

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ  
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ПРОФЕССИОНАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ  
«АСТРАХАНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ТЕХНИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ»



На правах рукописи

ПЯТИКОПОВА ОЛЬГА ВИКТОРОВНА

**СОВРЕМЕННЫЕ ОСОБЕННОСТИ НЕРЕСТОВОЙ МИГРАЦИИ  
ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ И ПОКАТНОЙ МИГРАЦИИ ЛИЧИНОК  
СЕЛЬДИ-ЧЕРНОСПИНКИ (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887))  
В ВОЛЖСКО-КАСПИЙСКОМ БАССЕЙНЕ**

Специальность 03.02.06 – Ихтиология

Диссертация

на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель:  
доктор биологических наук,  
профессор Распопов В.М.

Астрахань – 2019

## ОГЛАВЛЕНИЕ

<b>ВВЕДЕНИЕ</b> .....	4
<b>1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР</b> .....	11
1.1. История изучения естественного воспроизводства сельди-черноспинки ( <i>Alosa kessleri kessleri</i> (Grimm, 1887)) в р. Волге.....	11
1.2. Гидрологический режим в период весеннего половодья в р. Волге.....	15
1.3. Биологические особенности сельди-черноспинки ( <i>Alosa kessleri kessleri</i> (Grimm, 1887)) .....	17
1.3.1. Нерестовые миграции производителей и покатные миграции личинок .....	18
1.3.2. Особенности постэмбрионального развития личинок и молоди .....	23
1.4. Факторы, определяющие эффективность естественного воспроизводства сельди-черноспинки ( <i>Alosa kessleri kessleri</i> (Grimm, 1887)) .....	28
1.4.1. Коэффициент промыслового возврата .....	32
<b>2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ</b> .....	35
<b>3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ</b> .....	43
3.1. Влияние гидрологического и температурного режимов на нерестовые миграции производителей сельди-черноспинки ( <i>Alosa kessleri kessleri</i> (Grimm, 1887)) в р. Волге .....	43
3.2. Возрастной состав, размерно-весовые показатели и плодовитость производителей сельди-черноспинки ( <i>Alosa kessleri kessleri</i> (Grimm, 1887)) в р. Волге .....	48
3.3. Особенности покатной миграции личинок сельди-черноспинки ( <i>Alosa kessleri kessleri</i> (Grimm, 1887)) в р. Волге в современных условиях .....	52

3.3.1. Гидрологические условия в период покатной миграции личинок в р. Волга .....	52
3.3.2. Сезонная и суточная динамика концентрации личинок на разных этапах развития в р. Волге .....	56
3.3.3. Периоды развития и размерно-весовые характеристики личинок .....	62
3.3.4. Распределение личинок по слоям потока в р. Волге .....	66
3.4. Оценка промыслового возврата от естественного воспроизводства сельди-черноспинки ( <i>Alosa kessleri kessleri</i> (Grimm, 1887)) в р. Волге .....	70
3.4.1. Оценка эффективности естественного воспроизводства по показателю численности личинок в период покатной миграции .....	71
3.4.2. Расчет количества впервые нерестующих производителей .....	74
3.4.3. Уточнение коэффициента промыслового возврата .....	76
<b>ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ</b> .....	80
<b>ВЫВОДЫ</b> .....	83
<b>НАУЧНО-ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ</b> .....	85
<b>ПЕРСПЕКТИВЫ ДАЛЬНЕЙШЕЙ РАЗРАБОТКИ ТЕМЫ</b> .....	86
<b>СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ</b> .....	87
<b>ПРИЛОЖЕНИЯ</b> .....	104

