

П. Н. Ершов

**О ПЛОДОВИТОСТИ ТРЕХИГЛОЙ КОЛЮШКИ
GASTEROSTEUS ACULEATUS LINNAEUS, 1758
КАНДАЛАКШСКОГО ЗАЛИВА БЕЛОГО МОРЯ**

Введение

Трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758 является одним из широко распространенных в Белом море видов рыб [1, 2]. Этот вид достигает высокой численности и образует массовые скопления в период нереста в прибрежных мелководных участках моря, особенно в Кандалакшском заливе. Известно, что численность беломорской трехиглой колюшки в прошлом веке претерпевала значительные колебания, причины которых до сих пор остаются малоизученными. Большое значение для понимания многолетней динамики численности морской формы колюшки в Белом море имеет изучение особенностей ее воспроизводства и факторов, определяющих эффективность размножения. Одним из важнейших признаков, характеризующих воспроизводительную способность популяции, является величина плодовитости, которая изменяется по мере роста рыб и зависит от обеспеченности пищей. Литературные данные по плодовитости беломорской колюшки скудны и разрозненны [1–5]. Цель настоящей работы заключалась в изучении размерно-возрастной изменчивости абсолютной и относительной плодовитости трехиглой колюшки из Кандалакшского залива Белого моря.

Материал и методы исследования

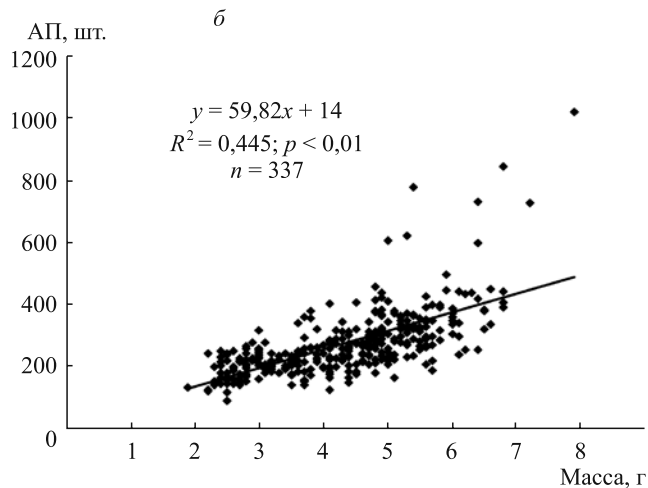
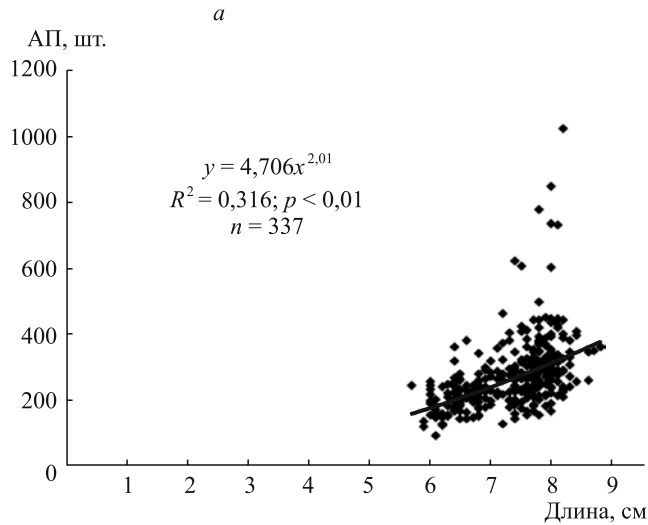
Материалом для исследования послужили сборы, проведенные 4–6 июля 2009 г., в прибрежных участках губы Чупа поблизости от Беломорской биостанции ЗИН РАН. Лов рыб осуществляли с помощью мальковой ловушки на глубинах до 2 м. Всего проанализировано 337 самок с гонадами в IV стадии зрелости. У всех пойманных рыб измеряли общую длину (*TL*) и массу тела с точностью до 0,1 см и 0,1 г соответственно. Для определения абсолютной плодовитости (АП) у самок из яичника брали навеску массой от 0,10 до 0,50 г, подсчитывали количество икринок в ней, а затем пересчитывали полученное число на массу яичников. Относительная плодовитость (ОП) определялась как количество икринок на 1 г общей массы тела рыбы. Коэффициент зрелости (гонадосоматический индекс) вычисляли как процентное отношение массы гонад к общей массе тела особи. Возраст рыб определяли по жаберным крышкам [2]. Статистическая обработка результатов проведена стандартными методами [6].

