

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И ПИТАНИЕ ДЕВЯТИИГЛОЙ КОЛЮШКИ (*PUNGITIUS PUNGITIUS* LINNAEUS, 1758) БАССЕЙНА ЧЕБОКСАРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2014 Логинов В.В., Клевакин А.А., Морева О.А.,
Тарбеев М.Л., Баянов Н.Г., Дарсия Н.А.

Нижегородская лаборатория ФГБНУ ГосНИОРХ, Федеральное агентство по рыболовству РФ
Нижегород, 603116; gosniorh@list.ru

Поступила в редакцию 14.10.2013

В ихтиофауне Чебоксарского водохранилища и водоёмах его бассейна насчитывается 21 инвазионный вид. Одним из натурализовавшихся видов является девятииглая колюшка *Pungitius pungitius* (L., 1758), которая в настоящее время осваивает территорию Средней и Верхней Волги. По нашему мнению, девятииглая колюшка является нежелательным вселенцем. В связи с этим морфологическая характеристика и внутривидовая фенотипическая изменчивость вида *P. pungitius*, расселяющегося в бассейне Чебоксарского водохранилища, представляют интерес с точки зрения популяционной экологии. *P. pungitius* благополучно натурализовалась в р. Ушаковка Нижегородской области. В 2011–2012 гг. колюшка была нами обнаружена в водотоках Сундырь и Малая Юнга Республики Марий Эл. При изучении морфометрии колюшки произведены промеры и расчёты 33 признаков у половозрелых и неполовозрелых особей. Изучено питание колюшек. Проведён сравнительный анализ по комплексу морфологических признаков (30) *P. pungitius* из локальных популяций бассейна Чебоксарского водохранилища (реки Ушаковка, М. Юнга, Сундырь) и «аборигенной» популяции (оз. Саранное и Гаванское о. Беринга (Командорские острова)).

Ключевые слова: инвазионные виды, популяции, девятииглая колюшка, морфологические признаки, половой диморфизм, реки бассейна Чебоксарского водохранилища, питание.

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 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 водоёмах 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 морфологическая характеристика и питание *P. pungitius* бассейна Чебоксарского водохранилища.

Материалы и методы

Ранее некоторые аспекты биологии популяции *P. pungitius* бассейна Чебоксарского водохранилища были рассмотрены для популяции колюшки р. Ушаковка Нижегородской области [Клевакин и др., 2011]. В 2011–2012 гг. девятииглая колюшка была нами обнаружена в других реках бассейна Чебоксарского водохранилища –

Сундырь и Малая Юнга Республики Марий Эл. Для сравнительного анализа 10–30.08.2012 отловлено 37 экз. «аборигенной» популяции *P. pungitius* из озер Саранное и Гаванское о. Беринга (Командорские острова).

Ихтиологические исследования выполнялись по общепринятым методикам [Правдин, 1966; Дгебуадзе, 2001; Котляр, 2004]. Отлов производился сачком из хамсороса, ячеей 4 мм. Величины гидрохимических показателей определяли с помощью оборудования HANNA Instruments. Результаты измерений морфологических признаков *P. pungitius* обработаны в ППП Statistica 6.1. [Халафян, 2007; Уокенбах, 2008].

Обработка желудков *P. pungitius* на предмет питания производилась по стандартным методикам [Пирожников, 1953; Руководство..., 1961].

Характеристика водных объектов

Река Ушаковка является правым притоком 3-го порядка Чебоксарского водохранилища. Впадает в реку Валава в черте г. Лысково Нижегородской области. Длина реки 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 малых рек..., 1985; Клевакин и др., 2011]. Подробные гидрохимические, гидрологические, гидрофизические данные по р. Ушаковка приведены в работе А.А. Клевакина и др. [2011].

Река Малая Юнга является притоком 1-го порядка Чебоксарского водохранилища, протекает в Горномарийском районе Республики Марий Эл. Устье реки находится на 2023-м км по правому берегу реки Волги. Длина реки составляет 24 км, площадь водосборного бассейна 79.5 км². Река протекает по слабо залесённой, заовраженной местности со сложным рельефом.

Отлов производился в верхнем течении р. М. Юнга у н. п. Сидуково

рядом с мостом на автомобильной дороге Виловатово – Пертнуры (табл. 1). На данном участке река имеет ручьевого характер, ширина 0.5–1.0 м, глубина 0.3–0.5 м, течение сильное. Дно местами каменистое, местами – сильно заиленное. Русло корытообразное, сильно извилистое. Водной растительности практически нет, в русле изредка встречаются куртины ежеголовника прямого, рдеста пронзённолистного, незабудки болотной.

Река Сундырь является притоком 1-го порядка Чебоксарского водохранилища, протекает в Горномарийском районе Республики Марий Эл и в Моргаушском районе Чувашской Республики. Устье реки находится на 1994-м км Волги. Длина реки составляет 35 км, площадь водосборного бассейна 342 км². Река протекает по слабо залесённой, заовраженной местности со сложным рельефом. Местами русло реки протекает в каньонах с высокими обрывистыми берегами.