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность исследований.** До зарегулирования стока р. Волги численность проходной сельди превосходила численность других видов рыб. Объектом промысла сельди становятся в 30-х годах XIX столетия (Киселевич, 1937). В первой половине XX столетия (1930–1950 гг.) проходные сельди были важным объектом речного и морского рыболовства Волжско-Каспийского рыбохозяйственного бассейна. Так, среднегодовые уловы варьировали от 24,6 до 70,3 тыс. т (Водовская, 1984). Промысел проходных сельдей осуществлялся во время нерестовой миграции вдоль дагестанского побережья Каспийского моря и в предустьевом пространстве дельты р. Волги. Резкое снижение запасов проходных сельдей началось после сокращения их нерестового ареала в результате зарегулирования стока р. Волги, что привело к потере основной части нерестилищ. В 1960-х гг. среднегодовой вылов уменьшился до 3,3 тыс. т, в 1970-х гг. наблюдалось дальнейшее уменьшение уловов, что связано с падением уровня Каспийского моря и сокращением нагульных площадей. Подвид – волжская многотычинковая сельдь (*Alosa kessleri volgensis* (Berg, 1913)) – исчез в 1970-е гг. (Водовская, 1989) и в настоящее время проходная сельдь Каспия представлена единственным подвидом – сельдью-черноспинкой (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)). Вылов проходных сельдей в 1980–1997 гг. не превышал 1,2–1,9 тыс. т с увеличением в 1998–1999 гг. до 2,99 и 4,31 тыс. т (Войнова, 2013). В 2001 г. из-за резкого сокращения нерестового запаса популяции промышленный лов проходной сельди достиг критической величины и составил всего 9,0 т (Васильева, 2012). Период с 2001 по 2005 г. характеризовался самыми низкими показателями вылова из-за ограничения промышленного лова проходной сельди-черноспинки с целью пропуска производителей к местам размножения.

До зарегулирования волжского стока нерестовая миграция сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) проходила от Волгограда до устья Камы и выше. После пуска в строй Волжской плотины в 1958 г. сельдь-черноспинка стала нереститься в незарегулированной части реки. Сохранившиеся нерестилища на р. Волге нельзя считать равноценными, поскольку их продуктивная способность весьма низкая. Если раньше молодь сельди-черноспинки скатывалась в северную часть Каспийского моря уже окрепшими мальками (пройдя более 1000 км вниз по реке в течение 2–3 месяцев), то после строительства Волжской плотины она мигрировала в море на ранних стадиях развития, и смена среды обитания (река – море), безусловно, сказывалась на выживаемости личинок и молоди (Танасийчук, 1962). К тому же условия нереста реофильной сельди-черноспинки в реке после зарегулирования волжского стока стали намного хуже. При нестабильном гидрологическом режиме р. Волги погибали икра и личинки, особенно предличинки (Водовская, 1991). Если в р. Волге не обеспечивались весенние расходы воды в объеме 10000–15000 м<sup>3</sup>/с, то пелагическая икра сельди падала на грунт, заиливалась и погибала, а у предличинок нарушался пассивный скат. В многоводные годы гибель икры уменьшалась в 3 раза, а продуктивность нереста, соответственно, увеличивалась (Танасийчук, 1962). Формирование новых поколений сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) после строительства Волжской плотины происходило в основном на нижнем участке р. Волги, от Волгограда и ниже (Водовская, 1991).

В современных условиях для увеличения промысловых уловов проходной сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) необходимо восстановить численность нерестовой части каспийского стада за счёт создания благоприятных условий для естественного воспроизводства. Для успешного решения этой задачи большое значение имеет изучение особенностей нерестовых миграций производителей и покатных миграций личинок и молоди сельди-черноспинки в р. Волге в современных условиях.

Кроме этого необходимо на основе полученных результатов по миграционной активности разработать предложения по уточнению и корректировке коэффициента промыслового возврата сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)). Выполнение указанной задачи своевременно и весьма актуально для сохранения и восстановления запасов природных популяций сельди-черноспинки в Волжско-Каспийском бассейне.

**Цель работы** – изучить современные особенности нерестовой и покатной миграций сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) для оценки эффективности естественного воспроизводства в нижнем течении р. Волги.

