

Е. В. Шатских, Д. Л. Лайус, Т. С. Иванова

**БИОТОПИЧЕСКАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ  
МОЛОДИ ТРЕХИГЛОЙ КОЛЮШКИ  
*GASTEROSTEUS ACULEATUS* L.  
В ЕСТЕСТВЕННЫХ И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ\***

**Введение**

Долговременные изменения численности трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* L. и морской травы zostеры *Zostera marina* L. в Белом море имеют сходный характер. В частности, резкое снижение численности обоих видов наблюдалось в 1960-х гг., а в настоящее время наблюдается возрастание. Многие исследователи считают, что это связано с тем, что успех размножения колюшки зависит от наличия зарослей zostеры [1, 2]. Однако механизмы этой связи не вполне понятны.

Заросли zostеры широко используются рыбами как место размножения и являются «яслями» для только что вылупившейся молоди [3–5]. Предполагается, что рост молоди и ее выживание более высокие в зарослях zostеры по сравнению с другими местообитаниями (Beck, Deegan, цит. по: [6]). На трех видах колюшковых — *Gasterosteus aculeatus*, *Pungitius pungitius*, *Apeltes quadracus* — было показано, что они более привязаны к зарослям zostеры, чем другие виды рыб, и предпочитали именно эти биотопы, даже несмотря на то, что заросли были удалены друг от друга на значительное расстояние [4].

Большинство колюшек строят гнезда в растительности, и только самцы рода *Gasterosteus* — трехиглая колюшка — строят гнезда на грунте. Тем не менее для нереста они выбирают мелководье, где обычно присутствует растительность. Характерной особенностью нерестовых биотопов является наличие разнообразных укрытий [3]. Самцу для постройки гнезда необходима отмершая растительность, хотя некоторые ученые наблюдали постройку гнезда из песка в Калифорнии (Vrat, 1949, цит. по: [7]) и А. И. Смирнов (1951) [8] в бассейне Азовского моря. При этом считается, что наличие густой растительности благоприятно для нереста колюшки, поскольку в таких условиях самцы могут строить гнезда в скрытых местах. Это снижает затраты их энергии на охрану территории и, соответственно, освобождает ее для ухода за потомством, в частности, для аэрации икры, что в конечном счете приводит к повышению выживаемости мальков [9].

У колюшек хорошо выражена забота о потомстве, но через 4–5 суток после выклева личинки всплывают над гнездом, где первое приливно-отливное течение уносит их из колонии и они предоставлены самим себе [10]. В возрасте 14 дней после вылупления, при длине 11 мм личинки теряют личиночные признаки и принимают форму тела взрослых рыб. В это время они начинают образовывать стаи.

Существуют экспериментальные работы по изучению предпочтений колюшками растительности различных видов и густоты, однако в большинстве случаев, исследования проведены со взрослой колюшкой. Так, У. Кандолин и Т. Салесто [11] изучали влияние увеличения растительного покрова на гнездостроение колюшек, а М. Бейкер [12]

\*Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант №09-04-01357-а).

© Е. В. Шатских, Д. Л. Лайус, Т. С. Иванова, 2010

изучал предпочтение колюшками микробиотопов с пресноводной растительностью — элодеей и рдестом. Экспериментальные исследования предпочтений мальками различных биотопов проводили в основном в присутствии паразитов или хищников [13, 14].

Как было показано в наших предыдущих исследованиях, распределение взрослых особей и мальков трехиглой колюшки в Белом море различается [15]. Если численность взрослых особей в нерестовый период в зарослях фукоидов и zostеры отличалась незначительно, то мальков было гораздо больше в zostере. Полученные результаты могут иметь разные объяснения, которые не являются взаимоисключающими: 1) колюшка нерестится не на всех участках, а предпочитает заросли zostеры; 2) смертность молоди, связанная с хищниками и/или с условиями питания, в зарослях zostеры ниже, чем в других биотопах; 3) молодь колюшки активно мигрирует в заросли zostеры из других биотопов [16]. В настоящей работе с помощью эксперимента мы поставили цель — выяснить, имеет ли место активный выбор мальками того или иного типа растительности, и может ли такой выбор вносить вклад в гетерогенность распределения молоди колюшки, наблюдаемую в природных условиях.

Основная задача настоящего исследования — выяснить, какие типы растительных субстратов предпочитают мальки колюшки в эксперименте. При этом также изучались следующие вопросы методического характера.

