

УДК 57.022;57.033:574.32:575.21:597.541

СЕЛЬДЬ-ЧЕРНОСПИНКА *Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887) ИЗ р. АХТУБЫ НИЖНЕВОЛЖСКОГО БАСЕЙНА: БИОЛОГИЧЕСКИЕ И МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

© 2020 г. К. В. Кузищин^{a, b, *}, М. А. Груздева^a, В. А. Филенко^a, Д. С. Павлов^{a, b}

^aМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

^bИнститут проблем экологии и эволюции РАН им. А.Н. Северцова, Москва, Россия

*e-mail: KK_office@mail.ru

Поступила в редакцию 19.07.2019 г.

После доработки 18.08.2019 г.

Принята к публикации 28.08.2019 г.

Приведены данные по динамике анадромной миграции, возрастному составу, длине, массе тела и морфометрической характеристике сельди-черноспинки из р. Ахтубы. Установлено, что в настоящее время сельдь-черноспинка из бассейна р. Ахтубы мономорфна, какие-либо темпоральные группировки не выявлены. Она представлена некрупными младшевозрастными раносозревающими (в 2–3 г.) рыбами не старше 5 лет. По важнейшим диагностическим признакам, прежде всего по числу жаберных тычинок, и некоторым пластическим признакам сельдь-черноспинка из р. Ахтубы, в целом, соответствует типичным для формы рядам изменчивости.

Ключевые слова: сельдь-черноспинка, река Ахтуба, Нижневолжский бассейн, анадромная миграция, морфология

DOI: 10.31857/S0320965220010143

ВВЕДЕНИЕ

Проходные волго-каспийские сельди рода *Alosa* в прошлом имели высокую численность, широко использовали Волжский бассейн для размножения, поднимаясь на нерест вверх до рек Камы и Оки, играя весьма важную роль в промысле (Берг, 1948; Казанчев, 1981; Световидов, 1952). Однако, начиная с 1958 г., когда была введена в строй Волгоградская ГЭС, произошли масштабные изменения экосистемы всего Волжского бассейна. Проходные сельди потеряли большую часть районов своего воспроизводства, претерпели катастрофическое падение численности, сократилось разнообразие их внутривидовых форм. В конце XX–начале XXI в. отмечен некоторый рост численности только одной из форм проходных сельдей — сельди-черноспинки *Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887), и она даже стала объектом небольшого промысла в дельтовых участках р. Волги (Водовская, 1998, 2001; Ким, 2012; Пятикопова, 2019). В то же время степень изученности черноспинки на современном этапе недостаточна, данные по особенностям биологии и морфологии требуют уточнения.

Имеющаяся литература по сельди-черноспинке Нижневолжского бассейна посвящена преимущественно группировке вида из дельты и рус-

ла р. Волги, где в настоящее время осуществляется ее промысел и мониторинг (Васильева и др., 2012; Водовская, 1998, 2001; Войнова, 2012, 2016; Пятикопова, 2019; Фомичев, Тарадина, 2006). Однако в работах XX–XXI вв. отсутствуют данные по сельди-черноспинке из р. Ахтуба, хотя она относится к важным составным элементам сложной по строению Волго-Ахтубинской системы и имеет рыбохозяйственное значение (Зволинский и др., 2015; Николаев, 1962).

Цель работы — изучить особенности анадромной миграции производителей, размерный, возрастной и половой состав и морфологические признаки сельди-черноспинки р. Ахтубы на современном этапе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собирали в мае–июле 2014–2018 гг. в реках Ахтуба и Волга на территории Харабалинского р-на Астраханской обл. Место сбора удалено вверх по течению от верхней границы дельты Волги на 150 км, от плотины Волгоградской ГЭС — на 300 км. На исследованном участке реки Волга и Ахтуба протекают параллельными руслами, ширина поймы между ними 2–4 км. Ширина Ахтубы (в межень) варьирует от 190 до 420 (в среднем 313) м, глубина на плесах 10–11 м, в русловых

ямах ≤ 22 м. Стрежень русла сильно меандрирует, на плесах с одного берега образуется высокий обрывистый “яр” с резким свалом глубины до 8–11 м, противоположный берег пологий с плавным нарастанием глубины до русловой бровки на глубине 6–8 м. Исследованные участки р. Ахтубы по своему строению не отличаются от таковых выше и ниже по течению (Николаев, 1962). В 2014–2018 гг. проводили ежегодные наблюдения за ходом производителей и поведением рыб после нереста; данные по размерному, половому, возрастному составу и морфологии получены на основе сборов 2018 г.

Для определения уровня воды использовали неподвижную шкалу-ординар, закрепленную на береговых укреплениях-габионах, температуру воды определяли 1 раз в час с помощью автоматических электронных записывающих датчиков Vemco Minilog T8K 8bit DataLogger.

