрослых рыб обоих полов были: собственная икра, имаго Diptera, куколки и личинки Chironomidae, Polychaeta и Amphipoda. Подобный набор бентосных кормовых объектов весьма характерен для взрослой колюшки, находящейся на нерестилищах Белого и Балтийского морей [Мухомедияров, 1966; Костричкина, 1970; Golubkov, 2018]. Для морских колюшек (trachurus) на побережье Дании, собранных среди зарослей zostеры, также было отмечено питание Gammaridae, Amphipoda, Isopoda, личинками насекомых, упавшими в воду взрослыми насекомыми [Blegward, 1971]. Однако есть данные, что в некоторых случаях доля планктонных ракообразных в питании колюшки на нерестилищах может быть достаточно высока [Sanchez-Gonzales et al., 2001]. Например, в спектре питания колюшки Финского залива доля планктонных рачков *Eurytemora* sp. составляла около 20 %, правда, остальное при-

ходило на бентосные организмы (Amphipoda и Chironomidae) [Golubkov, 2018].

Очень большую роль в питании и самцов, и самок трехиглой колюшки играет собственная икра (до половины спектра), причем питание икрой начинается с самых первых этапов нереста. Питание колюшки собственной икрой не раз было отмечено в литературе, в том числе и для Белого моря. Абдель-Малек [1963] писал, что в период нереста основным объектом питания колюшки является своя икра (48,23 %). Согласно данным Мухомедиярова [1966] основными компонентами пищи в береговой зоне Кандалакшского залива Белого моря в первую очередь являлись собственная икра, личинки насекомых, молодь рыб, в том числе и собственная, а планктонные рачки (Copepoda и Cladocera) не вносили значимого вклада в питание.

Скорее всего, побудительные мотивы поедания икры у самок и самцов разные. Самки образуют «рейдерские» группы до нескольких десятков и нападают на гнездо, охраняемое самцом, отвлекая его и поедая всю икру [Мухомедияров, 1966; FitzGerald, van Havre, 1987; наши наблюдения]. Самцы, охраняющие кладку, постоянно вентилируют, проверяют икру и выедают умершие, неоплодотворенные и плохо развивающиеся икринки [Мухомедияров, 1966]. Так как икра в кладке представляет собой довольно плотно слипшийся комок (наши наблюдения), то при этом самцы могут

захватывать и соседние здоровые икринки. В любом случае это более выгодно, чем, например, гибель всей кладки от бактериальной или грибковой инфекции, развивающейся в первую очередь на мертвой икре. Также возможен вариант, что самец, который не может далеко отойти от гнезда, в случае долгого недоедания съедает часть кладки, чтобы поддержать силы и вырастить оставшуюся икру [Mehlis et al., 2009]. В пользу последнего говорит и почти вдвое более узкий спектр питания самцов, и его относительное постоянство в течение всего нереста. Их спектр питания меньше зависит от кормовой базы конкретного нерестилища, к тому же у самцов раньше проявляется и дольше прослеживается питание икрой. Эти заключения, несомненно, требуют дальнейшего исследования и проверки. В сравнении с самцами, как уже говорилось, самки ведут гораздо более подвижный образ жизни [Мухомедияров, 1966; Van den Assem, 1967], им значительно легче переключаться на более доступный и энергетически выгодный в данный момент корм. У самок, особенно на хороших нерестилищах, более разнообразный и, главное, более изменчивый спектр питания на протяжении нерестового периода.

Некоторые авторы отмечали, что в Белом море важную роль в питании трехиглой колюшки может играть икра и других рыб, например сельди [Вильсон, 1957; Мухомедияров, 1966]. Надо заметить, что в нашем исследовании мы обнаружили в желудках колюшек только их собственную икру. Возможно, потому, что изучали питание колюшек только на нерестилищах.

В течение нерестового периода у обоих полов в целом отмечается снижение упитанности. Однако доля похудевших особей к концу нереста у самцов увеличивается сильнее, чем у самок. Также у самцов к концу нереста наблюдается более сильная гетерогенность веса рыб сходного размера. Это может означать, что часть самцов, которые не участвовали в нересте, сохранили высокую упитанность.

Что касается сходства в питании самцов и самок, можно отметить, что на условно «плохом» нерестилище – проливе Сухая Салма – питание самцов и самок наиболее сходно. Возможно, это связано с более обширным и однородным биотопом. Отсутствие икры в питании рыб обоих полов подтверждает гипотезу о меньшей привлекательности данного места как нерестилища. Внезапное появление в конце нереста самцов с большой долей икры в желудках может быть связано с усилением миг-

рационной активности колюшек в этот период времени, так как с середины июля в Белом море колюшка начинает постепенно отходить в море [Доброволов, 1962; Мухомедияров, 1966; Bakhvalova et al., 2016]. Таким образом, эти рыбы могли прийти в Сухую Салму с более привлекательных нерестилищ.