Отлов производился в нижнем течении Сундыря у н. п. Паулкино выше моста на автомобильной дороге Виловатово – Паулкино, в устье небольшого ручья без названия – левобережного притока Сундыря (табл. 1). На данном участке река имеет ширину около 5 м, глубину до 1.5 м, течение слабое. Дно заиленное. Русло корытообразное, извилистое. Водной растительности практически нет. Ручей имеет ширину около 0.5 м, глубину до 0.5 м, дно сильно заилено, растительности в русле практически нет. Колюшка встречена в 2011 и 2012 гг. на одном и том же участке – в самом устье ручья.

Озеро Саранное является самым крупным озером на о. Беринга, имеет лагунное происхождение. Площадь водного зеркала 31.6 км². Средняя глубина составляет 14 м. Максимальная глубина 35 м. Для озера характерна летняя гомотермия. Электропроводность воды также практически не изменяется с глубиной и составляет

Таблица 1. Краткая характеристика водных объектов

Река (озеро), место отлова	Координаты: широта, °N, долгота, °E	T, °C	pH	O ₂ , мг/л	Электропро- водность, µS	Дно
Малая Юнга. У н.п. Сидуково, рядом с мостом	56°12'32" 46°30'45"	9.10	7.10	5.75	606	каменистое, местами заиленное
Сундырь. У н. п. Паулкино, выше моста	56°10'39" 46°44'22"	9.00	6.80	3.45	696	заиленное
Саранное	55°14'54" 166°09'16"	12.50	8.60	–	174	каменистое
Саранное. В районе Лощавых ручьёв	55°14'52" 166°09'13"	8.20	7.30	–	130	каменистое
Саранное. Ручей, впадающий в озеро	55°14'46" 166°08'20"	12.40	7.80	–	113	каменистое
Гаванское	55°13'42" 166°00'54"	17.80	7.00	–	1100	илистое
Гаванское. Ручей, впадающий в озеро	55°13'49" 166°04'15"	12.50	7.04	–	152	каменистое

173.5–174.5 µS. В озеро впадает 4 относительно крупных ручья (ручьи Лощавые и др.), вытекает одна река – р. Саранная. Дно реки каменистое, сложено мелкой и средней галькой и покрыто водной придонной растительностью.

Озеро Гаванское расположено в северной части о. Беринга на озёрно-аллювиальной долине. Второе по величине озеро на острове, площадью 4.74 км². Абсолютная отметка уровня 2.5 м. Средняя глубина составляет 1.2 м. Вода в озере солоноватая, имеет коричневый цвет, связанный с большим содержанием гумусовых веществ. Электропроводность – около 1100 µS. Во время высоких приливов океанские воды доходят до озера. Большая часть водной поверхности покрыта высшей водной растительностью. В озеро впадает около 30 небольших ручьёв и речка Запорная. Из оз. Гаванского

вытекает одна река – Гаванская – длиной 18 км. Донные отложения реки преимущественно иловые, местами – средняя и мелкая галька.

Результаты и обсуждение

Морфологическая характеристика *P. pungitius*

Подробная морфологическая характеристика *P. pungitius* приведена ниже (табл. 2). В таблице для сравнения приведены наши данные 2012 г. по морфологии *P. pungitius* из озёр Саранное и Гаванское (о. Беринга, Командорские о-ва). Данные приведены по объединённым выборкам самцов и самок.

При изучении морфометрии колюшки были произведены промеры и расчёты признаков у половозрелых и неполовозрелых особей (табл. 2).

Таблица 2. Морфологическая характеристика *P. ringitius* (наши данные)