1. Зависит ли распределение мальков в укрытиях от местоположения этих укрытий в экспериментальной установке?

2. Различается ли распределение мальков в укрытиях в темное и светлое время суток?

3. Какое время требуется для стабилизации распределения мальков в укрытиях?

4. Различается ли предпочтение мальков в зависимости от того, в каких биотопах они были пойманы (заросли zostеры или заросли фукоидов)?

Кроме того, были проведены полевые исследования распределения молоди в различных биотопах (зарослях zostеры и зарослях фукоидов).

### Материалы и методы исследования

**Полевые исследования.** Отлов мальков в море проводили в августе 2008–2009 гг. раз в десять дней в районе Керетского архипелага (Белое море, Кандалакшский залив, губа Чупа) равнокрылым неводом длиной 7,5 м, высотой 1,5 м, с ячейей 5 мм в крыльях, 3 мм в центральной части и мотней из газа с ячейей 1 мм, в прибрежной полосе шириной 30 м. Коэффициент уловистости невода принимали равным 0,7 (на основании собственных предварительных исследований), площадь облова — 150 м<sup>2</sup>.

Из улова выбирали всю растительность и рыб других видов, а также взрослых особей трехиглой колюшки, оставляя только молодь. Далее определяли объем улова и брали 2 пробы объемом по 0,05 л. При объеме улова менее 0,05 л в пробу брали всех рыб. Пробы хранили при температуре от –5 до –10°С. Для анализа рыб помещали в кювету со шкалой и фотографировали. Далее с помощью программы Image Tool подсчитывали их количество и измеряли длину тела. У мертвых рыб длину измеряли от кончика рыла до начала хвостового плавника ( $L1$ ). У живых длину измеряли вместе с хвостовым плавником ( $L2$ ). В дальнейшем для всех рыб использовали длину  $L1$  (мм), которую рассчитывали из длины  $L2$  (мм) по собственному эмпирическому уравнению:  $L1 = 0,901(L2) - 0,229$  (коэффициент детерминации  $R^2 = 0,92$ , объем выборки,  $n = 65$ ).

**Экспериментальные исследования.** Эксперименты проводили в августе 2008–2009 гг. на базе Морской биологической станции Санкт-Петербургского государственного университета на о-ве Средний (Карельский берег, Белое море).

Экспериментальная установка представляла собой ванну из стекловолокна длиной 450, высотой 70 и шириной 50 см, дно которой было покрыто тонким слоем песка. Ванна была разделена пополам перегородкой, представляющей собой деревянную раму с тюлевой сеткой, так, что мальки из одной половины не могли проникнуть на другую. Она была расположена в тени, под открытым небом. Морская вода соленостью 22–24‰ поступала в ванну из моря с глубины 8 м в один конец ванны, а отток воды происходил из противоположного конца. В течение всего эксперимента ежедневно проводили измерения температуры и солености. Температура воды в ванне за время эксперимента менялась от 10 до 16°C.

Мальков для эксперимента отлавливали в море. В 2008 г. они были пойманы у о-ва Средний, в бухте Наговица, в которой находятся масса затопленных бревен и небольшие заросли фукоидов. В 2009 г. молодь отлавливали в двух разных местах — в губе Сельдяная (густые заросли zostеры) и у о-ва Кереть (заросли фукоидов). Мальков акклиматизировали в течение 6 дней в ванне или аквариумах, их размеры ( $L_1$ ) в 2008 г. составляли в среднем  $11,5 \pm 0,03$  мм (от 6 до 22,8 мм), а в 2009 г. они были крупнее — в среднем  $15,6 \pm 0,04$  мм (от 7,9 до 25 мм).

Количество мальков, помещаемых в экспериментальную установку, было близко к численности мальков в исследованных естественных биотопах (заросли zostеры в губе Сельдяная) в этот же период. В 2008 г. численность мальков на естественных нерестилищах в августе составляла в среднем 680 экз./м<sup>2</sup>, а в эксперименте — 750 экз./м<sup>2</sup>. В 2009 г. численность мальков в море составляла 120–200 экз./м<sup>2</sup>, а в эксперименте — 160 экз./м<sup>2</sup>.