Результаты исследования

Длина самок в выборке варьировалась от 5,7 до 8,8 см, а масса тела — от 1,9 до 7,9 г. Средние значения длины и массы тела рыб составили $7,3 \pm 0,04$ см и $4,3 \pm 0,06$ г соответственно. Возрастной состав самок в нерестовой части популяции был представлен рыбами в возрасте от 2+ до 5+, а значительную часть общего вылова (>90%) состави-

ли особи возрастных групп 2+ и 3+. В ячниках самок колюшки из губы Чупа широко представлена только одна размерная генерация созревающих ооцитов. Средняя АП самок составила 272 ± 6 икринок при индивидуальных колебаниях от 91 до 1017 икринок. Величина АП закономерно возрастала с увеличением возраста, длины и массы тела самок, однако характер взаимосвязи показателей различался. Связь АП с длиной тела рыбы может быть аппроксимирована степенным уравнением, а зависимость АП от массы тела описывается линейным уравнением (рисунок).

Коэффициент корреляции АП с массой тела ($r = 0,67$) был выше, чем с длиной ($r = 0,48$). Коэффициент зрелости у исследованных самок составил в среднем $24,6 \pm 0,3\%$. Средняя относительная плодовитость рыб составила $64 \pm 0,9$ икр./г при индивидуаль-



Зависимость абсолютной плодовитости (АП) от длины (*a*) и массы (*б*) тела колюшки

R^2 — коэффициент детерминации; n — объем выборки.

ных колебаниях 30–143 икр./г. Взаимосвязанных изменений величины ОП с увеличением размеров и массы тела рыб не обнаружено. Между мелкими рыбами возраста 2+ и более старшими особями (возраст 3+, 4+) отмечены достоверные отличия по величине АП и ОП ($p < 0,05$). Интересно отметить, что величина ОП была достоверно выше у мелких особей возраста 2+ по сравнению с рыбами других возрастов. У колюшки в пределах каждой возрастной группы наблюдалась высокая индивидуальная изменчивость особей по величине плодовитости, что отчасти связано со значительной вариабельностью рыб по массе тела. Так у самок возраста 3+, которые составляли 60% выборки, величины АП колебались от 123 до 1017 икринок, а значения ОП — от 30 до 143 икр./г.

Обсуждение результатов исследования

Трехиглая колюшка имеет широкий ареал и обитает в прибрежных морских и пресных водах северного полушария бассейнов Атлантического, Северного Ледовитого и Тихого океанов. У этого вида обнаружена высокая морфологическая изменчивость по числу боковых костных пластин на теле, в связи с чем выделяют три наиболее часто встречающиеся в ареале морфы — *trachurus*, *leiurus* и гибридную *semiarmatus* [7–9]. Как правило, морские и анадромные популяции колюшки представлены морфой *trachurus*, а пресноводные — *leiurus*. Известно, что трехиглая колюшка относится к порционнонерестующим рыбам [10–13]. Обычно самки откладывают в течение нерестового периода несколько порций икры, однако по экспериментальным данным самки колюшки могут нереститься в сезон 15 и более раз [9, 11]. В литературе по биологии колюшек прослеживаются различные методические подходы к изучению плодовитости самок. Одни авторы приводят данные по числу икринок старшей генерации, находящихся в яичниках или отложенных самкой в гнездо [14–18], другие подсчитывают количество икринок во всех генерациях, которые будут выметаны в течение нерестового сезона [19–21]. Это обстоятельство существенно ограничивает возможности сравнительного анализа плодовитости у рыб различных популяций. В нашем исследовании у беломорской колюшки в яичниках наблюдалась только одна генерация созревающих икринок, которая и соответствовала ее абсолютной плодовитости.

