

Трехиглая колюшка Белого моря: популяционные характеристики и роль в экосистеме

Д. Л. ЛАЙУС¹, П. В. ГОЛОВИН¹, А. Е. ЗЕЛЕНСКАЯ¹, А. С. ДЕМЧУК^{1, 2}, А. С. ДОРГАМ^{1, 3}, М. В. ИВАНОВ¹,
Т. С. ИВАНОВА¹, С. А. МУРЗИНА⁴, Н. В. ПОЛЯКОВА^{1, 5}, Е. В. РЫБКИНА², А. О. ЮРЦЕВА²

¹Санкт-Петербургский университет
199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9
E-mail: dlajus@gmail.com

²Зоологический институт РАН
199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9

³Центральная лаборатория по исследованиям в области аквакультуры
44662, Египет, Абу-Хаммад, Шаркия

⁴Институт биологии Карельского научного центра РАН
185910, Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11

⁵Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
119071, Москва, Ленинский просп., 33

Статья поступила 01.11.2019

После доработки 24.11.2019

Принята к печати 29.11.2019

АННОТАЦИЯ

Обзор посвящен обобщению и анализу данных по трехиглой колюшке *Gasterosteus aculeatus* Белого моря, которая в настоящее время является наиболее многочисленной рыбой водоема и играет важную роль в сообществах его прибрежной зоны и открытых вод. Численность колюшки была высокой в 1920–1940 гг., сильно снизилась в период с конца 1960-х по конец 1990-х годов и снова увеличилась с конца 1990-х годов, показывая положительную связь с температурой. Для выяснения механизмов изменения численности популяции колюшки и ее роли в морской экосистеме проведены исследования различных аспектов популяционной биологии вида (межгодовой и сезонной динамики численности, пространственной гетерогенности, возрастной и половой структуры, липидного и жирно-кислотного статуса, хоминга и флуктуирующей асимметрии), а также ее взаимодействия с другими организмами (питание взрослых и молоди, роль в питании хищных рыб, связи с морской травой, состав и пространственное распределение паразитов, связи с видами-конкурентами).

Ключевые слова: трехиглая колюшка, Белое море, изменения климата, экосистема, популяции, трофические связи.

В настоящее время антропогенные воздействия и меняющийся климат обуславливают быстрые изменения в морских экосистемах. При этом научных данных о характере и механизмах этих изменений явно недостаточно [Wassmann, 2011]. В первую очередь, это относится к экосистемам высоких широт, где изменения происходят особенно быстро. Для исчерпывающего понимания механизмов изменений в экосистемах необходима реализация многолетних исследовательских программ, включающих большое количество видов и требующих значительных ресурсов. Однако, поскольку ресурсы научных исследований обычно ограничены, целесообразно сосредоточиться на наиболее информативных, с точки зрения структуры экосистемы, видах. Такими видами могут быть пелагические рыбы низких трофических уровней [Smith et al., 2011]. Их количество обычно невелико, при том что число видов планктонных организмов, которыми они питаются, и видов хищных рыб, т. е. видовое богатство более высоких и более низких трофических уровней, существенно больше. Поэтому мелких пелагических рыб часто называют “осиной талией” экосистемы [Cury et al., 2000; Bakun, 2006]. Такие экосистемы обычно приурочены к окраинным морям и зонам апвеллинга.

В Белом море одним из видов “осиной талии” является трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* L. Сейчас это наиболее многочисленный вид рыб водоема [Ivanova et al., 2016]. В летний период в прибрежной зоне она составляет более 90 % численности всех рыб [Иванова и др., 2011]. Другое преимущество колюшки как вида-индикатора экосистемных изменений состоит в том, что она является одним из наиболее изучаемых видов рыб [Зюганов, 1991]. Трехиглую колюшку даже называют “супермоделью” популяционной генетики, эволюционной биологии и этологии [Barber, Nettleship, 2010]. Однако вид, играющий ключевую роль в экосистеме, по которому накоплена обширная научная информация, является перспективным модельным объектом не только эволюционных, но и экологических исследований.

Цель настоящей работы – обобщение полученных к настоящему времени результатов по биологии трехиглой колюшки в Белом море и возможности их использования для изуче-

ния механизмов динамики популяции колюшки и всей беломорской экосистемы.

Работа состоит из трех разделов. Первый посвящен популяционной биологии колюшки, здесь рассматривается ее долговременная динамика, годовой цикл, пространственное распределение, рост, морфологическая изменчивость, биохимические характеристики, некоторые вопросы поведения. Во втором разделе анализируются взаимоотношения с другими видами – пищевыми организмами, хищниками, паразитами, видами-конкурентами. В третьем разделе материалы первых двух обсуждаются в контексте роли колюшки в экосистеме Белого моря.

1. ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ТРЕХИГЛОЙ КОЛЮШКИ

1.1. Долговременная динамика численности

Исследования в области исторической экологии позволяют получить представление об изменении популяции в прошлом, а также сопоставить эти данные с современными [Jackson et al., 2001; Holm et al., 2010; Haidvogel et al., 2014]. В северных морях России такие исследования проведены на ряде промысловых рыб, таких как атлантический лосось *Salmo salar* L., сельдь *Clupea* sp., атлантическая треска *Gadus morhua* L. [Lajus et al., 2005, 2007a, b]. Для изучения долговременной динамики численности колюшки мы провели анализ имеющихся архивных и литературных данных. Надо отметить, что специальных работ по оценке численности колюшки не проводилось, поэтому пришлось изучить множество источников, где потенциально могла быть интересующая нас информация.

Первые данные о численности колюшки в Белом море относятся к концу XIX в., когда И. К. Тарнани [1891], описывая рыболовство Соловецкого монастыря, указывал, что колюшку ловят сельдяными неводами, за один замет до 10 пудов, т. е. более 30 тыс. особей. В течение последующих десятилетий ученые также отмечали значительные количества колюшки в разных частях моря [Сент-Илер, 1909, 1935; Вебель, 1934].

В начале 1930-х годов несколько исследователей описывали изобилие колюшки в водо-

еме. Например, В. В. Чернавин [1999] отмечал, что в 1932 г. на северо-западе Кандалакшского залива менее чем за полчаса неводом можно было поймать более тонны рыбы. Сходные описания приводит и А. Вебель [1934]. Важно отметить, что именно в этот период отмечено потепление климата в Арктике, которое привело к росту популяций ряда бореальных видов рыб [Drinkwater, 2006].

Снижение численности колюшки произошло в 1950-х годах. В архивах Гридинской биологической станции АН СССР хранятся данные о том, что в 1950-е годы колюшка активно добывалась и перерабатывалась рыбаками беломорских рыбзаводов, а к концу десятилетия промысловая добыча рыбы прекратилась из-за сокращения ее численности. Согласно “Летописям природы” Кандалакшского заповедника [Лайус и др., 2013], с 1952 г. колюшки стало мало, и затем она практически исчезла. Интересно, что в четвертом томе популярного издания “Жизнь животных”, опубликованном в 1971 г., отмечаются огромные численности колюшки в Белом море, хотя в то время она уже встречалась здесь редко. Оказалось, что это описание основано на работе А. Вебеля 1930-х годов [Лайус и др., 2013].

Первые сведения о восстановлении популяции колюшки появились в 1997 г. [Лайус и др., 2013]. В период с 2005 по 2007 г. численность этой рыбы возросла с 10–20 до 122–237 экз. на метр береговой линии [Иванова и др., 2007]. В последнее время численность колюшки находится на высоком уровне, испытывая колебания без очевидного тренда [Ivanova et al., 2016]. Учитывая, что в период низкой численности она составляла примерно 0,1 экз./м² [Лайус и др., 2011], а в настоящее время – до 176 экз./м² [Ivanova et al., 2016], размах колебаний численности колюшки в Белом море можно оценить в 3–4 порядка.

1.2. Пространственное распределение

В пространстве плотность колюшки меняется также очень значительно, обнаруживая зависимость от степени прибойности, глубины, типа грунта и водной растительности. Наблюдаются как крупномасштабные, в пределах моря (рис. 1), так и мелкомасштабные изменения [Ivanova et al., 2016].

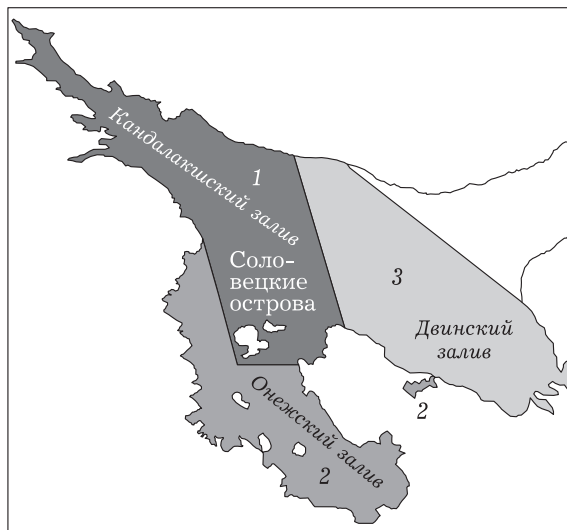


Рис. 1. Плотность трехиглой колюшки на нерестилищах в разных районах Белого моря (по: [Ivanova et al., 2016]). 1 – нерестилища с высокой плотностью рыб – до 80 экз./м² в зарослях морской травы и до 15 экз./м² в фукоидах; 2 – нерестилища с низкой плотностью рыб в зарослях фукоидов – до 1–2 экз./м²; 3 – нерестилища с отдельными особями, плотность 0,01–0,1 экз./м²

Наиболее высокая плотность рыб в южной части Кандалакшского залива – обычно до 80 экз./м² в характерных для этого района губах с зарослями морской травы *Zostera marina* L. В Онежском заливе плотность колюшки также относительно высока – 2–4 экз./м². Такие нерестилища обычны в районе Соловецких островов и Онежского полуострова, что также может быть связано с обильными зарослями zostеры. В восточной части Кандалакшского залива (Терский берег) и северо-восточной части Двинского залива колюшка присутствует, но ее плотность сравнительно низка [Ivanova et al., 2016].