Признаки	Р. Ушаковка Нижегородская область		Р. Малая Юнга Республика Марий Эл		Р. Сундырь Республика Марий Эл		Оз. Саранное, Гаванское Командорские о-ва	
	M±m	CV%	M±m	CV%	M±m	CV%	M±m	CV%
I	2	3	4	5	6	7	8	9
Длина рыбы от начала головы до конца хвостового плавника, мм	46.40±1.485	12.40	49.27±0.604	5.48	45.20±2.437	12.05	53.30±2.038	12.09
Длина до начала хвостового плавника, мм	41.20±1.418	13.33	43.27±0.553	5.71	39.20±2.065	11.78	47.00±1.849	12.44
Масса рыбы, г	0.8±0.10	47.28	0.96±0.031	14.79	0.72±0.138	43.12	1.07±0.113	33.35
В % к длине тела (экстерьерные)								
Расстояние от начала головы до анального отверстия	59.83±0.512	3.31	57.29±0.530	4.14	59.17±0.568	2.14	57.84±0.434	2.37
Расстояние от конца хвоста до анального отверстия	54.34±0.560	3.99	55.85±0.384	3.08	56.99±0.977	3.83	52.56±0.846	5.09
Длина хвостового стебля	14.64±0.293	7.76	14.98±0.302	9.02	14.77±1.341	20.30	14.97±0.261	5.52
Длина хвостового плавника	13.56±0.316	9.03	13.73±0.196	6.40	15.28±0.532	7.79	14.58±0.247	5.37
Длина грудных плавников	15.33±0.256	6.48	15.50±0.174	5.01	16.05±0.507	7.06	15.98±0.230	4.56
Длина брюшных плавников	9.86±0.191	7.51	10.35±0.234	10.13	11.86±0.406	7.64	9.34±0.267	9.03
Длина основания II D	23.73±0.475	7.76	24.62±0.303	5.51	24.60±0.678	6.16	21.77±0.572	8.31
Длина основания I D	24.07±0.332	5.34	32.20±0.218	3.02	33.94±0.747	4.92	21.56±0.279	4.10
Расстояние между основанием грудного и анального плавников	28.91±0.661	8.86	30.04±0.406	6.04	28.05±1.538	12.26	30.19±0.733	7.68
Антеросальное расстояние (от рыла до ID)	30.30±0.359	4.59	28.91±0.236	3.66	31.06±0.889	6.40	29.25±0.400	4.33
Постдорсальное расстояние	13.90±0.163	4.54	41.41±0.562	6.07	38.32±0.993	5.79	13.72±0.490	11.29
Наибольшая высота тела	18.13±0.260	5.55	18.22±0.256	6.18	17.61±0.331	4.21	17.57±0.286	5.15
Наибольшая ширина тела (там же)	11.55±0.229	7.67	11.37±0.140	5.52	10.48±0.468	10.00	11.24±0.234	6.59
Наименьшая высота тела (в хвостовом стебле)	2.74±0.062	8.84	2.54±0.045	8.07	3.12±0.080	5.72	2.55±0.035	4.39
Наименьшая ширина тела (конец анального плавника)	5.83±0.089	5.96	6.01±0.105	7.87	5.49±0.181	7.40	5.56±0.162	9.21
Длина головы	27.70±0.321	4.49	27.40±0.298	4.87	28.08±0.240	1.91	28.21±0.749	8.39
Длина кила	22.29±1.291	22.43	20.72±0.683	14.75	20.82±1.269	13.63	25.72±1.140	14.02

Продолжение табл. 2

I	2	3	4	5	6	7	8	9
В % к длине головы (пластические)								
Ширина головы (в плоскости бороздок щёк)	52.23±1.195	8.86	43.89±0.348	3.54	42.34±0.609	3.21	45.55±1.355	9.40
Высота головы (где измерялась ширина)	59.98±1.088	7.02	54.53±0.496	4.06	54.22±0.719	2.96	56.21±1.135	6.38
Ширина лба (в самом узком месте)	21.25±0.397	7.24	24.56±0.220	4.01	23.95±0.094	0.88	21.17±0.724	10.81
Диаметр глаза	25.72±0.300	4.52	26.63±0.219	3.68	27.50±0.567	4.61	25.80±0.598	7.33
Заглазничное пространство	45.10±0.434	3.73	46.46±0.317	3.05	44.57±0.379	1.90	45.52±1.007	7.00
Длина рыла	26.43±0.520	7.62	26.19±0.203	3.47	27.28±0.389	3.19	27.60±0.760	8.71
Счётные								
Число лучей I D	9.80±0.106	4.22	9.80±0.116	5.33	10.00±0.316	7.07	10.40±0.221	6.72
Число лучей II D	10.93±0.118	4.18	10.45±0.169	7.26	10.00±0.316	7.07	9.70±0.152	4.97
Число лучей в анальном плавнике	9.86±0.215	8.45	9.75±0.099	4.55	9.80±0.200	4.56	8.70±0.260	9.46
Число лучей в грудном плавнике	9.93±0.066	2.59	10.05±0.050	2.22	10		10	
Возраст, лет			3				2-3	
N, экз.	15		20		5		10	
Показатель внутривидового разнообразия, μ	26.1±2.60		26.2±2.20		26.5±4.28		26.2±3.12	
Доля редких морф., h	0.1±0.06		0.1±0.06		0.1±0.05		0.1±0.06	

В результате исследования меристических признаков установлено: число лучей в спинном плавнике I D составляло 9–11, II D составило 8–12, в анальном A соответственно 7–12, грудном P 10–12. Количество тычинок на первой жаберной дуге 10–12. Позвонок туловищных 12–14 и хвостовых 18–21.

Для интегральной характеристики морфологической структуры рассматриваемых локальных популяций *P. pungitius* использованы показатели внутривидового разнообразия u и доля редких морф h [Животовский, 1980]. Как следует из таблицы 2, как по u , так и по h , популяции *P. pungitius* бассейна Чебоксарского водохранилища и «аборигенная» популяция о. Беринга Командорских о-вов между собой не различаются в любом сочетании.

