

УДК 574.5+597.2/.5

ГЕТЕРОГЕННОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ТРЕХИГЛОЙ КОЛЮШКИ *GASTEROSTEUS ACULEATUS* НА РАЗНЫХ ЭТАПАХ НЕРЕСТА

А. С. Доргам^{1,2}, П. В. Головин¹, Т. С. Иванова¹, М. В. Иванов¹,
П. Д. Савельев³, Д. Л. Лайус¹

¹ Санкт-Петербургский государственный университет, кафедра ихтиологии
и гидробиологии, Россия

² Центральная лаборатория по исследованию аквакультуры (CLAR),
Аббасса, Эш-Шаркия, Египет

³ Российский государственный педагогический университет, Санкт-Петербург, Россия

Проведен морфологический анализ с целью изучения распределения и состояния особей трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* на разных этапах нереста. Для этого в 2016 году на трех нерестилищах Керетского архипелага (Белое море) было отловлено 270 особей данного вида. Пробы собирались в начале (28–30 мая), середине (15–17 июня) и в конце (7–9 июля) нереста. С помощью штангенциркуля и по отсканированным изображениям на каждой особи было измерено 9 морфологических признаков, описывающих форму тела: 1) общая длина, 2) стандартная длина, 3) длина головы, 4) длина верхней челюсти, 5) расстояние от рыла до грудных плавников, 6) высота тела, 7) толщина тела, 8) толщина головы, 9) длина хвостового плавника. В анализе использованы отношения значений признаков 3–9 к стандартной длине. С использованием Анализа главных компонент выделены группы признаков, описывающие переднюю часть тела (признаки 3–5), объем тела (признаки 6–8) и длину хвостового плавника (признак 9). Разделение по группам оказалось сходным для обоих полов. Существенные изменения по ходу нереста отмечены для всех групп признаков. В начале нереста пространственная гетерогенность выборок была низкой, что указывает на отсутствие популяционной структурированности во время зимовки. В середине нерестового сезона отмечена максимальная гетерогенность. Самые крупные самцы и самки с крупной передней частью тела были наиболее многочисленными на «хороших» нерестилищах, характеризующихся высокой плотностью зарослей zostеры и колюшки. Видимо, наблюдаемая ситуация обусловлена конкурентным преимуществом крупных самцов в борьбе за ограниченные гнездовые территории. В конце нереста пространственная гетерогенность не была отмечена, так как большинство рыб к этому времени уже покинули нерестилища и конкуренция за места не наблюдалась. У самок выявлена более низкая пространственная гетерогенность, чем у самцов. Однако в отдельных случаях и у самок наблюдались достоверные различия по используемым признакам. Значения признаков, характеризующих объем тела, снизились к окончанию нереста в результате вымета икры самками, а также значительных энергозатрат (в большей степени выраженных у самцов из-за заботы о потомстве). Полученные результаты свидетельствуют о том, что конкуренция за гнездовые участки, икрометание, трата энергетических ресурсов и миграции приводят к сложной и динамичной картине морфологической изменчивости трехиглой колюшки в ходе нереста.

Ключевые слова: морфометрия; колюшка; популяция; изменчивость; нерестовый сезон; условия среды.

**A. S. Dorgham, P. V. Golovin, T. S. Ivanova, M. V. Ivanov, P. D. Save-
liev, D. L. Lajus. MORPHOLOGICAL VARIATION OF THREESPINE STICK-
LEBACK (*GASTEROSTEUS ACULEATUS*) ON DIFFERENT STAGES OF
SPAWNING PERIOD**

This study uses morphometric analysis for better understanding processes occurring during the spawning period in the population of threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus*. Totally, 270 specimens were sampled in 2016 in the Keret Archipelago (White Sea) from three spawning grounds of different quality in the beginning (28–30 May), middle (15–17 June) and end (7–9 July) of spawning period. Nine characters describing fish body shape were measured on each specimen using scanned image and caliper: 1) Total Length, 2) Standard Length, 3) Head Length, 4) Maxilla Length, 5) Distance Between Head and Pectoral Fin, 6) Body Depth, 7) Body Thickness, 8) Head Thickness, 9) Caudal Length. For analyses, we used ratio of characters 3–9 to Standard Length. Principal Component Analysis has separated several groups of characters, describing the upper part of the body (Characters 3–5), body volume (Characters 6–8), and Caudal Length (9). Separation of the groups was similar in both sexes. All groups of characters showed notable changes during the spawning period. In the beginning, the spatial heterogeneity of samples was low, meaning that in wintering locations the population is not structured. In the middle of spawning season, the highest heterogeneity was observed. Males characterized by larger upper part of the body and larger size, were numerous in high quality spawning grounds (characterized by high density of sea grass and stickleback). This probably results from a competition between territorial males for higher quality spawning grounds. In the end of spawning period no spatial heterogeneity was observed, probably, because most of stickleback left the spawning grounds and no competition for higher quality spawning grounds took place. Spatial heterogeneity was somewhat lower in females, but also statistically significant in several cases. Group of characters describing body volume, in general, showed the decline during the spawning period, reflecting release of eggs in females and loss of energy associated with spawning (more pronounced in males guarding their progeny). Superimposition of several processes, such as competition for fish for better spawning grounds, release of eggs and loss of energy associated with spawning, and inshore and offshore migrations, results in a dynamic and complicated picture of morphological heterogeneity occurring during the spawning season of the threespine stickleback.

Key words: morphometry; stickleback; population; heterogeneity; spawning; environmental conditions.

Введение

Трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) является обычной рыбой морских, солоноватых и пресных вод северной части Атлантического и Тихого океанов [Berg, 1949; Wootton, 1976]. Беломорская трехиглая колюшка в больших количествах подходит к берегам из открытых частей моря для нереста, который начинается в конце мая – начале июня. Процессы, происходящие в период нереста колюшки, важны для понимания популяционной динамики этого вида, но информация о них весьма ограничена. В Белом море в настоящее время колюшка имеет очень высокую численность [Ivanova et al., 2016], которая увеличилась, вероятнее всего, в связи с потеплением в этом регионе [Лайус и др., 2013].

Климат может влиять на численность популяций колюшки как напрямую, путем изменения физиологических параметров особей,

так и опосредованно, расширяя экологические ниши обитания или изменяя численность и доступность пищевых организмов [Lefebure et al., 2011]. Поскольку колюшка сейчас является самым многочисленным видом рыб Белого моря [Ivanova et al., 2016], активно потребляет разнообразные пищевые организмы [Demchuk et al., 2015; Демчук и др., 2018], сама играет важную роль в питании массовых хищных рыб [Bakhvalova et al., 2016] и является важным звеном в паразитарных цепях [Rybkina et al., 2016], изучение популяционной биологии трехиглой колюшки в Белом море может не только помочь оценить последствия изменений окружающей среды для этого вида, но лучше понять механизмы влияния климата на всю экосистему.

Одним из подходов популяционного анализа является изучение признаков, описывающих форму тела. Изменчивость формы тела может отражать, с одной стороны, популяционную

структурированность вида, т. е. наличие внутривидовых и внутривидовых группировок, а с другой – изменение особей в течение нерестового сезона, в первую очередь в связи с выметыванием половых продуктов и значительными энергетическими тратами. Трехиглая колюшка проявляет очень высокий уровень фенотипической изменчивости, в том числе и в отношении морфологических признаков [Zanella et al., 2015]. Поэтому данный вид часто используется в качестве модельного при изучении локальных адаптаций [Bell et al., 1993; Hendry et al., 2002; Spence et al., 2013]. Показано также, что самцы и самки колюшки имеют значительные морфологические отличия [Kitano et al., 2007].

Морфометрические методы широко используются для характеристики популяционной структурированности рыб [Dorgham et al., 2012; Chaklader et al., 2015; Siddik et al., 2016]. Они также могут отражать репродуктивный успех, зависящий от эффективности питания, защиты территории, избегания хищников и привлечения противоположного пола.

Цель настоящего исследования – описать пространственные и временные изменения морфологических характеристик трехиглой колюшки в период нереста для лучшего понимания процессов, происходящих в этот период.