**Задачи исследований:**

1. Проанализировать влияние гидрологического и температурного режимов на миграционную активность производителей сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)).

2. Изучить морфометрические показатели и плодовитость производителей сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в нерестовый период.

3. Исследовать качественное состояние личинок сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в период покатной миграции в нижнем течении р. Волги.

4. Оценить промысловый возврат от естественного воспроизводства сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в нижнем течении р. Волги в современных условиях.

5. Уточнить коэффициент промыслового возврата сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) исходя из сложившихся современных условий.

**Степень разработанности темы.** Анализ литературных источников показывает, что наибольшее внимание исследователи уделяли вопросам биологии вида, систематическому положению и отличительным признакам (Берг, 1913, 1915, 1948; Киселевич 1914, 1915, 1937; Световидов, 1943, 1949,

1952; Казанчеев, 1959, 1965 и др.). Существенный вклад в изучение экологии сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) был внесен работами Н.П. Танасийчук (1940, 1948, 1951), В.С. Танасийчук (1940, 1962, 1977) и В.В. Водовской (1964–2001 гг.). Изучению экологии молоди сельди-черноспинки посвящены исследования Л.А. Благовидовой и Н.И. Французова (1941), Р.П. Матвеева (1957, 1962), Н.Г. Дегтяревой (1991) и др. Вопросом об искусственном разведении сельди занимались Н.Д. Жуковский (1932, 1986), Л.Ф. Чертов (1953, 1960) и др. Как объект питания молодь сельди-черноспинки упоминается в работах Б.И. Бадамшина (1948), К.Р. Фортунатова (1949), Н.Я. Бабушкина (1964) и др. Изучением миграционного поведения рыб занимались Н.Л. Гербильский (1965), Д.С. Павлов (1966, 1979) и др. В данных работах были отражены некоторые вопросы экологии сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)), но не нашли широкого отражения вопросы нерестовой миграции производителей и покатной миграции личинок изучаемого вида. Сведения о закономерностях миграционной активности личинок носят отрывочный характер, а учет численности личинок сельди-черноспинки проводился только до 1989 г. Практически отсутствуют публикации по результатам исследований современного состояния миграционной активности производителей и личинок сельди-черноспинки в р. Волге после периода резкого сокращения нерестового запаса популяции в 2001 г.

**Научная новизна.** Впервые представлены результаты комплексных исследований по оценке влияния гидрологического и температурного режимов на нерестовые миграции производителей и покатные миграции личинок сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в р. Волге после резкого сокращения нерестового запаса популяции в 2001 г. Впервые показано качественное состояние нерестовой части популяции сельди-черноспинки и периоды развития скатывающихся личинок в современных условиях.

Впервые разработаны и внесены предложения по корректировке и уточнению коэффициента промыслового возврата (рассчитанного в 1979 г.) от естественного воспроизводства сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в нижнем течении р. Волги в сложившихся нерестовых условиях.

**Теоретическая и практическая значимость.** Установлены качественные изменения нерестовой части сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в современных условиях. Выявлено, что скат личинок с нерестилищ происходит на ранних периодах развития, основную долю здесь составляют ранние личинки. Определены вертикальное и горизонтальное распределение и поведение личинок сельди-черноспинки в потоке воды в течение суток. Оценено влияние гидрологического и температурного режимов на нерестовые миграции производителей и покатные миграции личинок сельди-черноспинки в незарегулируемой части р. Волги.

Разработанные предложения по корректировке и уточнению коэффициента промыслового возврата позволяют наиболее объективно прогнозировать состояние запасов и промысловых уловов сельди-черноспинки в Волго-Каспийском регионе. Результаты исследований ежегодно используются КаспНИРХ при оценке состояния запасов сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) для разработки прогнозов (долгосрочных и краткосрочных) ее уловов и совершенствовании режима промысла в р. Волге. Рассчитанный коэффициент промыслового возврата сельди-черноспинки от скатившейся личинки позволил уточнить его показатели и провести сравнение с количеством впервые нерестующих производителей в промысловых уловах Волго-Каспийского рыбохозяйственного подрайона. Представленные материалы наблюдений за поведением личинок сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) могут служить для расчета ущерба рыбному хозяйству от множества водозаборов.