Используя приближённый критерий u [Животовский, 1980], мы смогли оценить статистическую значимость различий между популяциями по среднему числу морф и доле редких морф. Полученный критерий u сравнивали с соответствующими уровнями по таблице нормального распределения. Так как величина u оказалась меньше 1.96, то различий между популяциями *P. pungitius* по среднему числу фенотипов и доле редких морф нет.

При выяснении вопроса о наличии у *P. pungitius* полового диморфизма материал подбирали таким образом, чтобы исключить влияние возрастной изменчивости. Для выявления возможных морфологических различий по комплексу признаков между самками и самцами колюшки было исследовано 21 и 25 особей соответственно. Вследствие того, что не все признаки подчинялись нормальному распределению, был использован непараметрический дискриминантный анализ (модуль GDA Statistica 6.1). Использовались статистические критерии: Уилкса и рассчитывающийся на его основе F – критерий значимости; квадраты расстояний Махаланобиса;

стандартизированная оценка параметра (β), его уровни значимости. Анализ гендерных различий двух возрастов ($0+ - 1+$ и $2+ - 3+$) *P. pungitius* с помощью критерия Уилкса и оценки статистической значимости расстояний между классами объектов-расстояний Махаланобиса показал, что между самцами и самками не наблюдается статистически значимых различий по комплексу из 30 морфологических признаков. Отсутствие полового диморфизма позволило для дальнейшего статистического анализа использовать объединённые выборки колюшки.

Для выявления размерно-возрастной изменчивости *P. pungitius* выделены группы рыб по длине и возрасту (табл. 3).

Это дало возможность проследить, как меняются меристические и пластические признаки с возрастом и увеличением длины тела. Из данных табл. 3 видно, что изменчивость отдельных размерно-возрастных групп одинакова. Исключение составляет один признак – постдорсальное расстояние. У особей 23–49 мм коэффициент вариации $CV, \% = 53.16$; у рыб 49–60 мм $CV, \% = 35.33$ по этому признаку наблюдается гетерогенность (табл. 3; выделено жирным шрифтом). Известно, что совокупность считается однородной, если $CV, \% > 33$ для распределений, близких к нормальному. Практически $CV, \%$ даёт совершенно правильное представление об изменчивости ряда: чем оно меньше, тем ряд теснее расположен около средней величины [Филипченко, 2012].

Из табл. 3 видно, что $CV, \%$, как показатель изменчивости признаков, открывает иную возможность анализа ситуации, когда переход из одних условий обитания в другие вызывает резкие перестройки фенотипа. Так, кроме постдорсального расстояния, ряд признаков, изменчивость которых тесно связана с внешними условиями обитания, так же претерпели изменения. Длина хвостового стебля между двумя

Таблица 3. Морфометрические признаки размерно-возрастных групп девятиглой колюшки (*P. pungitius*) бассейна Чебоксарского водохранилища

Признак	Длина, мм					
	23-49 (0+ - 1+)			49-60 (2+ - 3+)		
	M±m	CV, %	N, экз.	M±m	CV, %	N, экз.
1	2	3	4	5	6	7
1. Длина рыбы от начала головы до конца хвостового плавника, мм	44.00±0.505	9.33		51.61±0.610	5.54	
2. Длина рыбы до начала хвостового плавника. мм	38.62±0.442	9.31		45.45±0.630	6.50	
3. Масса рыбы, г	0.70±0.020	23.32		1.07±0.054	23.80	
4. Число лучей I D	9.84±0.061	5.11	66	9.95±0.103	4.87	22
5. Число лучей II D	10.51±0.092	7.12		10.40±0.169	7.65	
6. Число лучей в анальном плавнике (A)	9.60±0.088	7.50		9.50±0.234	11.59	
7. Число лучей в грудном плавнике (P)	10.01±0.015	1.22		10.00±0.065	3.08	
8. Тычинок на первой жаберной дуге	11.50±0.194	5.86	12	11.50±0.194	5.86	12
9. Позвонков туловищных	13.50±0.114	4.31	26	13.64±0.132	3.64	14
10. хвостовых	19.19±0.124	3.30	26	19.64±0.199	3.79	14
	В % длины тела					
11. Расстояние от начала головы до анального отверстия	57.31±0.651	6.43		58.80±0.945	5.79	
12. Расстояние от конца хвоста до анального отверстия	53.89±0.734	7.70		56.11±1.021	6.56	
13. Длина хвостового стебля	14.25±0.383	15.22		15.34±0.223	5.25	
14. Длина хвостового плавника	13.71±0.216	8.92		13.66±0.424	11.20	
15. Длина грудных плавников	15.37±0.167	6.15		15.32±0.257	6.06	
16. Длина брюшных плавников	10.53±0.214	11.52		10.16±0.301	10.69	
17. Длина основания II D	23.81±0.383	9.11	32	24.06±0.591	8.85	13
18. Длина основания I D	28.73±0.748	14.74		30.38±1.229	14.59	
19. Расстояние между основанием грудного и анального плавников	28.21±0.476	9.55		30.49±0.607	7.18	
20. Антедорсальное расстояние (от рыла до ID)	29.20±0.384	7.45		29.24±0.597	7.36	
21. Постдорсальное расстояние	25.87±2.432	53.16		35.60±3.488	35.33	
22. Наибольшая высота тела	17.76±0.282	8.99		18.02±0.320	6.41	
23. Наибольшая ширина тела (там же)	10.46±0.219	11.34		11.53±0.179	5.59	