Материалы и методы

Выборки

Исследование проведено в 2016 г. в начале (28–30 мая), середине (15–17 июня) и в конце (7–9 июля) нерестового периода. Рыб отлавливали равнокрылым закидным неводом длиной 7,5 м и с ячеей от 5 до 1 мм (в крыльях и кутке соответственно). Площадь тони составляла 120 м², уловистость орудия лова принималась равной 0,6 [Иванова Т. С., Иванов М. В., Лайус Д. Л., неопубликованные данные]. Для сбора проб были выбраны три станции (табл. 1):

- губа Сельдяная, представляющая собой высокопродуктивное нерестилище колюшки с плотными зарослями морской травы zostеры, высокой численностью производителей и впоследствии молоди колюшки [Rybikina et al., 2016];
- лагуна Колюшковая, закрытая илистая лагуна с плотными зарослями нитчатки и пятном из зарослей zostеры в районе пролива, расположенная на расстоянии нескольких километров от губы Сельдяная. Численность производителей колюшки сопоставима с таковой в губе Сельдяная;

- пролив Сухая Салма, местообитание с бедными зарослями zostеры, расположенное около соединения лагуны с морем, где наблюдается более низкая, в сравнении с другими станциями, численность производителей колюшки. Соленость здесь сильно меняется в зависимости от стока реки Кереть и фазы прилива.

Температурный режим местообитаний отличается – это видно при анализе наших многолетних данных, но может слабо проявляться при одновременных измерениях. В летний период средняя температура выше всего в сильно изолированной лагуне, несколько ниже в мелководной губе и еще ниже – в проливе с высокой проточностью.

Всего было собрано 9 проб. Каждая проба состояла из 15 самцов и 15 самок, отобранных случайно. На основании наших наблюдений в районе нереста мы полагаем, что в 2016 г. колюшка подошла на нерестилища около 20 мая.

Морфометрические измерения

После поимки рыб пробы для морфологического анализа замораживались и хранились при температуре –18 °С. Одновременно размораживались и обрабатывались по пять самцов и самок из одной пробы, причем, для того чтобы избежать возможных артефактов, эти подвыборки брались из разных проб в случайном порядке. У рыб была отсканирована левая сторона тела с разрешением 1200 dpi на сканере Epson Perfection Photo 4490. Кроме того, у них определяли несколько признаков толщины тела с помощью электронного штангенциркуля Kendo с точностью 0,03 мм.

Всего на каждом экземпляре колюшки было сделано девять морфометрических промеров в соответствии с несколько модифицированным набором признаков, описанным ранее [Bell, Foster, 1994; Hermida et al., 2005]. Сканированные изображения анализировались с помощью программы ImageJ, и все измерения были переведены в сантиметры.

Измерялись следующие параметры (рис. 1):

- 1) Общая длина тела (TL)
- 2) Стандартная длина тела (SL)
- 3) Длина головы (HL)
- 4) Длина верхней челюсти (ML)
- 5) Расстояние от рыла до грудных плавников (MP)
- 6) Высота тела (BD)
- 7) Толщина тела (BT)
- 8) Толщина головы (HT)
- 9) Длина хвоста (CL).

Таблица 1. Характеристика мест сбора проб трехиглой колюшки в районе Керетского архипелага в 2016 г.

Table 1. Characteristics of sampling locations of threespine stickleback in the Keret Archipelago in 2016

Характеристика Characteristics	Губа Сельдяная Seldianaia Inlet	Лагуна Колюшковая Koliushkovaia Lagoon	Пролив Сухая Салма Sukhaia Salma Strait
Географические координаты Geographical coordinates	66°33'80.66" N, 33°62'25.16" E	66°31'32.62" N, 33°64'59.53" E	66°31'16.96" N, 33°64'73.70" E
Общая характеристика General description	Треугольная губа с широким входом и мелководной вершиной. Максимальная глубина около 3 м Triangular bay with the wide inlet and shallow top. Maximum depth is about 3 m	Площадь поверхности 0,064 км ² . Соединена с морем только в полную воду. Максимальная глубина до 4 м, средняя глубина 1,5 м Surface area is 0,064 km ² . It has the connection with the sea only during high water. Maximum depth is 4 m, the average one is 1,5 m	Типичный для района исследований прибрежный биотоп с уклоном дна 6–8 см/м Coastal biotope with 6–8 cm/m incline typical of the studied area
Амплитуда прилива, м Flow amplitude, m	До 2,5 Up to 2,5	До 0,3 Up to 0,3	До 2,5 Up to 2,5
Поверхностная температура воды в момент взятия пробы, °С Surface temperature of water during sampling, °C	Май – 15 Июнь – 12 Июль – 20 May – 15 June – 12 July – 20	Май – 16 Июнь – 14 Июль – 22 May – 16 June – 14 July – 22	Май – 12 Июнь – 12 Июль – 20 May – 12 June – 12 July – 20
Прогреваемость (относительная) Degree of warmth (relative)	Средняя Average	Высокая High	Слабая Low
Соленость в момент взятия проб, ‰ Salinity during sampling, ‰	Май – 23 Июнь – 24 Июль – 24 May – 23 June – 24 July – 24	Май – 15 Июнь – 20 Июль – 20 May – 15 June – 20 July – 20	Май – 21 Июнь – 19 Июль – 19 May – 21 June – 19 July – 19
Соленостный режим Salinity regime	Распреснение практически отсутствует Almost no freshening	Слабое распреснение (за счет изоляции и атмосферных осадков) Weak freshening due to isolation and atmospheric precipitation	Среднее распреснение (влияние стока р. Кереть) Average freshening (due to the impact of the Keret river flow)
Грунты Ground	Каменистая литораль, илистая сублитораль Stony littoral zone, uliginous sublittoral zone	Илистое дно, в некоторых местах очень топкое Uliginous bottom, very marshy in some places	Каменистая литораль, илисто-песчаная сублитораль Stony littoral zone, uliginous and sandy sublittoral zone
Водная растительность [М. В. Иванов, неопубликованные данные] Water vegetation [Ivanov M. V., unpublished data]	Фукоиды на литорали, очень густая zostера на большей части акватории. Биомасса zostеры до 1 кг сухого вещества на м ² и проективное покрытие до 100 % Fucoids in the littoral zone, very dense Zostera throughout most of the water area Zostera biomass is up to 1 kg of dry matter per m ² and projective cover – up to 100 %	Нитчатые водоросли и в районе пролива – zostера (биомасса до 100 г сухого вещества на м ² и проективное покрытие от 0 до 30 %) Filamentous algae and in the vicinity of the strait – Zostera (the biomass is up to 100 g of dry matter per m ² and projective cover – from 0 to 30 %)	Фукоиды на литорали, глубже – разреженная zostера (1–3 побега на м ² и биомасса до 3 г сухого вещества/м ²) Fucoids in the littoral zone, deeper – thinned out Zostera (1–3 sprouts per m ² and the biomass is up to 3 g of dry matter per m ²)
Зоопланктон [Полякова и др., 2017] Zooplankton [Polyakova et al., 2017]	Сообщество с характерными для поверхности Белого моря формами Community with the forms typical of the White Sea surface	Сильно обедненный видовой состав с преобладанием <i>Acartia longiremis</i> Poor species composition with prevalent <i>Acartia longiremis</i>	Сообщество с характерными для поверхности Белого моря формами Community with the forms typical of the White Sea surface
Численность колюшки (экз./м ²), самцы/самки Stickleback abundance (pcs/m ²), males/females	Май: 31,9/69,5 Июнь: 13,7/32,7 Июль: 4,2/1,6 May: 31,9/69,5 June: 13,7/32,7 July: 4,2/1,6	Май: 27,9/16,5 Июнь: 12,2/36,0 Июль: 0,9/0,4 May: 27,9/16,5 June: 12,2/36,0 July: 0,9/0,4	Май: 1,6/2,7 Июнь: 6,3/9,3 Июль: 3,1/2,4 May: 1,6/2,7 June: 6,3/9,3 July: 3,1/2,4