Производителей черноспинки отлавливали во время их анадромной миграции (с конца апреля по конец июня), использовали удобные снасти-“самодуры” с шестью крючками и резиновым амортизатором, облавливали все горизонты от придонного (6–8 м) до приповерхностного. Интенсивность хода производителей оценивали по уловам шести операторов (шесть снастей, по одной снасти на человека, в соответствии с Правилами спортивного и любительского рыболовства по Астраханской обл.), проводивших отлов стационарно в течение всего периода работы. Снасть-“самодур” обладает низкой селективностью (с одинаковым успехом ловятся рыбы длиной тела от 12–15 до 50 см), тем самым соотношение рыб с разной длиной тела в улове адекватно отражает их соотношение среди мигрирующих стай. Значения интенсивности хода оценивали по показателю “величина улова на единицу усилия”, выраженную как кг/ч при усилении шести снастей по шесть крючков (всего 36 крючков).

Использовали несмещенные выборки, когда анализировали весь улов при наполнении контрольной емкости объемом 15 л. Всего для исследования взяты две выборки: одна собрана 18–21 мая 2018 г. (пик хода производителей), другая – 2–6 июня 2018 г. (конец хода). Выборки изучали отдельно и в дальнейшем проводили их сравнительный анализ для выявления феноетического разнообразия в течение периода хода на нерест. Объем использованного материала по разным видам анализа представлен в соответствующих таблицах и на рисунках.

У всех пойманных рыб измеряли длину и массу тела, для определения возраста брали пробу чешуи под спинным плавником, при вскрытии визуально определяли пол рыбы и стадию зрелости гонад (Правдин, 1966). Для изучения морфологических особенностей проводили классический ин-

струментный (ручной) морфометрический анализ по 25 пластическим и 6 меристическим признакам (Берг, 1948; Правдин, 1966; Световидов, 1952). Во избежание системной ошибки (Решетников, Попова, 2015; Решетников, Терещенко, 2017) все промеры рыб выполнены в стандартных условиях одним оператором.

Возраст сельди определяли по чешуе в соответствии с методикой Чугуновой (1959) с учетом рекомендаций Yilmaz и Polat (2002) по электронным изображениям оттисков (image-capture system, микроскоп Leica DMLS с набором объективов кратностью от $\times 2.5$ до $\times 10$, цифровая камера Canon X500-D) на акрилацетатных пластинках.

Материал обрабатывали стандартными методами унивариантного статистического анализа.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Анадромная миграция производителей. Ход черноспинки по р. Ахтубе в точке сбора материала начинался 9–12 мая при прогреве воды $>12^{\circ}\text{C}$. Пик хода приходился на третью декаду мая, в последних числах мая интенсивность хода сельди резко падала до завершения 10–12 июня (рис. 1). Несмотря на порой существенные колебания среднесуточной температуры воды, вызванные сильными дождями и короткими похолоданиями, интенсивность хода сельди заметно не менялась (рис. 1).

Миграция сельди проходит на глубине 1–3 м вдоль крутых берегов реки на удалении 3–8 м от уреза воды, широкие и мелководные участки с корытообразным профилем ложа русла стаи сельди пересекают по середине реки. Даже во время массового хода стая сельди никогда не выдает себя всплесками, что отличается от данных Световидова (1952). Движение сельди в темное время суток не зарегистрировано, ночью крупные стаи ходовой сельди распадаются на мелкие скопления, приуроченные к небольшим суводям с водоворотными течениями, которые образуются на выдающихся в реку мысах у высоких подмытых берегов-яров. Формирование крупных стай сельди и их движение вверх по течению начинается с рассветом, что соответствует данным работ прежних лет (Павлов, 1979).

В начале и конце хода сельдь идет отдельными, порой малочисленными стаями, интервал между ними может достигать несколько сотен метров. Во время пика хода сельдь мигрирует сплошной массой и интервала между стаями почти нет. В подавляющем большинстве случаев, в стаях сельди отсутствуют другие виды рыб, но иногда, особенно в маловодные годы, вместе с сельдью вверх по течению мигрирует чехонь *Pelecus cultratus* (L., 1758). В 2014 и 2015 гг. отмечены случаи, когда численностьдвигающейся вверх чехони была со-