Продолжение табл. 3

1	2	3	4	5	6	7
24. Наименьшая высота тела (в хвостовом стебле)	2.77±0.046	9.38	32	2.49±0.070	10.21	13
25. Наименьшая ширина тела (конец анального плавника)	5.78±0.087	8.54		6.01±0.118	8.58	
26. Длина головы	27.46±0.330	6.81		27.01±0.418	5.58	
27. Длина кия	21.49±0.763	20.09		20.42±0.825	14.57	
В % к длине головы						
28. Ширина головы (в плоскости бороздок щёк)	47.42±1.063	12.68	32	45.20±0.806	6.42	13
29. Высота головы (где измерялась ширина)	57.27±0.794	7.84		56.42±0.818	5.23	
30. Ширина лба (в самом узком месте)	22.76±0.361	8.97		23.37±0.549	8.46	
31. Диаметр глаза	26.60±0.262	5.58		26.09±0.221	3.06	
32. Заглазничное пространство	45.39±0.291	3.62		45.78±0.383	3.02	
33. Длина рыла	26.86±0.355	7.47		26.12±0.453	6.25	

возрастами колюшки различается \approx в 3 раза, а длина хвостового плавника, наибольшая ширина тела, ширина головы соответственно \approx в 2 раза. Это может свидетельствовать об адаптивном характере наблюдаемых изменений у *P. pungitius*. Ранее нами уже наблюдались модификационные (фенотипические) изменения у *P. pungitius* на р. Ушаковка [Клевакин и др., 2011].

Это непосредственно связано с проникновением вида в новую среду обитания. Как известно, повышенный уровень фенотипической изменчивости и нестабильность морфогенеза обычно связаны с колонизацией новых мест обитания [Павлов, 2007]. Для *P. pungitius* рядом авторов уже отмечены морфологические [Herczeg et al., 2010a, b; Ravinet et al., 2012] и генетические [Ghani et al., 2012; Bruneaux et al., 2013; Lenz et al., 2013] расхождения популяций в зависимости от условий обитания.

Напротив, в работе М.Ю. Пичугина [2011] приводится распределение оценок меристических признаков популяций *P. pungitius*, расположенных вдоль Курило-Камчатской дуги на северо-западе Камчатки до южных Курильских о-ов (на протяжении около 1.5 тыс. км с севера на юг). Ни по одному из меристических признаков клинальную изменчивость автору выделить не удалось. Камчатские и Курильские популяции практически не различаются. Таким образом, экологическая пластичность локальных популяций *P. pungitius* обуславливается неоднозначностью оценок в интерпретации характеристик фенотипической (модификационной) изменчивости вида.

Несмотря на это, *P. pungitius* для многих исследователей стала в настоящее время хорошей моделью, с помощью которой можно изучать экологические, генетические, поведенческие механизмы фенотипической изменчивости и эволюционной биологии видов [Ishikawa et al., 2013; Merilä, 2013].

Питание *P. pungitius*

Было рассмотрено 47 желудков *P. pungitius*, 25 экз. рыб были отловлены в июле 2012 г. и 22 экз. в сентябре 2011 г. Размеры отловленных рыб варьировали от 34 до 50 мм, вес от 0.65 до 1.29 г. В осенних и летних выборках в основном присутствовали самцы. По результатам исследования был определён пищевой спектр данного вида, произведена оценка интенсивности питания в осенний и летний периоды.

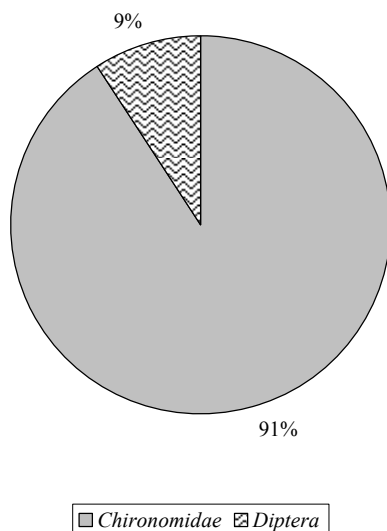
Осенью степень наполнения желудков в большинстве случаев соответствовала 2–3 баллу по шкале Лебедева [Руководство..., 1961]. Для желудков рыб, отобранных летом, этот показатель в среднем равен 4, степень наполнения у нескольких экземпляров соответствовала 5 баллам.

