

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ДЕВЯТИИГЛОЙ КОЛЮШКИ *PUNGITIUS* *PUNGITIUS* (LINNAEUS, 1758) ЛОКАЛЬНОЙ ПОПУЛЯЦИИ РЕКИ УШАКОВКА

© 2011 Клевакин А.А., Логинов В.В., Морева О.А., Тарбеев М.Л.

Нижегородская лаборатория ФГНУ ГосНИОРХ, Федеральное агентство по рыболовству РФ,
Нижний Новгород, 603116, gosiiorh@list.ru

Поступила в редакцию 26.12.2010

В ихтиофауне Чебоксарского водохранилища и водоемов его бассейна в настоящее время насчитывается 21 инвазионный вид. Одним из натурализовавшихся видов является девятииглая колюшка *Pungitius pungitius* (L., 1758), которая образовала локальную популяцию в реке Ушаковка. Биология *P. pungitius* бассейна Чебоксарского водохранилища до настоящего времени не была описана. В данной статье отмечены биологические особенности *P. pungitius* популяции р. Ушаковка за период наблюдений с 2003 г. Выявлено, что за данный период произошли значительные изменения в распространении и численности *P. pungitius*, ее некоторых морфологических признаков. Особенно интересным является приспособленность *P. pungitius* к новым условиям обитания и ее выживаемость в аномальном по высокой температуре и по длительности засушливого периода лета 2010 г.

В целом *P. pungitius* благополучно натурализовалась в р. Ушаковка, но стабильность развития ее популяции подвергается воздействию внешних факторов: изменение гидрологических условий в связи с постройкой искусственных преград, изменение гидрохимического режима за счет стоков с асфальтового завода, пересыхание отдельных участков реки в маловодные и засушливые годы. Это обусловило наличие биологических особенностей *P. pungitius* популяции р. Ушаковка.

Ключевые слова: инвазионные виды, рыбы, популяции, девятииглая колюшка, Нижегородская область, река Ушаковка.

Введение

Создание каскада водохранилищ на р. Волге привело к структурным изменениям ихтиофауны – снизилась роль ценных видов и увеличилась доля мелкого частика. В числе прочих причин этому способствовала и экспансия чужеродных видов, среди которых натурализовались в основном не осваиваемые промыслом в условиях водохранилищ виды. Одним из них является *P. pungitius* (L., 1758). Несмотря на то, что данный вид становится обычным в водоемах Средней и Верхней Волги, многие стороны его экологии и биологии в

водохранилищах практически не изучены, а имеющиеся данные фрагментарны и не дают целостной картины. В данной статье рассматриваются различные аспекты биологии *P. pungitius* популяции р. Ушаковка бассейна Чебоксарского водохранилища.

Материал и методика

Исследования ихтиофауны р. Ушаковка проводились с 2003 по 2010 г. На всем протяжении реки исследования выполнялись в 2004 г. в ходе ведения кадастра малых рек Нижегородской области, а также в 2008 и 2010 гг. В течение 2010 г. наблюдения

велись ежемесячно, начиная с весеннего паводкового периода (6 апреля) и заканчивая становлением ледового режима на водоеме (22 ноября).

Ихтиологические исследования выполнялись по общепринятым методикам [Правдин, 1966; Зюганов, 1991; Дгебуадзе, 2001; Котляр, 2004].

Общий объем работ включал:

- посещения реки в разные годы – 17;
- обловы мальковой волокушей длиной 10 м и ячеей сетного полотна 4 мм – 51;
- лов сачком – при каждом посещении на всех участках реки;
- количество проанализированных рыб – 18424 экз.

Объем работ по *P. pungitius*:

- проанализировано рыб – 1901 экз.;
- индивидуальные промеры и взвешивание – 514 экз.;
- определение возраста рыб – 45 экз.;
- морфометрические измерения, просчет меристических признаков – 99 экз.;
- вскрытие рыб для определения половой принадлежности – 117 экз.;
- определение плодовитости рыб – 45 экз.;
- определение диаметра икринок – 39 экз.

Схема р. Ушаковки с указанием точек отбора проб приведена на рис. 1.

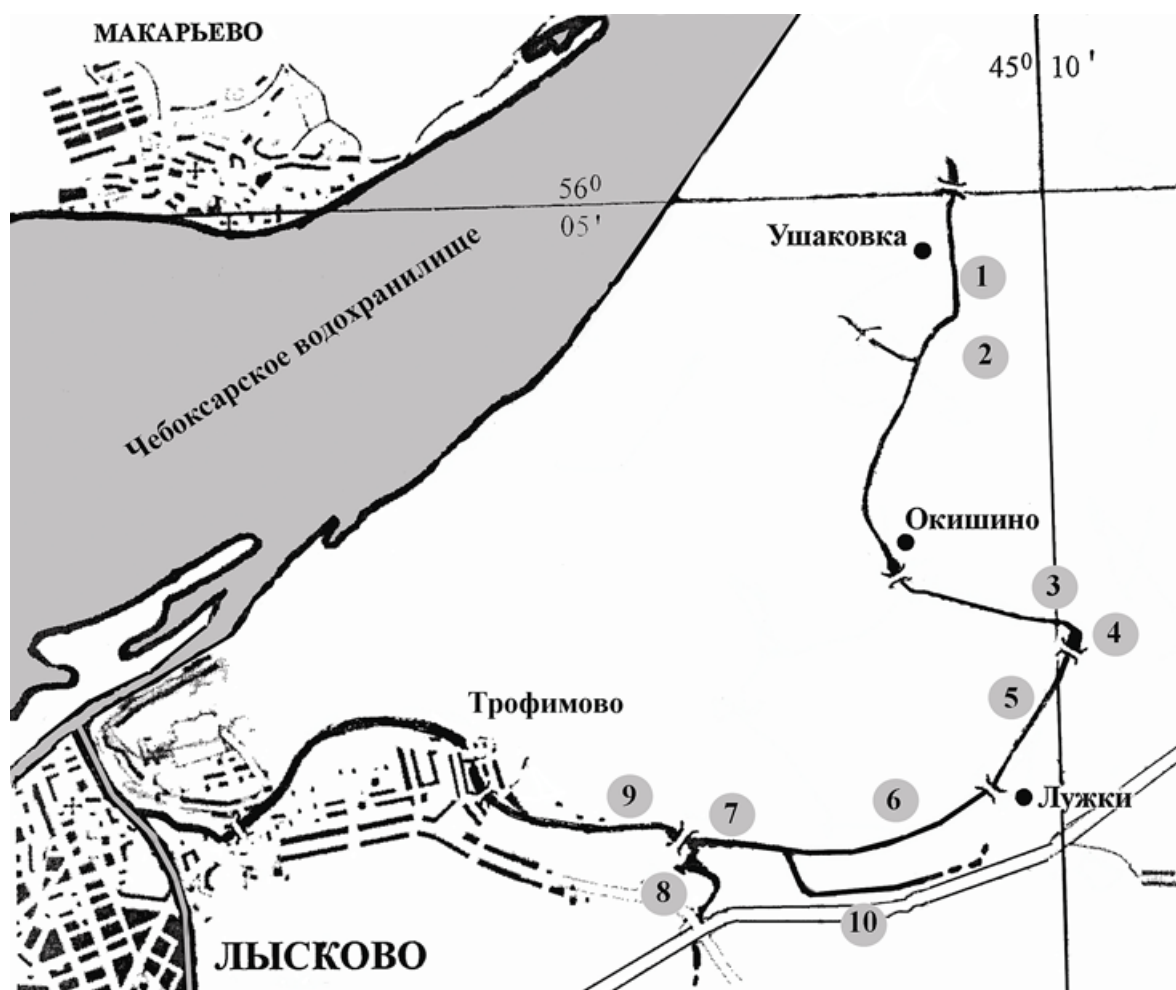


Рис. 1. Карта-схема реки Ушаковка.