Заключение

Исходя из полученных данных, колюшку Белого моря можно считать типичным эврифагом. Она питается бентосом, икрой и молодью рыб, воздушными насекомыми, планктоном и растительными объектами. Летом во время нереста трехиглая колюшка демонстрирует ярко выраженное бентосное питание. Пищевой спектр колюшки сильно зависит от благоприятности прибрежного биотопа как нерестилища. На условно «хороших» нерестилищах первостепенное значение в питании приобретает собственная икра. В течение нерестового периода, по-видимому, в связи с изменением кормовой базы изменяется и пищевой спектр колюшки, а к концу нереста увеличивается интенсивность питания. Эти изменения в большей степени выражены у самок, чем у самцов. Несмотря на широкий спектр питания колюшки и его изменчивость в течение нерестового периода, одновременно в пище рыб доминируют обычно 2–3 компонента, составляющие основу ее текущего рациона.

*Данная работа поддержана грантом СПбГУ по модернизации материально-технической базы фундаментальных научных исследований № 1.40.529.2017 «Трехиглая колюшка как важнейший компонент экосистемы Белого моря»; грантом РФФИ № 18-04-01052 А «Трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* как связующее звено между сообществами открытого моря и побережья Белого моря».*

Авторы благодарят администрацию УНБ СПбГУ «Беломорская» за возможность круглогодичной научной работы на Белом море.

Литература

- Абдель-Малек С. А. Питание взрослой трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus* L.) в Кандакшском заливе Белого моря // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. 1963. Т. 3. С. 31–36.
- Балушкина Е. В. Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах. Л.: Наука, 1987. 179 с.
- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: АН СССР, 1949. 1381 с.

Вильсон А. П. Биология и промысел сельди Канда-
далакшского залива. Материалы по комплексному
изучению Белого моря. М.: АН СССР, 1957. С. 90–104.

Гурвич Г. Колюшка (*Gasterosteus aculeatus* L.)
и ее значение в рыбном хозяйстве Белого моря
// Природа. 1938. № 7–8. С. 140–141.

Доброволов И. С. Подробные сведения о раз-
множении и развитии колюшки. Л.: Наука, 1962.

Доргам А. С., Головин П. В., Иванова Т. С., Ива-
нов М. В., Савельев П. Д., Лайус Д. Л. Гетероген-
ность морфологических признаков трехиглой ко-
люшки *Gasterosteus aculeatus* на разных этапах не-
реста // Труды КарНЦ РАН. 2018. № 4. С. 59–73. doi:
10.17076/them819

Ершов П. Н. Изменения характера питания при-
брежной трески *Gadus morhua marisalbi* в Канда-
лакшском заливе Белого моря в условиях возросшей чис-
ленности трехиглой колюшки *Gasterosteus oculateus*
// Вопросы ихтиологии. 2010а. Т. 50, № 1. С. 88–92.

Ершов П. Н. О многолетних изменениях в соста-
ве пищи европейского керчака *Muchocephalus scor-
pius* (L., 1758) в Кандалакшском заливе Белого моря
// Вестник СПбГУ. 2010б. Т. 3, № 2. С. 55–62.

Зюганов В. В. Семейство колюшковых (*Gastero-
steidae*) мировой фауны // Фауна СССР. Нов. сер.
№ 137. Рыбы. 1991. Т. 5, № 1. 261 с.

Костричкина Е. М. Питание трехиглой колюш-
ки в Рижском заливе // Тр. БалтНИИРХ. 1970. Т. 4.
С. 339–348.

Лайус Д. Л., Шатских Е. В., Иванова Т. С., Ива-
нов М. В. «Волны жизни» трехиглой колюшки в Бе-
лом море // Материалы XIII научного семинара «Чте-
ния памяти К. М. Дерюгина» (СПб, 2 дек. 2011 г.).
СПбГУ, биолого-почвенный факультет, кафедра их-
тиологии и гидробиологии. 2011. С. 64–98.

Лайус Д. Л., Иванова Т. С., Шатских Е. В., Ива-
нов М. В. «Волны жизни» беломорской колюшки
// Природа. 2013а. Т. 4. С. 43–52.