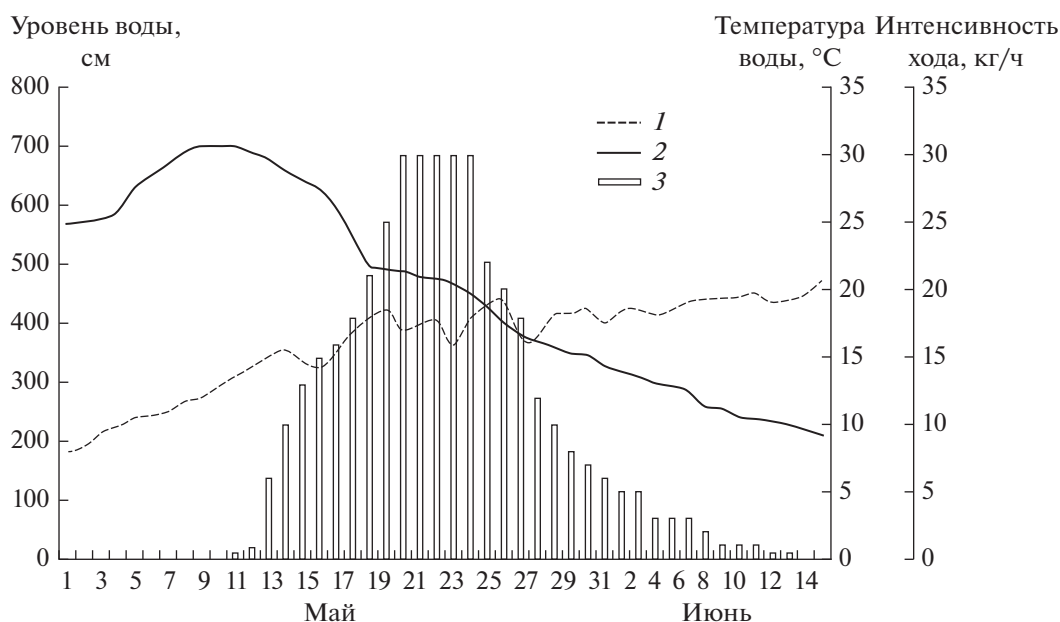


Рис. 1. Зависимость интенсивности миграции сельди по р. Ахтубе в районе работ от температуры и уровня воды в 2018 г.: 1 — среднесуточная температура воды, °C, 2 — уровень воды, 3 — интенсивность хода производителей черноспинки.

поставима с численностью сельди, но чехонь двигалась в приповерхностных слоях воды, а сельдь — на глубине ~3 м.

В обследованном районе, как в русле р. Ахтубы на участке от дер. Бугор до пос. Харабали (~40 км), так и в русле р. Волги от дер. Копановка до о. Капитанский (~50 км) нерест сельди не выявлен — ни разу не обнаружено массовых плотных скоплений у поверхности в русловых участках рек Волги и Ахтубы, в речных затоках и протоках, не зарегистрировано в вечерние часы выпрыгивающих из воды и плещущихся у поверхности производителей, что характерно для нерестящейся волжской проходной сельди (Берг, 1948; Световидов, 1952).

Скат отнерестившихся производителей. Отнерестившаяся сельдь появляется в реках Ахтуба и Волга в районе сбора материала 21–25 июня, наибольшей интенсивности скат живых и сплывание умирающих и погибших рыб наблюдается в первую неделю июля. К 12–15 июля скат заканчивается. Мертвую и умирающую сельдь заносит течением в затоны или небольшие бухты, где она может скапливаться в больших количествах. Так, например, в небольшом затоне р. Волги у о. Чуб на площади 200 × 100 м у поверхности в 2018 г. скопилось >3 тыс. погибших сельдей. Во время ската отнерестившихся рыб ими активно питаются хищники, в первую очередь, судак *Sander lucioperca* (L., 1758) и сом *Silurus glanis* (L., 1758). В последнюю неделю июня — первую неделю июля погибающая сельдь служит основой питания судака, ее частота встречаемости в желудках

судака длиной тела >35 см — 100% (2014–2018 гг., $n = 830$). Особи судака длиной тела 50–55 см могут заглотить пять–шесть сельдей длиной тела ~30 см ($n = 112$). Для мелких сомов массой тела ≤20 кг в конце июня частота встречаемости сельди в желудках достигает ~100% ($n = 78$), для крупных особей массой тела >50 кг частота ее встречаемости не превышает 40% ($n = 44$). В то же время сельдь почти отсутствует в питании щуки *Esox lucius* (L., 1758) ($n = 64$), случаи питания ею жереха *Aspius aspius* (L., 1758) ($n = 96$) не зарегистрированы.

Описание. Тело удлинненное, без резкого сужения в хвостовой части тела, умеренно высокое (наибольшая высота 18–23% длины тела по Смитту (Lsm)). Тело слегка сжато с боков в передней части и вальковатое в хвостовом отделе. Голова большая, 20–26 (в среднем 22.8)% Lsm, межглазничное расстояние 19–27 (20.8)% длины головы (С); умеренно высокая — 13–19 (15.2)% Lsm или 65–75 (70.5)% С, горизонтальный диаметр глаза 17–22 (19.7)% С. Челюсти или равной длины (у 43% рыб), или нижняя челюсть выдается вперед (у 57% рыб); оба варианта встречаются как у мелких (<250 мм), так и у крупных особей. Грудные плавники короткие, 11–16 (12.9)% Lsm. Основания брюшных плавников у всех рыб расположены позади вертикали, проходящей через начало спинного плавника.

Число и форма жаберных тычинок подвержены значительной изменчивости. В объединенной выборке ($n = 356$) не обнаружено ни одной особи с обломанными, искривленными или зазубренными жаберными тычинками, на что указыва-

Таблица 1. Длина тела, количество жаберных тычинок у сельди-черноспинки разных групп и статистическая оценка различий между группами

Признак	Группы рыб с разной длиной и формой жаберных тычинок				Оценка различий, $T_{st}/M-U$		
	I $n = 19$	II $n = 68$	III $n = 160$	IV $n = 109$	I : II	I : III	I : IV
Lsm, мм	258 ± 13.3 198–336	266 ± 10.2 202–367	282 ± 8.2 201–370	277 ± 11.6 199–365	0.47 —	1.53 —	1.07 —
Sp. br	70.5 ± 0.24 64–86	70.3 ± 0.21 61–84	70.1 ± 0.19 59–82	70.0 ± 0.20 57–81	0.63 0.8234	1.31 0.6352	1.60 0.4416

Примечание. Lsm — длина тела по Смитту, sp. br — число жаберных щетинок. Над чертой — среднее и его ошибка, под чертой — предел варьирования. T_{st} — показатель t -критерия Стьюдента; M-U — показатель U-критерия Манна-Уитни.