● Места отбора проб: 1 – исток реки пересыхающего характера; 2 – остаточный водоем; 3 – зона подпора пруда; 4 – пруд; 5 – зона слива пруда; 6 – среднее течение (ручьевого тип); 7 – зона подпора основанием моста; 8 – омут на впадающем ручье (стоки асфальтового завода); 9 – нижнее течение реки (перепад уровня воды не менее 1.0 м после моста); 10 – ручей в среднем течении реки.

Ареал

Девятииглая колюшка – циркумполярный вид, встречается в морях, реках и озерах от бассейнов Северного, Балтийского, Белого и Баренцева морей в Европе, вдоль всего севера Сибири до Чукотки и Северной Америки [Атлас ..., 2003]. В настоящее время встречается на территории Самарской и Ульяновской областей и в Куйбышевском водохранилище [Евланов и др., 1998; Назаренко, Арефьев, 1998; Семенов, 2009]. В бассейне Чебоксарского водохранилища *P. pungitius* впервые отмечена в 2003 г. в р. Ушаковке и впадающем в нее ручье. Единичные особи обнаружены также в устьях р. Оки и р. Рахмы Нижегородской области, в большом количестве – в устьях ручьев овражного типа у населенных пунктов Шомиково и Пристань Шешкары Республики Чувашия. В список ихтиофауны водоемов Нижегородской области *P. pungitius* внесена Клевакиным А.А. с соавторами [2003]. В 2010 г. девятииглая колюшка обнаружена непосредственно в Чебоксарском водохранилище в районе г. Чебоксары. Сведения о наличии *P. pungitius* в ихтиофауне водоемов Республики Чувашия имеются в публикациях Шабалкина В.М. [2003] и Клевакина А.А. с соавторами [2005]. Анализ наших данных и литературных сведений позволяет констатировать расширение ареала *P. pungitius*, который в настоящее время захватывает территории Средней и Верхней Волги.

Характеристика реки Ушаковка

Река Ушаковка является правым притоком 3-го порядка Чебоксарского водохранилища. Впадает в р. Валава в черте г. Лысково Нижегородской области. Длина Ушаковки 13 км. Площадь водосбора составляет 39.2 км². Количество притоков длиной менее 10 км – 2, количество прудов на водосборной площади – 2 [Охрана и рациональное использование ..., 1985].

Несмотря на небольшие размеры реки, по гидрологическим условиям и составу ихтиофауны в ней четко выражены 4 участка [Анучин и др., 2009]:

- истоки реки ручьевого характера длиной около 4 км, шириной 0.5–0.7 м, глубиной до 0.2 м, скорость течения 0.4–0.5 м/сек. Берега и русло реки глинистые, высотой до 0.5 м. Местность всхолмленная, залесенная и заовраженная, имеются остаточные водоемы. В маловодные и засушливые годы верховья реки пересыхают;
- пруд площадью около 70 га с зоной подпора. Участок р. Ушаковка в зоне подпора пруда представляет собой сильно заиленный, закустаренный, заросший водной растительностью водоток шириной до 10 м и глубиной до 2.0 м, течение практически отсутствует;
- средний участок от пруда до моста с разнообразными биотопами. Ниже пруда река вновь приобретает маловодный ручьевого характер. На этом участке река протекает в чашеобразной долине, покрытой густым кустарником. Далее характер долины реки меняется на луговой, кустарник сменяется отдельно стоящими деревьями ивы. Глубина реки на этом участке 0.2–0.5 м, скорость течения до 1.0 м/с, грунт плотный глинистый или представлен заиленными песками. Еще ниже русло теряется в болотистой местности, сплошь покрытой кустарником и осокой. Берега в узких местах с повисшими корнями кустов и трав. Течение замедленное. В зоне подпора основанием моста русло реки имеет ширину 4–5 м, глубину до 1.5–2.0 м. Берега обрывистые, крутые, высотой до 3 м, местами заросшие кустарником. Течение практически отсутствует, русло реки заросшее, грунт илистый, мощность отложений до 0.5 м. На данном участке в реку впадает небольшой

ручей с омутом размером около 0.1 га и глубиной до 3 м, образованным стоками вод с асфальтового завода. Поступление данных вод и подпор реки основанием моста образуют расширение реки до 20 м и глубиной до 1.5 м;

- нижнее течение реки представлено участком ниже моста. Перепад уровня воды, образованный укреплением ложа реки камнями, достигает 1.0–1.5 в многоводные годы. Далее река протекает в трапециидальной котловине с крутыми берегами высотой до 5 м, местами заросшими тростником и ивняком. Ширина реки 3–5 м, глубина – 0.7–2.0 м, грунты русла глинистые, сильно заиленные.

Устьевой участок расположен в черте г. Лысково и пригорода Трофимово, сильно закоряжен и завален бытовым мусором. Непосредственно устье – это зона подпора Чебоксарского водохранилища на слиянии рек Сундовик, Валава и Ушаковка.

Исследованный ручей впадает в р. Ушаковка на участке ее среднего течения. Верховья ручья преобразовались в придорожную сточную канаву. Ниже он приобретает типичный ручьевогой характер с усиленным водообменном у трубы перепуска воды через проселочную дорогу и развитой поймой. Зарастаемость ручья водной растительностью достигает 100%. На всем протяжении ручей заустарен. В маловодные и засушливые годы ручей на отдельных участках пересыхает или же его сток становится минимальным.

В р. Ушаковка поступают стоки с ручья в равнинном слегка заболоченном участке среднего течения реки, часть которого является придорожной канавой, и с ручья, впадающего в реку перед мостом, в который поступают стоки с асфальтового завода. Они определяют химический состав воды, который резко различается на протяжении реки от верхнего к нижнему участкам (табл. 1).

Таблица 1. Гидрохимическая характеристика реки Ушаковка

Показатели	Участок реки		
	Верхний	Средний	Нижний
рН	7.3	6.8	8.0
Взвешенные в-ва, мг/дм ³	0.01	4.4	14.2
Цветность, градусы	18.0	62.5	74.0
Минеральный азот, мг/дм ³	0.01	0.32	1.28
Фосфор общий, мг/дм ³	0.010	0.047	2.020
Бихроматная окисляемость, мг O ₂ /дм ³	25.8	17.0	50.3
Жесткость, мг-экв/дм ³	7.0	6.2	4.2
Минерализация, мг/дм ³	519.3	540.8	393.8
Классификация [по: Алекин, 1970]	C _{III-0,52} ^{Ca-7,0}	C _{I-0,62} ^{Ca-6,2}	C _{III-0,39} ^{Mg-4,2}

Под влиянием разбавления воды реки низкоминерализованными болотными водами ручья в среднем участке реки снижается жесткость и минерализация воды. При этом изменяется тип воды с III на I. Еще ниже по течению реки происходит изменение группы воды с кальциевой на магниевую. В результате загрязнения

реки сбросами асфальтового завода возрастает количество взвешенных веществ, рН меняется на более щелочную, возрастает цветность воды. Под влиянием органического загрязнения увеличивается содержание минерального азота, общего фосфора, а также органических веществ.

По классификации Китаева С.П. [2007] трофический статус р. Ушаковка по среднему содержанию хлорофилла *a* (2.08 мг/м³) в вегетационный период 2010 г. может быть оценен как олиготрофный.

Ихтиофауна реки Ушаковка

В составе ихтиофауны р. Ушаковка отмечено 12 видов, относящихся к 4 отрядам и 7 семействам рыб. В таксономическом плане ихтиофауна такой небольшой реки как Ушаковка (длина 13 км) довольно разнообразна и представлена не только жилыми, но и чужеродными видами – ротаном *Percottus glenii* (Dybowski, 1877) и девятииглой колюшкой *P. pungitius* (L., 1758). На всем протяжении реки обитает только *P. glenii*. Список видов рыб приведен ниже:

Сем. Esocidae – щуковые

1. *Esox lucius* (Linnaeus, 1758)
– обыкновенная щука;

Сем. Cyprinidae – карповые

2. *Carassius auratus* (Linnaeus, 1758)
– азиатско-европейский карась;

3. *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758)
– обыкновенный пескарь;

4. *Leucaspius delineatus* (Heckel, 1843) – обыкновенная верховка;

5. *Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758)
– язь;

6. *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758)
– плотва;

Сем. Balitoridae – балиторы

7. *Barbatula barbatula* (Linnaeus, 1758) – усатый голец;

Сем. Cobitidae – вьюновые

8. *Cobitis taenia* (Linnaeus, 1758)
– обыкновенная щиповка;

9. *Cobitis melanoleuca* (Nichols, 1925)
– сибирская щиповка;

Сем. Gasterosteidae – колюшковые

10. *P. pungitius* (Linnaeus, 1758)
– девятииглая колюшка;

Сем. Percidae – окуневые

11. *Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758)
– речной окунь;

Сем. Eleotrididae – головешковые

12. *P. glenii* (Dybowski, 1877)
– головешка-ротан.