**Методология и методы исследования.** Для выполнения поставленных задач была разработана программно-целевая модель исследований, согласно которой проводились натурные наблюдения за нерестовой миграцией производителей, покатной миграцией личинок и молоди сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)). За годы исследований выполнялся комплекс ихтиологических, морфометрических, биологических показателей производителей, молоди и личинок сельди-черноспинки. Для оценки среды обитания сельди-черноспинки регулярно проводился мониторинг гидрологического и температурного режимов в реке и их влияния на миграционную активность рыб. Для оценки численности покатной личинки использовался показатель концентрации. При сборе и обработке материалов применялись общепринятые методики, собранный материал обработан статистически, что позволило рассчитать точность оцененных параметров (отношение ошибки средней к самой средней арифметической) в процентах.

**Положения, выносимые на защиту:**

1. Влияние абиотических факторов (гидрологического и температурного режимов) на сроки, интенсивность и продолжительность нерестовых миграций сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)).
2. Морфометрические показатели и абсолютная индивидуальная плодовитость производителей сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) последних лет.
3. Биологическое состояние личинок сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в период покатной миграции в нижнем течении р. Волги как показатель эффективности естественного воспроизводства популяции.
4. Уточнение коэффициента промыслового возврата от естественного воспроизводства сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в нижнем течении р. Волги в современных условиях.

**Степень достоверности и апробация результатов.** При выполнении исследований использовались современные, стандартизированные методики сбора, обработки биологического материала, систематизации и анализа полученных результатов. Положения и выводы, сформулированные в диссертации, подтверждаются обширными экспериментальными данными, накопленными за почти десятилетний период наблюдений. Все выполненные исследования соответствуют поставленным цели и задачам, выводы базируются на основе анализа полученных результатов.

Представленная диссертационная работа выполнялась автором самостоятельно, в том числе описание собственных исследований, анализ и осмысление полученных результатов. Материалы диссертации неоднократно докладывались на всероссийских и международных научно-практических конференциях, а также на учёных советах Каспийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства в 2006–2018 гг.

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 11 научных работ, из них 4 статьи в журналах, рекомендованных ВАК РФ.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация состоит из введения, 3 глав, заключения, практических рекомендаций, выводов и списка литературы. Работа изложена на 107 страницах текста, содержит 17 таблиц и 23 рисунка. Список литературы включает 168 источников, из них 11 – иностранных авторов.

## 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

### 1.1. История изучения естественного воспроизводства сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в р. Волге

Изучение эффективности естественного воспроизводства сельди-черноспинки осуществлялось путем организации и проведения специальных наблюдений за численностью и концентрацией молоди в местах нереста и в период покатной миграции.

Скат молоди сельдей в низовьях р. Волги в период, предшествующий зарегулированию стока, изучался недостаточно. Начал наблюдения Н.И. Французов (1937–1939). Л.А. Благовидова (1938) применила активный лов покатной молоди сельдей пелагическим мальковым тралом Петерсена. Данные наблюдения носили отрывочный характер. Исследовалась только молодь длиной более 30 мм. Видовой состав молоди сельдей в низовьях р. Волги за 1938–1939 гг. имел следующее соотношение: каспийский пузанок (*Alosa caspia caspia* (Eichwald, 1838)) – 6,9 %, волжская сельдь (*Alosa kessleri volgensis* (Berg, 1913)) – 17,9, сельдь-черноспинка (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) – 27,3, прочие сельди – 47,9 %. Даты поимки в реке последних экземпляров указывали на завершение ската молоди разных видов сельдей. У каспийского пузанка скат заканчивался в 1-й декаде сентября, у волжской сельди – в 3-й декаде августа – 1-й декаде сентября, у сельди-черноспинки и у прочих сельдей – в 1–2-й декадах октября. Продолжила наблюдения В.С. Танасийчук (1957–1958).