В ходе эксперимента наблюдалась небольшая смертность мальков — от 1 до 10 экз. в день. Во всех сериях, за исключением серии 1 в 2008 г., численность мальков ежедневно восполняли до начального уровня. В 2008 г. (эксперимент 1, см. ниже) смертность мальков была выше (30–130 экз./день, что составляло 3–9% от общей численности) и их численность не восполняли, а при статистической обработке вводили специальную поправку. Величину поправки рассчитывали как среднее число мальков в течение всего эксперимента (680 экз./м<sup>2</sup>), деленное на число мальков в ванне в данный момент наблюдения.

Для экспериментов использовали следующие типы субстратов:

- З — zostера (*Zostera marina*) (плотность, соответствующая естественной, — 2100 г/м<sup>2</sup>);
- Ф1 — разреженные фукусы (*Fucus vesiculosus*) (сниженная плотность — 800 г/м<sup>2</sup>), этот тип субстрата был использован в связи с тем, что в естественных условиях густота зарослей (проективное покрытие) zostеры и фукусов существенно различается. Для оценки влияния на предпочтение мальков густоты зарослей независимо от вида растений мы использовали разреженные фукусы, проективное покрытие которых примерно соответствовало естественным зарослям zostеры;
- Ф2 — фукусы (*Fucus vesiculosus*) (плотность, соответствующая естественной, — 3700 г/м<sup>2</sup>);
- П — пустые кюветы, без субстратов.

Общая последовательность операций при проведении эксперимента была следующей.

1. В кюветы (их количество варьировало от 4 до 12 в зависимости от типа эксперимента) размером 27 × 35 см помещали разные типы субстратов.

2. Кюветы устанавливали в ванну на тюлевый садок с входом, выполненным в виде металлической рамки размером 27,5 × 35,5 см, высота садка составляла 60 см. Кювету

устанавливали таким образом, что при поднятии рамки садка выше уровня воды сама кювета и мальки, находившиеся в районе кюветы, оказывались внутри мешка.

3. В установленное время одновременно поднимали рамки садков.

4. Извлекали мальков из садка и помещали их в таз для дальнейшего фотографирования. Затем мальков опять выпускали в экспериментальную установку. Смертность в эксперименте была минимальной и, по-видимому, не была связана с этой процедурой.

5. Подсчитывали мальков и измеряли их длину на электронных фотографиях в программе Image Tool. Поскольку на фотографиях живых мальков при виде сверху трудно было определить место начала хвостового плавника, измеряли общую длину мальков  $L2$  с дальнейшим пересчетом на длину  $L1$ . Далее в разделе «Результаты исследования» приведена только длина  $L1$ .

Было проведено несколько серий экспериментов.

*Серия 1.* В этом эксперименте была поставлена методическая цель — проверить, не связано ли распределение мальков с местоположением субстрата в ванне, и в случае отсутствия такой связи отказаться в дальнейшем от повторностей с различными комбинациями расположения укрытий. Опыты проводились с 11 по 18 августа 2008 г. В экспериментальную ванну помещали 4 кюветы, в двух из которых были посажены фукусы (Ф2), а две оставались пустыми (П). Местоположение кювет (номера 1–4 по направлению протока воды) меняли. Каждый вариант опыта выполнен в трех повторностях. Предпочтение мальками субстратов могло зависеть от положения кюветы по отношению к месту поступления воды в ванну, от близости кювет к краям ванны, от различной освещенности разных участков ванны и других причин. Продолжительность опытов составляла 15 ч (с 21:00 до 12:00) или 7 ч (с 13:00 до 20:00).

*Серия 2.* В этой серии экспериментов основная цель — исследовать распределение мальков в укрытиях в зависимости от времени суток. Было проведено 2 опыта в период 11–12 и 21–22 августа 2009 г., которые продолжались по 24 ч каждый. В течение этих 24 ч мальков в садках облавливали в: 00:00, 04:00, 08:00, 12:00, 16:00 и в 20:00. Использовались четыре кюветы с одинаковым субстратом — зостерой (З), выставляемые в одной из половин экспериментальной ванны.

*Серия 3.* В данном случае мы наблюдали, каким образом меняется распределение мальков в ванной в зависимости от продолжительности эксперимента, что позволило определить минимально достаточный промежуток времени между подъемами садков в эксперименте. Для этого был проведен ряд опытов 11–12 августа 2009 г. в половине экспериментальной ванны с четырьмя кюветами с зостерой (З). После того как садки установили в ванну, воду в ней осторожно перемешивали, добиваясь равномерного распределения мальков, и оставляли на определенное время, затем садки поднимали. Это время составляло 10 мин, 30 и 1 ч, 3, 5 и 9 ч.