Видовое разнообразие ихтиофауны на различных участках р. Ушаковка зависит от их гидрологических особенностей и наличия технических искусственных сооружений. В истоке реки (точка 1, здесь и далее по рис. 1), имеющем ручьевой, пересыхающий в маловодные годы характер, рыб в меженный период не обнаружено. Однако, наличие *P. glenii* в небольшом остаточном водоеме (точка 2) свидетельствует о возможности его захода в верховья реки в весенний паводковый период.

В пруду и зоне подпора пруда (точки 3, 4) рыбное население насчитывает 4–5 видов, основу составляют лимнофильные озерно-прудовые виды. Ядро ихтиофауны состоит из *P. glenii* и *L. delineatus* – их доля в общей численности рыб составляет 98%.

На вышеперечисленных участках р. Ушаковка *P. pungitius* не встречается, ее распространению вверх по течению реки препятствует плотина пруда.

В среднем течении реки (точки 5–8) в структуре ихтиофауны насчитывается 7 видов – *E. lucius*, *C. auratus*, *G. gobio*, *L. delineatus*, *B. barbatula*, *P. pungitius*, *P. glenii*. Перепад уровня воды, образованный основанием моста, препятствует заходу других видов рыб из основного водотока – р. Валавы и из Чебоксарского водохранилища. В зоне подпора моста наиболее часто встречаются *E. lucius*, *L. delineatus* и *B. barbatula*, а *P. pungitius* в меженный период отмечена лишь однажды. По численности преобладает *L. delineatus* (97.2%), что обеспечивается ее высокой концентрацией (154572 экз./га) в омуте на рядом впадающем ручье (точка 8). В омуте, образованном стоками асфальтового завода, кроме *L. delineatus* отмечены лишь *E. lucius* и *P. glenii*. В среднем течении р. Ушаковки *P. pungitius* постоянно обитает на проточном участке ручьевого характера (точка 6). Средняя численность составляет 3559 экз./га (84.3% от общей численности). Из других видов рыб на данном участке реки часто встречается лишь реофильный вид *B. barbatula*.

Таблица 2. Численность (экз./га) и встречаемость (ед.) рыб на разных участках реки Ушаковка (осредненные данные за 2003–2010 гг.)

Вид	Участки реки (по рис. 1)																					
	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10			
	экз/га	ед.	экз/га	ед.	экз/га	ед.	экз/га	ед.	экз/га	ед.	экз/га	ед.	экз/га	ед.	экз/га	ед.	экз/га	ед.	экз/га	ед.		
<i>Percottus glenii</i>			4325	1.00	11250	0.50	7552	1.00	5000	1.00	625	0.33	2270	0.25	4167	0.50	551	0.45	1592	0.82		
<i>Carassius auratus</i>					5625	1.00	365	1.00	1250	0.50												
<i>Leucaspis delineatus</i>					14271	1.00	8125	1.00	1250	0.50			64801	0.83	154572	1.00	154838	0.91				
<i>Barbatula barbatula</i>					1042	0.50					764	0.50	15448	0.75			3867	0.64				
<i>Esox lucius</i>							52	1.0			417	0.17	313	0.92	208	0.50	607	0.73				
<i>Pungitius pungitius</i>													3559	1.00	1625	0.08			31334	0.36	59088	1.00
<i>Gobio gobio</i>														294	0.67			5984	0.64			
<i>Leuciscus idus</i>																	7500	0.09				
<i>Rutilus rutilus</i>																	2458	0.18				
<i>Perca fluviatilis</i>																	3407	0.18				
<i>Cobitis taenia</i>																	1750	0.09				
<i>Cobitis melanoleuca</i>																	278	0.09				
Всего: экз./га	0		4325		26042		16094		6250		4222		66677		156759		161049		60391			
экз.	0		109		250		309		10		59		9453		1456		5209		1569			
посещений	2		1		2		1		2		6		12		2		11		11			

Наибольшее разнообразие рыбного населения (11 видов) наблюдается в нижнем течении р. Ушаковка (точка 9). Оно обеспечено в дополнение к вышеприведенным видам редким (встречаемость 0.09–0.18) заходом в многоводные годы рыб из р. Валавы (Чебоксарского водохранилища) – *L. idus*, *R. rutilus*, *C. taenia*, *C. melanoleuca*, *P. fluviatilis*. Высокая численность (154838 экз./га или 96.1% от общей) и встречаемость (0.91) на данном участке реки характерна для *L. delineatus*. Довольно высокая численность *P. pungitius* (в среднем 41000 экз./га), но встречается она не часто – коэффициент 0.36 (табл. 2).

В ручье (точка 10) с небольшими оводненными понижениями поймы и участком придорожной сточной канавы встречается лишь *P. pungitius* и *P. glenii*. Место обитания *P. pungitius* приурочено к району с усиленным водообменом у трубы перепуска воды через проселочную дорогу, а *P. glenii* обитает в основном в сточной канаве. В настоящее время в ручье отмечена

самая высокая среднемноголетняя численность *P. pungitius* – 59088 экз./га.

Таким образом, *P. pungitius* в реке Ушаковка предпочитает биотопы с сильной проточностью и наличием затишных участков с водной растительностью, но избегает слабопроточные и загрязненные участки. В многолетней динамике распространения *P. pungitius* в р. Ушаковка произошли значительные изменения. В настоящее время ее основные концентрации находятся в ручье части среднего течения реки и впадающем на данном участке ручье, что объясняется благоприятными условиями нереста и нагула, характеризующимися хорошей прогреваемостью мелководий, развитием растительности и наличием проточности. Численность *P. pungitius* в ручье в 2008–2010 гг. по сравнению с 2003–2006 гг. увеличилась с 7500 до 70552 экз./га, а в среднем течении реки изменилась незначительно. В то же время, ее концентрация в нижнем течении реки снизилась с 40972 до 303 экз./га (рис. 2).