Если говорить о разных биотопах, то около 42 % всей колюшки в период нереста связано с зарослями zostеры, хотя доля этого биотопа составляет всего 8 % от длины береговой линии моря, 57 % рыб поймано в зарослях фукоидов (52 % побережья), 0,6 % – на мелководьях (16 %), 0,1 % – в тростниках (7 %), и практически не было колюшки вдоль скалистых берегов, которые составляют 16 % всего беломорского побережья [Ivanova et al., 2016].

Молодь колюшки также предпочитает zostеру. Здесь плотность мальков превышала 3000 экз./м², в то время как в зарослях фуку-

сов их плотность была всего 0,15–9,9 экз./м². Это объясняется не только выбором родителей. Как показано в эксперименте, подрастающая молодежь активно предпочитают зостеру фукусам, по-видимому, в связи с более благоприятными условиями откорма и защитой от хищников [Rybkina et al., 2017].

Всего в Белом море в 2010–2011 гг. обитало около 740 млн особей колюшки, примерно половина из которых – взрослые, подходящие на нерест к берегам, и половина – молодежь, которая у берегов оказывается только случайно, но численность ее можно оценить исходя из анализа возрастной структуры популяции. Принимая среднюю массу взрослых рыб 3,2 г, а молоди – 1,1 г, общую биомассу вида в море можно оценить в 1600 т, при этом 58 % всех рыб обитают в Кандалакшском заливе, 38 % – в Онежском и всего 3,6 % – в Двинском [Ivanova et al., 2016].

1.3. Сезонный цикл

В конце мая половозрелые особи беломорской колюшки появляются у поверхности воды, подходя к мелководьям при повышении температуры до 6–8 °С [Мухомедияров, 1966; наши наблюдения]. В течение нескольких дней численность колюшки на нерестилищах достигает максимума, постепенно снижаясь по мере прохождения нереста. Например, в губе Сельдяная в конце мая 2016 г. плотность колюшки составила 100 экз./м², в середине июня – около 50, и в начале июля – около 5 экз./м². Эти изменения связаны с перераспределением рыб на нерестилищах и с их отходом после нереста [Доргам и др., 2018]. Соотношение полов большей части нерестового периода смещено в пользу самок, но к концу его преобладают самцы, задержавшиеся для охраны гнезд. Массовой посленерестовой гибели колюшки, отмечаемой некоторыми авторами [Зюганов, 1991], в Белом море мы не наблюдали [Golovin et al., 2019]. Молодь появляется в течение июля, ее численность достигает максимума в начале августа. В августе – начале сентября подростки мальки уходят в открытое море [Bakhvalova et al., 2016].

О жизни беломорской колюшки вне прибрежной зоны известно очень мало. Это относится как к взрослой особи вне нерестового периода, так и к молоди, покинувшей при-

брежную зону, но еще не достигшей половозрелости. Наши зимние сборы (не опубликовано) в Кандалакшском заливе показали отсутствие колюшки вблизи берегов, до глубины, по крайней мере, 120 м. Исключением стало небольшое число рыб, пойманных в марте в мелководной лагуне, по-видимому, не успевших оттуда выйти после нереста. Периодически неполовозрелая молодежь годовалого возраста отмечается среди взрослых рыб в начале нереста, но быстро уходит из прибрежной зоны. Типичная пелагическая окраска этих рыб, а также информация об обитании морской колюшки в открытых водах в других морях, в частности в Балтийском [Bergström et al., 2015], не позволяют усомниться в том, что большую часть жизни беломорская колюшка обитает в открытом море.

1.4. Возраст, рост, плодовитость и смертность

Возрастная структура является одной из ключевых характеристик популяции и определяется разнообразными факторами среды [Reimchen, 1990; Baker et al., 2008]. Специальное исследование показало, что для изучения возраста трехиглой колюшки более всего подходят сагиттальные отолиты. Точность повторных оценок по отолитам является наиболее высокой и составляет 69 %, в то время как по жаберным крышкам – 53 %, а по лучам брюшных плавников – 63 % [Yurtseva et al., 2019]. На нерестилищах чаще всего встречаются двухлетние рыбы, хотя отмечены особи от одного года до пяти лет [Ivanova et al., 2016; Yurtseva et al., 2019]. В годовалом возрасте созревает всего 18 % особей [Ivanova et al., 2016]. Это меньше, чем в других частях ареала [Baker et al., 2008], и, скорее всего, связано с более холодным климатом.

Самый высокий темп роста колюшки наблюдается на первом году ее жизни. Длина только что вылупившихся из икры личинок составляет 7–7,5 мм [Rybkina et al., 2016]. В начале августа около 70 % молоди в прибрежье имеют длину 9–14 мм, в середине – конце месяца – около 15–20 мм [Demchuk et al., 2015], отходя от берега при длине 25–30 мм [Bakhvalova et al., 2016].

В период с 2009 по 2011 г. в губе Сельдяная, где обработано 1437 особей, общая

длина тела (AB) рыб обоих полов менялась от 52 до 89 мм (средняя $72,0 \pm 0,2$ мм), масса тела – от 1,4 до 7,9 г (средняя – $3,8 \pm 0,03$ г) [Yershov, Sukhotin, 2015]. В 2016 г. самцы из того же района имели стандартную длину (от конца рыла до начала лучей хвостового плавника, AD) в среднем 57,5 мм, самки – 62,8 мм [Доргам и др., 2018]. AD составляет 88 % AB [Yershov, Sukhotin, 2015]. Полагая, что соотношение самцов и самок составляет 1 : 2 (см. раздел 1.5), можно сравнить длину рыб в разные годы. Это сравнение показывает, что средняя длина рыб в 2009–2011 гг. превышала длину в 2016 г. примерно на 4 %.

Зависимость между общей массой тела (M) и AB описывается уравнениями [Yershov, Sukhotin, 2015]:

– для самцов

$$M = 8,5 (\pm 3,1) \times 10^{-6} \cdot AB^{3,019 \pm 0,09} \\ (R^2 = 0,796, n = 336);$$

– для самок

$$M = 9,6 (\pm 3,2) \times 10^{-6} \cdot AB^{2,958 \pm 0,08} \\ (R^2 = 0,846, n = 337).$$

Гонады составляли $24,6 \pm 0,3$ % массы тела самок и $3,1 \pm 0,1$ % – самцов [Yershov, Sukhotin, 2015].

Плодовитость колюшки варьировала в разные годы. По данным П. Н. Ершова [2011], в 2009 г. она составляла от 91 до 1017 икринок, в среднем – 272 ± 6 икринок, в 2016 г. была ниже и варьировала от 40 до 380 икринок, меняясь в среднем от $180 \pm 10,1$ икринки в начале нереста до $159 \pm 9,6$ в середине [Головин и др., 2017б].

Смертность беломорской колюшки от рождения до полового созревания составляет 99,8 %. В первый месяц жизни она равна 98 %, в следующие 11 месяцев – 72 %, а у половозрелых рыб ежегодная смертность составляет примерно 67 % [Ivanova et al., 2016]. Хотя на нерестилищах Белого моря не наблюдается массовой гибели производителей, вполне вероятен отсроченный эффект: некоторая доля зрелых рыб может погибать уже после отхода с нерестилищ из-за существенных энергетических затрат в нерестовый период [Golovin et al., 2019]. Об этом может свидетельствовать резкое снижение коэффициентов упитанности к концу нереста, в большей степени выраженное у самцов [Головин и др., 2017а; Демчук и др., 2018].

1.5. Соотношение полов

Соотношение полов в популяции определяет популяционную плодовитость, а также приспособленность потомства. У колюшки, характеризующейся хромосомным определением пола, при рождении наблюдается соотношение полов 1 : 1 [Griffiths, 2000]. Такая же пропорция сохраняется у этого вида и в Белом море [Artamonova et al., 2015]. Однако на нерестилищах в Белом море мы регулярно отмечаем примерно двукратное преобладание самок [Демчук и др., 2018; Доргам и др., 2018; Golovin et al., 2019], что, очевидно, связано с повышенной смертностью самцов в течение жизни.

Упитанность рыб обоих полов значительно снижается к концу нереста, кроме того, самцы значительно более изменчивы по этому параметру. Этому может способствовать и менее активное и разнообразное, по сравнению с самками, питание самцов во время гнездования и в конце нерестового периода [Демчук и др., 2018]. При этом гибель колюшки на нерестилищах в Белом море оказалась неожиданно низкой – всего 0,1 % [Golovin et al., 2019]. Это, однако, не отрицает возможности посленерестовой гибели рыб, которая происходит уже в открытом море, где оценивать ее невозможно. Достоверное превышение смертности самцов над смертностью самок во время нереста [Golovin et al., 2019] с высокой степенью вероятности говорит о том, что эта тенденция сохраняется и после отхода рыб с нерестилищ и может значимо влиять на соотношение полов. Определенный вклад в преобладание самок могут вносить и хищники (см. раздел 2.2).