Лайус Д. Л., Иванова Т. С., Иванов М. В., Ша-
тских Е. В. Сколько сейчас колюшки в Белом море?
// Проблемы изучения, рационального использова-
ния и охраны природных ресурсов Белого моря: Сб.
матер. XIII Междунар. конф. с элементами школы для
молодых ученых и аспирантов. Петрозаводск: КарНЦ
РАН, 2013б. С. 185–188.

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

Мухомедияров Ф. Б. Трехиглая колюшка Канда-
лакшского залива Белого моря // Вопросы ихтиоло-
гии. 1966. Т. 6, № 3. С. 454–467.

Перцова Н. М. Средние веса и размеры массо-
вых видов зоопланктона Белого моря // Океаноло-
гия. 1967. Т. 7. С. 309–313.

Решетников Ю. С. Атлас пресноводных рыб Рос-
сии. Т. 1. М.: Наука, 2002. 379 с.

Численко Л. Л. Номограммы для определения
веса водных организмов по размерам и форме тела.
М.: Наука, 1968. 105 с.

Almqvist G., Strandmark A. K., Appelberg M. Has
the invasive round goby caused new links in Baltic food
webs? // Environmental Biol. Fishes. 2010. Vol. 89.
P. 79–93. doi: 10.1007/s10641-010-9692-z

Bakhvalova A. E., Ivanova T. S., Ivanov M. V.,
Demchuk A. S., Movchan E. A., Lajus D. L. Long-term
changes in the role of threespine stickleback *Gaster-
osteus aculeatus* in the White Sea: predatory fish con-
sumption reflects fluctuating stickleback abundance
during the last century // Evol. Ecol. Res. 2016. Vol. 17.
P. 317–334.

Bergström U., Olsson J., Casini M., Eriksson B. K.,
Fredriksson R., Wennhage H., Appelberg M. Stickleback
increase in the Baltic Sea – a thorny issue for coastal
predatory fish // Estuar. Coast. Shelf Sci. 2015. Vol. 163,
Part B. P. 134–142. doi: 10.1016/j.ecss.2015.06.017

Blegward P. On the food of the fish in the Danish
waters within the Skaw // Rer. Danish Biol. Sta. 1971.
Vol. 24. P. 19–72.

Byström P., Bergström U., Hjalten A., Ståhl S.,
Jonsson D. and Olsson J. Declining coastal piscivore
populations in the Baltic Sea: where and when do stick-
lebacks matter? // Ambio. Vol. 24. P. 19–72. 2015. doi:
10.1007/s13280-015-0665-5

Candolin U., Johanson A., Budria A. The Influence
of Stickleback on the Accumulation of Primary Produc-
tion: a Comparison of Field and Experimental Data // Es-
tuaries and Coasts. 2016. Vol. 39, iss. 1. P. 248–257. doi:
10.1007/s12237-015-9984-9

Demchuk A. S., Ivanov M. V., Ivanova T. S., Po-
laykova N. V., Mas-Marti E., Lajus D. L. Feeding pat-
terns in seagrass beds of three-spined stickleback *Gas-
terosteus aculeatus* juveniles at different growth stages
// J. Marine Biol. Association of the UK, 2015. Vol. 95,
no. 8. P. 1635–1643. doi: 10.1017/S0025315415000569

FitzGerald G. J., van Havre N. The adaptive signifi-
cance of cannibalism in sticklebacks (*Gasterosteidae*:
Pisces) // Behav. Ecol. Sociobiol. 1987. Vol. 20, iss. 2.
P. 125–128. doi: 10.1007/BF00572634

Golubkov S. M., Berezina N. A., Gubelit Y. I., Dem-
chuk A. S., Golubkov M. S., Tiunov A. V. A relative con-
tribution of carbon from green tide algae *Cladophora*
glomerata and *Ulva intestinalis* in the coastal food webs
in the Neva Estuary (Baltic Sea) // Mar. Pollution Bull. 2018.
Vol. 126. P. 43–50. doi: 10.1016/j.marpolbul.2017.10.032

Jakubavičiūtė E., Bergström U., Eklöf J. S., Hae-
nel Q., Bourlat S. J. DNA metabarcoding reveals diverse
diet of the three-spined stickleback in a coastal ecosys-
tem // PLoS ONE. 2017a. Vol. 12. P. 1–16. doi: 10.1371/
journal.pone.0186929

Jakubavičiūtė E., Casini M., Ložys L., Olsson J.
Seasonal dynamics in the diet of pelagic fish species
in the southwest Baltic Proper // ICES J. Mar. Sci. 2017b.
Vol. 74, no. 3. P. 750–758. doi: 10.1093/icesjms/fsw224

Ivanova T. S., Ivanov M. V., Golovin P. V., Polyako-
va N. V., Lajus D. L. The White Sea threespine stickle-
back population: spawning habitats, mortality, abun-
dance // Evol. Ecol. Res. 2016. Vol. 17. P. 301–315.