Первые данные о плодовитости колюшки из Белого моря (150–180 икринок) приводятся в работе А. Вебеля [3]. По сведениям К. А. Алтухова с соавторами [1], плодовитость беломорской колюшки в среднем составляет 100–110 икринок при колебаниях от 75 до 135. В материалах В. В. Кузнецова [5] плодовитость колюшки оказалась существенно выше и составила в среднем 322 икринки при индивидуальной изменчивости от 65 до 580 икринок. Ф. Б. Мухомедияров [2] приводит средние значения абсолютной и относительной плодовитости рыб не только для всей выборки ($n = 58$ экз.), но и для трех размерных групп самок. В его исследовании абсолютная плодовитость колюшки в среднем оказалась близка к сведениям В. В. Кузнецова [5] — 324 икринки (индивидуальные колебания 177–923) и возрастала с увеличением размеров и массы тела особей. Относительная плодовитость была выше у самых мелких самок по сравнению с остальными двумя размерными группами рыб. В материалах Т. С. Ивановой и соавторов [4] индивидуальная абсолютная плодовитость исследованных особей колюшки ($n = 30$ экз.) колебалась от 55 до 290 икринок и в среднем составила 165 икринок. Полученные в настоящем исследовании результаты по величине плодовитости у колюшки

Белого моря оказались ближе к данным, опубликованным в работах Ф. Б. Мухомедиярова [2] и В. В. Кузнецова [5].

Ниже приводятся литературные сведения по плодовитости анадромной (морской) формы колюшки из других частей ареала. Согласно данным В. Вундера [22], колюшка из р. Одер (Odra River) продуцирует 60–80 яиц, однако Дж. Ассем [10] подвергает сомнению эти сведения. У колюшки из р. Литл Кэмпбел (Little Campbell River, British Columbia) количество зрелых яиц составило в среднем 241 при индивидуальных колебаниях от 157 до 292 икринок [8]. Средняя плодовитость самок проходной колюшки из бассейна р. Матамек (Matamek River System, Quebec) составила 265 икринок при индивидуальной изменчивости от 120 до 515 [14]. Среднее количество яиц в первой кладке у анадромной колюшки из р. Наварро (Navarro River, California) составило 70 штук [17]. Количество икринок в одной кладке у колюшки из восточной части Балтийского моря варьировалось от 120 до 133 (индивидуальные колебания 32–441) [23]. В гонадах самок колюшки из рек Коль и Ухтолок (п-ов Камчатка) М. Ю. Пичугин и соавторы [19] выделяют от 2 до 4 генераций ооцитов, выметываемых в данном году. Число икринок в первой генерации у колюшек из указанных рек в среднем составило 403 и 478, а средняя АП — 1330 и 1051 икринок соответственно. У колюшки из рек Курильских островов в гонадах находилось от 1 до 3 размерных генераций ооцитов, а АП рыб составила около 700–900 икринок [24]. Сравнение всех приведенных выше данных свидетельствует о высокой изменчивости средних показателей величины кладок и абсолютной плодовитости у морских колюшек в пределах ареала. Плодовитость колюшки из Белого моря оказалась значительно ниже, чем у морской колюшки из рек Дальнего Востока.

Известно, что плодовитость рыб закономерно возрастает с увеличением длины и массы тела производителей [25]. Аналогичные сведения имеются в литературе и для трехиглой колюшки [8, 16, 18, 23, 26]. Д. Хаген [8] считал, что количество продуцируемых самкой колюшки яиц является главным образом функцией размера рыб. Р. Вуттон [18] показал, что количество выметанных яиц тесно скоррелировано с размерно-весовыми параметрами самок и привел регрессионные уравнения связей. Он также предположил, что высокая изменчивость величины плодовитости у колюшек различных морф и их гибридов объясняется, прежде всего, различиями в размерах исследованных рыб. Наши данные по беломорской колюшке подтверждают описанные в литературе закономерности об увеличении абсолютной плодовитости у более крупных самок.