*Серия 4.* В этой серии экспериментов основная цель — выяснить, какие субстраты предпочитают мальки трехиглой колюшки. Опыты были проведены 14–15 августа и 22–23 августа 2009 г. Средняя длина мальков в эксперименте в первом случае составляла  $16,0 \pm 0,3$  мм и  $16,7 \pm 0,3$  мм — во втором. Малькам предлагали три типа субстратов: зостера (З) и фукусы с разной плотностью посадки (Ф1 и Ф2, см. выше). В каждой половине ванны находилось 6 кювет, и каждый из трех типов субстратов был представлен двумя кюветами. Продолжительность опытов составляла 12 или 9 ч, и оканчивались они в 14:00 и 00:00 соответственно. Кроме того, в данной серии экспериментов был изучен также фактор «место отлова мальков». В разных половинах ванны держали мальков, пойманных в зарослях зостеры или в зарослях фукоидов.

## Результаты исследования

**Полевые исследования.** Появление первых личинок трехиглой колюшки отмечено во второй половине июля, а массовое — в начале августа. К этому времени наши орудия лова позволяют оценить их численность. На участках с густыми зарослями zostеры (губа Сельдяная) мальки в невод начали попадаться 18 июля 2009 г., а их численность к началу августа составляла 200 экз./м<sup>2</sup>. В 2008 г. численность в этот период была на порядок выше — 2000 экз./м<sup>2</sup> (таблица). На других участках — районы островов Горелый и Кереть, мальки появились примерно на неделю позже, и их численность в начале августа была существенно ниже, чем в губе Сельдяной.

**Численность молоди трехиглой колюшки (экз./м<sup>2</sup>) в различных биотопах**

Биотоп	Место отлова	Плотность zostеры (приблизительно, по неопубликованным данным М. В. Букиной, и М. В. Иванова)	2008 г.		2009 г.	
			5–10 авг.	20–25 авг.	5–10 авг.	20–25 авг.
Зостера	о-в Горелый	1 кг/м <sup>2</sup>	43	11	9	0,3
	губа Сельдяная	Более 5 кг/м <sup>2</sup>	2118	114	201	111
	Яковлева	3,5 кг/м <sup>2</sup>	114	11	–	–
	Бухта Юшковка	1 кг/м <sup>2</sup>	–	0,2	–	–
Фукусы	о-ва: Кереть	0	–	0	0,6	0,05
	Кругляш	0	–	–	1,4	–
	Медянка	0	–	0	–	–
	бухта Юшковка	0	–	0	–	–

Примечание. Прочерк — отсутствие данных.

Распределение молоди на протяжении всего августа очень гетерогенно. В зарослях фукоидов мальки отсутствовали полностью или были единичны. В зарослях zostеры численность мальков варьировала в очень широких пределах от 10 до 2000 экз./м<sup>2</sup> в начале августа и снижалась до 0,3 до 115 экз./м<sup>2</sup> во второй половине августа. При этом максимальная численность мальков была отмечена в наиболее обширных зарослях zostеры (губа Сельдяная), в то время как в более разреженных зарослях (бухта Юшковка) численность мальков была наименьшей. Следует отметить, что и при визуальных наблюдениях молоди в исследованной акватории с лодки была видна явная приуроченность мальков колюшки к зарослям zostеры даже в том случае, если эти заросли были очень небольшими по площади — куртинки.

**Экспериментальные исследования. Серия 1.** Двухфакторный дисперсионный анализ, где факторами являлись «позиция кюветы» и «тип субстрата», показал, что первый фактор влияет недостоверно при  $p = 0,1$ , следовательно, позиция кюветы не играет роли, а второй фактор влияет достоверно при  $p < 0,0001$ , что свидетельствует о том, что мальки предпочитают фукусы пустой кювете (рис. 1; 2).

Учитывая результаты этого эксперимента, в дальнейшем мы располагали разные субстраты в ванне произвольным образом, считая, что распределение мальков не связано с местоположением укрытия, а зависит от его типа.