Следует отметить, что основной пищей для колюшки служат бентосные организмы, преимущественно – личинки мелких видов насекомых отрядов *Chironomidae*, *Trichoptera*, *Ceratopogonidae* и др.

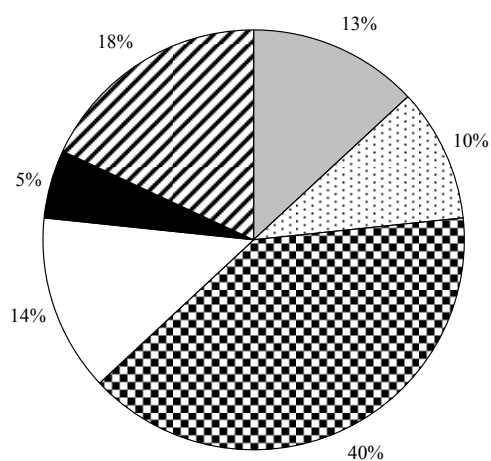
В желудках рыб, отловленных летом 2012 г., преобладают личинки хирономид (чаще всего встречался вид *Chironomus plumosus*), данный компонент был обнаружен в желудках 68% изученных рыб. Процентное содержание данного компонента от общего числа обнаруженных пищевых объектов во всех желудках исследованных рыб составило 69% (рис. 1). Значительно меньше потреблялись личинки подёнок и мотреца, 10 и 7% соответственно от общего числа встреченных компонентов. У 24% рыб в желудках были обнаружены личинки ручейника (*Trichoptera*). Для данной группы доля от общего числа обнаруженных организмов составила 5%. Такой же процент установлен для представителей отряда *Calanoidae*, некоторые виды которых встретились в желудках у 12% исследованных рыб.

Иногда колюшка употребляла в пищу водяного ослика (*Asalus aquaticus*), в единичном экземпляре поедались организмы из отрядов

А



Б



В

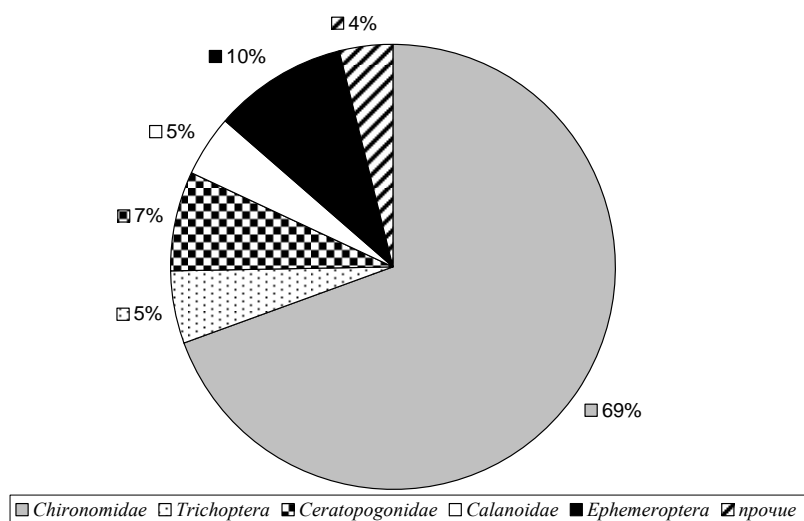


Рис. 1. Встречаемость организмов в желудке *P. pungitius*, экз.:
 А – 2012 г. (Командорские о-ва); Б – осень 2011 г., В – лето 2012 г. (р. Малая Юнга)