Д. Хаген [8] в своей работе привел эмпирические данные ($n = 40$) по величине плодовитости у колюшки формы *trachurus* разной длины из р. Литл Кэмпбел (Канада).¹ Мы использовали эти данные для определения коэффициентов степенной функции, описывающей зависимость плодовитости от длины тела рыб. Далее мы сравнили это уравнение с аналогичным уравнением, полученным для колюшки из Белого моря. Оказалось, что характер изменчивости плодовитости в зависимости от длины тела рыб в сравниваемых популяциях достоверно не отличается.

В отношении особенностей полового цикла у колюшки Белого моря необходимо обратить внимание на следующие факты. В. В. Кузнецов [5] в краткой характеристике биологии размножения колюшки в Белом море подмечает, что у самок «все икринки, как правило, находятся на одной стадии зрелости» (с. 275). По данным Ф. Б. Мухоме-

¹ В работе Д. Хагена [8] приведена стандартная длина (SL) рыб. Данные по общей длине (TL) тела были получены путем умножения значений SL на коэффициент 1,166 [30].

диярова [2], в гонадах нерестовых самок «обычно встречаются овоциты двух типов: зрелые — крупные и зачаточные; последние дозреют только к будущей весне» (с. 460–461). Проведенные нами наблюдения подтверждают эти сведения — у всех исследованных самок большинство созревающих ооцитов в гонадах находятся на одинаковой стадии развития. По-видимому, можно согласиться с мнением Ф. Б. Мухомедиярова [2], что колюшка в Белом море откладывает икру только одной генерации. Как показывают литературные данные [2, 4] и собственные наблюдения, нерест у колюшки в Канда-лакшском заливе Белого моря непродолжительный и происходит обычно с середины июня по начало июля. Отнерестовавшие самки к середине июля отходят от берегов в открытое море и больше не встречаются в прибрежных уловах. Экспериментально Р. Вуттон [27, 28] показал, что на процесс продуцирования икры у колюшки и на количество нерестов в сезоне существенное влияние оказывает обеспеченность пищей. В 2006 г. в р. Ухтолок вследствие недостаточной обеспеченности пищей в преднерестовый период колюшки выметали лишь первую генерацию икры, хотя обычно в этом водоеме у самок наблюдается порционное икрометание [19]. Изменение числа икрометаний у порционно-нерестующих рыб в связи с разнообразием условий обитания в ареале известно и для других видов [29]. Дальнейшие исследования особенностей размножения трехиглой колюшки в бассейне Белого моря, а также факторов, определяющих его эффективность, позволят получить представление о продукционных возможностях этого вида в водоеме.

* * *

Работа выполнена при поддержке программы фундаментальных исследований РАН «Биологические ресурсы России: фундаментальные основы рационального использования».

Литература

1. Рыбы Белого моря / Алтухов К. А., Михайловская А. А., Мухомедияров Ф. Б., Надежин В. М., Новиков П. И., Паленичко З. Г. Петрозаводск, 1958. 162 с.
2. Мухомедияров Ф. Б. Трехиглая колюшка (*Gasterosteus aculeatus* L.) Кандалакшского залива Белого моря // Вопр. ихтиол. 1966. Т. 6, вып. 3 (40). С. 454–467.
3. Вебель А. Беломорская колюшка как объект промысла // За рыбную индустрию Севера. 1934. № 10. С. 176–188.
4. Иванова Т. С., Коробулин В. В., Полякова Н. А., Лайус Д. Л. Популяционные характеристики трехиглой колюшки района Керетского архипелага Кандалакшского залива Белого моря // Тез. докл. VIII научной сессии МБС СПбГУ. СПб., 2007. С. 23–25.
5. Кузнецов В. В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М.; Л., 1960. 322 с.
6. Плохинский Н. А. Биометрия. Новосибирск, 1961. 364 с.
7. Зюганов В. В. Семейство колюшковых (*Gasterosteidae*) мировой фауны. Л.: Наука, 1991. 261 с.
8. Hagen D. W. Isolating mechanisms in threespine sticklebacks (*Gasterosteus*) // J. Fish. Res. Board of Canada. 1967. Vol. 24, N 8. P. 1637–1692.
9. Wootton R. J. The biology of the sticklebacks. London, 1976. 387 p.
10. Assem J. van den. Territory in the three-spined sickleback *Gasterosteus aculeatus* L., an experimental study in intra-specific competition // Behaviour. 1967. Suppl. XVI. P. 1–164.