лось разными авторами как характерная особенность черноспинки (Берг, 1948; Казанчев, 1981; Световидов, 1952). Однако по длине жаберных тычинок и форме их наружного края можно выделить четыре морфы. У морфы I (5.8% рыб) жаберные тычинки длинные, по длине превышают жаберные лепестки, их наружный край образует выпуклую дугу; у морфы II (19.3% рыб) жаберные тычинки равны по длине жаберным лепесткам, а их наружный край слегка выпуклый и волнистый; у морфы III (44.3% рыб) жаберные тычинки равны по длине жаберным лепесткам, наружный край прямой; у морфы IV (30.6% рыб) жаберные тычинки по длине меньше, чем жаберные лепестки, их наружный край прямой. Разная форма жаберных тычинок встречается как у мелких, так и крупных особей, во время пика миграции и в ее конце. Несмотря на некоторые различия пределов варьирования числа жаберных тычинок и их длины, достоверных различий между группами по числу жаберных тычинок и длине тела нет (табл. 1).

Возрастной и половой состав. Во время пика хода возрастной состав самцов и самок, в целом, сходный — в объединенной выборке ($n = 186$) доминируют рыбы в возрасте 3 года (85.2%), второе место занимают рыбы в возрасте 4 года (8.4%), в небольшом количестве встречаются особи в возрасте 2 (5.2%) и 5 (3.2%) лет. В конце хода возрастной состав сельди-черноспинки менее вариabелен — в выборке ($n = 170$) обнаружены рыбы в возрасте 3 (97.5%) и 4 (2.5%) года. В пик хода незначительно преобладают самцы — их доля 52%, но в конце хода самок становится существенно больше — доля самцов падает до 24%. Во время пика хода почти все самки имели половые железы на четвертой стадии зрелости, выявлены особи, в каудальном отделе яичников которых были текущие ооциты. Сходная картина наблюдалась и у самцов — большая часть особей имела семенники на четвертой стадии зрелости, у 15.2% самцов в каудальном отделе семенников отмечены признаки пятой стадии зрелости. Несколько более сложная картина

была в конце хода. В этот период 9.5% самок имели яичники на третьей-четвертой стадии зрелости, остальные самки — на четвертой-пятой, среди самцов преобладали рыбы с семенниками на четвертой-пятой стадии зрелости.

Длина и масса тела. Длина тела черноспинки в объединенной выборке ($n = 356$) варьирует от 198 до 370 (в среднем 264.9) мм, масса тела — от 92 до 489 (в среднем 146.6) г. Средние длина и масса тела самок в одновозрастных классах существенно превышали таковые самцов (табл. 2). На протяжении всего периода анадромной миграции сельди-черноспинки самцы были мельче самок, однако достоверные различия не установлены (самцы, возраст 3 года, пик хода: конец хода, $T_{st} = 1.05$, $p < 0.95$; самки, возраст 3 года, пик хода: конец хода, $T_{st} = 1.38$, $p < 0.95$; самцы, возраст 4 года, пик хода: конец хода, $T_{st} = 1.29$, $p < 0.95$).

Морфометрическая характеристика. Анализ полового диморфизма по пластическим и меристическим признакам не выявил достоверных различий между самцами и самками ни по одному из 32 пластических и из 6 меристических признаков. Кроме того, достоверные различия не выявлены между выборками пика хода ($n = 161$) и конца хода ($n = 112$). Анализ распределений полученных значений в объединенной выборке показал, что для всех пластических и меристических признаков характерно нормальное распределение — показатели асимметрии (As) и эксцесса (Ex) ни в одном случае не достигают пороговых уровней (табл. 3). В связи с этим, приведены данные по объединенной (самцы и самки, пик и конец хода) выборке (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные нами результаты относятся к отдельному участку Нижневолжского бассейна — р. Ахтуба, — который ранее не был исследован по проходным сельдям. Значение р. Ахтубы для воспроизводства сельди-черноспинки крайне редко упоминается в опубликованных работах, имеют-

Таблица 2. Длина и масса тела сельди-черноспинки

Возраст, лет	Пик хода		Конец хода	
	Самцы <i>n</i> = 100	Самки <i>n</i> = 89	Самцы <i>n</i> = 41	Самки <i>n</i> = 133
2	<u>206(198–215)[8]</u> 96(92–102)	<u>218(195–230)[5]</u> 112(93–141)	–	–
3	<u>249(209–286)[78]</u> 127(97–204)	<u>277(205–343)[69]</u> 177(96–310)	<u>239(220–251)[31]</u> 105(97–203)	<u>258(234–285)[99]</u> 112(92–206)
4	<u>284(231–327)[10]</u> 205(108–311)	<u>319(269–365)[11]</u> 303(185–472)	<u>279(230–302)[10]</u> 181(100–295)	<u>302(276–325)[34]</u> 167(145–189)
5	<u>316(293–337)[4]</u> 309(206–388)	<u>325(312–370)[4]</u> 332(293–489)	–	–

Примечание. Над чертой — средняя длина тела, мм, под чертой — средняя масса тела, г; в круглых скобках — min–max, в квадратных — объем выборки, экз.