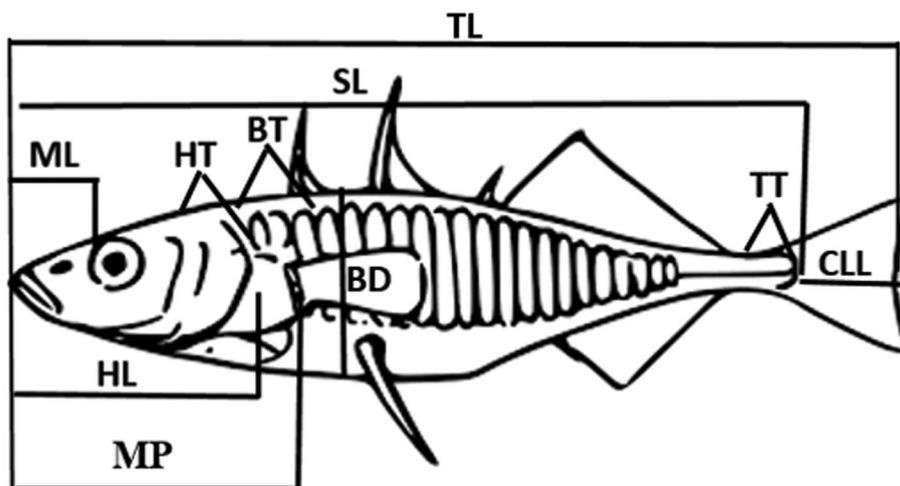


Рис. 1. Морфометрические признаки, использованные на трехиглой колюшке
 Fig. 1. Specific morphological traits used in the study of threespine stickleback

Статистический анализ

Статистический анализ был выполнен с помощью программ Statistica v. 7.0 и SPSS v. 19 [Gray, Kinnear, 2012]. Анализы в основном проводились отдельно для самцов и самок. Для того чтобы снизить индивидуальную изменчивость, мы использовали индексы отношения семи признаков, за исключением общей длины тела, к стандартной длине. Поскольку длина тела особей варьировала незначительно, аллометрический эффект, который мог бы вызвать зависимость значения индекса от размера особи, невелик, и мы им пренебрегали.

В начале анализа был применен Анализ главных компонент (Principal Component Analysis, PCA) для описания корреляционной структуры комплекса данных и для отбора основных главных компонент (PC), определяющих изменчивость морфологических признаков колюшки. В дальнейшем использовалось вращение факторов (varimax normalized rotation, с порогом собственного значения (eigenvalue), равным 0,7) для уточнения состава признаков, имеющих наибольшие нагрузки для той или иной компоненты. После выделения и интерпретации главных компонент их значения (factor scores) в качестве комплексных признаков были взяты для дальнейшего анализа вместо исходных признаков. Двухфакторный дисперсионный анализ (ANOVA) выполнен для оценки достоверности (на уровне $p < 0,05$) влияния факторов «место» и «время» на выделенные комплексы признаков. После этого проводились тесты post hoc для выявления пар выборок, для которых различия были достоверны.

Результаты и обсуждение

Динамика численности колюшки на нерестилищах

Общая численность рыб на всем протяжении нерестового периода в разных выборках варьировала от 1,4 экз./м² (Колюшковая, конец нереста) до 101,4 экз./м² (Сельдяная, начало нереста) (табл. 1). В губе Сельдяная и лагуне Колюшковая численность производителей колюшки в начале и середине нерестового периода была существенно выше, чем в проливе Сухая Салма. Видимо, после зимовки рыбы в первую очередь подходят к более привлекательным нерестилищам, а потом перераспределяются в результате конкуренции. Это хорошо видно при сравнении динамики численности рыб в Сельдяной и Сухой Салме в начале и середине нереста. В Сельдяной за это время численность рыб сильно снизилась, а в Сухой Салме – напротив, повысилась. Такие изменения практически отсутствуют в Колюшковой лагуне, к которой, по-видимому, перераспределение рыб очень ограничено в силу ее изолированности. В конце нерестового периода численность сравнилась в связи с отходом большинства рыб с мест нереста в открытые части моря.

В начале и середине нереста на всех станциях преобладали самки, причем это преобладание было выражено сильнее на первых двух нерестилищах (исключением явилась лагуна Колюшковая, где в начале нереста преобладали самцы. По-видимому, из-за того, что лагуна довольно сильно изолирована от моря узким проливом, а самцы приходят на нерестилища

несколько раньше самок, в лагуне наблюдается некоторая задержка типичной для нерестилищ картины появления рыб).

Для колюшек губа Сельдяная и лагуна Колюшковая являются привлекательными с точки зрения нереста биотопами, и их можно считать «хорошими» нерестилищами. Производители занимают их в первую очередь, а численность молоди в этих местах высокая – 20–40 экз./м² [Rybkina et al., 2016]. Однако такие биотопы (мелководные, с густыми зарослями растительности и хорошо закрытые от волнового воздействия) относительно редки и занимают незначительные площади прибрежной зоны в изучаемом районе. Биотопы, в одном из которых были собраны пробы, в проливе Сухая Салма менее привлекательны для нереста (менее прогреваемы, более разреженная растительность, большая открытость). Численность производителей в таких местах меньше, заполняются они позже, а молодь либо немногочисленна (единичные особи на квадратный метр), либо может совсем отсутствовать. Такие нерестилища можно считать «плохими», однако подобные биотопы являются типичными для района исследований и занимают основную площадь прибрежной зоны.

Пространственное распределение колюшки в прибрежной зоне в летний нерестовый период в значительной степени связано с зарослями морской травы *Zostera marina* [Ivanova et al., 2016], предоставляющей благоприятные кормовые условия и укрытия для молоди [Demchuk et al., 2015; Rybkina et al., 2016, 2017] и взрослых рыб [Абдель-Малек, 1963; Демчук и др., 2018]. В то время как самцы относительно слабо питаются на нерестилищах из-за заботы о потомстве, самки колюшки не отличаются территориальным поведением и регулярно компенсируют нерестовые энергозатраты за счет питания [Van den Assem, 1967]. Такие показатели, как частота спариваний, абсолютная плодовитость и вес овоцитов, напрямую зависят от количества доступной для самок пищи [Fletcher, Wootton, 1995] и, соответственно, размеров тела [Wootton, 1973]. Возможно, что при хорошем питании и растянутости нереста самки способны дольше поддерживать свою визуальную привлекательность для самцов [Rowland, 1994]. Поэтому появление самок в первую очередь на «хороших» нерестилищах является вполне ожидаемой ситуацией с точки зрения репродуктивной стратегии пола. В конце нерестового периода на фоне общего снижения плотности рыб в несколько раз везде преобладали самцы. Это связано с тем, что они остаются на нерестилищах охранять икру

и личинок, в то время как основная масса самок покидает места нереста [Kynard, 1978]. Такая динамика численности соответствует нашим более ранним наблюдениям в данном районе [Ivanova et al., 2016].

Таким образом, на разных этапах нереста и на разных по качеству нерестилищах наблюдается разный контингент рыб, которые могут различаться по ряду показателей, в том числе и морфологических. На ранних этапах мы, скорее всего, видим наиболее зрелых рыб, которые подошли к берегам первыми и занимают наиболее привлекательные места для нереста, это в первую очередь относится к губе Сельдяная. В середине нерестового периода в прибрежной зоне находится максимальное число производителей, и, следовательно, повышается конкуренция за нерестилища. В этот период наиболее вероятна смена состава рыб в конкретных местах – часть особей могли подойти позже, часть из рано пришедших могли быть съедены хищниками, также возможны перемещения рыб вдоль берега с целью поиска более подходящих мест для нереста. В частности, при слишком высокой плотности колюшки на «хороших» нерестилищах, таких как губа Сельдяная, рыбам приходится их покидать в связи с ограниченностью нерестовых площадей. Именно с этим может быть связано снижение числа особей в губе Сельдяная в середине нереста по сравнению с его началом. В конце нерестового периода основная масса производителей уходит из прибрежья. В этот момент на нерестилищах мы наблюдаем тех рыб, которые задержались по разным причинам: позже пришли, дольше искали место и отнерестились позже, вообще не отнерестились и т. п. Вряд ли в этот период имеет место серьезная конкуренция за нерестовые площади.

Морфологическая гетерогенность рыб на протяжении нерестового периода

Анализ структуры изменчивости признаков с помощью Анализа главных компонент

Отдельно для самцов и самок был проведен анализ изменчивости признаков Методом главных компонент. Общая структура признаков у обоих полов оказалась очень сходной, но не идентичной. У самцов было выделено три компоненты, объясняющие в сумме 75 % общей изменчивости всего комплекса признаков, а у самок – четыре компоненты с 83 % от общей изменчивости (табл. 2).