1.6. Липидный и жирно-кислотный статус

Липиды могут являться надежными биохимическими маркерами, отражающими ход развития организма и степень его приспособленности к окружающим условиям [Крыжановский, 1960]. Липидный статус рыб во многом определяется в период гонадогенеза и изменяется в ходе эмбрионального развития и дальнейшего онтогенеза согласно генетически детерминированной программе

и в зависимости от условий внешней среды. Анализ липидов позволяет судить об абиотических условиях, интенсивности питания, а также о характеристике кормовых объектов [Murzina et al., 2009; Pekkoeva et al., 2017].

Исследования беломорской колюшки [Мурзина и др., 2017, 2018, 2019; Murzina et al., 2019a, b], с одной стороны, показали значительную гетерогенность содержания различных липидов и жирных кислот (ЖК) у рыб из разных биотопов на разных этапах нерестового периода, что свидетельствует о значительных физиологических отличиях разных особей относительно разных фаз нерестового цикла. С другой стороны, во всех случаях отмечено высокое содержание у колюшки по сравнению с большинством других видов рыб как общих липидов, так и физиологически значимых полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК) в основном (n-3) семейства. Вполне вероятно, что одной из причин высокой степени эврибионтности колюшки является именно высокое содержание (n-3) ПНЖК, которые, как известно, играют важную роль в процессах нейrogenеза, роста и развития, поведенческих реакциях, а также в целом предопределяют адаптивный потенциал организма. В ичниках самок с разных нерестилищ на разных этапах нерестового периода обнаружено значимое различие в уровне запасных триацилглицеринов – 16:1 (n-9) ЖК и (n-3) ПНЖК (за счет 22:6 (n-3) и 20:5 (n-3)) [Мурзина и др., 2018].

Повышенное содержание этих веществ, играющих запасающую функцию, может способствовать эмбрионизации развития и таким образом приводить к тому, что личинки выходят из икры более сформированными и, соответственно, более конкурентоспособными. Очень важную роль в накоплении триацилглицеридов может играть преднерестовое питание самок колюшки [Baker et al., 2015]. Поскольку нерест колюшки довольно сильно растянут, такое преднерестовое питание может быть у некоторых особей достаточно интенсивным, а учитывая, что значительную роль в питании рыб на нерестилищах играет икра колюшки [Демчук и др., 2018], она может быть важным источником запасных триацилглицеринов и ЖК. В связи с этим каннибализм может быть выгодной индивидуальной поведенческой стратегией.

Поскольку численность колюшки связана, в первую очередь, с условиями в зимне-осенний период (наши неопубликованные данные), запасные триацилглицерины могут здесь играть ключевую роль. Кроме того, условия роста молоди в последующий период могут в том числе оказывать влияние на содержание липидов. Например, показано [Мурзина и др., 2017], что у рыб в открытой губе Сельдяной с плотными зарослями zostеры наблюдается более высокое содержание запасных триацилглицеринов и отношение запасных липидов к структурным (фосфолипиды и холестерин) по сравнению с изолированной лагуной Колюшковая. Это может вызвать более высокую двигательную активность молоди и ее усиленный рост, что повышает шансы выживания зимой. Отдельные ЖК, также повышающие жизнеспособность, могут являться маркером пищевых организмов, которые различаются в разных условиях. Например, уровень докозагексаеновой кислоты 22:6 (n-3), которая синтезируется планктонными простейшими, оказался выше в губе Сельдяной, где вклад инфузорий в питание молоди выше, чем в губе Колюшковой [Rybikina et al., 2016].

Таким образом, наблюдаемое разнообразие липидного и жирно-кислотного спектра может играть важную роль в жизни трехиглой колюшки, особенно учитывая суровые условия Белого моря. Кроме того, высокое содержание липидов и полиненасыщенных жирных кислот делает ее потенциальным объектом промысла как источника ценных физиологически значимых (для человека) ω -3 кислот. Это может быть особенно привлекательным в связи с тем, что Кандалакшский залив Белого моря в минимальной степени затронут антропогенной деятельностью.

1.7. Хоминг

Явление хоминга (способность животных находить их исходное местообитание (home site) после перемещения на некоторое расстояние от него) имеет прямое отношение к локальным адаптациям, поскольку животные затрачивают определенное время на ознакомление со “своими” местообитаниями – они знают, где здесь находятся укрытия, пища, удобные места для размножения. В новом незнакомом месте смертность животных

выше, чем в знакомом [Letty, 2007]. В связи с этим они стремятся вернуться в исходные местообитания. Несколько другой аспект поведения, близкий к хомингу, описывается явлением привязанности к “своему” месту (site fidelity). Он характеризует степень добровольного перемещения животного от исходного местообитания.

Нами изучены оба эти аспекта поведения в небольшой лагуне Коллюшковой площадью 0,058 км². Здесь рыбы имели ограниченные возможности для миграций, что позволяло получить относительно высокий возврат меток и достаточно точно оценивать численность колюшки [Ivanova et al., 2019]. Опыты проводились примерно в середине нерестового периода, через две недели после массового захода рыб в лагуну. Колюшку ловили в четырех донорских станциях (исходные местообитания) и выпускали в центре лагуны, затем проводили несколько контрольных обловов по всему периметру лагуны. Поскольку рыб из разных мест метили метками разных цветов, эксперимент фактически проводился в четырех повторностях.

Результаты для всех повторностей оказались очень сходными (рис. 2). Через час после выпуска хоминг (оцениваемый как преобладание повторно пойманных рыб на исходных местообитаниях по сравнению с другими станциями) был выражен незначительно. Через сутки после выпуска примерно 60–75 % от всех повторно пойманных особей были встречены в исходных местообитаниях, в то время как на остальных станциях численность меченых рыб была примерно на порядок ниже, что является показателем способности трехиглой колюшки к хомингу. Ранее хоминг был показан у колюшки из небольших каналов, где они проводят всю жизнь [Bolnick et al., 2009; Ward et al., 2013]. Важным отличием нашего эксперимента было то, что колюшки имели относительно немного времени для знакомства со своей территорией.

Что касается механизмов ориентации, то, по-видимому, рыбы сначала плыли прямо к берегу (глубина в месте выпуска составляла примерно 3–4 м, и колюшка обычно находится близко к поверхности). Затем рыбы, очевидно, передвигались вдоль береговой линии пока не находили знакомые визуальные ориентиры. Очень показательно, что рыбы, пер-

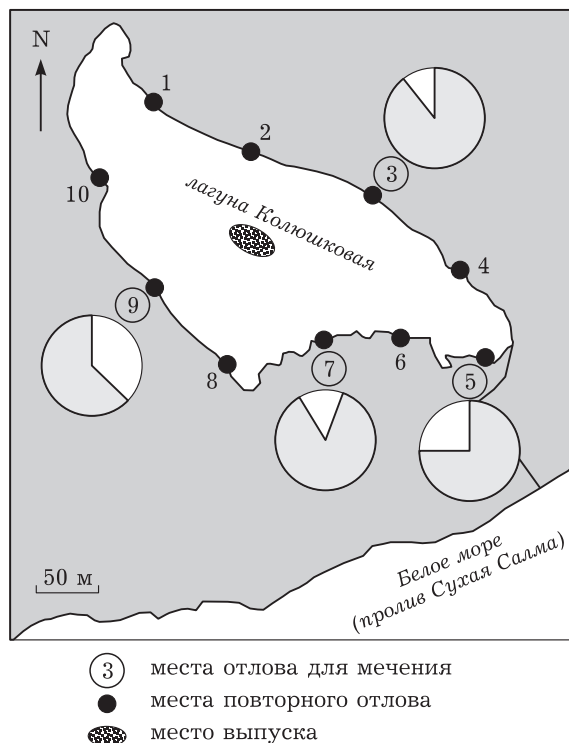


Рис. 2. Карта лагуны Коллюшковой с местами отлова колюшки для мечения (исходные местообитания), места выпуска в центре лагуны и повторных отловов через одни сутки [Ivanova et al., 2019]. В циклограммах закрашенные сектора соответствуют доле повторно отловленных рыб, вернувшихся на свои исходные местообитания. Белая часть сектора означает долю рыб, происходящих из других исходных местообитаний. Результаты повторного отлова на местах, не являющихся исходными местообитаниями, не показаны

воначально пойманные вне лагуны, в море, не проявляли никакого хоминга и распределялись в лагуне в соответствии с плотностью местных рыб. Примерно через четыре дня после выпуска ситуация снова меняется – в исходных местообитаниях отмечено всего около 30 % всех повторно пойманных особей. Это показывает, что большинство рыб после возвращения в свои исходные местообитания их покинули, скорее всего, в результате конкуренции за территории с другими, т. е. привязанность к “своему” месту у колюшки выражена незначительно.

Таким образом, нами количественно оценено явление хоминга у колюшки на нерестилищах – через день после выпуска около 2/3 рыб вернулись на свои исходные местообитания с точностью 10–20 м. Учитывая неболь-

шие размеры лагуны и то, что через час после выпуска хоминг был почти не выражен, можно заключить, что для ориентации рыбы используют визуальные ориентиры. Довольно неожиданным результатом этих экспериментов явилось отсутствие отличий в способности к хомингу между самцами и самками, при том что их репродуктивное поведение отличается радикально. В целом данный метод можно рассматривать как эффективный инструмент для исследования миграций и пространственного распределения колюшки.