ся отрывочные сведения, что в 60–80-е гг. XX в. в реке воспроизводилось ~12% локального стада (Водовская, 2001). Данные по морфологическим и биологическим особенностям ахтубинской сельди-черноспинки отсутствуют.

Результаты нашего исследования позволяют прийти к заключению, что в настоящее время сельдь-черноспинка из р. Ахтубы мономорфна, какие-либо темпоральные группировки не выявлены. По важнейшим диагностическим признакам — прежде всего, по числу жаберных тычинок и некоторым пластическим признакам — сельдь-черноспинка из р. Ахтуба в целом, соответствует типичным для формы рядом изменчивости.

В то же время, представляется важным проведение сравнительного анализа полученных нами результатов по черноспинке из р. Ахтубы с историческими данными. Такое сравнение мы проводим с осторожностью, так как они почти все относятся к районам дельты р. Волги (Берг, 1948; Водовская, 1974; Водовская, 2001; Казанчев, 1965, 1981; Пятикопова, 2019; Световидов, 1952). Выявлены временные изменения по многим параметрам сельди-черноспинки (табл. 4). Так, существенно уменьшились длина и масса тела, увеличилась доля младшевозрастных рыб в нерестовом стаде. Особенно это заметно в период с 60-х до 70-х гг. XX в., когда из уловов пропали крупные старшевозрастные (7–8 лет) особи длиной тела >50 см и массой ≤2 кг. По-видимому, это было обусловлено резким сокращением путей анадромной миграции в р. Волге. Еще Световидов (1952) указывал, что до появления плотин наиболее крупные особи черноспинки шли дальше всех вверх по реке, поднимаясь до устья р. Ока.

Тенденция к уменьшению размеров и массы тела черноспинки продолжается и по настоящее

время (Пятикопова, 2019). Наши данные подтверждают наблюдаемые другими исследователями тренды — в 2018 г. были обнаружены половозрелые самцы и самки в возрасте двух лет, не отмечавшиеся ранее, и не было поймано ни одной рыбы в возрасте старше пяти лет (табл. 4).

Изменения затронули форму и число жаберных тычинок (табл. 4). До 1959 г. и в 60–70-х гг. XX в. в выборках черноспинки часто присутствовали особи с короткими, обломанными и искривленными жаберными тычинками (Водовская, 1974). В нашей выборке 2018 г. из р. Ахтуба такие особи не обнаружены. После зарегулирования стока р. Волга в 70-х годах XX в. максимальное значение числа жаберных тычинок было >90 (Водовская, 1974; Казанчев, 1981), а нашей выборке — 86 (2018 г.). Не исключено, что изменения в количестве и строении жаберных тычинок отражают изменения в характере ее питания. По мнению Водовской (1984, 2011), Казанчевой (1981), Световидова (1952), черноспинка — хищник и в море питается мелкой рыбой и ракообразными. Возможно, что питание рыбой могло приводить к деформации и облому жаберных тычинок. По данным Казанчевой (1981) и Световидова (1952), обломанные тычинки гораздо чаще встречались у крупных рыб, которые потребляли, в основном, рыбу. Возможно, отсутствие рыб с обломанными тычинками в настоящее время — следствие изменений в питании черноспинки в море, однако этот аспект фактически не освещен в современной литературе.

Другой признак, затронутый значительными изменениями, — количество позвонков. За более чем 60-летний период закономерно увеличилось количество позвонков, причем не только расширились пределы варьирования, но и произошел

Таблица 3. Морфометрическая характеристика сельди-черноспинки р. Ахтубы, объединенная выборка ($n = 273$)