Первая главная компонента у самцов и самок оказалась одинакова по составу призна-

Таблица 2. Результаты Анализа главных компонент для семи морфологических индексов колюшки (см. рис. 1 и текст) отдельно для самцов и самок

Table 2. Results of the Principle Component Analysis for seven morphological indices (see fig. 1 and the text), calculated separately for males and females

Признак Index	Самцы Males			Самки Females			
	PC 1	PC 2	PC 3	PC 1	PC 2	PC 3	PC 4
ML	<u>0,88</u>	-0,07	0,15	<u>0,68</u>	0,23	-0,47	-0,27
HL	<u>0,91</u>	0,05	-0,02	<u>0,85</u>	0,21	0,06	0,12
PP	<u>0,83</u>	0,07	-0,11	<u>0,83</u>	-0,15	0,18	0,18
BT	0,23	<u>0,74</u>	0,23	0,14	<u>0,81</u>	0,36	0,04
BD	0,18	<u>0,58</u>	0,48	0,01	<u>0,89</u>	-0,04	0,15
HT	-0,31	<u>0,83</u>	-0,07	0,10	0,21	<u>0,90</u>	-0,06
TTL	-0,08	0,13	<u>0,93</u>	0,14	0,17	-0,03	<u>0,94</u>
Доля объясненной дисперсии, % Portion of explained dispersion, %	35,3	22,9	16,9	27,4	23,5	17,2	14,8

Примечание. Подчеркнуты нагрузки, превышающие значения 0,5.

Note. Loading values > 0,5 are underlined.

ков. PC1 и у самцов (35 %), и у самок (27 %) имеет максимальные нагрузки у признаков, относящихся к размерам передней части тела: размер рта (ML), высота головы (HL) и расстояние от рыла до грудного плавника (MP). Мы полагаем, что эти признаки не должны меняться в течение нереста.

PC2 у самцов объясняет 23 % изменчивости и имеет максимальные нагрузки у признаков «объема тела» рыбы: толщина и высота тела (BT, BD) и толщина головы (HT). У самок признаки, характеризующие «объем тела», распались на две компоненты: в PC2 входят толщина и высота тела (BT, BD), тогда как толщина головы (HT), в отличие от ситуации у самцов, выделилась в отдельную компоненту PC3. В сумме обе компоненты «объема тела» у самок объясняют больший процент общей изменчивости (41 %), чем у самцов. Признаки, входящие в эти компоненты, очевидно, могут меняться в течение нереста как у самцов, так и у самок в связи с выметыванием половых продуктов и энергетическими тратами, т. е. можно ожидать, что у рыб с течением нереста будет снижаться масса тела.

Последняя выделенная компонента PC3 у самцов и PC4 у самок практически совпадает с признаком «длина хвостового плавника» (CL) и составляет довольно значительную часть изменчивости – 17 и 15 % соответственно. Этот признак показывает довольно низкие корреляции с другими. Его изменчивость не должна меняться в ходе нереста, а скорее будет указывать на индивидуальные особенности рыб.

На рис. 2 показаны центроиды всех выборок в пространстве первой и второй главных

компонент. И у самцов, и у самок разброс точек, относящихся к концу нерестового периода, наименьший в начале и конце нереста. У самцов большие значения PC1 (размер передней части тела) наблюдаются на «хороших» нерестилищах в начале нереста, тогда как меньшие значения – в конце нереста. У самок закономерность проявляется в основном по PC2 – положительные значения «объема тела» имеют самки в начале нереста, а отрицательные – в конце, отражая выметывание икры.

Изменение морфологических признаков в течение нереста

Самцы

PC1 показывала достоверные изменения с течением нереста на всех трех станциях, хотя их характер был разным (здесь и далее отмечаются только различия, статистически достоверные на уровне 95 %, если нет специальных комментариев) (рис. 3). В начале нереста рыбы с более крупной передней частью тела были отмечены в Сельдяной и Колюшковой. В середине нереста у рыб из Сельдяной передняя часть тела оказалась меньше, чем в двух других выборках. В конце нереста гетерогенности выборок не отмечается. В целом по ходу нереста наблюдается некоторое снижение значения признака. Наиболее вероятной причиной наблюдаемой картины является перераспределение рыб на нерестилищах, хотя выявить точные причины такого перераспределения пока не удается.

Колюшка характеризуется значительной фенотипической пластичностью по признакам

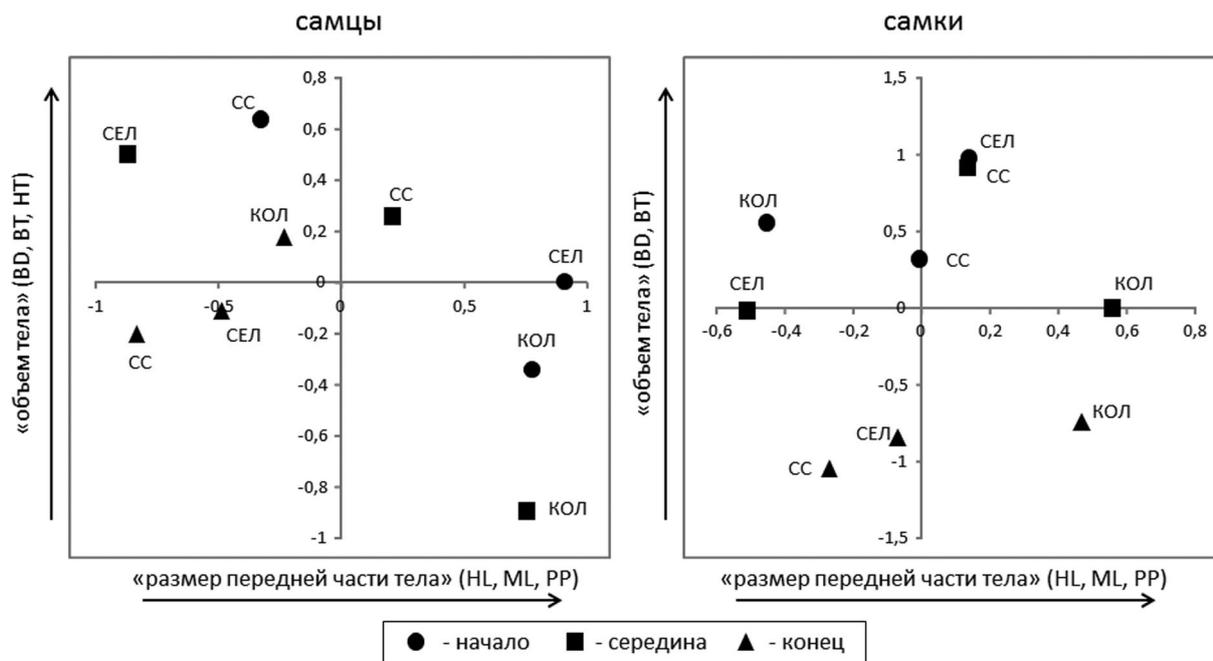


Рис. 2. Расположение центроидов изученных выборок в пространстве первой (ось абсцисс) и второй (ось ординат) главных компонент (кружки – начало, квадратики – середина, треугольники – конец нерестового периода). СЕЛ – губа Сельдяная, КОЛ – лагуна Колюшковая, СС – пролив Сухая Салма

Fig. 2. Location of centroids in 2-dimensional space of the first (PC1, x axis) and second (PC2, y axis) principle components (the round-shaped markers show the beginning, square-shaped markers – the peak, triangle-shaped markers – the end of spawning). СЕЛ – Seldianaia Inlet, КОЛ – Koliushkovaia Lagoon, СС – Sukhaia Salma Strait

передней части тела, таким как длина головы и рта. Считается, что эта пластичность была выработана в процессе эволюции в ходе конкуренции за меняющуюся кормовую базу [Day et al., 1994]. Можно предположить, что конкурентное преимущество имеют самцы с крупными головами и ртами, которые способны питаться более эффективно. Кроме того, такие особи могут быть более приспособленными к быстрому освоению гнездовой территории за счет высокой эффективности сбора материала для гнезд [Kitano et al., 2007]. Крупные челюсти и высокая способность к выдвиганию рта отмечена и для особей лимнической популяции озера Пакстон, Канада [Bolnick, Doebeli, 2003]. В то же время остается неясным адаптивное значение большого рта на стадии заботы о потомстве, во время которой значительно более важной характеристикой является сила укуса, возрастающая у рыб со слабо раскрывающимся, небольшим ртом [McGee, Wainwright, 2013].