1.8. Флуктуирующая асимметрия и оценка состояния популяции

Флуктуирующая асимметрия (ФА), представляющая собой случайные отклонения от полной симметрии, является распространенным методом оценки стабильности развития, т. е. способности развивающегося организма следовать генетической программе развития для данных условий [Graham et al., 2010]. На колюшке данный подход использовался достаточно активно, однако интерес к нему постепенно терялся из-за того, что результаты анализа ФА часто было очень трудно интерпретировать [Lajus et al., 2019]. Причина этого может быть в том, что для изучения ФА использовалось очень ограниченное число морфологических структур – в основном боковые пластинки и брюшные плавники (колючки). Эти структуры у колюшки могут быстро эволюционировать в ответ на изменения факторов среды, и поэтому их ФА может отражать не только индивидуальную приспособленность и стресс, но также меняется в ответ на изменение множества факторов, которые очень трудно контролировать в исследованиях.

В нашей работе мы изучали кости черепа, ранее успешно использованные на ряде других видов – тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* Valenciennes, европейской бельдюге *Zoarces viviparus* L., уклейке *Alburnus alburnus* (L.), плотве *Rutilus rutilus* (L.), гладкой жабе-рыбе *Tetractenos glaber* (Fréminville), атлантическом лососе [Lajus, 2001; Lajus et al., 2003, 2014, 2015; Yurtseva et al., 2010, 2014]. Мы сравнивали выборки из четырех популяций, различающихся типом жизненного цикла и географическим распростране-

нием: морской колюшки из Кандалакшского и Онежского заливов Белого моря, пресноводной колюшки из небольшого озера около Белого моря и анадромной колюшки Камчатского полуострова.

Самая низкая ФА обнаружена у анадромной популяции Камчатки, возможно, в связи с наиболее благоприятными условиями в этом регионе (обильный морской планктон, относительно мягкие условия в зимний период), что приводит, в частности, к ее более крупным размерам. Выборки беломорской морской колюшки незначительно отличались от пресноводной формы по уровню ФА. Возможно, это обусловлено достаточно суровыми условиями зимовки в беломорском регионе как в пресноводных водоемах, так и в самом море, что является наиболее важным фактором, предопределяющим стабильность развития колюшки [Lajus et al., 2019]. Таким образом, полученные результаты допускают рациональные интерпретации и, соответственно, анализ ФА костей черепа может быть перспективным методом в дальнейших исследованиях популяционной биологии колюшки.

2. БИОТИЧЕСКИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ КОЛЮШКИ

2.1. Питание

Питание трехиглой колюшки в Белом море разнообразно и включает в себя как планктонные, так и бентосные организмы [Абдель-Малек, 1963; Пономарев и др., 2003]. Нами изучено питание как молоди, так и взрослых особей этого вида. Судя по сборам в губе Сельдяной, среди планктонных форм в питании молоди преобладают ракообразные *Copepoda* (*Temora longicornis* M. и *Microsetella norvegica* B.) и инфузории *Helicostomella subulata* E., а среди бентосных – личинки двукрылых *Orthocladinae varia* и малощетинковые черви *Oligochaeta varia*. В целом спектр питания колюшки соответствует составу организмов в море, однако есть массовые формы планктона, такие как *Copepoda Centropages hamatus* L. и *Oithona similis* C., которые практически отсутствуют в желудках молоди, т. е. колюшка явно избегает ими питаться. С ростом молоди возрастает важность *Orthocladinae varia* и *T. longicornis*, а доля олигохет и инфузорий заметно снижается [Demchuk et al., 2015].

Состав питания молоди, кроме ее размера, также зависит и от фазы приливо-отливного цикла. В малую воду основными кормовыми объектами являются бентосные организмы (Orthocladinae), но, по мере прилива, в питании начинает преобладать зоопланктон, поступающий вместе с приходящей водой (главным образом *T. longicornis*). Это показывает, что состав питания колюшки связан главным образом, с качественными и количественными изменениями в кормовой базе и доступностью разных организмов, которая обусловлена фазой прилива. При отсутствии приливо-отливных явлений (лагуна Колюшковая) спектр питания на протяжении всего цикла практически не меняется. Это позволяет заключить, что питание определяется именно фазой приливно-отливного цикла, а не временем суток [Демчук и др., 2017].

В целом питание молоди в губе Сельдяная, судя по усредненным данным за 2011–2013 гг., на 45 % состояло из *T. longicornis*. Orthocladinae, Oligochaeta, *H. subulata* и *M. norvegica* составляли примерно 10 % каждый. Другие организмы были представлены в меньшем количестве (рис. 3).

В спектре питания взрослых особей в период нереста доминируют бентосные пищевые объекты: собственная икра, имаго Diptera, куколки и личинки Chironomidae, Polychaeta и Amphipoda varia [Демчук и др., 2018] (см. рис. 3). В течение нереста, по-видимому, со-

гласно изменениям кормовой базы, изменяются и основные компоненты питания колюшки. Питание собственной икрой начинается с самых первых этапов нереста и характерно как для самцов, так и для самок колюшки. По нашим оценкам, в 2016 г. доля икры, съеденной на нерестилищах в лагуне Колюшковая, составила 86 % от всей выметанной за нерестовый сезон [Головин и др., 2018]. Несмотря на довольно широкий спектр питания взрослой колюшки (37 таксонов) и его изменчивость в течение нерестового сезона, одновременно его основу составляют обычно 2–3 компонента. Спектр питания самок разнообразнее. Они раньше заканчивают нерест и переходят к более активному питанию, пока самцы еще заботятся о потомстве [Демчук и др., 2018].

2.2. Роль в питании других видов рыб

Значимость колюшки в питании хищных рыб меняется в разные исторические периоды в соответствии с колебаниями ее численности [Ершов, 2010; Bakhvalova et al., 2016]. В настоящий период она является важным объектом питания трески, европейского керчака *Myoxocephalus scorpius* L., сельди, наваги *Eleginus nawaga* W. Также колюшка регулярно встречается в желудках сельди *Clupea* sp. и зубастой корюшки *Osmerus dentex* S.&K. (рис. 4) [Bakhvalova et al., 2016; Бахвалова и др., 2017].

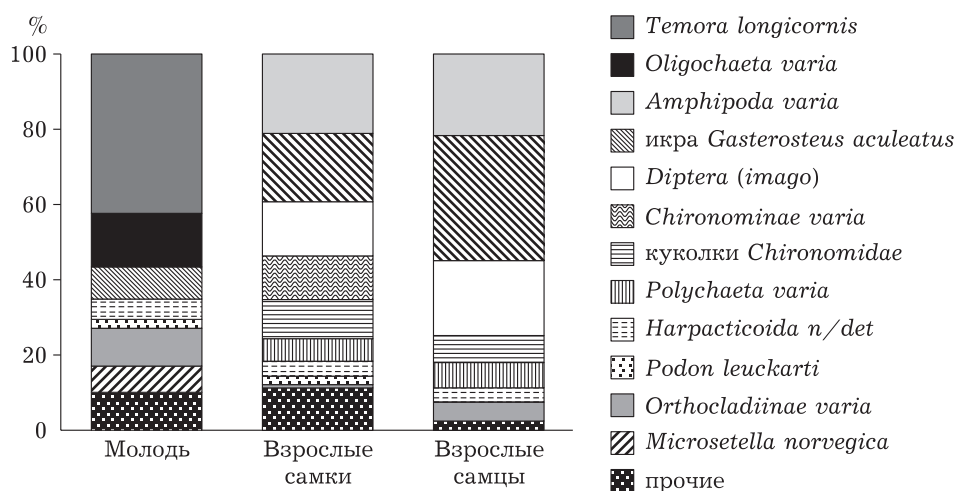


Рис. 3. Спектры питания трехиглой колюшки в Кандалакшском заливе Белого моря. Молодь собрана в губе Сельдяная в августе 2011–2013 гг. [Demchuk et al., 2015]. Взрослые рыбы пойманы в губе Сельдяная, проливе Сухая Салма и лагуне Колюшковая в июне 2016 г. [Демчук и др., 2018]

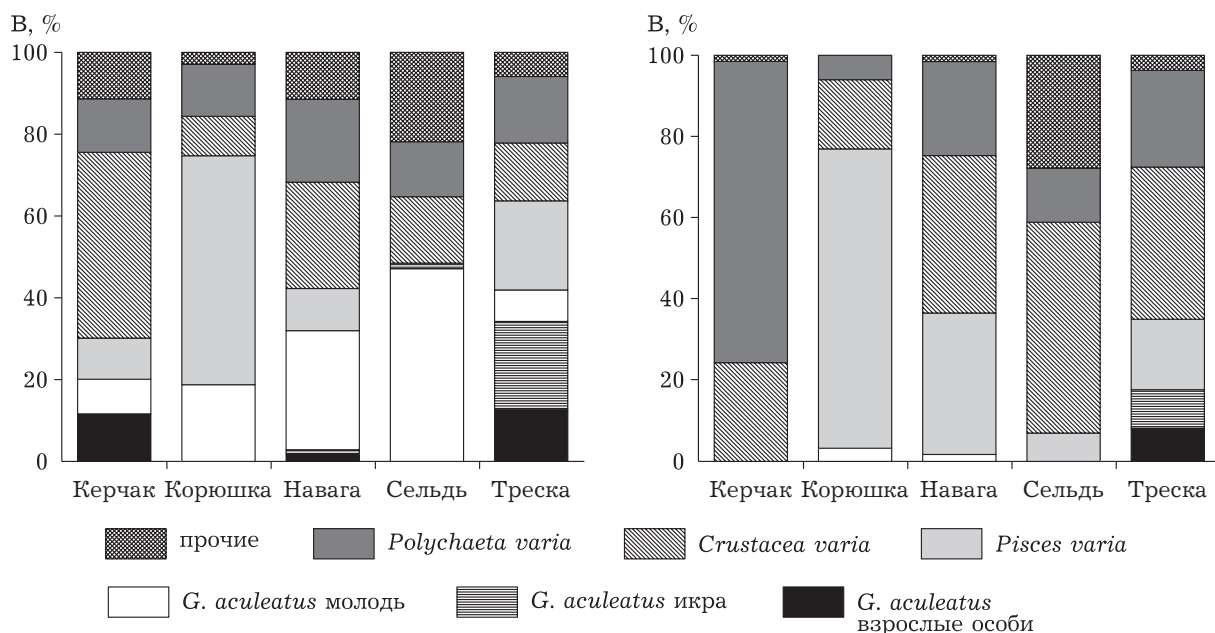


Рис. 4. Усредненные (июнь – сентябрь) спектры питания массовых видов рыб, которые питаются колюшкой [Бахвалова и др., 2017, 2019]. Слева – акватории с высокой численностью колюшки (плотные заросли морской травы), справа – с низкой. В – доля кормового объекта от общей массы пищевого комка

Сезонная динамика популяции трехиглой колюшки, а также ее пространственное распределение определяют ее роль в питании других рыб. В районах с высокой численностью колюшки (плотные заросли морской травы) она более значима в питании рыб, нежели в районах с ее низкой численностью (заросли фукоидов или редкие скопления морской травы) (см. рис. 4).