**Серия 2.** Анализ распределения мальков колюшки в zostере в разное время суток в экспериментах 11–12 августа и 21–22 августа дал несколько отличающиеся результаты. В первом случае (11 августа) количество мальков колюшки в zostере оказалось различно в темное (21:00 до 06:00) и светлое (08:00–20:00) время суток:  $77 \pm 11$  экз./м<sup>2</sup> и  $182 \pm 8$  экз./м<sup>2</sup> соответственно (различия достоверны,  $p < 0,05$ ). При этом 11 августа

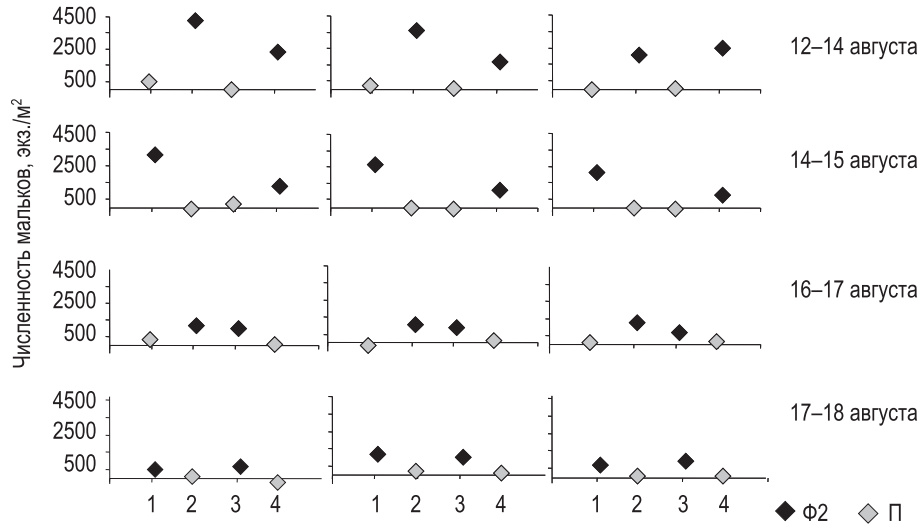


Рис. 1. Распределение мальков в пустых садках и в садках с фукусами в зависимости от того, в какой комбинации в ванне были размещены садки

По оси абсцисс — местоположение садка в ванне, по оси ординат — численность мальков (наблюдаемая численность мальков, умноженная на пересчетный коэффициент, см. «Материалы и методы исследования»). То же для рис. 2. В одной строке — три повторности каждой комбинации садков

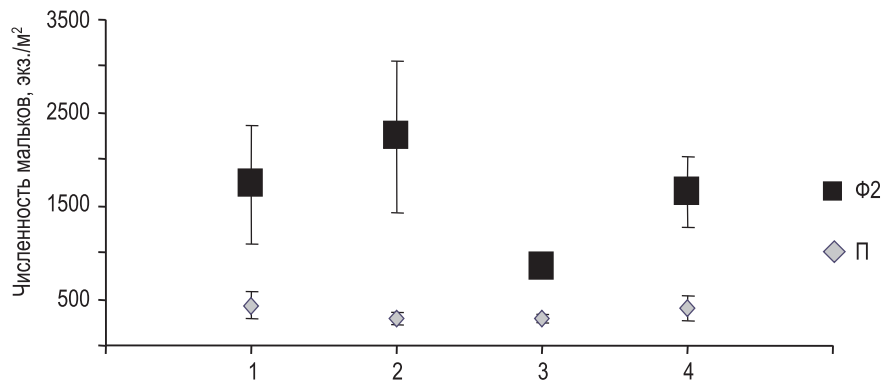


Рис. 2. Распределение мальков в пустых садках (П) и в садках с фукусами (Φ2) в экспериментальной ванне

(рис. 3) ночью в зостере находилось 10–15% мальков от общей численности в ванне, а днем — около 30%. Во втором случае (21 августа) количество мальков в зостере днем и ночью отличалось недостоверно ( $364 \pm 55$  и  $263 \pm 8$  экз./м<sup>2</sup> соответственно). В темное время суток в зостере находилось около 45% мальков от общей численности в ванне, а в светлое время суток — от 50 до 80%. Численность мальков, приуроченных к субстратам, 21 августа оказалась достоверно выше, чем 11 августа, и их доля составляла от 40 до 80% от общей численности в ванне. Размеры мальков, находящихся в укрытиях, 11 и 21 августа были приблизительно одинаковыми —  $16,5 \pm 0,1$  и  $16,4 \pm 0,1$  мм соответственно. Таким образом, оказалось, что 11 августа размер мальков в субстратах превышал