На активное перемещение личинок сельдевых в русле указывает в своих наблюдениях Н.И. Французов (1941). Суточное распределение покатной молоди сельдей в реке зависело от экологических факторов. Летом, в основной период ската, молодь в светлое время суток распределялась у поверхности. В толще воды и у дна молодь обычно встречалась ночью. Эти

наблюдения подтверждаются данными А.П. Сушкиной (1940), установившей в питании личинок сельдей усиление потребления корма утром и вечером и полное прекращение питания ночью. Разреженный скат молоди сельди-черноспинки осенью наблюдался ночью в верхних слоях потока.

Суточное распределение молоди в русле показывает, что ее речной скат не представляет собой непрерывного поступательного движения вниз по реке, а является сложным замедленным горизонтальным и вертикальным перемещением в толще потока воды в р. Волге (Павлов, 1979).

До зарегулирования стока молодь черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) скатывалась двумя волнами – в августе и сентябре – соответственно нересту ее производителей в среднем и верхнем течениях реки. Молодь волжской сельди (*Alosa kessleri volgensis* (Berg, 1913)) скатывалась в июле и августе, каспийского пузанка (*Alosa caspia caspia* (Eichwald, 1838)) – в июле (Танасийчук, 1958).

Распространение молоди сельди-черноспинки в р. Волге было довольно широким. В августе она попадалась в трал у Куйбышева (в 1939 г.), в районе Саратова и под Волгоградом. Основная часть потомства черноспинки в течение 1,5–2,0 месяцев развивалась в р. Волге, поэтому неблагоприятные факторы в речной период жизни личинок и молоди могли значительно отразиться на их численности (Французов, 1941).

Таким образом, до строительства плотин на Волге икрометание проходных сельдей происходило на обширной акватории – от дельты р. Волги до г. Куйбышева и выше до устья р. Камы. Указанная акватория по нерестовому значению для этих сельдей делилась на три участка – нижний, средний и верхний. По оценкам Н.И. Французова (1941), верхний участок (от г. Куйбышева и выше) давал не более 10–12 % приплода, и здесь размножалась в основном черноспинка. Средний участок (от г. Камышина до г. Куйбышева) давал не менее 30–40 % всей продукции нереста, здесь нерестилась как черноспинка, так и волжская сельдь. Нижний участок (дельта – г. Камышин) имел большое значение для формирования приплода

волжской сельди (Водовская, 2001). Скот молоди в р. Волге до строительства Волгоградской ГЭС замедлялся суточными перемещениями молоди, а также тем, что протекал в донных слоях потока с низкими скоростями течения. Молодь сельди-черноспинки, поступающая из реки в дельту и море, составляла основную часть. Участок р. Волги от г. Саратова до с. Замьяны (Астраханская обл.) являлся основным местом нагула покатной молоди проходных сельдей. До зарегулирования волжского стока молодь сельди-черноспинки скатывалась с верховьев р. Волги в Каспийское море на стадии малька.

После зарегулирования стока р. Волги в 1958 г. наблюдения за скатом молоди были продолжены В.С. Танасийчук (1959–1960) и К.В. Красновой (1961–1963). С 1964 по 1988 г. наблюдения за воспроизводством сельди-черноспинки велись В.В. Водовской.

Скат молоди сельдевых в низовьях р. Волги стал происходить во время спада волны половодья, при замедленном течении. Средняя длина молоди сельди-черноспинки в августе составляла 57,1 мм, в сентябре – 60,7 мм.