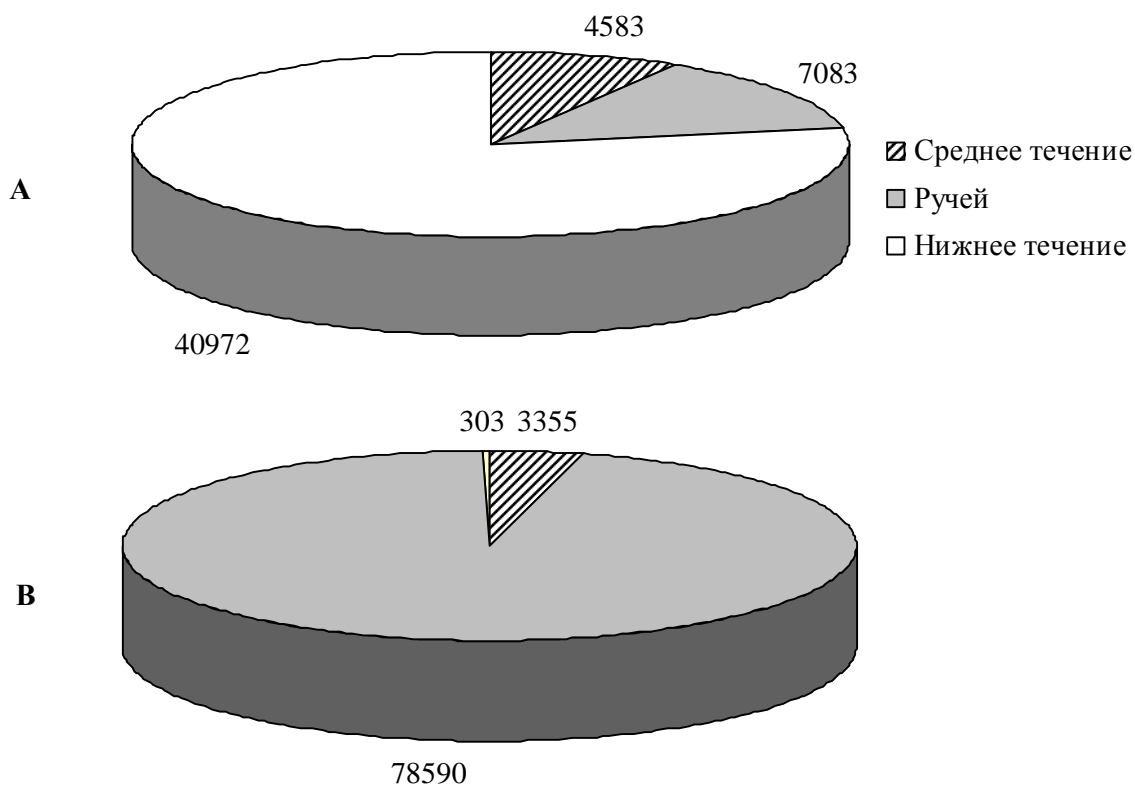


Рис. 2. Численность *P. pungitius* на разных участках ручья реки Ушаковка, экз./га: А – 2003–2006 гг.; В – 2008–2010 гг.

Динамика численности *P. pungitius* в ручье р. Ушаковка в течение аномального по температурному режиму 2010 г.

В течение 2010 засушливого года прослежена динамика численности сеголетков и особей старших возрастов *P. pungitius* в ручье среднего течения р. Ушаковка.

В короткий по продолжительности весенний паводковый период колюшка на исследованном участке не отмечена. После прохождения паводка произошла миграция колюшки с мест зимовки на прогреваемые мелководные участки

(в ручье и оводненных понижениях ее поймы численность составляла 19700 экз./га), а потом ее перераспределение по нерестовым участкам. В период нереста численность половозрелых особей снизилась и в дальнейшем не превышала 3330 экз./га. К зимовке ее численность составляла 2500 экз./га. Для сравнения отметим, что в отдельные годы (02.09.2004, 23.11.2005) численность взрослых особей колюшки в реке Ушаковка поздней осенью достигала 6850–10427 экз./га. Динамика численности колюшки показана на рис. 3.

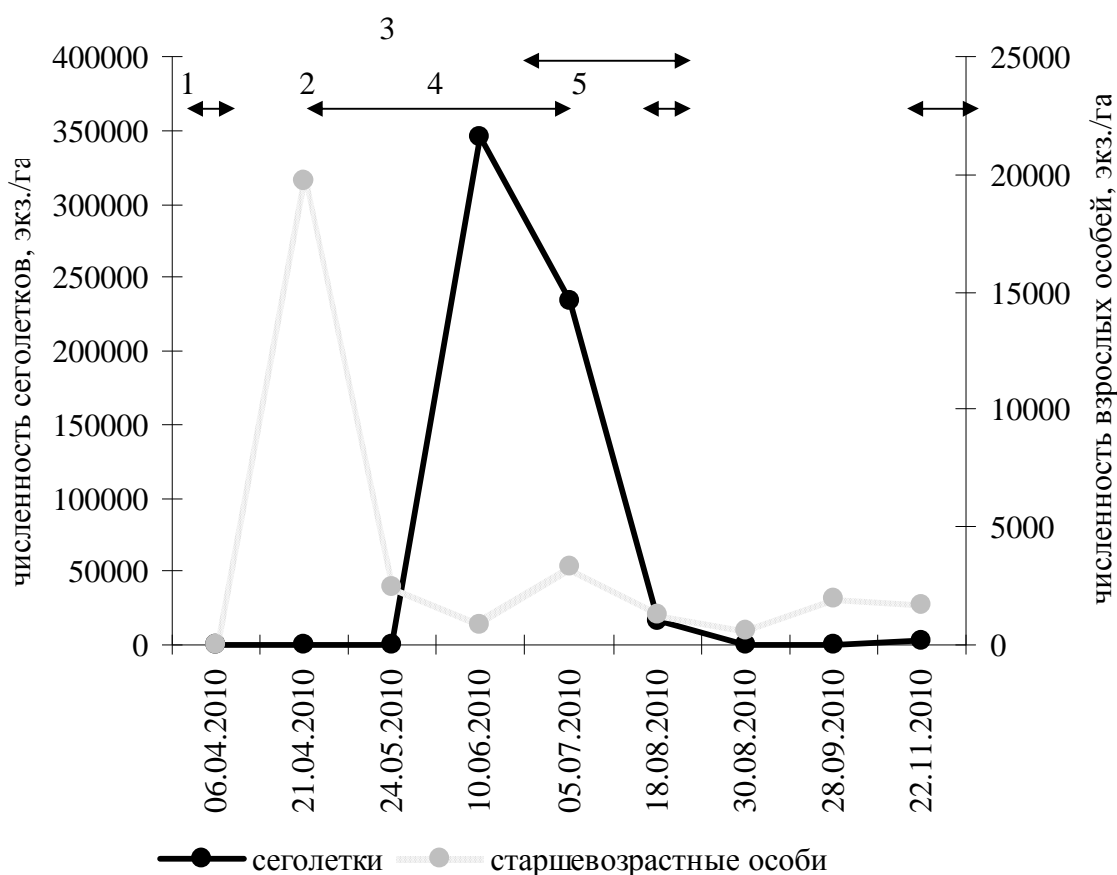


Рис. 3. Динамика численности сеголетков и старшевозрастных особей *P. pungitius* в ручье, экз./га: 1 – паводок; 2 – период нереста; 3 – засушливый период; 4 – период пересохшего русла ручья; 5 – период ледовой стагнации.

Молодь колюшки размером 13–25 мм уже к 10 июня достигла значительной численности (345000 экз./га). Это было обеспечено исключительно благоприятными условиями нереста, характеризующимися хорошей прогреваемостью мелководий,

развитием растительности и наличием проточности. Однако в дальнейшем длительная засуха привела к отшнуровыванию, а затем пересыханию мелководных участков собственно ручья и пойменных водоемов, что привело к резкому снижению

численности молоди до 16250 экз./га (18.08.2010). К зимнему периоду сохранилось лишь 1250 сеголетков на гектар площади (33.3% от общей численности рыб). Для сравнения: 02.09.2004 г. сеголетков колюшки насчитывалось 43100 экз./га (86.3%), 23.11.2005 – 62500 экз./га (85.7%).

Такую динамику численности молоди колюшки авторы связывают с негативным воздействием аномального по жаре лета 2010 г. и в меньшей степени с естественной смертностью рыб (средними значениями смертности) по следующим признакам:

- резким (в 14 раз) снижением численности молоди за короткий период времени;
- низкой численностью сеголетков осенью по сравнению с ее значениями в предыдущие годы;

- ненормальным соотношением уровня пополнения и репродуктивной части в короткоцикловой популяции колюшки.

Значительно большую выживаемость колюшки старших возрастов можно объяснить наличием закрепленного в предшествующие годы миграционного инстинкта по схеме «нерест – нагул – зимовка – нерест», концентрацией ее на более глубоких участках.

Подтверждением особенностей динамики численности пополнения и репродуктивной части популяции колюшки р. Ушаковка в 2010 г. являются данные по размерному составу общих уловов (рис. 4).