Frände C., Kjellman J., Leskela A., Hudd R. The
food of three-spined stickleback (*Gasterosteus aculea-
tus*) on a whitefish (*Coregonus lavaretus*) nursery area
in the bay of Bothnia // Aqua Fennica. 1993. Vol. 23,
no. 1. P. 85–87.

Hansson S., Karlsson L., Ikonen E., Christensen O.,
Mitans A., Uzars D., Petersson B., Ragnarsson B. Stom-
ach analyses of Baltic salmon from 1959–1962 and 1994–
1997: possible relations between diet and yolk-sac-fry

mortality (M74) // J. Fish Biol. 2001. Vol. 58, iss. 6. P. 1730–1745. doi: 10.1111/j.1095-8649.2001.tb02326.x

Hyslop E. J. Stomach contents analysis: a review of methods and their application // J. Fish Biol. 1980. Vol. 17, iss. 4. P. 411–429. doi: 10.1111/j.1095-8649.1980.tb02775.x

Hynes H. B. N. The food of fresh-water sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*), with a review of methods used in studies of the food of fishes // J. Animal Ecol. 1950. Vol. 19, no. 1. P. 36–58. doi: 10.2307/1570

Lankov A., Ojaveer H., Simm M., Pöllupüü M., Möllmann C. Feeding ecology of pelagic fish species in the Gulf of Riga (Baltic Sea): The importance of changes in the zooplankton community // J. Fish Biol. 2010. Vol. 77, iss. 10. P. 2268–2284. doi: 10.1111/j.1095-8649.2010.02805.x

Ljunggren L., Sandström A., Bergström U., Mattila J., Lappalainen A., Johansson G., Sundblad G., Casini M., Kaljuste B., Eriksson B. K. Recruitment failure of coastal predatory fish in the Baltic Sea coincident with an offshore ecosystem regime shift // ICES J. Mar. Sci. 2010. Vol. 67, iss. 8. P. 1587–1595. doi: 10.1093/icesjms/fsq109

Mehlis M., Bakker T. C. M., Frommen J. G. Nutritional benefits of filial cannibalism in three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) // Naturwissenschaften. 2009. Vol. 96, iss. 3. P. 399–403. doi: 10.1007/s00114-008-0485-6

Ojaveer H., Lankov A. Adaptation of eelpout, *Zoarces viviparus* (L.), to spatially changing environment on the coastal slope of the Gulf of Riga (Baltic Sea) // ICES CM. 1997. EE:03.

Ojaveer H., Lankov A., Teder M., Simm M., Klais R. Feeding patterns of dominating small pelagic fish in the Gulf of Riga, Baltic Sea // Hydrobiologia. 2017. Vol. 792, iss. 1. P. 331–344. doi: 10.1007/s10750-016-3071-5

References

Abdel'-Malek S. A. Pitanie vzrosloi trekhigloi kolyushki (*Gasterosteus aculeatus* L.) v Kandalakshskom zalive Belogo morya [Feeding of adult threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.) in the Kandalaksha Gulf of the White Sea]. *Nauch. dokl. vysshei shkoly. Biol. nauki* [Sci. Reports of the Higher School. Biol. Sci.]. 1963. Vol. 3. P. 31–36.

Balushkina E. V. Funktsional'noe znachenie lichinok khironomid v kontinental'nykh vodoemakh [The functional significance of chironomids larvae in continental water bodies]. Leningrad: Nauka, 1987. 179 p.

Berg L. S. Ryby presnykh vod SSSR i sopredel'nykh stran [Fish freshwater of the USSR and neighboring countries]. Moscow; Leningrad: AN SSSR, 1949. 1381 p.

Chislenko L. L. Nomogrammy dlya opredelenia vesa vodnykh organizmov po razmeram i forme tela [Nomograms for determining the weight of aquatic organisms according to body size and shape]. Moscow: Nauka, 1968. 108 p.

Dobrovolov I. S. Podrobnye svedeniya o razmnozhenii razvitiia kolyushki [Detailed information about stickleback development]. Leningrad: Nauka, 1962.