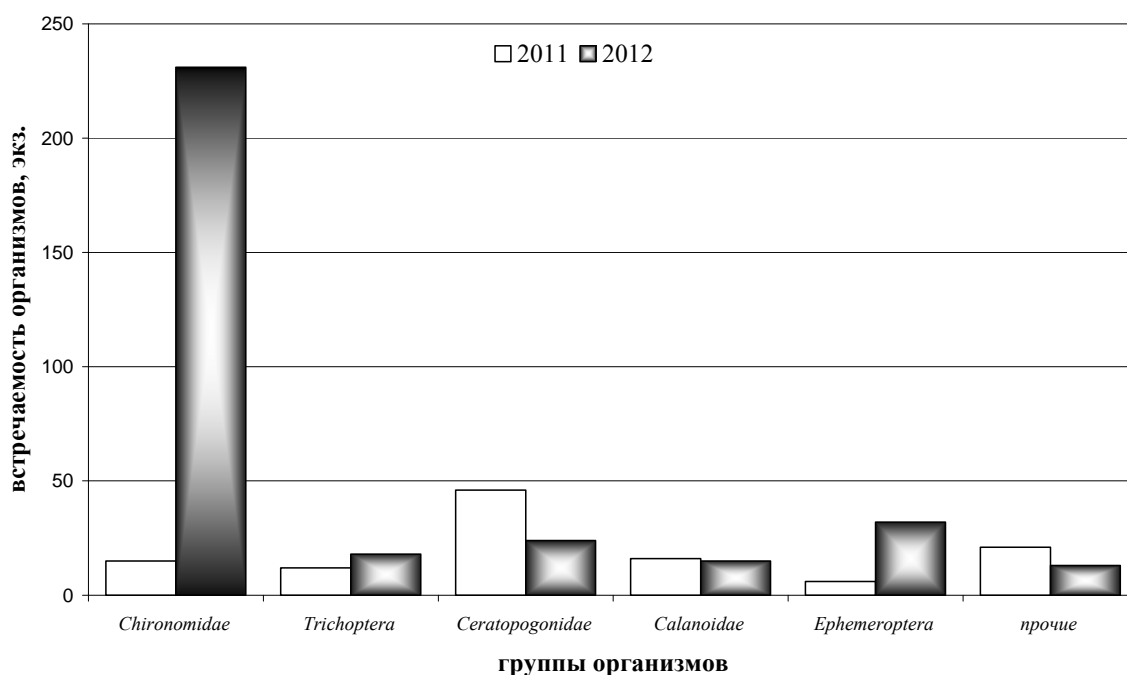


Рис. 2. Сравнительный анализ встречаемости групп организмов в пищевом комке *P. pungitius*, экз. (2011–2012 гг., р. Малая Юнга)

Coleoptera, *Corixidae*, *Plecoptera*. Упомянутые организмы объединены в группу «прочие».

В осенний период 2011 г. спектр питания колюшки был значительно шире, но количество организмов в отдельных желудках значительно меньше по сравнению с летним периодом. Самый популярный кормовой компонент здесь – личинки мокреца (*Ceratopogonidae*): 40% от общего содержания во всех желудках (рис. 2). В большом количестве потреблялись также личинки хирономид и ракообразные из отряда *Calanoidae* (13 и 14% соответственно). Менее активно потреблялись личинки ручейника (*Trichoptera*) и веснянок (*Ephemeroptera*). Доля организмов, вошедших в группу «прочие», составила 18%; в ней оказались такие организмы, как *Asalus aquaticus*, *Alona* sp., представители отряда *Plecoptera*, *Ostracoda*, и семейств *Hydorydae* и *Harpacticidae*.

По данным исследования зообентоса в р. Малая Юнга по численности и биомассе доминируют олигохеты, пиявки и двустворчатые моллюски. Таким образом, выяснилось, что

колюшка не питается массовыми видами бентосных организмов: в изученных пищеварительных трактах рыб остатков этих организмов не обнаружено.

При сравнении спектра питания популяции *P. pungitius* в р. Малая Юнга с «аборигенной» популяцией Командорских о-вов, видно, что спектр питания у вселенцев гораздо шире, чем у экземпляров с о. Беринга, в желудках которых обнаружены только представители видов группы *Chironomidae* и немногочисленные *Diptera* (рис. 1, А).

Заключение

Морфологическая (фенотипическая) изменчивость *P. pungitius* в бассейне Чебоксарского водохранилища носит адаптивный характер. Экологическая пластичность вида *P. pungitius* обуславливает и расширение его ареала (инвазия) и незначительную фенотипическую (модификационную) изменчивость. Гендерных различий *P. pungitius* как по меристическим, так и по пластическим признакам не выявлено. Не обнаружено статистически значимых различий

между локальными популяциями *P. pungitius* по среднему числу фенотипов и доле редких морф. Питание *P. pungitius* носит избирательный характер и меняется в зависимости от сезона года. Летом *P. pungitius* предпочитает организмы группы *Chironomidae*, осенью отдельных представителей группы *Ceratopogonidae*.