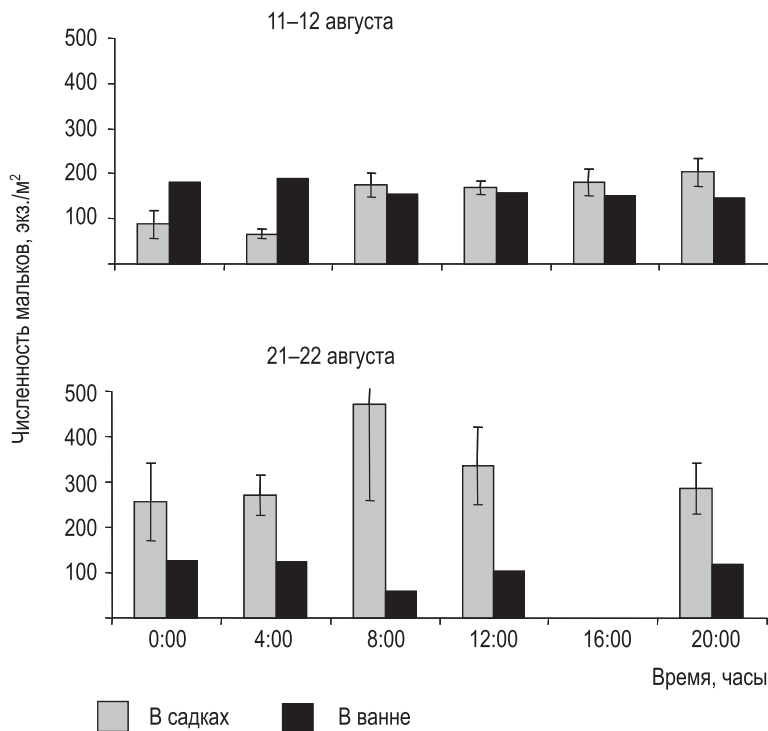


Рис. 3. Распределение мальков в садках с зостерой и в экспериментальной ванне в течение суток

средний размер мальков в ванне ( $16,0 \pm 0,3$  мм), а 21 августа этого эффекта не наблюдали — размеры мальков в укрытиях соответствовали среднему размеру таковых в ванне. Возможно, это связано с тем, что более крупные мальки активнее стремятся в укрытия.

В связи с результатами этого опыта в дальнейшем мы решили придерживаться схемы подъема садков несколько раз в сутки, чтобы учитывать возможность разного поведения мальков в темное и светлое время суток. Поскольку численность мальков в укрытиях в разные периоды светлого (т. е. в 08:00 и в 20:00) и темного (21:00–06:00) времени суток не различалась, были оставлены два варианта опытов, оканчивающихся в 14:00 и 00:00.

*Серия 3.* При определении минимальной достаточной продолжительности эксперимента в разные дни (11 и 12 августа) получены несколько различающиеся результаты.

Так, если рассматривать только результаты 12 августа (рис. 4), можно отметить, что при продолжительности эксперимента от 10 мин до 1 ч численность мальков в укрытиях (3) достоверно ( $p < 0,005$ ) выше ( $198 \pm 13$  экз./м<sup>2</sup>), чем по прошествии трех и более часов ( $73 \pm 17$  экз./м<sup>2</sup>). В то же время 11 августа достоверных различий между экспериментами разной длительности обнаружено не было. Отчасти это может быть объяснено тем, что 12 августа мы провели меньше опытов — 3, в то время как 11 августа — 7 (см. рис. 4).

Таким образом, можно сделать заключение, что 10 мин вполне достаточно, чтобы мальки спрятались в укрытия и их распределение стабилизировалось. В дальнейшем

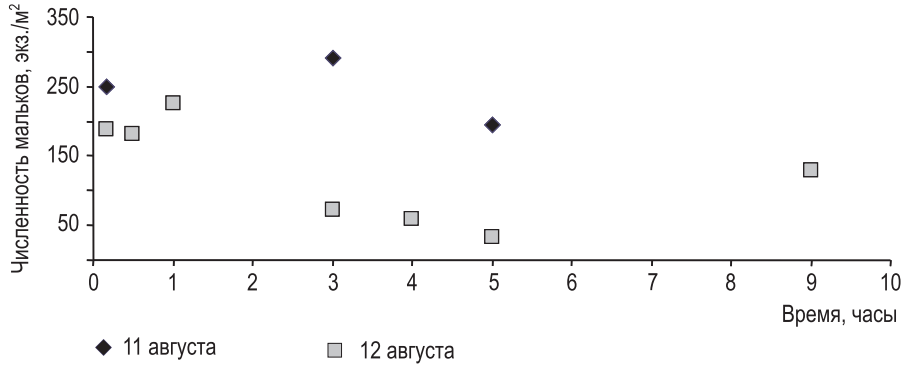


Рис. 4. Количество мальков в садках с зостерой в зависимости от частоты взятия проб