PC2 показывает более низкую гетерогенность между выборками (рис. 3). При сравнении разных станций как в начале, так и в конце нереста достоверных попарных отличий не обнаружено, при этом различия имеются в середине нереста. Выраженной динамики PC2 не наблюдается, хотя можно было бы ожидать

снижения значения фактора со временем, поскольку такое снижение отмечено для упитанности [Демчук и др., 2018]. В исследованиях Дюфресне и соавт. [Dufresne et al., 1990] было показано, что молодые и взрослые самцы колюшки теряют к концу нереста примерно одинаковую долю от исходной массы тела. В нашем исследовании зависимости потери массы от размера самца не наблюдалось, по-видимому, из-за высокой межиндивидуальной гетерогенности.

PC3 не показывает различий между выборками в начале нереста, но в середине нереста хвостовая пластинка оказывается несколько короче в выборке из Сельдяной, чем в остальных двух выборках. Как и в случае с PC1, наиболее вероятной причиной этого является перераспределение рыб на нерестилищах.

Средняя стандартная длина тела самцов по всем выборкам составляла 5,71 см (рис. 3). Она была выше у рыб с «хороших» нерестилищ. В Сельдяной средняя длина составляла 5,75 см, в Колюшковой – 5,76 см, а в Сухой Салме – 5,63 см. При этом отличие объединенной выборки самцов с «хороших» нерестилищ от выборки из Сухой Салмы было достоверным (t-test, $p < 0,05$). В начале нереста самцы из Сухой Салмы со средней длиной 5,53 см

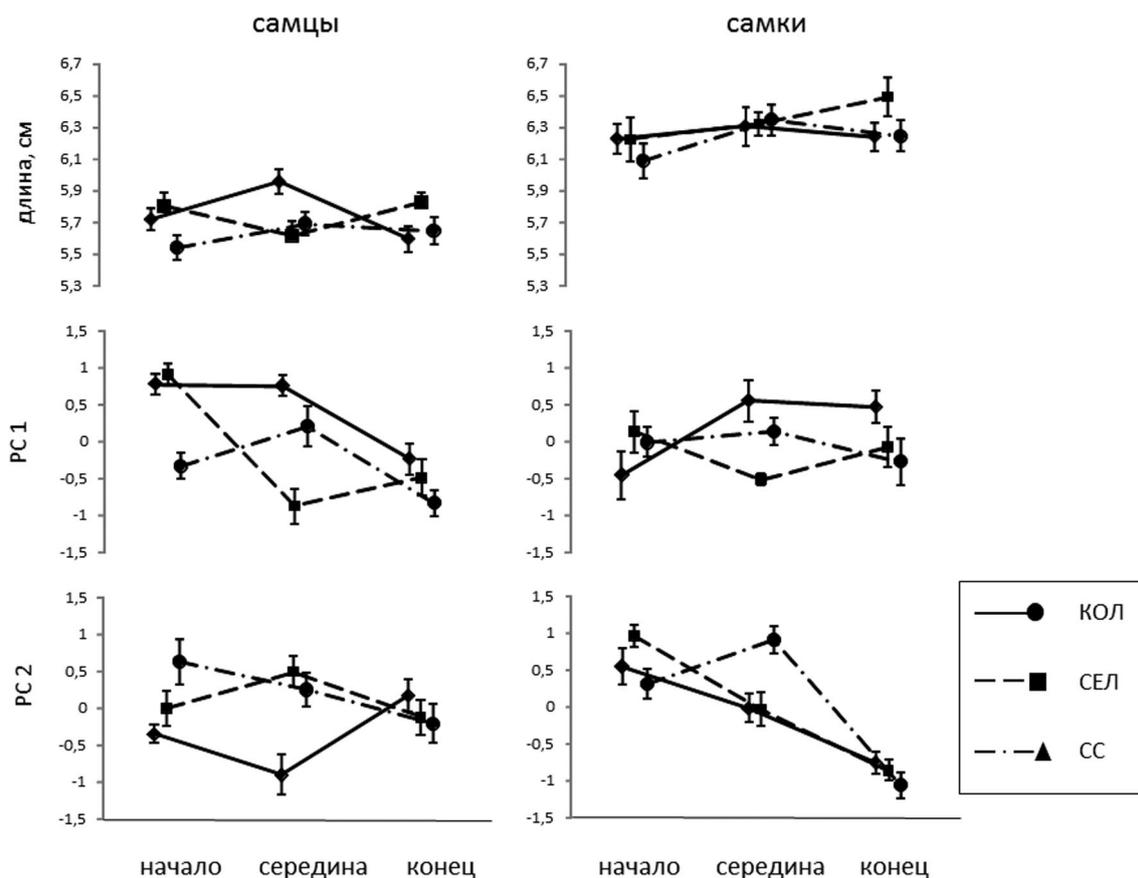


Рис. 3. Изменение стандартной длины, PC1 и PC2 трехиглой колюшки Керетского архипелага в течение нереста. Пунктирная линия – губа Сельдяная (СЕЛ), сплошная – лагуна Колюшковая (КОЛ), сложная пунктирная – пролив Сухая Салма (СС)

Fig. 3. Variation in the standard length (SL), PC1 and PC2 values of threespine stickleback in the Keret Archipelago during the spawning period. The dotted line shows Seldianaia Inlet, solid line – Koliushkovaia Lagoon, complex dotted line – Sukhaia Salma Strait

были достоверно мельче рыб из Сельдяной – 5,80 см. Выборка из Колюшковой в середине нереста, где рыбы имели стандартную длину тела 5,96 см, состояла из более крупных рыб, чем рыбы из того же места в начале и конце нереста, а также по сравнению с рыбами из Сухой Салмы во все периоды. Это может быть связано с тем, что более крупные самцы оказывались конкурентоспособнее и с большей вероятностью занимали самые качественные нерестилища, т. е. нерестилища с более густыми зарослями макрофитов.

Некоторые литературные экспериментальные и натурные исследования подтверждают положительную связь размеров тела самцов и качества гнездовых территорий, хотя какие именно свойства нерестилищ являются показателем их высокого качества, не вполне понятно. Как один из привлекающих самцов факторов авторами указывается большой размер гнездовой территории и высокая степень ее открытости, способствующие увеличению веро-

ятности встреч с самками. Однако эмпирические данные показали, что усложнение структуры местообитания, т. е. снижение степени ее открытости, не влияло на размер территории самцов и частоту встречаемости самок [Candolin, Voigt, 2001]. Более крупные самцы обычно имеют преимущество как при прямой конкуренции за территорию, так и при ухаживании за самками [Bakker, Milinski, 1991]. Причины выбора таких самцов в пользу гнездования на открытых участках, связанного с более высокой доступностью для хищников, в работе Кэндоллин и соавторов остаются неясными [Moodie, 1972]. В качестве объяснения выдвигалось предположение о том, что основным фактором, определяющим поведение самцов, является не размер тела, а возраст: чем меньше остается возможностей для успешного спаривания самцов старших возрастов, тем смелее они ведут себя. Как и в нашем исследовании, более крупные самцы показывали здесь более высокую конкурентоспособность, хотя, в отличие

от нашего исследования, конкурировали они за более открытые нерестилища.

С другой стороны, имеются и данные о том, что самцы с нерестилищ с более густыми зарослями макрофитов могут иметь репродуктивное преимущество перед конкурентами с более открытых местообитаний. Они вступают в фазу спаривания раньше [Sargent, Gebler, 1980], а в их гнездах больше икринок [Moodie, 1972; Kynard, 1978; Sargent, Gebler, 1980]. Для самок расположение гнезд среди густых зарослей является предпочтительным с точки зрения безопасности для потомства [Sargent, 1982], особенно в условиях меняющегося уровня воды [Poulin, FitzGerald, 1989]. Согласно нашим данным, численность молоди в густых зарослях зостеры выше, чем в других биотопах, что может говорить об их более низкой смертности [Rybkina et al., 2017], и, таким образом, эти данные подтверждают мнение о более высоком качестве таких биотопов как местообитаний для размножения колюшки. Поэтому мы полагаем, что объяснение наших результатов тем, что более крупные самцы вытесняют более мелких с нерестилищ с более густыми зарослями зостеры, выглядит достаточно правдоподобным.