Литература

- Дгебуадзе Ю.Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 2001. 280 с.
- Животовский Л.А. Показатель внутривидового разнообразия // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41, № 6. С. 828–836.
- Клевакин А.А., Логинов В.В., Морева О.А., Тарбеев М.Л. Биологические особенности девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758) локальной популяции реки Ушаковка // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 2. С. 86–106.
- Котляр О.А. Методы рыбохозяйственных исследований (ихтиология). Учебное пособие. Рыбное, 2004. 180 с.
- Охрана и рациональное использование малых рек и пойменных земель Горьковской области. Методические рекомендации. / Под редакцией Ф.М. Баканиной. Горький, 1985. 72 с.
- Павлов Д.А. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб. М.: ГЕОС, 2007. 264 с.
- Пирожников П.Л. Инструкция по сбору и обработке материалов по питанию рыб. Л., ГосНИОРХ, 1953. 28с.
- Пичугин М.Ю. Изменчивость меристических признаков в популяциях девятииглых колюшек западной Камчатки и Курильских островов // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. XII Международная конференция. Петропавловск-Камчатский. 2011. С. 75–79.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). Четвертое издание переработанное и дополненное. М.: Пищевая промышленность, 1966. 376 с.
- Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях / Под ред. академика Е.Н. Павловского. М.: Изд. Академии наук СССР, 1961. 262с.
- Уокенбах Джон Microsoft Office Excel 2007. Библия пользователя. М.: ООО «И.Д. Вильямс», 2008. 816 с.
- Филипченко Ю.А. Изменчивость и методы её изучения. М.: Книжный дом «Либроком», 2012. 232 с.
- Халафян А.А. Statistica 6. Статистический анализ данных. Учебник. М.: ООО «Бином-Пресс», 2007. 512 с.
- Bruneaux M., Herczeg G., Johnston S.E., Merilä J., Primmer C.R., Vasemägi A. Molecular evolutionary and population genomic analysis of the nine-spined stickleback using a modified restriction-site-associated DNA tag approach // Molecular ecology. 2013. № 2. Vol. 22. Issue 3. P. 565–582.
- Ghani N.I.A., Herczeg G., Merilä J. Body size divergence in nine-spined sticklebacks: disentangling additive genetic and maternal effects // Biological Journal of the Linnean Society. 2012. № 11. Vol. 107. Issue 3. P. 521–528.
- Herczeg G., Gonda A., Merilä J. Rensch's rule inverted – female-driven gigantism in nine-spined stickleback *Pungitius pungitius* // Journal of Animal Ecology. 2010a. № 5. Vol. 79. Issue 3. P. 581–588.
- Herczeg G., Turtiainen M., Merilä J. Morphological divergence of North-European nine-spined sticklebacks (*Pungitius pungitius*): signatures of parallel evolution // Biological Journal of the Linnean Society. 2010b. № 10. Vol. 101. Issue 2. P. 403–416.
- Ishikawa A., Takeuchi N., Kusakabe M., Kume M., Mori S., Takahashi H., Kitano J. Speciation in ninespine stickleback:

reproductive isolation and phenotypic divergence among cryptic species of Japanese ninespine stickleback // *Journal of Evolutionary Biology*. 2013. № 7. Vol. 26. Issue 7. P. 1417–1430.

Lenz T.L., Eizaguirre Ch., Kalbe M., Milinski M. Evaluating patterns of convergent evolution and trans-species polymorphism at MHC immunogenes in two sympatric stickleback species // *Evolution*. 2013. № 8. Vol. 67. Issue 8. P. 2400–2412.

Merilä J. Nine-spined stickleback (*Pungitius pungitius*): an emerging model for evolutionary biology research // *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2013. № 6. Vol. 1289. The Year in Evolutionary Biology. P. 18–35.

Ravinet M., Prodöhl P.A., Harrod C. Parallel and nonparallel ecological, morphological and genetic divergence in lake-stream stickleback from a single catchment // *Journal of Evolutionary Biology*. 2012. № 1. Vol. 26. Issue 1. P. 186–204.

THE MORPHOLOGICAL CHARACTERISTIC AND FEEDING OF NINE-SPINED STICKLEBACK (*PUNGITIUS PUNGITIUS* LINNAEUS 1758) IN THE BASIN OF CHEBOKSARY RESERVOIR

© 2014 Loginov V.V., Klevakin A.A., Moreva O.A.
Tarbeyev M.L., Bayanov N.G., Darsia N.A.

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

At present, the Cheboksary Reservoir ichthyofauna and the water bodies of its basin count 21 invasive species. Nine-spined stickleback, *Pungitius pungitius* (L., 1758), is one of naturalized species, which now is settling the territory of the middle and Upper Volga. In our opinion, the nine-spined stickleback is an undesirable invader. In connection with this morphological characteristics and intraspecific phenotypic variability of the species *Pungitius pungitius* in the basin of the Cheboksary Reservoir are of interest from the point of view of population ecology. *P. pungitius* was successfully naturalized in the Ushakovka River of the Nizhny Novgorod Region. During 2011–2012, the stickleback was found by us in the watercourses of the Sundir' and the Malaya Yunga of the Republic of Mari El. We made measurements of 33 signs in sexually mature and immature individuals for the stickleback morphometry study. The feeding of sticklebacks was also studied. We carried out a comparative analysis of the complex of morphological features (30) of *P. pungitius* from the local populations of the Cheboksary Reservoir basin (Ushakovka River, Malaya Yunga River, Sundyr River) and the "native" one (lakes Sarannoe and Gavanskoe of the Bering Island (the Commander Islands)).

Key words: invasive species, populations, nine-spined stickleback, morphological characteristics, sexual dimorphism, river basin in the Cheboksary water reservoir, the feeding of the nine-spined stickleback.