некоторые из них начинают выплывать из укрытий, причем при продолжительности опыта от 3 до 9 ч картина заметно не менялась. Поэтому в дальнейших исследованиях использовались интервалы между подъемами садков более трех часов.

*Серия 4.* Дисперсионный анализ показал, что место поимки не влияет на предпочтения мальков: мальки, пойманные в зостере и фукоидах, не различались в своих предпочтениях ( $p = 0,67$ ).

Достоверные различия между экспериментами, проведенными в темное и светлое время суток, были обнаружены только в одном из четырех дней, что с учетом результатов экспериментов серии 2 говорит о том, что такие различия могут быть результатом каких-либо неучтенных факторов. По-видимому, данный фактор не играет существенной роли в выборе мальками субстратов.

Достоверное влияние на предпочтения мальками субстратов оказывают дата проведения эксперимента (что, скорее всего, связано с разным возрастом мальков) ( $p < 0,001$ )

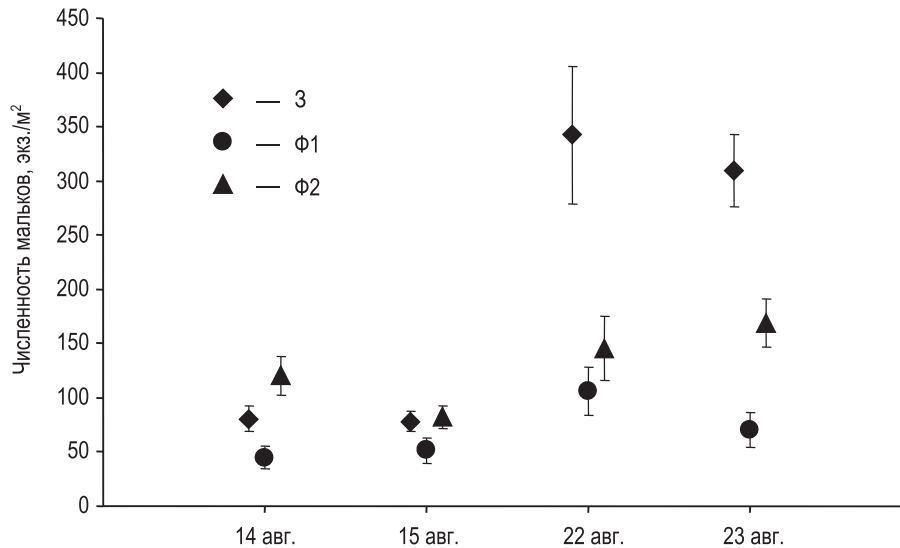


Рис. 5. Численность мальков колюшки в трех типах субстратов



и сам тип растительности ( $p < 0,001$ ). Кроме того, в дисперсионном анализе эти два фактора имеют значимое взаимодействие. В частности, 14–15 августа численность мальков, приуроченных к разным субстратами, отличалась недостоверно: З —  $79 \pm 7$ , Ф2 —  $101 \pm 11$ , а Ф1 —  $48 \pm 8$  экз./м<sup>2</sup> (рис. 5). В этот период в растениях находилось от 12 до 25% мальков от общей их численности в ванне. Позже, 22–23 августа, численность мальков, связанных с субстратами, возросла и составляла 33–55% от общей численности, а различия между субстратами стали значительно больше: З —  $326 \pm 35$ , Ф2 —  $157 \pm 18$  и Ф1 —  $88 \pm 14$  экз./м<sup>2</sup> ( $p < 0,05$ ). Таким образом, увеличение численности ими, ассоциированных с субстратами, было связано с предпочтением мальками zostеры, поскольку только там численность мальков, при сравнении данных, полученных 14–15 и 22–23 августа, возросла достоверно ( $p < 0,001$ ).