Разные виды рыб предпочитают питаться колюшкой на различных стадиях ее жизненного цикла. В июне взрослая колюшка играет большую роль в питании засадного хищника керчака – 80–100 % массы пищевого комка в желудке. Сходная с ним в отношении пищевого поведения рогатка *Trigloporus quadricornis* L. также потребляет много взрослой колюшки – около 30 % содержания желудка [Бахвалова и др., 2017]. Всеядная треска активно поедает не только взрослую колюшку (10 % в желудке), но и ее икру (до 90 % в желудке), очевидно, целенаправленно разыскивая гнезда. Причем в питании трески преобладает колюшка не только в местах ее концентраций, но и там, где колюшки почти нет, что связано, очевидно, с высокой мобильностью трески, которая может питаться не только в тех местах, где она поймана. Изредка поедает взрослую колюшку

навага. С отходом взрослой колюшки от берегов ее значимость в питании описанных видов снижается. Молодь колюшки, которая в массе присутствует в прибрежье в июле – августе, – важный кормовой объект наваги, сельди и корюшки – до 85 % в желудке у этих видов, а также в желудках керчака и трески. Осенью, когда от берегов отходит и молодь, хищники переключаются на других доступных рыб и беспозвоночных [Бахвалова и др., 2019].

Хищники могут проявлять селективность по отношению к самцам и самкам колюшки. В частности, мы отметили такую избирательность в питании керчаковых рыб (керчака и рогатки) и трески [Головин и др., 2017a; Golovin et al., 2019]. В обоих случаях в желудках хищников доля самцов колюшки была достоверно выше, чем в море (рис. 5). По-видимому, привязанные к гнездам самцы оказываются гораздо доступнее для хищников, чем самки. Такая избирательность может приводить к смещению соотношения полов в пользу самок, но масштабы этого трудно оценить без данных о численности хищников.

Важно отметить также, что, поедая свою икру (см. раздел 2.1), колюшка, очевидно, является важным хищником по отношению к самой себе.

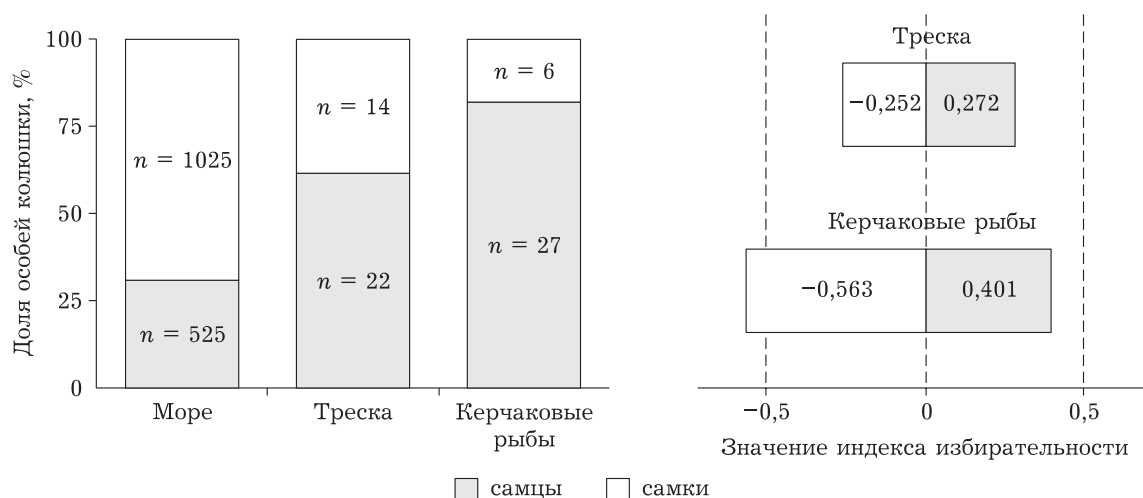


Рис. 5. Доля самцов и самок колюшки в море и в желудках хищных рыб (губа Сельдяная, июнь 2014 г.), а также индексы избирательности питания хищных рыб [Головин и др., 2017a; Golovin et al., 2019]

2.3. Паразиты

У молоди колюшки обнаружено 12 видов паразитов, что заметно больше, чем в середине XX в., когда было обнаружено только пять видов [Полянский, Шульман, 1956]. Отмечены типичные для колюшковых рыб эктопаразиты – моногенея *Gyrodactylus arcuatus* B., копепода *Thersitina gasterostei* P., простейшее *Trichodina* sp. Часто встречался проникающий паразит трематода *Cryptocotyle* spp. Среди эндопаразитов наиболее разнообразной группой оказались трематоды, попадающие к хозяевам через трофические цепи – *Brachyphallus crenatus* R., *Lecithaster gibbosus* R., *Derogenes varicus* M., *Podocotyle atomon* R.

Состав паразитов зависит от возраста и образа жизни рыб. При размерах 7–8,5 мм молодь была заражена тремя видами паразитов, 9–11 мм – четырьмя-пятью, а 12–30 мм – 12 видами паразитов [Rybkina et al., 2016]. С ростом рыб увеличивалась роль в их питании копепод и, соответственно, зараженность трематодами или цестодами, для которых копеподы – промежуточные хозяева. В частности, интенсивность заражения *B. crenatus*, передаваемых хозяину с пищей через веслоногих ракообразных, положительно коррелировала с размером тела рыб и количеством съеденных ими ракообразных.

В лагуне Колюшковая основу паразитофауны составляли эктопаразиты и проникающие паразиты, а в губе Сельдяная – паразиты, передающиеся по трофической цепи.

Вероятно, подобные различия вызваны особенностями пространственного распространения промежуточных хозяев, представляющих кормовые объекты колюшки. Поскольку обилие и разнообразие паразитов обычно положительно коррелируют с численностью хозяина [Poulin, 2007], мы можем ожидать дальнейшего увеличения числа и разнообразия паразитов беломорской колюшки в соответствии с ее возросшей численностью.

2.4. Конкуренты

Очевидный конкурент трехиглой колюшки в открытых водах Белого моря – сельдь р. *Clupea*, вместе с которой колюшка образует “осиную талию” экосистемы. Сельдь представлена в Белом море двумя видами – атлантической *C. harengus* L. и тихоокеанской. Последняя в Канда拉克шском заливе образует две формы – весенне-нерестующая и летне-нерестующая [Lajus, 1996, 2002]. Численность сельди в Белом море не подвержена столь значительным долговременным изменениям, как численность колюшки. Она, по-видимому, имеет здесь более высокую биомассу, но более низкую численность по сравнению с колюшкой [Ivanova et al., 2016]. Нерест как колюшки, так и сельди (в Белом море нерестится только тихоокеанская) проходит в прибрежье, и исторические данные свидетельствуют о том, что исчезновение zostеры в 1960-е годы совпало по времени с сокращением численности и сельди, и колюшки [Лайус и др.,

2013]. Колюшка и сельдь явно конкурируют за кормовые ресурсы в открытом море – зоопланктон, что наглядно показано для Балтики [Peltonen et al., 2004]. В Белом море сельдь поедает молодь колюшки (см. раздел 2.2), при этом очень вероятно и то, что, когда молодь весенне-нерестующейся тихоокеанской сельди в конце весны мигрирует в открытое море, ею может питаться подходящая на нерест колюшка. В желудках взрослой колюшки иногда встречается икра другой формы беломорской сельди, летне-нерестующейся, совпадающей с колюшкой по срокам и местам нереста [А. С. Демчук, не опубликовано].

Обладая в целом сходными характеристиками жизненного цикла, виды имеют и заметные отличия. Колюшка достигает половозрелости примерно на год раньше сельди, что очень существенно при столь небольшой продолжительности жизни. Сельдь имеет более высокие индивидуальную плодовитость, темп роста и почти на порядок крупнее колюшки в одном и том же возрасте. Сравнивая эти виды между собой, можно говорить о том, что по большинству признаков сельдь проявляет большую склонность к *r*-стратегии, чем колюшка, хотя это правило соблюдается не во всем, например, колюшка характеризуется меньшими размерами и более ранним наступлением половозрелости.