Признак	Показатель				
	$M \pm m$	SD	Lim	As	Ex
Lsm	262.7 $\pm$ 1.1	18.2	198–338	0.34	0.10
Пластические признаки, % Lsm					
C	23.83 $\pm$ 0.09	0.63	22.3–25.3	0.02	0.26
ao	6.36 $\pm$ 0.05	0.36	5.6–7.3	0.11	0.25
o	4.69 $\pm$ 0.05	0.37	3.9–5.5	0.27	–0.58
op	12.98 $\pm$ 0.07	0.51	11.0–14.1	–0.24	0.32
io	4.96 $\pm$ 0.04	0.33	4.4–6.4	0.25	0.71
hcz	16.77 $\pm$ 0.07	0.55	15.6–17.7	–0.27	–0.75
hco	12.65 $\pm$ 0.09	0.66	11.5–14.1	0.30	–0.47
lm	11.93 $\pm$ 0.07	0.56	10.8–13.9	0.20	0.76
hmx	3.21 $\pm$ 0.04	0.27	2.5–3.7	–0.16	–0.36
lmd	14.65 $\pm$ 0.10	0.69	13.0–16.0	0.15	–0.25
H	22.13 $\pm$ 0.15	1.09	20.3–24.8	0.13	–0.13
h	6.75 $\pm$ 0.06	0.39	6.2–8.0	0.15	0.41
pl	14.25 $\pm$ 0.11	0.81	12.4–16.2	0.02	0.22
ID	12.58 $\pm$ 0.10	0.67	11.3–14.1	0.24	–0.15
hD	10.92 $\pm$ 0.14	1.01	9.6–14.0	0.24	0.79
lA	15.24 $\pm$ 0.10	0.68	13.7–16.7	0.17	–0.40
hA	6.86 $\pm$ 0.09	0.62	5.4–8.1	0.13	–0.21
IP	14.27 $\pm$ 0.09	0.64	12.2–15.8	–0.29	0.24
IV	8.85 $\pm$ 0.06	0.44	8.1–10.0	0.26	0.42
aD	44.75 $\pm$ 0.17	1.17	42.3–47.9	0.23	0.48
pD	41.34 $\pm$ 0.14	0.98	39.1–43.7	0.31	–0.22
aV	47.13 $\pm$ 0.14	0.97	44.6–49.0	–0.31	–0.17
aA	67.66 $\pm$ 0.15	1.04	65.6–70.1	0.15	0.04
P–V	24.03 $\pm$ 0.12	0.89	22.0–25.8	–0.27	–0.49
V–A	21.39 $\pm$ 0.16	1.12	19.3–23.8	0.09	–0.65
Пластические признаки, % C					
ao/C	26.62 $\pm$ 0.21	1.52	23.8–29.7	0.19	–0.66
o/C	19.69 $\pm$ 0.20	1.40	16.7–22.2	–0.09	–0.72
op/C	54.47 $\pm$ 0.24	1.67	49.3–58.1	–0.12	0.66
io/C	20.86 $\pm$ 0.22	1.51	18.8–24.3	0.19	–0.71
hcz/C	70.41 $\pm$ 0.34	2.35	64.7–74.6	–0.10	–0.45
lm/C	50.06 $\pm$ 0.25	1.74	45.9–54.7	–0.12	0.16
lmd/C	61.45 $\pm$ 0.29	1.75	55.8–65.6	–0.16	0.24
Меристические признаки					
D	14.47 $\pm$ 0.06	0.78	12–16	–0.07	0.48
A	18.54 $\pm$ 0.09	1.18	16–22	0.21	–0.08
P	14.80 $\pm$ 0.07	0.95	11–17	–0.14	0.72
V	7.76 $\pm$ 0.04	0.49	6–9	–0.20	0.53
sp. br	70.20 $\pm$ 0.44	5.62	57–86	0.24	–0.48
vert.	52.13 $\pm$ 0.10	1.01	50–54	–0.11	–0.22

Примечание. Lsm – длина тела по Смитту; C – длина головы, ao – длина рыла, o – горизонтальный диаметр глаза, op – заглазничное расстояние, io – межглазничное расстояние, hcz – высота головы на уровне затылка, hco – высота головы на уровне глазниц, lm – длина верхней челюсти, hmx – высота верхнечелюстной кости, lmd – длина нижней челюсти, H – наибольшая высота тела, h – высота хвостового стебля, pl – длина хвостового стебля, ID – длина основания спинного плавника, hD – высота спинного плавника, lA – длина основания анального плавника, hA – высота анального плавника, IP и IV – длина грудного и брюшного плавников, aD, pD, aV, aA, P–V и V–A – антедорсальное, постдорсальное, антевентральное, антеанальное, пектоанальное и вентроанальное расстояния; D, A, P и V – число ветвистых лучей в спинном, анальном, грудном и брюшном плавниках, vert. – число позвонков. As и Ex – показатель асимметрии и эксцесса соответственно; Lim – пределы варьирования; SD – среднее квадратическое отклонение; $M \pm m$ – значение среднего и его ошибка. Остальные обозначения, как в табл. 1.

Таблица 4. Сравнительный анализ биологических и морфологических показателей сельди-черноспинки в разные годы

Показатель	Исторический период, локализация мест и источники данных		
	До 1959 г., дельта и низовья р. Волги (Берг, 1948; Световидов, 1952)	60–70-е гг. XX в., дельта и низовья р. Волги (Водовская, 1974, 1977, 2001; Казанчеев, 1965, 1981)	2016–2018 гг., р. Ахтуба, в ~300 км от моря (данные авторов)
Сроки анадромной миграции	Конец апреля–начало июля. В течение хода наблюдалось несколько пиков, обычно в середине мая и середине июня	10–20 апреля–начало-середина июня (по некоторым источникам – до начала июля). Один пик – во второй половине мая	Первая декада мая–первая декада июня, пик хода ~9 сут (20–28 мая)
Длина тела, см	30–52 (40–42)	24–46 (33 см)	19–37 (26)
Масса тела, г	300–2000 (500–600)	200–1000 (460)	90–490 (146)
Возраст, лет	3–7, в основном 4, 5	2–8, в основном 3, 4, 5 лет	2–5, в основном 3
Число жаберных тычинок	59–92 (72.4)	51–96 (74.6)	52–86 (72.0)
Форма жаберных тычинок	У крупных рыб толстые и грубые, часть их обломана, некоторые искривленные, с боковыми шипиками. Жаберные тычинки короче лепестков, образуют прямую линию	У крупных рыб крепкие, толстые, редко посаженные, часто обломанные, у мелких рыб они тоньше и короче	Прямые, не искривлены и не обломаны, гладкие, чаще равны по длине жаберным лепесткам. Образуют прямую линию, реже выпуклую дугу. Размерной изменчивости не выявлено
Число позвонков	47–50 (48.9)	49–54 (51.8)	50–54 (52.1)
C/Lsm	22–25.0 (23.1)	22–26 (23.2)	20–26 (22.8)
IP/Lsm	13.7–15.9 (14.9)	13–16 (14.6)	11–16 (12.9)
H/Lsm	20–28 (23.9)	20–28 (23.8)	18–23 (22.1)
io/C	18–23 (20.3)	–	19–27 (20.8)
hcz/Lsm	15–18 (16.5)	15–19 (17)	13–19 (15.2)