Peltonen H., Vinni M., Lappalainen A., Ponni J. Spatial feeding patterns of herring (L.), sprat (L.), and the three-spined stickleback (L.) in the Gulf of Finland, Baltic Sea // ICES J. Mar. Sci. 2004. Vol. 61, iss. 6. P. 966–971. doi: 10.1016/j.icesjms.2004.06.008

Rybkina E. V., Demchuk A. S., Lajus D. L., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Galaktionov K. V. Dynamics of parasite community during early ontogenesis of marine threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // Evol. Ecol. Res. 2016. Vol. 17. P. 335–354.

Rybkina E. V., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Kucheryavyy A. V., Lajus D. L. Habitat preference of three-spined stickleback juveniles in experimental conditions and in the wild eelgrass // J. Mar. Biol. Association of the UK. 2017. 97(7). P. 1437–1445. doi: 10.1017/S0025315416000825

Sánchez-González S., Ruiz-Campos G., Contreras-Balderas S. Feeding ecology and habitat of the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* microcephalus, in a remnant population of northwestern Baja California, Mexico // Ecology of Freshwater Fish. 2001. Vol. 10, iss. 4. P. 191–197. doi: 10.1034/j.1600-0633.2001.100401.x

Sieben K., Ljunggren L., Bergström U., Eriksson B. K. A meso-predator release of stickleback promotes recruitment of macroalgae in the Baltic Sea // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2011. Vol. 397, iss. 2. P. 79–84. doi: 10.1016/j.jembe.2010.11.020

Van den Assem J. Territory in the Three-Spined Stickleback *Gasterosteus aculeatus* L.: An Experimental Study in Intra-Specific Competition // Behaviour. Supplement. 1967. Vol. 16. P. 1–164.

Walkey M. The ecology of *Neoechinorhynchus rutili* (Müller) // J. Parasitol. 1967. P. 795–804.

Wootton R. J. A Functional Biology of the Sticklebacks. London: Croom Helm, 1984. 265 c.

Поступила в редакцию 21.03.2018

Dorgham A. S., Golovin P. V., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Saveliev P. D., Lajus D. L. Geterogennost' morfologicheskikh priznakov trekhigloi kolyushki *Gasterosteus aculeatus* na raznykh etapakh neresta [Morphological variation of threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) on different stages of spawning period]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2018. No. 4. P. 59–73. doi: 10.17076/them819

Ershov P. N. Izmeneniya kharaktera pitaniya pribrezhnoi treski *Gadus morhua marisalbi* v Kandalakshskom zalive Belogo morya v usloviyakh vozrosshei chislennosti trekhigloi kolyushki *Gasterosteus aculeatus* [Changes in the feeding patterns of the coastal cod *Gadus morhua marisalbi* in the Kandalaksha Gulf of the White Sea in conditions of an increased number of the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus*]. *Voprosy ikhtiologii* [J. Ichthyology]. 2010a. Vol. 50, no. 1. P. 88–92.

Ershov P. N. O mnogoletnikh izmeneniyakh v sostave pishchi evropeiskogo kerchaka *Myoxocephalus scorpius* (L., 1758) v Kandalakshskom zalive Belogo morya [Long-term changes in the food composition

of the shorthorn sculpin *Myoxocephalus scorpius* (Linnaeus, 1758) of the Kandalaksha Bay of the White Sea]. *Vestnik SPbGU* [Vestnik of St. Petersburg Univ. Biol.]. 2010b. Vol. 3, no. 2. P. 55–62.

Gurvich G. Kolyushka (*Gasterosteus aculeatus* L.) i ee znachenie v rybnom khozyaistve Belogo morya [Stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) and its importance in the fisheries of the White Sea]. *Priroda* [Nature]. 1938. No. 7–8. P. 140–141.

Kostrichkina E. M. Pitanie trekhigloi kolyushki v Rizhskom zalive [Feeding of threespine stickleback in the Gulf of Riga]. *Tr. BaltNIIRKh* [Proceed. Baltic Res. Inst. of Fishery]. 1970. Vol. 4. P. 339–348.

Laius D. L., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Shatskikh E. V. “Volny zhizni” trekhigloi kolyushki v Belom more [“Waves of life” of the stickleback in the White Sea]. *Mat. XIII nauch. seminara “Chtenya pamyati K. M. Deryugina” (Sankt-Peterburg, 2 dek. 2011 g.). Kaf. ikhtiolog. i gidrobiol. SPbGU* [Proceed. XIII Sci. Seminar “Readings in memory of K. M. Deryugin” (St. Petersburg, Dec. 2, 2011). Dep. of Ichthyology and Hydrobiol. of SPbSU]. St. Petersburg. 2011. P. 64–98.