Более высокая гетерогенность самцов по размеру в середине нереста может быть вызвана тем, что именно в этот период их конкурентоспособность, которая, скорее всего, связана с размером, является наиболее значимой в силу разгара нереста [Candolin, Voigt, 2001]. В начале нереста только что подошедшие на нерест рыбы еще не успели распределиться в зависимости от своей конкурентоспособности. В середине нереста крупные самцы могут оттеснять с качественных нерестилищ более мелких как за счет прямой конкуренции за свободные участки, так и путем разорения и захвата их гнезд [De Fraipont et al., 1993]. В конце нереста конкурентоспособность уже может терять свое значение из-за снижения числа рыб, оставшихся на нерестилищах.

Самки

PC1 не показывает межвыборочной гетерогенности ни в начале, ни в конце нереста, но в середине нереста значения данной PC для выборки из Сельдяной ниже, чем для выборки из Колюшковой (рис. 3). Для последней выборки отмечено достоверное изменение данной PC по ходу нереста.

PC2 в начале нереста наиболее высока в Сельдяной, достоверно превышая значения в Сухой Салме (рис. 3). Выборка из Колюшковой расположена посередине между этими

выборками. В середине нереста значение PC2 в Сухой Салме возрастает и даже несколько превышает значения, характерные для «хороших» нерестилищ. К концу нереста значения данной PC ожидаемо снижаются и не отличаются для разных станций. Поскольку данная PC, будучи отражением степени готовности самок к нересту, хорошо поддается интерпретации, можно попытаться объяснить ее изменения в пространстве в течение нереста. Мы полагаем, что на «хорошие» нерестилища сразу после зимовки подходят более подготовленные самки, в то время как на «плохое» – менее подготовленные особи. Снижение PC2 на «хороших» нерестилищах происходит вследствие выметывания икры, приводящего к снижению как толщины, так и высоты тела, а повышение значения PC на «плохом» нерестилище может происходить за счет созревания уже подошедших туда ранее самок или за счет подхода новых самок из открытого моря, учитывая, что численность самок возросла в этом месте за первую половину июня с 2,7 до 9,3 экз./м², т. е. более чем в три раза. Возможно и сочетание этих процессов. К концу нереста гетерогенность по этой PC снижается во всех случаях, т. к. все самки, или подавляющее их большинство, отнерестились.

PC3 (сводящаяся к толщине головы) в начале и конце нереста не различается между выборками. В середине нереста наблюдаются парные различия между всеми выборками.

PC4 (длина хвостовой лопасти) показывает другие паттерны изменчивости. Это единственный случай, когда различия между выборками обнаружены в конце нереста. Выборки отличались также в середине нереста, но не в начале.

У самок наблюдается отсутствие пространственной гетерогенности стандартной длины рыб, так же как и отсутствие динамики этого признака (рис. 3). Очевидно, это объясняется тем, что самки не связаны с охраной потомства и, соответственно, не конкурируют за гнездовые территории. Самки несколько крупнее самцов и имеют среднюю длину 6,28 см. Более крупные размеры самок по сравнению с самцами отмечаются и в других работах по колюшке из разных частей ареала [Reimchen et al., 1985; Kitano et al., 2007]. При этом имеется статистически недостоверная тенденция к увеличению средней длины тела с течением нереста (с 6,18 см в начале нереста до 6,33 см в конце).

Изменение уровня морфологической гетерогенности в течение нереста

Для того чтобы оценить уровень гетерогенности выборок в разные периоды нереста, мы

Таблица 3. Число статистически достоверных ($p < 0,05$) различий при попарных сравнениях по каждому PC для обоих полов (общее число попарных сравнений в каждом случае – 3)

Table 3. Number of significant ($p < 0,05$) differences in paired comparisons for each PC, calculated separately for males and females (the total number of paired comparisons in each case is 3)

Главная компонента и пол рыб Principle component and sex of fish	Начало Beginning	Середина Middle	Конец End
PC1 (самцы, males)	2	2	0
PC2 (самцы, males)	1	2	0
PC3 (самцы, males)	0	3	0
PC1 (самки, females)	0	1	0
PC2 (самки, females)	1	2	0
PC3 (самки, females)	0	3	0
PC4 (самки, females)	0	1	1
Всего Total	4	14	1

произвели подсчет числа статистически достоверных попарных различий между выборками, результаты которого оказались довольно показательными. В начале нереста различия отмечены в 4 случаях из 21 возможного (19 %), в середине число достоверных различий было максимально – 14 случаев (67 %), а в конце – всего в одном (5 %) (табл. 3). У самцов достоверные отличия отмечены несколько чаще, чем у самок – в 37 % случаев против 25 % случаев у самок.

Такая картина может объясняться примерно так же, как и паттерны изменчивости длины тела у самцов (см. выше). В начале нереста колюшки подходят на нерестилища достаточно однородной массой, и 28–30 мая мы наблюдаем лишь первые признаки внутривидовой структурированности, связанной с распределением рыб по нерестилищам в зависимости от времени их подхода (и для самцов, и для самок) и от конкурентоспособности рыб при выборе территории для гнездостроения (значимо для самцов). Нам удалось наблюдать эту гетерогенность, скорее всего, в связи с тем, что в 2016 г. первые пробы были собраны не в самом начале нерестового подхода, а примерно через неделю или даже больше после появления колюшки у берегов. Суть преднерестового подготовительного периода заключается в том, чтобы привести в оптимальное соответствие имеющуюся популяционную гетерогенность рыбы, подошедшей на нерест, с имеющейся гетерогенностью нерестилищ. Более конкурентоспособные особи занимают более качественные нерестилища, что в конечном итоге позволяет им произвести более многочисленное потомство.

В разгар нереста, в середине июня, мы закономерно наблюдаем максимальную пространственную гетерогенность колюшки, отражаю-

щую гетерогенность конкурентоспособности рыб, проявляющуюся в этот период наиболее рельефно. В конце нереста пространственная гетерогенность практически исчезает в связи с тем, что большинство особей уже отнерестились, нерестилища освободились и конкуренции за них не происходит. Немногие еще нерестящиеся особи могут выбирать нерестилища независимо от своих морфологических особенностей. Интересно, что, хотя эти объяснения в основном относятся к самцам, конкурирующим за территории, пространственная гетерогенность морфологических характеристик выражена и у самок, хотя и в несколько меньшей степени, чем у самцов. Очевидно, что у самок также имеются механизмы, вызывающие их внутривидовую гетерогенность и связанную с ней конкуренцию, о которых мы знаем гораздо меньше, чем о таковых у самцов.

Одновременно с этим процессом протекает и другой, связанный с закономерными изменениями во время нереста, – снижение объема тела из-за выметывания половых продуктов (в первую очередь у самок) и снижение упитанности, что характерно в большей степени для самцов [Демчук и др., 2018]. Кроме того, имеет место и отход отнерестившихся рыб в открытые части моря, а также, возможно, и подход особей, созревающих позднее, чем основная масса. Сочетание всех этих процессов создает достаточно сложную картину, фрагменты которой мы наблюдаем в настоящей работе.

Заключение

Изучение изменчивости морфологических признаков колюшки позволяет получить важную информацию об особенностях ее биологии, давая возможность лучше понять вопросы, связанные с приспособленностью особей, ес-

тественным отбором, а также влиянием внешних условий. Наблюдаемая в данной работе пространственная гетерогенность колюшки в ходе нереста свидетельствует об исключительной важности процессов, происходящих на репродуктивном этапе жизни, а также о некоторых закономерностях, обусловленных физиологическими особенностями и эволюционными стратегиями разных полов. Дальнейшее изучение внутривидовой гетерогенности позволит лучше понять роль трехиглой колюшки в экосистеме Белого моря, где она играет важную роль благодаря высокой численности и обширным трофическим связям, и прогнозировать долговременную динамику ее численности.

Работа поддержана грантом РФФИ № 18-34-00914 мол-а «Соотношение полов у трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus* L.) Белого моря при адаптации к изменениям окружающей среды».

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.