Другим явным конкурентом трехиглой колюшки является девятииглая *Pungitius pungitius* L., обитающая в прибрежной зоне и более склонная к эстуариям, кроме того, девятииглая колюшка более холодолюбива, чем трехиглая. Все же численности этих двух видов сопоставимы [Иванова и др., 2011], и девятииглая может рассматриваться в качестве конкурента трехиглой колюшки только в очень ограниченных акваториях со специфическими условиями.

2.5. Морская трава *Zostera marina* L.

Зостера в Белом море часто образует довольно плотные заросли в затишных губах с мягкими грунтами [Вехов, 1992]. Как отмечалось выше, хотя зостера занимает только 8 % береговой линии, в ее зарослях обитает 42 % всей колюшки [Ivanova et al., 2016]. Плотность колюшки здесь существенно выше, чем в любом другом биотопе. Пред-

почтение колюшкой зостеры отмечено и для молоди в экспериментах (см. раздел 1.2). Несмотря на небольшую площадь зарослей зостеры в Белом море, плотность колюшки здесь во время нереста очень высока – в несколько раз выше, чем в Ботническом заливе Балтики [Bergström et al., 2015], хотя общая биомасса колюшки в Белом море примерно в 100 раз меньше. По-видимому, именно недостаток зостеры является важнейшим фактором, ограничивающим численность колюшки в водоеме, наряду с довольно низкой первичной продуктивностью, связанной с суровыми климатическими условиями [Ivanova et al., 2016]. Изучение динамики распределения колюшки в прибрежной зоне говорит о том, что заросли зостеры – наиболее востребованный биотоп, за который активно конкурируют самцы в нерестовый период [Доргам и др., 2018]. Насколько нам известно, нигде в мире плотность колюшки не достигает таких значений, как в зарослях зостеры в Белом море в настоящее время.

3. ТРЕХИГЛАЯ КОЛЮШКА БЕЛОГО МОРЯ КАК ОБЪЕКТ КОМПЛЕКСНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Масштабные изменения численности, обусловленные климатическими изменениями, на максимуме которых трехиглая колюшка становится наиболее многочисленной рыбой Белого моря, а на минимуме – практически незаметным компонентом экосистемы, делают этот вид особенно интересным с точки зрения изучения изменений структуры и функций экосистемы в ответ на изменения внешних условий. Тем более что колюшка – один из видов “осиной талии” экосистемы, играющих в ней ключевую роль. В частности, важно понять, с чем связаны изменения численности колюшки, и как оно меняет другие компоненты беломорской экосистемы. Рост численности колюшки может быть вызван изменением как биотических факторов, так и абиотических. К биотическим относятся рост доступности пищевых ресурсов, снижение пресса хищников, видов-конкурентов или паразитов. К абиотическим, например, наблюдающееся сейчас потепление. Хотя отмеченная связь численности колюшки с изменениями климата является, скорее всего, причинно-следственной, она не обязательно

является прямой, а может быть косвенной – например, вызванной ростом численности каких-либо кормовых объектов.

При этом наиболее важные события, определяющие численность и жизнеспособность будущих поколений колюшки, происходят, очевидно, в период ее жизни в прибрежье, который делится на два этапа. Первый – это первые шесть – семь недель жизни, его успешность определяется численностью покидающей прибрежье молодежи, достаточно жизнеспособной, чтобы успешно пережить зиму. Второй – нерестовый период, который длится четыре – пять недель и успешность которого также оценивается числом и качеством произведенной молодежи, но, кроме того, также и числом взрослых особей, которые способны вернуться в прибрежье через год на свой следующий нерест.

Несмотря на концептуальную простоту, практическая оценка перечисленных выше характеристик является сложной и может быть реализована только в рамках комплексных исследований, которые касаются разных аспектов биологии объекта. Этот подход мы пытаемся реализовать в проекте по трехиглой колюшке, результаты которого описаны выше. Некоторые уже полученные результаты демонстрируют эффективность комплексного подхода, т. е. одновременного использования разных подходов.

Например, данные по питанию колюшки и составу биоты разных нерестовых местообитаний оказались очень полезными для интерпретации временных и пространственных паттернов заражения паразитами [Rybkina et al., 2016]. Параллельное изучение численности колюшки, ее плодовитости и питания позволило получить оценку гибели икры от каннибализма – она оказалась неожиданно высокой – 86 %, что может говорить о высокой интенсивности отбора на нерестилищах [Головин и др., 2018]. Результаты изучения липидов свидетельствуют о том, что молодь из более связанных с морем (и, соответственно, более подверженных влиянию хищников) местообитаний с высокой плотностью zostеры, по-видимому, более жизнеспособна, чем рыбы из более закрытых акваторий [Мурзина и др., 2017], где смертность от хищников, очевидно, ниже. Это показывает, что колюшка может реализовывать разные репродуктивные стратегии. Одна из них связана с высокими

рисками на самых ранних стадиях развития, но с более высокой жизнеспособностью на более поздних. Другая – со снижением рисков на ранних стадиях, проходящих в защищенных от хищников местообитаниях, но с их повышением на более поздних стадиях из-за пониженной жизнеспособности.

С изменением численности колюшки в Белом море меняется и ее роль в переносе вещества и энергии от низших к более высоким трофическим уровням. До 1960-х годов численность вида находилась на высоком уровне, и колюшка формировала значительную часть кормовой базы трески и керчака [Bakhvalova et al., 2016]. С 1960-х годов колюшка практически перестала встречаться в желудках хищных рыб. Сейчас численность трехиглой колюшки достигла прежних максимальных значений, и она вновь стала значимым объектом питания этих видов. И если треска способна легко переключаться на другие объекты, то керчак при отсутствии колюшки заметно снижает интенсивность питания [Bakhvalova et al., 2016].

Роль трехиглой колюшки в экосистеме зависит не только от ее численности, но и от особенностей ее распределения на нерестилищах. Наши данные по количественному лову взрослых рыб [Ivanova et al., 2016] и экспериментам с молодь [Rybkina et al., 2017] показывают, что для колюшки наиболее предпочтительным местообитанием в сезон нереста являются заросли zostеры. По-видимому, доступность этого биотопа будет определять как степень освоения разных нерестилищ, так и качественный состав производителей [Доргам и др., 2018].

Очевидно, что с удлинением рядов данных, накоплением и увеличением разнообразия материалов возможности для интерпретации полученных результатов будут только возрастать. Поскольку в Белом море пресс рыболовства, которое в большинстве случаев является важнейшим фактором, изменяющим морские экосистемы, невысок, разрабатываемая нами система имеет все шансы стать хорошей моделью для изучения механизмов естественных изменений в морских экосистемах.

Работа поддержана грантом Российского научного фонда (грант № 19-14-00092). Участие А. О. Юрцевой было поддержано Министерством науки и высшего образования РФ (госзадание № ААА-А-19-119020790033-9).