Laius D. L., Ivanova T. S., Shatskikh E. V., Ivanov M. V. “Volny zhizni” belomorskoi kolyushki [“Waves of Life” of the White Sea stickleback]. *Priroda* [Nature]. 2013a. Vol. 4. P. 43–52.

Laius D. L., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Shatskikh E. V. Skol'ko seichas kolyushki v Belom more? [How many sticklebacks are there in the White Sea now?]. *Probl. izuch., rats. ispolz. i okhrany priir. res. Belogo morya. XIII Mezhd. konf. s elem. shkoly dlya molodykh uch. i asp. Sb. mat. (Petrozavodsk, 2013)* [Iss. of Studying, Rational Use, and Protection of Nat. Res. of the White Sea: Abs. XIII Int. Conf.-School for Young Scientists and Graduate Students. Coll. Papers (Petrozavodsk, 2013)]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2013b. P. 185–188.

Metodicheskoe posobie po izucheniyu pitaniya i pishchevykh otnoshenii ryb v estestvennykh usloviyakh [Guidelines for studying nutrition and food relations of fish in vivo]. Moscow: Nauka, 1974. 253 p.

Mukhomediyaarov F. B. Trekhiglaya kolyushka Kandalakshskogo zaliva Belogo morya [The three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) of the Kandalaksha Gulf in the White Sea]. *Voprosy ikhtiologii* [J. Ichthyology]. 1966. Vol. 3. P. 454–467.

Pertzova N. M. Srednie vesa i razmery massovykh vidov zooplanktona Belogo morya [Average weight and size of mass zooplankton species of the White Sea]. *Okeanologiya* [Oceanology]. 1967. Vol. 7. P. 309–313.

Reshetnikov Yu. S. Atlas presnovodnykh ryb Rossii [Atlas of freshwater fish of Russia]. Vol. 1. Moscow: Nauka, 2002. 379 p.

Vil'son A. P. Biologiya i promysel sel'di Kandalakshskogo zaliva: Materialy po kompleksnomu izucheniyu Belogo morya [Biology and fishing of the herring in the Kandalaksha Gulf: materials on the comprehensive study of the White Sea]. Moscow: AN SSSR, 1957. P. 90–104.

Zyuganov V. V. Semeistvo kolyushkovykh (Gasterosteidae) mirovoi fauny [The Gasterosteidae family in the world fauna]. Leningrad: Nauka, 1991. 261 p.

Almqvist G., Strandmark A. K., Appelberg M. Has the invasive round goby caused new links in Baltic food

webs? *EBFI*. 2010. Vol. 89. P. 79–93. doi: 10.1007/s10641-010-9692-z

Bakhvalova A. E., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Demchuk A. S., Movchan E. A., Lajus D. L. Long-term changes in the role of threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* in the White Sea: predatory fish consumption reflects fluctuating stickleback abundance during the last century. *Evol. Ecol. Res.* 2016. Vol. 17. P. 317–334.

Bergström U., Olsson J., Casini M., Eriksson B. K., Fredriksson R., Wennhage H., Appelberg M. Stickleback increase in the Baltic Sea – a thorny issue for coastal predatory fish. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2015. Vol. 163, Part B. P. 134–142. doi: 10.1016/j.ecss.2015.06.017

Blegward P. On the food of the fish in the Danish waters within the Skaw. *Rer. Danish Biol. Sta.* 1971. Vol. 24. P. 19–72.

Byström P., Bergström U., Hjalten A., Ståhl S., Jonsson D., Olsson J. Declining coastal piscivore populations in the Baltic Sea: where and when do sticklebacks matter? *Ambio*. 2015. Vol. 24. P. 19–72. doi: 10.1007/s13280-015-0665-5

Candolin U., Johanson A., Budria A. The Influence of Stickleback on the Accumulation of Primary Production: a Comparison of Field and Experimental Data. *Estuaries and Coasts*. 2016. Vol. 39, iss. 1. P. 248–257. doi: 10.1007/s12237-015-9984-9

Demchuk A. S., Ivanov M. V., Ivanova T. S., Polaykova N. V., Mas-Marti E., Lajus D. L. Feeding patterns in seagrass beds of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* juveniles at different growth stages. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*. 2015. Vol. 95, no. 8. P. 1635–1643. doi: 10.1017/S0025315415000569

FitzGerald G. J., van Havre N. The adaptive significance of cannibalism in sticklebacks (Gasterosteidae: Pisces). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1987. Vol. 20, iss. 2. P. 125–128. doi: 10.1007/BF00572634