Демчук А. С., Иванов М. В., Иванова Т. С., Полякова Н. В., Головин П. В., Лайус Д. Л. Питание беломорской трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) на нерестилищах // Труды КарНЦ РАН. 2018. № 4. С. 42–58. doi: 10.17076/them818

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

Andersson M. B. Sexual Selection // Princeton University Press, Princeton, NJ. 1994.

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 abundance during the last century // Evol. Ecol. Res. 2016. Vol. 17. P. 317–334.

Bakker T. C. M., Milinski M. Sequential female choice and the previous male effect in sticklebacks // Behavioral Ecology and Sociobiology. 1991. Vol. 29(3). P. 205–210.

Bell M. A., Orti G., Walker J. A., Koenings J. P. Evolution of pelvic reduction in threespine stickleback fish: a test of competing hypotheses // Evolution. 1993. Vol. 47. P. 906–914. doi:10.1111/j.1558-5646.1993.tb01243.x

Bell M. A., Foster S. A. The evolutionary biology of the three-spined stickleback. Oxford: Oxford Sci. Publ., 1994.

Berg L. S. The Freshwater Fishes of the U. S. S. R. and Adjacent Countries. M.: Academy of Sciences, 1949. Vol. 2.

Bolnick D. I., Doebeli M. Sexual dimorphism and adaptive speciation: two sides of the same ecological coin // Evolution. 2003. Vol. 57(11). P. 2433–2449. doi: 10.1554/02-595

Candolin U., Voigt H.-R. Correlation between male size and territory quality: consequence of male competition or predation risk? // Oikos. 2001. Vol. 95. P. 225–230.

Chaklader M. R., Siddik M. A. B., Nahar A. Taxonomic diversity of paradise threadfin *Polynemus paradiseus* (Linnaeus, 1758) inhabiting southern coastal rivers in Bangladesh // Sains Malays. 2015. Vol. 44(9). P. 1241–1248.

Day T., Pritchard J., Schluter D. A comparison of two sticklebacks // Evolution. 1994. Vol. 48(5). P. 1723–1734. doi: 10.1111/j.1558-5646.1994.tb02208.x

De Fraipont M., FitzGerald G. J., Guderley H. Age-related differences in reproductive tactics in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // Animal Behaviour. 1993. Vol. 46. P. 961–968.

Demchuk A., Ivanov M., Ivanova T., Polyakova N., Mas-Marti E., Lajus D. Feeding patterns in seagrass beds of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* juveniles at different growth stages // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 2015. Vol. 95(8). P. 1635–1643.

Dorgham A. S. A., Hassanien H. A., Kamel E. A., Salem M. A. Genetic and phenotypic differentiation of Nile tilapia revealed by molecular markers // Agriculture faculty, Cairo University. 2012. 153 p.

Dufresne F., FitzGerald G. J., Lachance S. Age and size-related differences in reproductive success and reproductive costs in threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) // Behavioral Ecology. 1990. Vol. 1(2). P. 140–147.

Fletcher D. A., Wootton R. J. A hierarchical response to differences in ration size in the reproductive performance of female three-spined sticklebacks // Journal of Fish Biology. 1995. Vol. 46(4). P. 657–668. doi: 10.1111/j.1095-8649.1995.tb01102.x

Gray C. D., Kinnear P. R. BM SPSS 19 statistics made simple. NY, 2012.

Hendry A. P., Taylor E. B., McPhail J. D. Adaptive divergence and the balance between selection and gene flow: lake and stream stickleback in the Misty system // Evolution. 2002. Vol. 56. P. 1199–1216. doi: 10.1554/0014-3820(2002)056[1199:ADATBB]2.0.CO;2

Hermida M., Fernández J. C., Amaro R., San Miguel E. Morphometric and meristic variation in the Galician three-spine stickleback populations, northwest Spain // Environmental Biology of Fishes. 2005. Vol. 73. P. 189–200.

Ivanova T. S., Ivanov M. V., Golovin P. V., Polyakova N. V., Lajus D. L. The White Sea threespine stickleback population: spawning habitats, mortality, and abundance // Evol. Ecol. Res. 2016. Vol. 17(3). P. 301–315.

Kitano J., Mori S., Peichel C. L. Sexual dimorphism in the external morphology of the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) // Copeia. 2007. P. 336–349.

Kynard B. E. Breeding behavior of a lacustrine population of threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.) // Behaviour. 1978. Vol. 67. P. 178–200.

Lefebure R., Larsson S., Byström P. A temperature-dependent growth model for the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* // J. Fish Biol. 2011. Vol. 79(7). P. 1815–1827. doi: 10.1111/j.1095-8649.2011.03121.x

McGee M. D., Wainwright P. C. Sexual dimorphism in the feeding mechanism of threespine stickleback // J. Exp. Biol. 2013. Vol. 216. P. 835–840. doi: 10.1242/jeb.074948

Moodie G. E. E. Morphology, life-history, and ecology of an unusual stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) in Queen-Islands, Canada // Can. J. Zool. 1972. Vol. 50. P. 721–732. doi: 10.1139/z72-099

Poulin R., FitzGerald G. J. Early life histories of three sympatric sticklebacks in a salt-marsh // J. Fish Biol. 1989. Vol. 34(2). P. 207–221. doi: 10.1111/j.1095-8649.1989.tb03303.x

Reimchen T. E., Stinson E. M., Nelson J. S. Multivariate differentiation of parapatric and allopatric populations of threespine stickleback in the Sangan River watershed, Queen Charlotte Islands // Can. J. Zool. 1985. Vol. 63(12). P. 2944–2951.

Rowland W. J. Proximate determinants of stickleback behaviour: an evolutionary perspective // The Evolutionary Biology of the Threespine Stickleback (Bell M. A. & Foster S. A., eds.). Oxford, UK: Oxford University Press, 1994. P. 297–343.

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. Ass. UK. 2017. Vol. 97(7). P. 1437–1445. doi: 10.1017/S0025315416000825

Sargent R. C., Gebler J. B. Effects of nest site concealment on hatching success, reproductive success, and parental behavior of the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // Behavior. Ecol. Sociobiol. 1980. Vol. 7(2). P. 137–142.

Sargent R. C. Territory quality, male quality, courtship intrusions, and female nest-choice in the three-spine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // Animal Behavior. 1982. Vol. 30(2). P. 364–374. doi: 10.1016/S0003-3472(82)80047-X

Siddik M. A. B., Chaklader M. R., Hanif M. A., Islam M. A., Sharker M. R., Rahman M. Stock identification of critically endangered olive barb, *Puntius sarana* (Hamilton, 1822) with emphasis on management implications // J. Aquac. Res. Dev. 2016. Vol. 7. P. 411. doi: 10.4172/2155-9546.1000411

Spence R., Wootton R. J., Barber I., Przybylski M., Smith C. Ecological causes of morphological evolution in the three-spined stickleback // Ecology and Evolution. 2013. Vol. 3. P. 1717–1726. doi: 10.1002/ece3.581

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.

Wootton R. J. Fecundity of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* (L.). // J. Fish Biol. 1973. Vol. 5. P. 683–688. doi: 10.1111/j.1095-8649.1973.tb04504.x

Wootton R. J. Biology of the sticklebacks // Academic Press. 1976.

Zanella L. N., DeFaveri J., Zanella D., Merilä J., Šanda R., Mrakovčić M. Does predation drive morphological differentiation among Adriatic populations of the three-spined stickleback? // Biol. J. Linn. Soc. 2015. Vol. 115(1). P. 219–240. doi: 10.1111/bij.12491

Поступила в редакцию 21.03.2018

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.

Demchuk A. S., Ivanov M. V., Ivanova T. S., Polyakova N. V., Golovin P. V., Laius D. L. Pitanie belomorskoj trekhigloi kolyushki *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) na nerestilishchakh [Feeding of the three-spine stickleback *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) at the spawning grounds of the White Sea]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2018. No. 4. P. 42–58. doi: 10.17076/them818

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]. 2013. Vol. 4. P. 43–52.

Andersson M. B. Sexual Selection. *Princeton University Press*, Princeton, NJ. 1994.

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 abundance during the last century. *Evol. Ecol. Res.* 2016. Vol. 17. P. 317–334.

Bakker T. C. M., Milinski M. Sequential female choice and the previous male effect in sticklebacks. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1991. Vol. 29(3). P. 205–210.