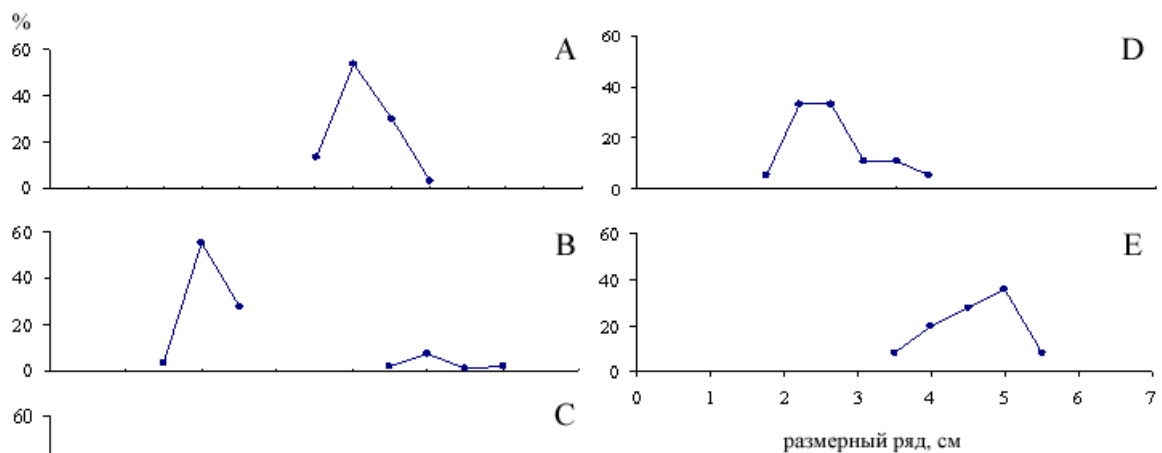


Рис. 4. Размерный состав уловов *P. pungitius* в 2010 г., %: А – 21.IV. (n=67); В – 10.VI. (n=95); С – 5.VII. (n=103); D – 18.VIII (n=18); E – 22.XI (n=25).

Кривые А и Е (периоды перед нерестом и подледный) схожи по амплитуде колебаний размеров рыб, но антогоничны по распределению рыб в размерных классах. Преднерестовая размерная структура уловов колюшки характерна для стабильно развивающейся популяции рыб. Пополнение нерестового стада за

счет поколения предыдущего года (размерные классы 31–35 и 36–40 мм) составляет 70% от общей численности, доля рыб старших возрастов – 30%. Предзимняя размерная структура уловов характеризуется прямо противоположными значениями в соотношении сеголетков и рыб старших возрастов (доля молоди 33.3%,

остальных рыб – 67.7%). Эти же графические кривые (А, Е) позволяют констатировать еще две биологические особенности колюшки р. Ушаковка. Минимальная длина рыб (ad) в преднерестовый и предзимний периоды составляет не менее 30 мм, максимальные – не превышают 55 мм (2–3-летние особи). Такая амплитуда колебаний длины тела колюшки ранней весной или поздней осенью отмечена и в многолетнем аспекте.

В нерестовый период в размерной структуре уловов колюшки встречались единичные особи длиной до 62 мм (кривая В), но в дальнейшем (кривые С, D, Е) они не были отмечены, как и на других участках р. Ушаковка. Отдельные особи подобных размеров выживают до следующего нерестового цикла, но в целом по данным за 2003–2010 гг. колюшка с длиной тела более 60 мм встречалась крайне редко. По нашему мнению, особи колюшки, относящейся к короткоцикловым видам, в трех- – четырехлетнем возрасте погибают.

Рост *P. pungitius*

Максимальная длина тела *P. pungitius* достигает 9 см. Продолжительность жизни до 5 лет, но в большинстве популяций – 2–3 года [Зюганов, 1991]. В р. Ушаковка максимальные зарегистрированные размеры *P. pungitius* за

период с 2003 г. достигали 6.3 см (ad), масса – 3.6 г.

Линейные размеры проанализированных 180 экз. *P. pungitius* колебались в пределах 2.5–6.3 см (ad), масса – в пределах 0.19–3.6 г. Зависимость длина–масса аппроксимируется уравнением степенной функции:

$$W = 0.0085 \times L^{3.3} \quad (1)$$

$$(R^2 = 0.96; p < 0.0001),$$

где W – масса рыбы, г; L – длина тела (ad), см.

Для данного стада характерна положительная аллометрия в возрастании масс по отношению к длине тела (показатель степени в уравнении имеет значение выше 3), что характерно для большинства водных животных [Винберг, 1971].

Данные по размерно-возрастной характеристике *P. pungitius* популяции р. Ушаковка ограничены и позволяют судить о показателях только особей одного и двух лет жизни. Учитывая крайне редкую встречаемость особей крупных размеров (5.8–6.3 см), можно предположить, что цикл развития *P. pungitius* в популяции р. Ушаковка ограничивается тремя годами (возраст 2+) и лишь отдельные особи способны доживать до четырехлетнего возраста. В таблице 3 приведены сведения по росту *P. pungitius*.

Таблица 3. Средняя длина тела (ad, см) *P. pungitius* в популяции реки Ушаковка

Год исследований	n	Возраст	
		0+	1+
02.09.2004	30	3.35±0.541	4.53±0.650
22.11.2010	15	3.64±0.167	4.43±0.142

В течение 2010 г. была прослежена динамика роста сеголетков *P. pungitius*. Ранней весной годовики пополнения 2009 г. имели среднюю длину 3.71 см и массу 0.75 г. В июне – июле средние значения длины тела молоди рыб

изменялись незначительно за счет пополнения стада молодью новых генераций. В предзимний период сеголетки поколения 2010 г. достигли, соответственно, размеров 3.64 см и массы 0.60 г (табл. 4).

Таблица 4. Размерно-массовая характеристика сеголетков и годовиков *P. pungitius* реки Ушаковка в течение 2010 г.

Показатель	Дата									
	Годовики		Сеголетки							
	21.04		10.06		05.07		18.08		22.11	
	L	W	L	W	L	W	L	W	L	W
п, экз.	44		81		82		14		5	
M	3.71	0.75	1.95	0.12	2.14	0.15	2.51	0.22	3.64	0.60
m	0.204	0.126	0.221	0.050	0.321	0.066	0.374	0.089	0.167	0.099
L _{min} , см	3.3		1.3		1.3		1.7		3.5	
L _{max} , см	4.0		2.5		3.0		3.2		3.9	

Примечание: L – длина, см; W – масса, г; M – среднее значение; m – ошибка средней

Плодовитость *P. pungitius*

Половой зрелости *P. pungitius* р. Ушаковка достигает на второе лето после рождения. По результатам вскрытия в начале сентября сеголетков длиной 17–28 мм (ad) у 22 особей были явно выражены половые продукты на 3 стадии развития и у 4 особей (17%) пол не был определен. В предзимний период все сеголетки длиной 26–40 мм и годовики ранней весной (поколение предыдущего года) длиной не менее 33 мм становятся половозрелыми, причем среди впервые нерестующих рыб преобладают самцы.

Количество самок и самцов в популяции *P. pungitius* р. Ушаковки составляет соответственно 48.7% и 51.3% (n = 158). Данное соотношение

сохраняется и непосредственно в нерестовый период (n = 107). Однако, оно может варьировать, так в 2008 г. количество самок достигало 59.0% при общей выборке 39 экз. рыб, а в 2010 г. при аналогичном размахе колебаний длины тела – 46.7% (выборка 45 экз.). Для сравнения: в популяции *P. pungitius* Куйбышевского водохранилища также отмечено небольшое преобладание самцов – 56,9% [Семенов, 2009].

У колюшки р. Ушаковка, видимо, выражен половой диморфизм (данных по размерно-возрастной структуре недостаточно). Большее количество самок характерно для особей крупных размеров, а самцов – мелких размеров (табл. 5).