Golubkov S. M., Berezina N. A., Gubelit Y. I., Demchuk A. S., Golubkov M. S., Tiunov A. V. A relative contribution of carbon from green tide algae *Cladophora glomerata* and *Ulva intestinalis* in the coastal food webs in the Neva Estuary (Baltic Sea). *Marine Pollution Bulletin*. 2018. Vol. 126. P. 43–50. doi: 10.1016/j.marpolbul.2017.10.032

Jakubavičiūtė E., Casini M., Ložys L., Olsson J. Seasonal dynamics in the diet of pelagic fish species in the southwest Baltic Proper. *ICES Journal of Marine Science*. 2017a. Vol. 12. P. 1–16. doi: 10.1093/icesjms/fsw224

Jakubavičiūtė E., Bergström U., Eklöf J. S., Hanel Q., Bourlat S. J. DNA metabarcoding reveals diverse diet of the three-spined stickleback in a coastal ecosystem. *PLoS ONE*. 2017b. Vol. 74, no. 3. P. 750–758. doi: 10.1371/journal.pone.0186929

Ivanova T. S., Ivanov M. V., Golovin P. V., Polyakova N. V., Lajus D. L. The White Sea threespine stickleback population: spawning habitats, mortality, abundance. *Evol. Ecol. Res.* 2016. Vol. 17. P. 301–315.

Frande C., Kjellman J., Leskela A., Hudd R. The food of three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) on a whitefish (*Coregonus lavaretus*) nursery area in the bay of Bothnia. *Aqua Fennica*. 1993. Vol. 23, no. 1. P. 85–87.

Hansson S., Karlsson L., Ikonen E., Christensen O., Mitans A., Uzars D., Petersson B., Ragnarsson B. Stomach analyses of Baltic salmon from 1959–1962 and 1994–1997: possible relations between diet and yolk-sac-fry mortality (M74). *J. Fish Biol.* 2001. Vol. 58, iss. 6. P. 1730–1745. doi: 10.1111/j.1095-8649.2001.tb02326.x

Hyslop E. J. Stomach contents analysis: a review of methods and their application. *J. Fish Biol.* 1980. Vol. 17, iss. 4. P. 411–429. doi: 10.1111/j.1095-8649.1980.tb02775.x

Hynes H. B. N. The food of fresh-water sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*), with a review of methods used in studies of the food of fishes. *J. Anim. Ecol.* 1950. Vol. 19, no. 1. P. 36–58. doi: 10.2307/1570

Lankov A., Ojaveer H., Simm M., Pöllupüü M., Möllmann C. Feeding ecology of pelagic fish species in the Gulf of Riga (Baltic Sea): The importance of changes in the zooplankton community. *J. Fish Biol.* 2010. Vol. 77, iss. 10. P. 2268–2284. doi: 10.1111/j.1095-8649.2010.02805.x

Ljunggren L., Sandström A., Bergström U., Mattila J., Lappalainen A., Johansson G., Sundblad G., Casini M., Kaljuste B., Eriksson B. K. Recruitment failure of coastal predatory fish in the Baltic Sea coincident with an offshore ecosystem regime shift. *ICES J. Mar. Sci.* 2010. Vol. 67, iss. 8. P. 1587–1595. doi: 10.1093/icesjms/fsq109

Mehlis M., Bakker T. C. M., Frommen J. G. Nutritional benefits of filial cannibalism in three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Naturwissenschaften*. 2009. Vol. 96, iss. 3. P. 399–403. doi: 10.1007/s00114-008-0485-6

Ojaveer H., Lankov A. Adaptation of eelpout, *Zoarces viviparus* (L.), to spatially changing environment on the coastal slope of the Gulf of Riga (Baltic Sea). *ICES CM*. 1997. EE:03.

Ojaveer H., Lankov A., Teder M., Simm M., Klais R. Feeding patterns of dominating small pe-

lagic fish in the Gulf of Riga, Baltic Sea. *Hydrobiologia*. 2017. Vol. 792, iss. 1. P. 331–344. doi: 10.1007/s10750-016-3071-5

Peltonen H., Vinni M., Lappalainen A., Ponni J. Spatial feeding patterns of herring (L.), sprat (L.), and the three-spined stickleback (L.) in the Gulf of Finland, Baltic Sea. *ICES J. Mar. Sci.* 2004. Vol. 61, iss. 6. P. 966–971. doi: 10.1016/j.icesjms.2004.06.008

Rybkina E. V., Demchuk A. S., Lajus D. L., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Galaktionov K. V. Dynamics of parasite community during early ontogenesis of marine threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Evol. Ecol. Res.* 2016. Vol. 17. P. 335–354.