Примечание. Обозначения показателей в табл. 3. Даны пределы варьирования, в скобках – среднее значение.

существенный сдвиг вариационных кривых. В настоящее время пределы варьирования признака – 50–54, тогда как в первой половине XX в. они были 47–50 (Берг, 1948; Световидов, 1952). Вероятно, такой существенный сдвиг признака вызван сменой условий воспроизводства – комплекс гидрогеоморфологических параметров Средней Волги, где сельдь-черноспинка размножалась до ввода в строй плотин Волгоградской и Саратовской ГЭС, значительно отличается от такового в Нижневолжском бассейне. Кроме того, выявлены изменения и по некоторым пластическим признакам, в частности, в настоящее время высота головы и высота тела черноспинки стали более низкими, чем ранее.

Очевидно, произошедшие сдвиги в биологии и морфологии сельди-черноспинки, а также катастрофическое падение ее численности, – следствие изменений условий существования проходных волжских сельдей из-за зарегулирования стока р. Волги. В результате зарегулирования стока

произошла коренная перестройка в условиях размножения сельди-черноспинки и протекания ранней пресноводной фазы ее жизненного цикла. До зарегулирования реки плотинами в Северный Каспий из р. Волги скатывались сформированные мальки (Водовская, 1990, 1994, 1996; Павлов, 1979; Пятикопова, 2019), в настоящее время преобладают личинки. Эффективность естественного воспроизводства черноспинки в новых условиях ухудшилась в 10–11 раз (Водовская, 2001) поэтому, несмотря на некоторый рост численности черноспинки, условия ее естественного воспроизводства рассматриваются как неблагоприятные (Водовская, 2001; Войнова, 2012, 2013, 2016; Пятикопова, 2019). Фактически, популяция сельди-черноспинки в настоящее время находится в стрессовом состоянии и весьма уязвима для любых неблагоприятных внешних факторов, например, для низкого объема стока р. Волги (Водовская, 1996, 2001; Пятикопова, 2019). Высокая уязвимость сельди-черноспинки подтверждается

фактом быстрого падения ее численности в начале 2000-х гг. в результате даже небольшого промысла, который срочно пришлось прекратить (Войнова, 2013; Лепилина и др., 2016).