ЛИТЕРАТУРА

- Абдель-Малеk С. А. Питание взрослой трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus* L.) в Кандалакшском заливе Белого моря // Научн. докл. высш. школы. Биол. науки. 1963. № 3. С. 31–36.
- Бахвалова А. Е., Иванов М. В., Иванова Т. С., Лайус Д. Л. Роль трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus* L.) в питании рыб Белого моря в течение летне-осеннего сезона // Изучение, рациональное использование и охрана природных ресурсов Белого моря / ЗИН РАН. СПб., 2017. С. 20–23.
- Бахвалова А. Е., Иванова Т. С., Иванов М. В., Демчук А. С., Лайус Д. Л. Пространственная гетерогенность питания массовых рыб побережья Кандалакшского залива Белого моря // Тр. VII Междунар. науч.-практ. конф. "Морские исследования и образование (MARESEDU-2018)". Т. III (IV): [сборник]. Тверь: ООО "ПолиПРЕСС", 2019. С. 243–245.
- Вебель А. Беломорская колюшка как объект промысла // За рыбную индустрию Севера. 1934. № 10.
- Вехов В. Н. Зостера морская (*Zostera marina*) Белого моря. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1992.
- Головин П. В., Иванов М. В., Иванова Т. С., Лайус Д. Л. Селективная смертность беломорской трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* L. в результате поедания хищными рыбами // Изучение, рациональное использование и охрана природных ресурсов Белого моря / ЗИН РАН. СПб., 2017а. С. 43–46.
- Головин П. В., Иванова Т. С., Иванов М. В., Лайус Д. Л. Интенсивность питания икрой своего вида у трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus* L.) Кандалакшского залива Белого моря // 2-я Студен. науч. сессия УНБ "Беломорская": сб. тезисов. 2018. С. 53–54.
- Головин П. В., Иванова Т. С., Иванов М. В., Рыбкина Е. В., Лайус Д. Л. Изменчивость популяционных характеристик трехиглой колюшки в течение нерестового периода // Материалы Юбилейной отчетной научной сессии, посвящ. 185-летию Зоол. ин-та РАН / ЗИН РАН. СПб., 2017б. С. 53–56.
- Доргам А. С., Головин П. В., Иванова Т. С., Иванов М. В., Лайус Д. Л. Гетерогенность морфологических признаков трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* L. на разных этапах нереста // Тр. Карел. науч. центра РАН. 2018. № 4. С. 59–73.
- 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 // Тр. Карел. науч. центра РАН. 2018. № 4. С. 42–58.
- Демчук А. С., Полякова Н. В., Иванов М. В., Иванова Т. С., Лайус Д. Л. Питание молоди трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* L. в течение приливно-отливного цикла // Изучение, рациональное использование и охрана природных ресурсов Белого моря / ЗИН РАН. СПб., 2017. С. 70–73.
- Ершов П. Н. Изменения характера питания прибрежной трески *Gadus morhua marisalbi* в Кандалакшском заливе Белого моря в условиях возросшей численности трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* // Вопр. ихтиологии. 2010. Т. 50, № 1. С. 88–92.
- Ершов П. Н. О плодovitости трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758 Кандалакшского залива Белого моря / Вестн. СПбГУ. 2011. Сер. 3, вып. 4. С. 19–24.
- Зюганов В. В. Семейство колюшковых (*Gasterosteidae*) мировой фауны // Фауна СССР. Рыбы. Т. 5, вып. 1. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1991. 261 с.
- Иванова Т. С., Лайус Д. Л., Иванов М. В. Количественные данные по сообществам рыб прибрежной зоны Кандалакшского и Онежского заливов Белого моря // XII Науч. сессия морской биол. станции Санкт-Петербург. гос. ун-та: тез. докл. СПб., 2011. С. 23–26.
- Иванова Т. С., Полякова Н. В., Корбулин В. В., Лайус Д. Л. Популяционная изменчивость трехиглой колюшки Керетского архипелага Кандалакшского залива Белого моря // Экологические исследования беломорских организмов / ЗИН РАН. СПб., 2007. С. 51–52.
- Крыжановский С. Г. О важности жировых включений в яйцах рыб // Зоол. журн. 1960. Т. 39. С. 111–123.
- Лайус Д. Л., Иванова Т. С., Шатских Е. В., Иванов М. В. "Волны жизни" беломорской колюшки // Природа. 2013. № 4. С. 43–52.
- Лайус Д. Л., Шатских Е. В., Иванова Т. С., Иванов М. В. "Волны жизни" трехиглой колюшки в Белом море // Материалы XIII Науч. семинара. Чтения памяти К. М. Дерюгина / СПб. гос. ун-т, биол.-почв. факультет, кафедра ихтиологии и гидробиологии Санкт-Петербург. гос. ун-та. СПб., 2011. С. 64–98.
- Мурзина С. А., Нефедова З. А., Пеккоева С. А., Лайус Д. Л., Иванова Т. С., Немова Н. Н. Вариация некоторых показателей липидного метаболизма у молоди колюшки (*Gasterosteus aculeatus* L.) из разных биотопов Кандалакшского залива Белого моря // Уч. зап. Петрозавод. гос. ун-та. 2017. Т. 8, № 169. С. 21–27.
- Мурзина С. А., Нефедова З. А., Пеккоева С. Н., Воронин В. П., Лайус Д. Л., Иванова Т. С., Немова Н. Н. Липидный и жирно-кислотный статус печени и гонад трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (сем. Колюшковые, *Gasterosteidae*) с разных нерестилищ в Белом море // Изв. РАН. Сер. биол. 2018. № 6. С. 593–602 [Murzina S. A., Nefedova Z. A., Pekkoeva S. N., Voronin V. P., Lajus D. L., Ivanova T. S., Nemova N. N. Lipid and Fatty Acid Status of the Liver and Gonads of the Three-Spined Stickleback *Gasterosteus aculeatus* (*Gasterosteidae*) from Different Spawning Grounds in the White Sea // Biol. Bull. 2019a. Vol. 46, N 1. P. 82–91].
- Мурзина С. А., Нефедова З. А., Пеккоева С. Н., Лайус Д. Л., Немова Н. Н. Жирные кислоты колюшки трехиглой (*Gasterosteus aculeatus*) Белого моря // Прикладная биохимия и микробиология. 2019. Т. 55, № 1. С. 93–97. [Murzina S. A., Nefedova Z. A., Pekkoeva S. N., Lajus D. L., Nemova N. N. Fatty Acids of the Three-Spined Stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) from the White Sea // Appl. Biochem. Microbiol. 2019b. Vol. 55, N 1. P. 73–77].
- Мухомедияров Ф. Б. Трехиглая колюшка Кандалакшского залива Белого моря // Вопр. ихтиологии. 1966. № 6. С. 454–476.
- Полянский Ю. И., Шульман С. С. Возрастные изменения паразитофауны рыб // Тр. Карело-Финск. АН СССР. 1956. № 4. С. 3–26.
- Пономарев С. А., Бурковский И. В., Столяров А. П., Новиков Г. Г. Особенности питания трех- и девятииглой колюшек с учетом их микробиотопического распределения в эстуарии (Кандалакшский залив, Белое море) // Успехи соврем. биологии. 2003. Т. 123, № 6. С. 609–617.

- Сент-Илер К. Отчет об экскурсии на Белое море студентов-естественников Юрьевского университета летом 1908 г. // Уч. зап. Юрьевского ун-та. 1909. Т. 17. С. 1–67.
- Сент-Илер К. К. Результаты беломорской экспедиции кафедры зоологии, Воронежский университет, летом 1934 г. // Тр. Воронеж. гос. ун-та. Отд-ние зоологии. 1935. Т. 8, № 3. С. 6–26.
- Тарнани И. К. Рыболовство Соловецкого монастыря // Вестн. рыбопромышленности. Т. 12. СПб., 1891.
- Чернавин В. В., Чернавин Т. Записки “вредителя”. Побег из ГУЛАГа. СПб., 1999.
- Artamonova V. S., Ivanova T. S., Shatskikh E. V., Ivanov M. V., Makhrov A. A., Lajus D. L. Predominance of females in the White sea populations of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus*: phenotypic and genotypic screening // Meeting in St. Petersburg: Fourth International Conference, Dedicated to N. W. Timofeev-Ressovsky and His Scientific School “Modern Problems of Genetics, Radiobiology, Radioecology, and Evolution”; Fourth Reading after V. I. 2015 Korogodin & V. A. Shevchenko; IUR Advanced Research Workshop “Radioecology Meets Radiobiology: a Reappraisal of Basic Mechanisms of Radiation”, St. Petersburg, 2–6 June 2015: Abstracts, Papers by Young Scientists. Dubna: Joint Institute for Nuclear Research. p. 198.
- Baker J. A., Heins D. C., Foster S. A., King R. W. An overview of life-history variation in female threespine stickleback // Behaviour. 2008. Vol. 145, N 4. P. 579–602.
- 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 // Evolut. Ecol. Res. 2016. Vol. 17, N 3. P. 317–334.
- Baker J. A., Wund M. A., Heins D. C., King R. W., Reyes M. L., Foster S. A. Life-history plasticity in female threespine stickleback // Heredity. 2015. Vol. 115, N 4. P. 322–334.
- Bakun A. Fronts and eddies as key structures in the habitat of marine fish larvae: opportunity, adaptive response and competitive advantage // Recent advances in the study of fish eggs and larvae / Eds. M. P. Olivar et al. // Sci. Mar. 2006. (Barcelona). Vol. 70, N 2. P. 105–122.
- Barber I., Nettleship S. From ‘trash fish’ to supermodel: The rise and rise of the three-spined stickleback in evolution and ecology // Biologist. 2010. Vol. 57. P. 15–21.
- Bergström U., Olsson J., Casini M., Eriksson B. K., Fredriksson R., Wennhage H. Stickleback increase in the Baltic Sea – a thorny issue for coastal predatory fish // Estuar. Coast. Shelf Sci. 2015. Vol. 163. P. 134–142.
- Bolnick D. I., Snowberg L. K., Patenia C., Stutz W. E., Ingram T., Lau O. L. Phenotype dependent native habitat preference facilitates divergence between parapatric lake and stream stickleback // Evolution. 2009. Vol. 63. P. 2004–2016.
- Cury A., Bakun A., Crawford R. J. M., Jarre A., Quinones R. A., Shannon L. J., Verheye H. M. Small pelagics in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in “wasp-waist” ecosystems // J. Mar. Sci. 2000. Vol. 57. P. 603–618.
- Demchuk A., Ivanov M., Ivanova T., Polyakova N., 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. 9 p.
- Drinkwater K. F. The regime shift of the 1920s and 1930s in the North Atlantic // Prog. Oceanogr. 2006. Vol. 68. P. 134–151.
- Golovin P. V., Bakhvalova A. E., Ivanov M. V., Ivanova T. S., Smirnova K. A., Lajus D. L. Sex-biased mortality of marine threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* L. during their spawning period in the White Sea // Evolut. Ecol. Res. 2019. Vol. 20. P. 279–295.
- Graham J. H., Raz S., Hel-Or H., Nevo E. Fluctuating asymmetry: methods, theory, and applications // Symmetry. 2010. Vol. 2. P. 466–540.
- Griffiths R., Orr K. L., Adam A., Barber I. DNA sex identification in the three-spined stickleback // J. Fish Biol. 2000. Vol. 57. P. 1331–1334.
- Haidvogel G., Lajus D., Pont D., Schmid M., Jungwirth M., Lajus J. Typology of historical sources and the reconstruction of long-term historical changes of riverine fish: a case study of the Austrian Danube and northern Russian rivers // Ecol. Freshwater Fish. 2014. Vol. 23, N 4. P. 498–515.
- Holm P., Marboe A. H., Poulsen B., MacKenzie B. R. Marine animal populations: a new look back in time // Ed. A. D. McIntyre. Life in the world's oceans: diversity, distribution and abundance. Oxford: Wiley-Blackwell, 2010. P. 3–23.
- Ivanova T. S., Ivanov M. V., Bakhvalova A. E., Polyakova N. V., Golovin P. V., Kucheryavyy A. V., Yurtseva A. O., Smirnova K. A., Laju D. L. Homing ability and site fidelity of marine threespine stickleback on spawning grounds // Evolut. Ecol. Res. 2019. Vol. 20. P. 297–315.
- 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 // Evolut. Ecol. Res. 2016. Vol. 3. P. 301–315.
- Jackson J. B. C., Kirby M. X., Berger W. H., Bjorndal K. A., Botsford L. W., Bourque B. J., Bradbury R. H., Cooke R., Erlandson J., Estes J. A., Hughes T. P., Kidwell S., Lange C. B., Lenihan H. S., Pandolfi J. M., Peterson C. H., Steneck R. S., Tegner M. J., Warner R. R. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems // Science. 2001. Vol. 293. P. 629–637.
- Lajus D. L. Long-term discussion on the stocks of the White Sea herring: historical perspective and present state // ICES Mar. Sci. Symp. 2002. Vol. 215. P. 321–328.
- Lajus D. L. Variation patterns of bilateral characters: variation among characters and among populations in the White Sea herring (*Clupea pallasii marisalbi*) // Biolog. J. of the Linnean Society. 2001. Vol. 74. P. 237–253.
- Lajus D. L. What is the White Sea herring (*Clupea pallasii marisalbi*, Berg 1923)? A new concept of the population structure // Boletín del Instituto Nacional de Oceanografía. 1996. Vol. 21. P. 221–230.
- Lajus D. L., Alekseeva Y. I., Lajus J. A. Herring fisheries in the white sea in the 18th – beginning of the 20th centuries: spatial and temporal patterns and factors affecting the catch fluctuations // Fisher. Res. 2007b. Vol. 87. P. 255–259.
- Lajus D. L., Dmitrieva Z. V., Kraikovski A. V., Lajus J. A., Alexandrov D. A. Atlantic salmon fisheries in the White and Barents sea basins: dynamic of catches in the 17–18th century and comparison with 19–20th century data // Fisher. Res. 2007a. Vol. 87. P. 240–254.