11. Baggerman B. An experimental study of the timing and migration in the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) // Archives Neerlandaises de Zoologie. 1957. Vol. 12. P. 105–318.
12. Sokolowska E., Kulczykowska E. Annual reproductive cycle in two free living populations of three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.): patterns of ovarian and testicular development // Oceanologia. 2006. Vol. 48, N 1. P. 103–124.
13. Wootton R. J. The inter-spawning interval of the female three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. // J. Zool. 1974. Vol. 172. P. 331–342.
14. Coad B. W., Power G. Observations on the ecology of lacustrine populations of the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L., 1758) in the Matamek river system, Quebec // Le Naturaliste Canadien. 1973. Vol. 100, N 5. P. 437–445.
15. FitzGerald G. J. The reproductive ecology and behaviour of three sympatric sticklebacks (Gasterosteidae) in saltmarsh // Biology of Behaviour. 1983. Vol. 8. P. 67–79.
16. Snyder R. J., Dingle H. Adaptive, genetically based differences in life history between estuary and freshwater threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.) // Canadian J. Zool. 1989. Vol. 67. P. 2448–2454.
17. Snyder R. J. Clutch size of anadromous and freshwater threespine sticklebacks: a reassessment // Canadian J. Zool. 1990. Vol. 68. P. 2027–2030.
18. Wootton R. J. Fecundity of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* (L.) // J. Fish. Biol. 1973. Vol. 5. P. 683–688.
19. Пичугин М. Ю., Павлов Д. С., Савваитова К. А. Жизненный цикл и структура популяций трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (сем. Gasterosteidae) в реках северо-западной Камчатки (на примере реки Ухтолок) // Вопр. ихтиол. 2008. Т. 48, № 2. С. 211–220.
20. Смирнов А. И. К биологии трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* L. // Докл. АН СССР. 1951. Т. 80, N 5. С. 837–840.
21. Sokolowska E., Skora K. E. Fecundity of ninespine stickleback (*Pungitius pungitius* L., 1758) in the Puck Bay // Acta Ichthyologica et Piscatoria. 2001. Vol. 31, N 1. P. 45–60.
22. Wunder W. Experimentelle Untersuchungen am dreistachligen stichling (*Gasterosteus aculeatus* L.) während der laichzeit // Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere. 1930. Vol. 16, N 3/4. S. 453–498.
23. Saat T., Turovski A. Three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. // Fishes of Estonia. Tallinn, 2003. P. 274–280.
24. Пичугин М. Ю., Сидоров Л. В., Гриценко О. Ф. Биологические и морфологические особенности трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* Курильских островов // Вопр. ихтиол. 2003. Т. 43, № 2. С. 169–177.
25. Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. М.: Изд-во «Пищевая промышленность», 1974. 448 с.
26. Moodie G. E. E. Morphology, life history, and ecology of unusual stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) in the Queen Charlotte Islands, Canada // Canadian J. Zool. 1972. Vol. 50, N 6. P. 721–732.
27. Wootton R. J. The effect of size of food ration on egg production in the female three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* L. // J. Fish. Biol. 1973. Vol. 5. P. 89–96.
28. Wootton R. J. Effect of food limitation during the breeding season on the size, body components and egg production of female sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) // J. An. Ecol. 1977. Vol. 46, N 3. P. 823–834.
29. Кошелев Б. В. Экология размножения рыб. М.: Изд-во Наука, 1984. 310 с.
30. Mullem P. J. van, Vlugt J. C. van der. On the age, growth and migration of anadromous stickleback *Gasterosteus aculeatus* L. investigated in mixed populations // Archives Neerlandaises de Zoologie. 1964. Vol. 16. S. 111–139.

Статья поступила в редакцию 9 июня 2011 г.