Выводы. Параметры среды для существования сельди-черноспинки далеки от оптимальных, и процесс выработки локальных адаптаций для ее устойчивого выживания в современных измененных условиях еще продолжается. В связи с этим, есть основания рассматривать выявленные изменения по биологическим и морфологическим признакам как отражение активных микроэволюционных процессов, направленных на эффективную адаптацию формы/вида к новым изменившимся условиям экосистемы Нижневолжского бассейна. В то же время, полученные результаты предполагают дальнейшие исследования структуры и разнообразия группировки сельди-черноспинки из Нижневолжского бассейна. В частности, представляется важным расширенный дифференцированный анализ параметров структуры популяции черноспинки из рек Волги и Ахтубы, в том числе с привлечением методов молекулярно-генетического анализа.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность М.А. Арифиллину за всестороннее содействие в выполнении работы, О.Н. Лыкову, Е.О. Лыкову, В.Г. Марышеву, А.А. Шипилову, С.И. Серегину (ЗАО “Дельта Ахтубы”) за активную помощь в сборе полевого материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при технической поддержке рыболовной базы “Успех” (ЗАО “Дельта Ахтубы”) и при финансовой поддержке гранта РНФ 19-14-00015.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Москва: Изд-во АН СССР. Т. 1.
- Васильева Т.В., Власенко А.Д., Дегтярева Н.Г. 2012. История и современное состояние рыбохозяйственных исследований на Каспии // Вопросы рыболовства. Т. 13. № 4(52). С. 679.
- Водовская В.В. 1974. Новые данные о внутривидовых формах каспийской проходной сельди (*Alosa kessleri*) // Труды Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. Т. 1. С. 74.
- Водовская В.В. 1977. О связи между численностью проходной сельди и ее распределением в Северном Каспии // Вопр. ихтиол. Т. 17. Вып. 1(102). С. 179.
- Водовская В.В. 1984. Экология каспийской проходной сельди (*Alosa kessleri*) на Нижней Волге в современных условиях гидрологического режима: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва: Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии. С. 24.
- Водовская В.В. 1990. Проходная сельдь — важный объект охраны ихтиофауны Каспия // Матер. Всесоюзной конференции Экологические проблемы охраны живой природы. Москва: Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии. Ч. 3. С. 12.
- Водовская В.В. 1994. Воспроизводство сельди на Волге // Рыбное хозяйство. № 6. С. 28.
- Водовская В.В. 1996. Влияние гидрологического режима на воспроизводство и численность проходных сельдей // Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. 6. Вып. 2. С. 300.
- Водовская В.В. 1998. Научные основы устойчивого рыболовства и регионального распределения промысловых объектов Каспийского моря. Москва: Изд-во ВНИРО.
- Водовская В.В. 2001. Экологические аспекты биологии проходной сельди Каспия. Астрахань: КаспНИРХ, 74 с.
- Войнова Т.В. 2012. Современное состояние нерестовой части популяции проходной сельди-черноспинки *Alosa kessleri kessleri* // Экологический мониторинг и биоразнообразие. № 2. С. 75.
- Войнова Т.В. 2013. Динамика уловов и биологические показатели сельди-черноспинки в Волго-Каспийском рыбохозяйственном подрайоне в современных условиях (река Волга и ее водотоки) // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. № 3. С. 25.
- Войнова Т.В. 2016. Мониторинг современного состояния популяции сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* Grimm) в р. Волге // Экологический мониторинг и биоразнообразие. № 1. С. 21.
- Зволинский В.П., Овчинников А.С., Яковлев С.В., Рыбашлыкова Л.П. 2015. Комплексный мониторинг водных биологических ресурсов водоемов Волго-Ахтубинской поймы. Волгоград: Волгоградский ГАУ.
- Казанцев Е.Н. 1965. О распределении осетровых рыб в промысловой зоне Северного Каспия в связи с запрещением их морского лова // Труды Каспийского НИИ рыбного хозяйства. Т. 20. С. 53.
- Казанцев Е.Н. 1981. Рыбы Каспийского моря. Москва: Легк. и пищ. пром-сть.
- Ким А.И. 2012. О восстановлении Урало-Каспийской популяции сельди *Alosa kessleri kessleri* // Вестник Казанского национального университета. Серия экологическая. № 1(33). С. 79.
- Лепилина И.Н., Войнова Т.В., Николаенков А.А., Степанова Т.Г. 2016. Состояние запасов сельди-черноспинки, биологические, физиолого-биохимические показатели и трофологический анализ производителей, мигрирующих в реку Волгу // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. Вып. 2. С. 43.
- Николаев В.А. 1962. Геологическая история, рельеф и аллювиальные отложения р. Ахтуба // Природа и сельское хозяйство Волго-Ахтубинской долины и дельты. Москва: Изд-во МГУ. С. 11.
- Павлов Д.С. 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. Москва: Наука.

- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. Москва: Пищ. пром-сть.
- Пятикопова О.В. 2019. Современные особенности нерестовой миграции производителей и покатной миграции личинок сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri*) в Волжско-Каспийском бассейне: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Астрахань: АГТУ.
- Решетников Ю.С., Попова О.А. 2015. О методиках полевых ихтиологических исследований и точности полученных результатов // Труды Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. Т. 156. С. 114.
- Решетников Ю.С., Терещенко В.Г. 2017. Количественный уровень исследования в экологии рыб и ошибки, связанные с ним // Экология. № 3. С. 178.
- Световидов А.Н. 1952. Фауна СССР. Рыбы. Т. 2. Вып. 1. Сельдевые (Clupeidae) Москва: Изд-во академии наук СССР.
- Фомичев О.А., Тарадина Д.Г. 2006. Оценка численности покатной молоди полупроходных и речных рыб в водоемах дельты Волги // Материалы Международной конференции Астрахань "Современное состояние и пути совершенствования научных исследований в Каспийском бассейне". Астрахань: КаспНИРХ. С. 233.
- Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. Москва: Изд-во академии наук СССР.
- Yilmaz S., Polat N. 2002. Age determination of shad (*Alosa pontica* Eichwald, 1838) inhabiting the Black Sea // Turkish Journal of Zoology. V. 26. № 4. P. 393.

The Black-Back Shad, *Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887) from the Akhtuba River, Lower Volga Basin: the Basic Biological and Morphological Attributes

K. V. Kuzishchin^{1,2, *}, M. A. Gruzdeva¹, V. A. Filenko¹, and D. S. Pavlov^{1,2}

¹*Ichthyology Department, Biology Faculty, Moscow State University, Moscow, Russia*

²*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

**e-mail: KK_office@mail.ru*

The data for upstream migration, age composition, body length and weight and external morphology of the black-back shad from the Akhtuba River is presented. In the present time the black-back shad from the Akhtuba River is monomorphic, no temporal groupings revealed. In the population prevail small-size, early-maturing (at age 2–3 years) specimens with life longevity less than 5 years. The basic diagnostic features, first — the number of gill rakers and a body proportions of the black-back shad from the Akhtuba River are within the range of the diversity that is typical for the form.

Keywords: black-back shad, Akhtuba River, Lower Volga Region, upstream migration, external morphology