Rybkina E. V., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Kucheryavyy A. V., Lajus D. L. Habitat preference of three-spined stickleback juveniles in experimental conditions and in the wild eelgrass. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*. 2017. 97(7). P. 1437–1445. doi: 10.1017/S0025315416000825

Sánchez-González S., Ruiz-Campos G., Contreras-Balderas S. Feeding ecology and habitat of the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* microcephalus, in a remnant population of northwestern Baja California, Mexico. *Ecology of Freshwater Fish*. 2001. Vol. 10, iss. 4. P. 191–197. doi: 10.1034/j.1600-0633.2001.100401.x

Sieben K., Ljunggren L., Bergström U., Eriksson B. K. A meso-predator release of stickleback promotes recruitment of macroalgae in the Baltic Sea. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2011. Vol. 397, iss. 2. P. 79–84. doi: 10.1016/j.jembe.2010.11.020

Van den Assem J. Territory in the Three-Spined Stickleback *Gasterosteus aculeatus* L.: An Experimental Study in Intra-Specific Competition. *Behaviour. Supplement*. 1967. Vol. 16. P. 1–164.

Walkey M. The ecology of *Neoechinorhynchus rutili* (Müller). *J. Parasitol.* 1967. P. 795–804.

Wootton R. J. A Functional Biology of the Sticklebacks. London: Croom Helm, 1984. 265 p.

Received March 21, 2018

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Демчук Анна Сергеевна

лаборант
Санкт-Петербургский государственный университет,
кафедра ихтиологии и гидробиологии
16-я линия В. О., 29, Санкт-Петербург, Россия, 199178
эл. почта: anndemch@gmail.com

Иванов Михаил Валерьевич

доцент, к. б. н.
Санкт-Петербургский государственный университет,
кафедра ихтиологии и гидробиологии
16-я линия В. О., 29, Санкт-Петербург, Россия, 199178
эл. почта: ivmisha@gmail.com

Иванова Татьяна Сослановна

ассистент
Санкт-Петербургский государственный университет,
кафедра ихтиологии и гидробиологии
16-я линия В. О., 29, Санкт-Петербург, Россия, 199178
эл. почта: tut2000@gmail.com

CONTRIBUTORS:

Demchuk, Anna

Saint-Petersburg State University,
Department of Ichthyology and Hydrobiology
29 16th Line V. O., 199178 St. Petersburg, Russia
e-mail: anndemch@gmail.com

Ivanov, Mikhail

Saint-Petersburg State University,
Department of Ichthyology and Hydrobiology
29 16th Line V. O., 199178 St. Petersburg, Russia
e-mail: ivmisha@gmail.com

Ivanova, Tatiana

Saint-Petersburg State University,
Department of Ichthyology and Hydrobiology
29 16th Line V. O., 199178 St. Petersburg, Russia
e-mail: tut2000@gmail.com

Полякова Наталия Владимировна

старший лаборант
Санкт-Петербургский государственный университет,
кафедра ихтиологии и гидробиологии
16-я линия В. О., 29, Санкт-Петербург, Россия, 199178
эл. почта: nvpnataly@yandex.ru

Головин Павел Валерьевич

аспирант
Санкт-Петербургский государственный университет,
кафедра ихтиологии и гидробиологии
16-я линия В. О., 29, Санкт-Петербург, Россия, 199178
эл. почта: pasha-golovin@yandex.ru

Лайус Дмитрий Людвигович

доцент, к. б. н.
Санкт-Петербургский государственный университет,
кафедра ихтиологии и гидробиологии
16-я линия В. О., 29, Санкт-Петербург, Россия, 199178
эл. почта: dlajus@gmail.com

Polyakova, Natalia

Saint-Petersburg State University,
Department of Ichthyology and Hydrobiology
29 16th Line V. O., 199178 St. Petersburg, Russia
e-mail: nvpnataly@yandex.ru

Golovin, Pavel

Saint-Petersburg State University,
Department of Ichthyology and Hydrobiology
29 16th Line V. O., 199178 St. Petersburg, Russia
e-mail: pasha-golovin@yandex.ru

Lajus, Dmitry

Saint-Petersburg State University,
Department of Ichthyology and Hydrobiology
29 16th Line V. O., 199178 St. Petersburg, Russia
e-mail: dlajus@gmail.com