Bell M. A., Foster S. A. The evolutionary biology of the three-spined stickleback. Oxford: Oxford Sci. Publ., 1994.

Bell M. A., Ortí G., Walker J. A., Koenigs J. P. Evolution of pelvic reduction in threespine stickleback fish: a test of competing hypotheses. *Evolution.* 1993. Vol. 47. P. 906–914. doi: 10.1111/j.1558-5646.1993.tb01243.x

Berg L. S. The Freshwater Fishes of the U. S. S. R. and Adjacent Countries. Vol. 2. Moscow: Academy of Sciences, 1949.

Bolnick D. I., Doebeli M. Sexual dimorphism and adaptive speciation: two sides of the same ecological

- coin. *Evolution*. 2003. Vol. 57(11). P. 2433–2449. doi: 10.1554/02-595
- Candolin U., Voigt H.-R. Correlation between male size and territory quality: consequence of male competition or predation risk? *Oikos*. 2001. Vol. 95. P. 225–230.
- Chaklader M. R., Siddik M. A. B., Nahar A. Taxonomic diversity of paradise threadfin *Polynemus paradiseus* (Linnaeus, 1758) inhabiting southern coastal rivers in Bangladesh. *Sains Malays*. 2015. Vol. 44(9). P. 1241–1248.
- Day T., Pritchard J., Schluter D. A comparison of two sticklebacks. *Evolution*. 1994. Vol. 48(5). P. 1723–1734. doi: 10.1111/j.1558-5646.1994.tb02208.x
- De Fraipont M., FitzGerald G. J., Guderley H. Age-related differences in reproductive tactics in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Animal Behaviour*. 1993. Vol. 46. P. 961–968.
- Demchuk A., Ivanov M., Ivanova T., Polyakova N., Mas-Marti E., Lajus D. Feeding patterns in seagrass beds of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* juveniles at different growth stages. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 2015. Vol. 95(8). P. 1635–1643.
- Dorgham A. S. A., Hassanien H. A., Kamel E. A., Salem M. A. Genetic and phenotypic differentiation of Nile tilapia revealed by molecular markers: Master dissertation, Agriculture faculty, Cairo University. 2012. 153 p.
- Dufresne F., FitzGerald G. J., Lachance S. Age and size-related differences in reproductive success and reproductive costs in threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Behavioral Ecology*. 1990. Vol. 1(2). P. 140–147.
- Fletcher D. A., Wootton R. J. A hierarchical response to differences in ration size in the reproductive performance of female three-spined sticklebacks. *J. Fish Biol.* 1995. Vol. 46(4). P. 657–668. doi: 10.1111/j.1095-8649.1995.tb01102.x
- Gray C. D., Kinnear P. R. IBM SPSS 19 statistics made simple. NY, 2012.
- Hendry A. P., Taylor E. B., McPhail J. D. Adaptive divergence and the balance between selection and gene flow: lake and stream stickleback in the Misty system. *Evolution*. 2002. Vol. 56. P. 1199–1216. doi: 10.1554/0014-3820(2002)056[1199:ADATBB]2.0.CO;2
- Hermida M., Fernández J. C., Amaro R., San Miguel E. Morphometric and meristic variation in the Galician threespine stickleback populations, northwest Spain. *Env. Biol. Fishes*. 2005. Vol. 73. P. 189–200.
- Ivanova T. S., Ivanov M. V., Golovin P. V., Polyakova N. V., Lajus D. L. The White Sea threespine stickleback population: spawning habitats, mortality, and abundance. *Evol. Ecol. Res.* 2016. Vol. 17(3). P. 301–315.
- Kitano J., Mori S., Peichel C. L. Sexual dimorphism in the external morphology of the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Copeia*. 2007. P. 336–349.
- Kynard B. E. Breeding behavior of a lacustrine population of threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.). *Behaviour*. 1978. Vol. 67. P. 178–200.
- Lefébure R., Larsson S., Byström P. A temperature-dependent growth model for the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus*. *J. Fish Biol.* 2011. Vol. 79(7). P. 1815–1827. doi: 10.1111/j.1095-8649.2011.03121.x
- McGee M. D., Wainwright P. C. Sexual dimorphism in the feeding mechanism of threespine stickleback. *J. Exp. Biol.* 2013. Vol. 216. P. 835–840. doi: 10.1242/jeb.074948
- Moodie G. E. E. Morphology, life-history, and ecology of an unusual stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) in Queen-Islands, Canada. *Can. J. Zool.* 1972. Vol. 50. P. 721–732. doi: 10.1139/z72-099
- Poulin R., FitzGerald G. J. Early life histories of three sympatric sticklebacks in a salt-marsh. *J. Fish Biol.* 1989. Vol. 34(2). P. 207–221. doi: 10.1111/j.1095-8649.1989.tb03303.x
- Reimchen T. E., Stinson E. M., Nelson J. S. Multivariate differentiation of parapatric and allopatric populations of threespine stickleback in the Sangan River watershed, Queen Charlotte Islands. *Can. J. Zool.* 1985. Vol. 63(12). P. 2944–2951.
- Rowland W. J. Proximate determinants of stickleback behaviour: an evolutionary perspective. In *The Evolutionary Biology of the Threespine Stickleback*. Oxford, UK: Oxford University Press, 1994. P. 297–343.
- 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. Ass. UK*. 2017. Vol. 97(7). P. 1437–1445. doi: 10.1017/S0025315416000825
- Sargent R. C. Territory quality, male quality, courtship intrusions, and female nest-choice in the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Animal Behavior*. 1982. Vol. 30(2). P. 364–374. doi: 10.1016/S0003-3472(82)80047-X
- Sargent R. C., Gebler J. B. Effects of nest site concealment on hatching success, reproductive success, and parental behavior of the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 1980. Vol. 7(2). P. 137–142.
- Siddik M. A. B., Chaklader M. R., Hanif M. A., Islam M. A., Sharkar M. R., Rahman M. Stock identification of critically endangered olive barb, *Puntius sarana* (Hamilton, 1822) with emphasis on management implications. *J. Aquac. Res. Dev.* 2016. Vol. 7. P. 411. doi: 10.4172/2155-9546.1000411
- Spence R., Wootton R. J., Barber I., Przybylski M., Smith C. Ecological causes of morphological evolution in the three-spined stickleback. *Ecology and Evolution*. 2013. Vol. 3. P. 1717–1726. doi: 10.1002/ece3.581
- 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.
- Wootton R. J. Fecundity of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* (L.). *J. Fish Biol.* 1973. Vol. 5. P. 683–688. doi: 10.1111/j.1095-8649.1973.tb04504.x
- Wootton R. J. Biology of the sticklebacks. *Academic Press*. 1976.

Zanella L. N., DeFaveri J., Zanella D., Merilä J., Šanda R., Mrakovčić M. Does predation drive morphological differentiation among Adriatic populations of the three-spined stickleback? *Biological journal*

of the Linnean Society. 2015. Vol. 115(1). P. 219–240. doi: 10.1111/bij.12491

Received March 21, 2018

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Доргам Ахмед Салем Абдель Азиз

аспирант
Санкт-Петербургский государственный университет,
кафедра ихтиологии и гидробиологии
16-я линия В. О., 29, Санкт-Петербург, Россия, 199178

младший научный сотрудник
Центральная лаборатория по исследованию аквакультуры (CLAR), отдел культивирования и генетики рыб Аббасса, Абу-Хаммад, Шаркия, Египет, 44662
эл. почта: dorgham22@hotmail.com

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

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

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

Савельев Павел Дмитриевич

студент
Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена, кафедра зоологии
Набережная реки Мойки, 48, Санкт-Петербург, Россия, 191186
эл. почта: ananasovnet11@gmail.com

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

CONTRIBUTORS:

Dorgham, Ahmed S. A.

Saint-Petersburg State University,
Department of Ichthyology and Hydrobiology
29, 16th Line V. O., 199178 St. Petersburg, Russia

Central Laboratory for Aquaculture Research (CLAR),
Fish Breeding and Genetics Department
Abbassa, 44662 Abu-Hammad, Sharkia Governorate, Egypt
e-mail: dorgham22@hotmail.com

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

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

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

Saveliev, Pavel

Herzen University, Department of Zoology
48, Moika River Emb., 191186 St., Petersburg, Russia
e-mail: ananasovnet11@gmail.com

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