### Заключение

Эксперименты, проведенные нами, показали, что со второй половины августа молодь колюшки предпочитает находиться в zostере, даже если ей предложить более густые заросли фукоидов. Следовательно, наблюдаемая в природных условиях численность молоди в зарослях zostеры намного выше по сравнению с другими биотопами, что, вероятно, обусловлено активными миграциями подросших мальков. Этим можно объяснить, почему наблюдаемых в природных условиях различий в численности рыб в zostере и фукусах у взрослых колюшек меньше, чем у молоди. Еще одним показателем таких активных миграций может являться и то, что в зарослях zostеры снижение численности мальков часто происходит медленнее, чем в других биотопах, а иногда наблюдается даже повышение их численности к концу августа (наши неопубликованные данные).

В целом результаты исследований показали, что zostера играет существенную роль в размножении трехиглой колюшки, и соответственно снижение или повышение плотности ее зарослей может являться важным фактором, вызывающим изменения численности колюшки в Белом море.

### Литература

1. Телегин А. В. Многолетние изменения в экосистеме губы Бабье море (Кандалакшский залив Белого моря) // III международный семинар «Рациональное использование прибрежной зоны северных морей»: Материалы докладов. СПб., 1999. С. 68–76.
2. Телегин А. В. Значение zostеры морской (*Zostera marina* L.) и проблемы изучения динамики ее обилия // VIII региональная научно-практическая конференция «Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря»: Тезисы докладов. Архангельск, 2001. С. 105–106.
3. Гурвич Г. Колюшка (*Gasterosteus aculeatus* L.) и ее значение в рыбном хозяйстве Белого моря // Природа. 1938. № 7–8. С. 140–141.
4. Lazzari M. A., Sherman S., Kamwit J. K. Nursery use of shallow habitats by epibenthic fishes in Maine nearshore waters // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2003. Vol. 56. P. 73–84.
5. Lazzari M. A., Stone B. Z. Use of submerged aquatic vegetation as habitat by young-of-the-year epibenthic fishes in shallow Maine nearshore waters // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2006. Vol. 69. P. 591–606.
6. Pihl L., Baden S., Kautsky N., Ronnback P., Soderqvist T., Troell M., Wennhage H. Shift in fish assemblage structure due to loss of seagrass *Zostera marina* habitats in Sweden // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2006. Vol. 67. P. 123–132.

7. Зюганов В. В. Семейство колюшковых (Gasterosteidae) мировой фауны. Л.: Наука. 1991. 261 с.
8. Смирнов А. И. К биологии трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* L. // Доклады Академии наук СССР. 1951. Т. 80, № 5. С. 837–840.
9. Sargent R. C., Gebler J. B. Effects of nest site concealment on hatching success, reproductive success and paternal behavior of the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // Behav. Ecol. Sociobiol. 1980. Vol. 7. P. 137–142.
10. Гомелюк В. Е. Влияние факторов среды на поведение самцов трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* Белого моря в период заботы о потомстве // Вопр. ихтиол. 1976. Т. 16. Вып. 6. С. 1043–1053.
11. Candolin U., Salesto T. Effects of increased vegetation cover on nesting behavior of sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) // Behav. Ecol. Sociobiol. 2006. Vol. 59. P. 689–693.
12. Baker M. Ch. Habitat selection in fourspine stickleback // Amer. Midland Naturalist. 1971. Vol. 85, N 1. P. 239–242.
13. Poulin R., FitzGerald G. J. Risk of parasitism and microhabitat selection in juvenile sticklebacks // Canad. J. Zoology. 1989. Vol. 67, N 1. P. 14–18.
14. Foster S. A., Garcia V. B., Town M. Y. Cannibalism as the cause of an ontogenetic shift in habitat use by fry of the threespine stickleback // Oecologia (Berlin). 1988. Vol. 74. P. 577–585.
15. Ivanova T. S., Lajus D. L., Shatskikh E. V., Popov V. A. Spatial distribution of Threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) in Keret Archipelago (Kandalaksha Bay of the White Sea // 13th european congress of ichthyology 6–12th September, Abstract book. Klaipeda: Klaipedos universitetas. 2009. P. 57.
16. Иванова Т. С., Лайус Д. Л., Шатских Е. В., Попов В. А. Пространственное распределение молоди и взрослых особей трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* L. в районе Керетского архипелага (Кандалакшский залив, Белое море) в 2008 г. // X научная сессия МБС СПбГУ. Тезисы докладов. СПб., 2009. С. 19–20.

Статья поступила в редакцию 28 июня 2010 г.