- Lajus D. L., Dmitrieva Z. V., Kraikovski A. V., Lajus J. A., Yurchenko A. Y., Alexandrov D. A. The use of historical catch data to trace the influence of climate on fish populations: examples from the White and Barents Sea fisheries in 17th – 18th centuries // *ICES J. Mar. Sci.* 2005. Vol. 62. P. 1426–1435.
- Lajus D. L., Golovin P. V., Yurtseva A. O., Ivanova T. S., Dorgham A. S., Ivanov M. V. Fluctuating asymmetry as an indicator of stress and fitness in stickleback: analysis of publications and testing cranial structures // *Evolut. Ecol. Res.* 2019. Vol. 20. P. 83–106.
- Lajus D. L., Knust R., Brix O. Fluctuating asymmetry and other parameters of morphological variation of eelpout *Zoarces viviparus* from different parts of distributional range // *Sarsia*. 2003. Vol. 88. P. 247–260.
- Lajus D., Yurtseva A., Arshavsky D. Radioactive contamination causes only minor effect on fluctuating asymmetry of two fish species from Chernobyl area // *J. Appl. Ichthyol.* 2014. Vol. 30. P. 740–745.
- Lajus D., Yurtseva A., Birch G., Booth D. J. Fluctuating asymmetry as a pollution monitor: the Australian estuarine smooth toadfish *Tetractenos glaber* (Teleostei: Tetraodontidae) // *Mar. Pollut. Bull.* 2015. Vol. 101. P. 758–767.
- Letty J., Marchandean S., Aubineau J. Problems encountered by individuals in animal translocations: lessons from field studies // *Ecoscience*. 2007. Vol. 14. P. 420–431.
- Murzina S. A., Nefedova Z. A., Ruokolainen T. R., Vasil'eva O. B., Nemova N. N. Dynamics of lipid content during early development of freshwater salmon *Salmo salar* L. // *Rus. J. Dev. Biol.* 2009. Vol. 40, N 3. P. 165–170.
- Murzina S. A., Nefedova Z. A., Pekkoeva S. N., Lajus D. L., Nemova N. N. Fatty Acids of the Three-Spined Stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) from the White Sea // *Appl. Biochem. Microbiol.* 2019a. Vol. 55, N 1. P. 73–77.
- Murzina S. A., Nefedova Z. A., Pekkoeva S. N., Voronin V. P., Lajus D. L., Ivanova T. S., Nemova N. N. Lipid and Fatty Acid Status of the Liver and Gonads of the Three-Spined Stickleback *Gasterosteus aculeatus* (Gastrosteidae) from Different Spawning Grounds in the White Sea // *Biol. Bull.* 2019b. Vol. 46, N 1. P. 82–91.
- Pekkoeva S. N., Nefedova Z. A., Ripatti P. O., Falk-Petersen S., Berge J., Lonne O., Nemova N. N. Ecological role of lipids and fatty acids in the early postembryonic development of the daubed shanny, *Leptoclinus maculatus* (Fries, 1838) from Kongsfjorden, West Spitsbergen in winter // *Rus. J. Ecol.* 2017. Vol. 48, N 3. P. 240–244.
- Peltonen H., Vinni M., Lappalainen A., Ponni J. Spatial feeding patterns of herring (*Clupea harengus* L.), sprat (*Sprattus sprattus* L.), and the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) in the Gulf of Finland, Baltic Sea // *J. Mar. Sci.* 2004. Vol. 61, N 6. P. 966–971.
- Poulin R. Evolutionary Ecology of Parasites. Princeton, New Jersey: Publ. by Princeton Univ. Press, 2007. P. 325.
- Reimchen T. E. Size-Structured Mortality in a Threespine Stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) – Cutthroat Trout (*Oncorhynchus clarki*) Community // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1990. Vol. 47. P. 1194–1205.
- Rybikina E. V., Demchuk A. S., Ivanova T. S., Lajus D. L., Galaktionov K. V. Parasite infestation of marine threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) during early ontogenesis // *Evol. Ecol. Res.* 2016. Vol. 17. P. 335–354.
- Rybikina E. V., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Kucheryavyy A. V., Lajus D. L. Habitat preference of the three-spined stickleback juveniles in the White Sea in experimental conditions and in the wild eelgrass // *J. Mar. Biol. Assoc. UK.* 2017. Vol. 97, N 7. P. 1437–1445.
- Smith A. D. M., Brown C. J., Bulman C. M., Fulton E. A., Johnson P., Kaplan I. C., Lozano-Montes H., Mackinson S., Marzloff M., Shannon L. J., Shin Y.-J., Tam J. Impact of fishing low-trophic level species on marine ecosystems // *Science*. 2011. Vol. 333, N 6046. P. 1147–1150.
- Ward A. J. W., James R., Wilson A. D. M., Webster M. M. Site fidelity and localized homing behaviour in three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) // *Behaviour*. 2013. Vol. 150. P. 1689–1708.
- Wassmann P. (ed.). Arctic Marine Ecosystems in an Era of Rapid Climate Change // *Progress in Oceanography*. 2011. Vol. 90, N 1–4. P. 1–132.
- Yershov P. N., Sukhotin A. A. Age and growth of marine three-spined stickleback in the White Sea 50 years after a population collapse // *Polar Biol.* 2015. Vol. 38. P. 1813–1823.
- Yurtseva A., Lajus D., Artamonova F., Makhrov A. Effect of hatchery environment on cranial morphology and developmental stability of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) from North-West Russia // *J. Appl. Ichthyol.* 2010. Vol. 26. P. 307–314.
- Yurtseva A., Lajus D., Makhrov A., Artamonova V. Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the border of distribution range: patterns of osteological variation // *J. Appl. Ichthyol.* 2014. Vol. 30. P. 721–727.
- Yurtseva A., Noreikiene K., Lajus D., Li Z., Alapassi T., Ivanova T., Ivanov M., Golovin P., Vesala S., Merila J. Aging three-spined sticklebacks *Gasterosteus aculeatus*: comparison of estimates from three structures // *J. Fish Biol.* 2019. Vol. 95, N 3. P. 802–811.

Threespine stickleback of the White Sea: population characteristics and role in the ecosystem

D. L. LAJUS¹, P. V. GOLOVIN¹, A. E. ZELENSKAIA¹, A. S. DEMCHUK^{1, 2}, A. S. DORGHAM^{1, 3}, M. V. IVANOV¹,
T. S. IVANOVA¹, S. A. MURZINA⁴, N. V. POLYAKOVA^{1, 5}, E. V. RYBKINA², A. O. YURTSEVA²

¹*Saint-Petersburg University*
199034, Saint-Petersburg, Universitetskaya emb., 7/9

²*Zoological Institute of RAS*
199034, Saint-Petersburg, Universitetskaya emb., 7/9

³*Central Laboratory for Aquaculture Research*
44662, Abu-Hammad, Sharkia, Egypt

⁴*Institute of Biology of Karelian Research Centre of RAS*
185910, Petrozavodsk, Pushkinskaya str., 11

⁵*Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS*
119071, Moscow, Leninsky prosp., 33
E-mail: dlajus@gmail.com

The review summarizes and analyzes data on the threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* of the White Sea, which is currently the most abundant fish in the sea and play an important role in the coastal and open water communities. The stickleback was abundant in the 1920–1940s, declined significantly between the late 1960s and late 1990s, and has increased again since then, showing a positive correlation with temperature. To reveal the mechanisms of changes in the population of the stickleback and its role in the marine ecosystem, various aspects of the species' population biology (interannual and seasonal population dynamics, spatial heterogeneity, age and sex structure, lipid and fatty acid status, homing and fluctuating asymmetry), as well as its interactions with other organisms (adult and juvenile feeding, role in the feeding of predatory fish, association with seagrass, parasite composition and spatial distribution, relationships with competitors) are analyzed.

Key words: threespine stickleback, White Sea, climate change, ecosystem, populations, trophic connections.