Таблица 5. Соотношение самок и самцов в популяции *P. pungitius* реки Ушаковка, %

Пол	Длина тела (ad), см					
	2.6–3.0	3.1–4.0	4.1–5.0	5.1–6.0	6.1–6.3	n
Самки	33	38	49	90	100	77
Самцы	67	62	51	10	0	81
Всего, экз.	6	73	56	20	3	158

Колюшка относится к порционно нерестующим видам. Порционный нерест бывает в апреле-июле в зависимости от географической широты [Атлас ..., 2003]. В р. Ушаковка в 2010 г. нерест *P. pungitius* начался 21 апреля при температуре воды 10.8–11.1°C и закончился 5 июля; период нереста оценивался по первой и последней встреченной особи самки с текучими половыми продуктами.

Плодовитость *P. pungitius* приводится по наблюдениям за 2004, 2008 и 2010 гг. При оценке плодовитости учитывались только крупные икринки желто-оранжевого цвета, выметываемые в соответствии с определением за один порционный нерест (старшая генерация). Плодовитость колебалась от 53 до 480 икринок (табл. 6). Диаметр икринок колебался от 0.8 до 1.8 мм (табл. 7).

Таблица 6. Плодовитость *P. pungitius* реки Ушаковка

Размеры рыб (ad), см	n	Среднее количество ооцитов, шт.			
		Крупные	Средние	Мелкие	Всего
3.6–4.0	9	81	184	408	673
4.1–4.5	5	99	319	815	1232
4.6–5.0	12	175	344	1270	1788
5.1–5.5	10	215	533	1737	2485
5.6–6.0	6	324	716	1693	2733
6.1–6.3	3	362	1199	1493	3053
Среднее		185±15.0	394±41.3	1241±125.2	1821±158.8

Таблица 7. Средние размеры ооцитов *P. pungitius* реки Ушаковка

Размеры рыб (ad), см	n	Средние размеры ооцитов, мм		
		Крупные	Средние	Мелкие
3.6–4.0	5	1.25	0.66	0.29
4.1–4.5	4	1.35	0.61	0.23
4.6–5.0	11	1.26	0.62	0.30
5.1–5.5	10	1.23	0.58	0.29
5.6–6.0	5	1.38	0.66	0.30
6.1–6.3	3	1.29	0.65	0.27
Среднее		1.28±0.215	0.62±0.106	0.29±0.095

Нами также просчитывались ооциты средних и мелких размеров. Ооцитов средних размеров насчитывалось от 60 до 1198 штук, мелкие ооциты присутствовали в количестве от 267 до 3736 штук (табл. 6, 7). С нашей точки зрения средние и мелкие ооциты можно было бы отнести к предполагаемым

генерациям второй и третьей, но данное предположение еще требует дальнейшей проверки.

Собранный материал позволил выявить некоторые корреляционные зависимости, статистически достоверно аппроксимируемые линейными уравнениями:

Масса гонад – длина тела:

$$W = 0.182 * L - 0.646 \quad (2)$$

$$(R^2 = 0.76, p < 0.0001),$$

где W – масса гонад, г.; L – длина тела (ad), см;

Плодовитость – длина тела:

$$X = 132.51 * L - 466.01 \quad (3)$$

$$(R^2 = 0.71, p < 0.0001),$$

где X – плодовитость, штук; L – длина тела (ad), см;

Плодовитость – масса тела самки:

$$X = 119.72 * W - 18.59 \quad (4)$$

$$(R^2 = 0.81, p < 0.0001),$$

где X – плодовитость, штук, W – масса тела самки, г.

Полученные данные по плодовитости *P. pungitius* р. Ушаковка значительно расходятся со сведениями по Куйбышевскому водохранилищу. Здесь абсолютная индивидуальная плодовитость *P. pungitius* аналогичных размеров колебалась от 82 до 163 икринок, при этом диаметр икринок был намного меньше – 0.7–0.9 мм [Семенов, 2009]. По «Атласу пресноводных рыб России» [2003] самки *P. pungitius* откладывают икру порциями по 60–160 икринок, а общая плодовитость составляет 350–960 икринок.

Вышеприведенная информация указывает на то, что *P. pungitius* в р. Ушаковка Нижегородской области успешно натурализовалась, здесь сложились благоприятные условия для ее размножения.

Внутривидовая изменчивость *P. pungitius*

В популяционных исследованиях для решения как теоретических, так и практических задач, по-прежнему острой остается проблема оценки природы наблюдаемого фенотипического разнообразия [Тимофеев-Ресовский, Глотов, Яблоков, 1973; Животовский, 1984; Глотов, 1983, Глотов, Тараканов, 1985; Яблоков, 1987; Столбунова, 2005]. Развитие фенетических исследований благотворно сказывается на решении многих проблем в изучении феногеографии вида, современной практической и теоретической систематики и увеличении значимости морфофизиологических исследований в зоологии и ботанике [Яблоков, 1987].

В связи с этим морфологическая характеристика и внутривидовая фенотипическая изменчивость вида *P. pungitius*, расселяющегося в бассейнах малых рек, представляют интерес с точки зрения популяционной экологии.

Морфологические признаки *P. pungitius* р. Ушаковка были описаны Клевакиным А.А. [2005]. Средние значения пластических и меристических признаков *P. pungitius* не выходили за пределы значений номинативного вида [Атлас ..., 2003], но у одной особи (6.7% общей выборки) в анальном плавнике насчитывалось 12 ветвистых лучей.

В 2010 г. из 99 просмотренных особей у 11 (11.1%) отмечены аномалии в строении анального и спинного плавника, в том числе у 10 экз. (10.1%) – по количеству лучей. Аномалии отмечены только у впервые нерестующих особей длиной 3.7–4.9 см (табл. 8).

Таблица 8. Аномалии в строении спинного (D) и анального (A) плавников *P. pungitius* реки Ушаковка

Дата	№	L, см	Пол	D	A	Примечание
02.09.2004	6	4.2	♂	X 11	I-12	
21.04.2010	7	4.1	♀	XI 9	II-7	Второй колючий луч в A искривлен
21.04.2010	20	3.8	♀	X 10	I-6	
21.04.2010	28	3.7	♀	XI 10	I-6	
21.04.2010	38	3.7		IX 13	I-10	
21.04.2010	42	3.7		X 11	I-7-1	Последний луч в A отделен
21.04.2010	45	4.1		X 13	I-10	
21.04.2010	47	4.0		X 13	I-11	
10.06.2010	4	4.9	♀	X 10	I-10	Лучи в D искривлены
05.07.2010	3	4.2	♂	XII 7	I-2-1	Последний луч в A отделен
05.07.2010	4	4.0	♂	X 8	I-7-1	Последний луч в A отделен
22.11.2010	4	3.7	♀	XII 9	II-6	Второй колючий луч в A короткий

Примечание: жирным шрифтом выделены значения признаков, выходящие за пределы крайних значений номинативного вида; № – порядковый номер исследованной особи

Примеры аномального строения анального плавника *P. pungitius* р. Ушаковка показаны на рис. 5.

Средние значения количества

лучей в анальном и спинном плавниках *P. pungitius* р. Ушаковка по данным 2004 (n=15 экз.) и 2010 гг. (n=49 экз.) представлены в таблице 9.

Таблица 9. Количество лучей в спинном (D) и анальном (A) плавниках *P. Pungitius* реки Ушаковка

Признаки	n	M±m	min	max	σ^2	σ
02.09.2004						
Число ветвистых лучей в A	15	9.9±0.06	9	12	0.69	0.83
Число колючих лучей в D		9.8±0.10	9	10	0.17	0.41
Число ветвистых лучей в D		10.9±0.11	10	12	0.20	0.45
21.04.2010						
Число ветвистых лучей в A	49	9.5±0.16	6	11	1.37	1.17
Число колючих лучей в D		9.9±0.07	9	11	0.75	0.86
Число ветвистых лучей в D		10.5±0.12	8	13	0.28	0.53

Примечание: M – среднее значение; m – ошибка средней; σ – дисперсия; σ^2 – стандартное отклонение

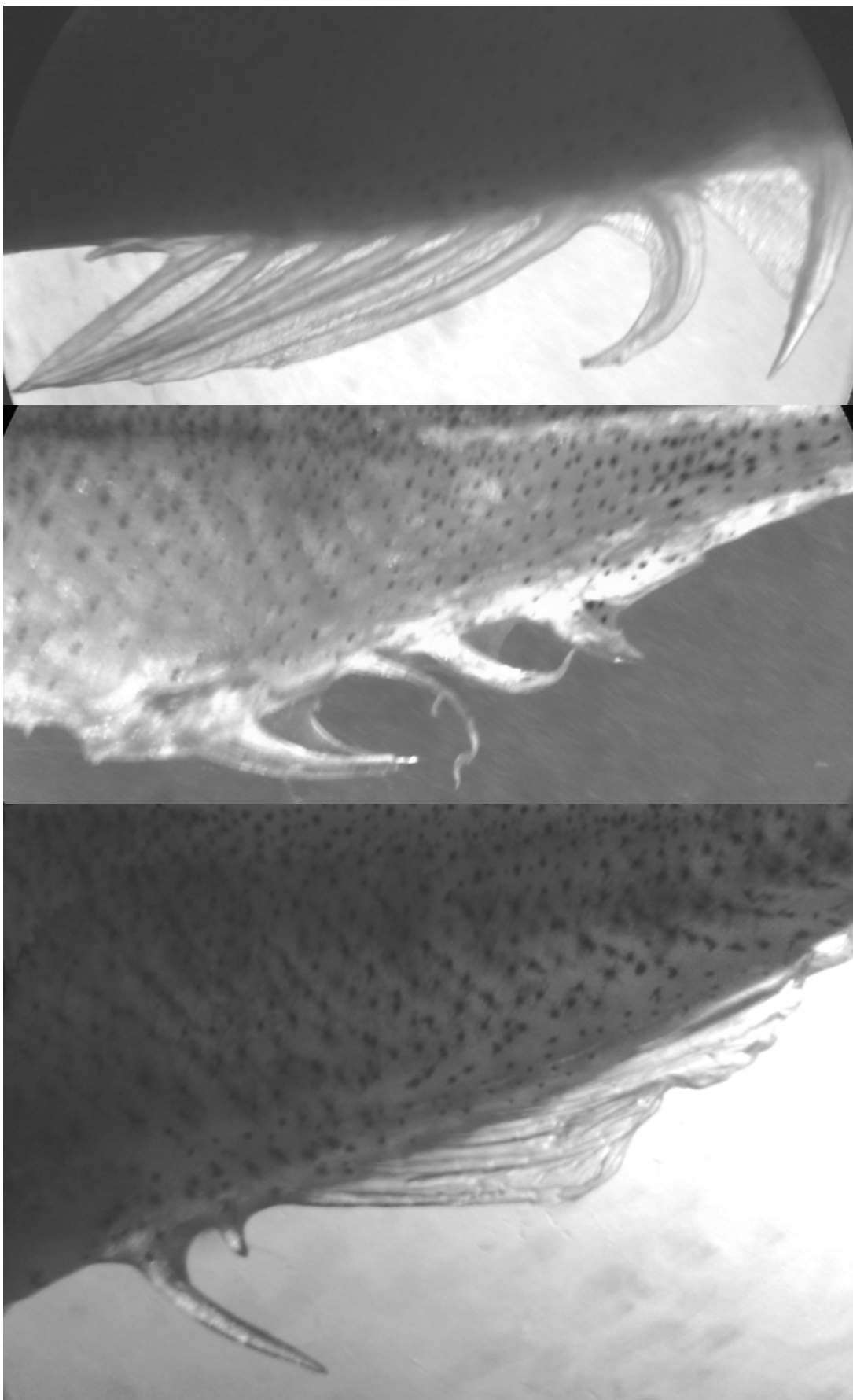


Рис. 5. Примеры аномального строения анальных плавников *P. pungitius*: об. 2×, ок. 7×.

При статистическом анализе методами параметрической (критерий Стьюдента) и непараметрической (критерий Манна – Уитни) статистики

выявлено достоверное различие между выборками 2004 и 2010 гг. только по признаку число лучей в анальном плавнике *P. pungitius* (табл. 10).

Таблица 10. Статистический анализ различий меристических признаков *P. pungitius* реки Ушаковка выборки 2004 и 2010 гг.

Признак	Критерий Стьюдента		Критерий Манна-Уитни				
	t	p	Сумма рангов 2004 г.	Сумма рангов 2010 г.	U	z	p
Число ветвистых лучей в А	-2.78	0.007	304.5	1775.5	184.5	-2.9	0.003
Число колючих лучей в D	-1.05	0.3	438	1642	318	-0.78	0.441
Число ветвистых лучей в D	1.54	0.13	567.5	1512.5	287.5	1.26	0.207

Гетерогенность выборок, выявленная с использованием параметрических и непараметрических методов статистического анализа [Гланц, 1999; Реброва, 2002] по признаку число лучей в анальном плавнике *P. pungitius*, можно назвать модификацией.

Известно, что фенотипические ненаследственные различия, возникающие под влиянием преобладающих условий среды у одинаковых в наследственном отношении организмов, С. Nägele в 1884 г. назвал модификациями [Жимулев, 2002]. Примеры модификаций широко известны и многочисленны [Бляхер, 1971; Жимулев, 2002; Хедрик, 2003; и др.]. Часто количественные измерения самих признаков и связей между ними дают неоднозначные результаты [Кордухова, 2008; Кузищин, 2010; Тюрин, 2010], что может объясняться и общим свойством сложности динамических систем [Ростова, 2002] и тем, что на количественные (морфологические) признаки, по-видимому, влияют многие гены, то есть эти признаки полигенны [Животовский, 1984; Хедрик, 2003].

По мнению С.С. Шварца [1980], изменение органов, имеющих функциональные связи со многими частями организма, невыгодно, поскольку нарушает сложившуюся компромиссную организацию. Действительно, морфологически уклоняющиеся периферийные популяции менее адаптированы по сравнению, как с нормой своего вида, так и с видами-аборигенами, населяющими ту же территорию. Это подтверждается тем, что в неблагоприятные годы ареал вида сжимается к центру; первыми вымирают краевые формы [Гродницкий, 1998, 2001].

В нашем случае условия внешней среды р. Ушаковка в виде изменения химического состава, температуры, кислородного режима воды в реке могли существенно повлиять на онтогенез *P. pungitius* и произвести наблюдаемые нами модификационные изменения.

Выводы

В р. Ушаковка по гидрологическим условиям и составу ихтиофауны четко выражены 4 участка. *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758) предпочитает биотопы

с сильной проточностью и наличием затишных участков с водной растительностью, но избегает слабопроточные и загрязненные участки. Отмечено совместное местообитание чужеродных видов – *P. pungitius* и *P. glenii*, но численность последнего на таких биотопах невелика.

Цикл развития *P. pungitius* в р. Ушаковка ограничивается тремя годами (возраст 2+), лишь единичные особи способны доживать до 4-летнего возраста. Предельные размеры *P. pungitius* составляют по длине 6.3 см (ad), по массе – 3.6 г. Средняя длина сеголетков в разные годы составляет 3.35–3.64 см, двухлетков – 4.43–4.53 см.

В многолетней динамике распространения *P. pungitius* произошли значительные изменения. В последние годы численность колюшки в ручье увеличилась с 7500 до 70552 экз./га, в среднем течении реки – изменилась незначительно, а в нижнем течении реки – снизилась с 40972 до 303 экз./га.

Средние значения пластических и меристических признаков *P. pungitius* популяции реки Ушаковки не выходят за пределы значений номинативного вида. Однако в строении анального и спинного плавников отмечены аномалии – в 2004 г. у 6.7% исследованных особей, в 2010 г. – у 11.1% особей. По признаку число лучей в анальном плавнике выявлено достоверное различие между выборками 2004 и 2010 гг.

P. pungitius относится к порционно нерестующим видам. В 2010 г. ее нерест в р. Ушаковка начался 21 апреля и закончился 5 июля. Соотношение самок и самцов в стаде составляет соответственно 48.7% и 51.3%. Плодовитость колебалась от 53 до 480 икринок и составила в среднем 185 икринок, отмечена тесная корреляционная зависимость плодовитости от размеров рыб.

В условиях засушливого 2010 г. нерест *P. pungitius* прошел благополучно (численность молоди составляла до 345000 экз./га), но в

конце августа из-за пересыхания отдельных участков реки концентрация сеголетков снизилась до критических значений. Впервые для короткоциклового популяции *P. pungitius* в предзимний период наблюдалось превышение численности репродуктивной части над численностью пополнения.

Резюмируя вышесказанное, можно констатировать, что *P. pungitius* (Linnaeus, 1758) благополучно натурализовалась в р. Ушаковка, но стабильность развития ее популяции подвергается воздействию внешних факторов: изменение гидрологических условий в связи с постройкой искусственных преград, изменение гидрохимического режима за счет стоков с асфальтового завода, пересыхание отдельных участков реки в маловодные и засушливые годы. Это обусловило появление модификационных изменений у *P. pungitius* в р. Ушаковка.

Авторы выражают благодарность сотрудникам Нижегородской лаборатории ФГНУ ГосНИОРХ Анучину Ю.В., Кривдиной Т.В., Швецову Н.С. за помощь в сборе и обработке материалов.

Литература

- Алекин О.А. Основы гидрохимии. Л.: Гидрометиздат, 1970. 442 с.
- Анучин Ю.В., Клевакин А.А., Морева О.А. Гидрологическая характеристика и ихтиофауна разных участков реки Ушаковка // Вестник Мордовского университета. Серия Биологические науки. Саранск, 2009. №1. С. 101–103.
- Атлас пресноводных рыб России: В 2 т. Т. 2 / Под редакцией Ю.С. Решетникова. М.: Наука, 2003. 253 с.
- Бляхер Л.Я. Проблема наследования приобретенных признаков М.: Наука, 1971. 274 с.
- Винберг Г.Г. Линейные размеры и масса тела животных // Журн. общ. биол. 1971. Т. 32, № 6. С. 714–723.

- Гланц С. Медико-биологическая статистика. М.: Практика, 1999. 459 с.
- Глотов Н.В. Оценка генетической гетерогенности природных популяций: количественные признаки // Экология. 1983. № 1. С. 3–9.
- Глотов Н.В., Тараканов В.В. Норма реакции генотипа и взаимодействие генотип – среда в природной популяции // Журн. общ. биол. 1985. Т. 46, № 6. С. 760–769.
- Гродницкий Д.Л. Логика и неопределенность морфологических объяснений (принцип минимальных изменений в эволюции) // Журн. общей биологии. 1998. Т. 59, № 6. С. 606–620.
- Гродницкий Д.Л. Эпигенетическая теория эволюции как возможная основа нового эволюционного синтеза // Журн. общ. биологии. 2001. Т. 62, № 2. С. 99–109.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 2001. 280 с.
- Евланов И.А., Козловский С.В., Антонов П.И. Кадастр рыб Самарской области. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1998. 222 с.
- Животовский Л.А. Интеграция полигенных систем в популяциях. М.: Мир, 1984. 182 с.
- Жимулев И. Ф. Общая и молекулярная генетика. Новосибирск: Изд-во Новосиб. ун-та: Сиб. унив. изд-во, 2002. 458 с.
- Зюганов В.В. Семейство колюшковых (Gasterosteidae) мировой фауны // Фауна СССР. Нов. сер. Л.: Наука, 1991. № 137. Рыбы. Т. 5, вып. 1. 261 с.
- Китаев С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 395 с.
- Клевакин А.А. Девятииглая колюшка *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758) Чебоксарского водохранилища // Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2). Тез. докл. Второго межд. симпоз. по изучению инвазионных видов. Борок: Рыбинский дом печати, 2005. С. 151–152.
- Клевакин А.А., Минин А.Е., Блинов Ю.В. Аннотированный каталог рыб водоемов Нижегородской области. Н. Новгород, 2003. 36 с.
- Клевакин А.А., Блинов Ю.В., Минин А.Е., Постнов Д.И., Пестова Ф.С. Рыболовство в Нижегородской области. Н. Новгород, 2005. 96 с.
- Кодухова Ю.В. Морфологические и экологические особенности гибридов первого поколения леща *Abramis brama* (L.) и плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae: Leucisinae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2008. 24 с.
- Котляр О.А. Методы рыбохозяйственных исследований (ихтиология): Учебное пособие. Рыбное, 2004. 180 с.
- Кузицин К.В. Формирование и адаптивное значение внутривидового экологического разнообразия лососевых рыб (семейство Salmonidae): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Москва, 2010. 51 с.
- Назаренко В.А., Арефьев В.Н. Ихтиофауна малых рек Ульяновской области. Ульяновск: Дом печати, 1998. 120 с.
- Охрана и рациональное использование малых рек и пойменных земель Горьковской области: Методические рекомендации / Под редакцией Ф.М. Баканиной. Горький, 1985. 72 с.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). 4-е изд., перераб. и доп. М.: Пищевая пром-сть, 1966. 376 с.
- Реброва, О.Ю. Статистический анализ медицинских данных. Применение пакета прикладных программ STATISTICA. М.: МедиаСфера, 2002. 312 с.
- Ростова, Н.С. Корреляции: структура и изменчивость. СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2002. 308 с.
- Семенов Д.Ю. Биоэкологическая характеристика девятиигловой колюшки *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758) Куйбышевского водохранилища //

- Известия Самарского науч. центра РАН. 2009. Т. 11, № 1. С. 181–184.
- Столбунова И.А. Структура популяций карповых рыб в водоемах бассейна Верхней Волги // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Сб. мат. IV (XXVII) Межд. конф. Вологда, 2005. Ч. 2. С. 160–163.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Глотов Н.В., Яблоков А.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 278 с.
- Тюрин В.В. Анализ изменчивости комплексов количественных признаков как методология эколого-генетического изучения селекционируемых и естественных популяций рыб: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Краснодар, 2010. 46 с.
- Хедрик Ф. Генетика популяций. М.: Техносфера, 2003. 592 с.
- Шабалкин В.М. Рыбы и рыбообразные Чувашии // Экологический вестник Чувашской республики. Серия Природа и природные ресурсы Чувашской республики. Чебоксары, 2003. Вып. 33. 48 с.
- Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 279 с.
- Яблоков А.В. Популяционная биология. М.: Высш. шк., 1987. 303 с.

BIOLOGICAL FEATURES OF NINE-SPINED STICKLEBACK *PUNGITIUS PUNGITIUS* (LINNAEUS, 1758) OF THE LOCAL POPULATION OF USHAKOVKA RIVER

© 2011 Klevakin A.A., Loginov V.V., Moreva O.A., Tarbeyev M.L.

Nizhny Novgorod's laboratory of State Science Relation Institute of Lake & River Fishery
(GosNIORCh), Federal Agency for Fisheries of the Russian Federation,
603116 Nizhny Novgorod, Moscow pr., 31, Russia, e-mail: gosniorh@list.ru

In ichthyofauna of Cheboksary Reservoir and its basin reservoirs currently are 21 invasive species. One of the naturalized species is nine-spined stickleback *Pungitius pungitius* Linnaeus 1758, which formed the local population in Ushakovka River. Biology of *P. pungitius* of Cheboksary reservoir basin has not yet been described. In this article, marked biological features of *P. pungitius* population of Ushakovka River during the observation period in 2003 revealed that during this period there were significant changes in the distribution and abundance of *P. pungitius*, some of its morphological characteristics. Particularly interesting is the adaptation of *P. pungitius* to new environmental conditions and its survival in the anomalous long dry period over high heat of summer 2010.

In general, *P. pungitius* successfully naturalized in Ushakovka River, but the stability of its population is exposed to external factors – changes in hydrological conditions in connection with the construction of artificial barriers, the hydrochemical regime due to runoff from asphalt plant, drying up of individual sections of the river in dry years. This led to the presence of biological features of *P. pungitius* population Ushakovka River.

Key words: invasive species, fish populations, nine-spined stickleback, Nizhny Novgorod Region, Ushakovka River.