После сооружения плотин у Куйбышева, Саратова и Волгограда нерестилища проходных сельдей сохранились лишь на сравнительно ограниченном пространстве нижнего русла – от дельты р. Волги до плотины Волжской ГЭС. Основной нерест сельди-черноспинки здесь происходил на участке русла от с. Черный Яр до с. Светлый Яр (285–430 км выше г. Астрахани), где размножается основная масса (75–80 %) производителей. Ниже и выше этой зоны, а также на р. Ахтубе нерестилось меньше 20–25 % производителей сельди (Водовская, 1966, 1996).

Наблюдения В.В. Водовской за период 1964–1988 гг. показали, что поколение сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в период покатной миграции попадало из р. Волги в северную часть Каспийского моря в основном на личиночной стадии развития. В этот период развития, отмечено автором, выживаемость личинок крайне низкая. Несмотря на высокую интенсивность нереста производителей сельди-

черноспинки в р. Волге, в северной части Каспийского моря молодь сельди-черноспинки учитывалась в уловах единично.

В.В. Водовская (1990, 1994, 1996) в своих работах указывает на то обстоятельство, что в северной части Каспийского моря учитывается мало сеголеток сельди-черноспинки, даже тогда, когда в реке учтено огромное количество личинок, что показывает неблагоприятные условия выживания скатившей молоди на мелководьях северной части Каспийского моря, где вода почти пресная. В северной части Каспийского моря, в июне довольно часто отмечается дефицит кислорода (до 20–25 % насыщения). Для реофильной черноспинки такие условия неприемлемы, на всех этапах жизненного цикла ей требуется чистая проточная вода.

Наблюдения за покатной миграцией личинок и молоди сельди-черноспинки позволили определить продуктивность нереста данного вида в р. Волге. Уловы взрослых особей сельди-черноспинки были приняты за численность подошедших на нерест производителей. Отношение численности молоди, скатившейся в р. Волге, в процентах к средним за путину уловам взрослой рыбы показало, что продуктивность нереста сельди после строительства Волжской ГЭС снизилась (Танасийчук, 1962).

Продолженный учет личинок сельди-черноспинки в нижней зоне нерестового ареала (1964–1988) давал возможность ежегодно определять продуктивность нереста сельди-черноспинки. В своих работах В.В. Водовская (1999, 2001) отмечает сокращение продуктивности нереста в 3,2–11,4 раза после зарегулирования стока р. Волги по сравнению с периодом естественного его режима.

После зарегулирования стока р. Волги в 1958 г., наблюдаемая численность личинок в период с 1958 по 1988 гг. колебалась от 3,2 до 50,3 млрд экз., среднее значение составило 20,7 млрд экз. Множественный корреляционно-регрессионный анализ, проведенный В.Н. Водовской (1979), показал, что абсолютная численность личинок сельди зависит от количества пропущенных на нерест производителей, стока р. Волги во 2-м квартале,

продолжительности половодья, максимального уровня и длительности спада уровня. В последующие годы (1989–1999) численность новых поколений рассчитывалась по уравнению регрессии:

$$Y = -0,001228x + 0,038502, \quad (1.1)$$

где  $Y$  – коэффициент промыслового возврата;  $X$  – число личинок, млрд шт.

Высокий коэффициент корреляции ( $r = 0,91$ ) позволил использовать это уравнение для подсчета количества личинок. Полученное уравнение использовалось В.Н. Водовской с 1989 г. Расчетная численность личинок с 1989 по 1999 г. варьировала от 29 до 110 млрд экз., в среднем – 57,9 млрд экз. (Водовская, 2001).

Таким образом, после строительства плотины у Волгограда условия нереста сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) ухудшились, изменилось и качество икры. Как показывали наблюдения (Танасийчук, 1962; Водовская, 1974), икра самок сельди-черноспинки, задержанных плотиной, частично перезревала; кроме неоплодотворенной икры, выметывалось огромное количество не развивающейся икры. Снижение качества икры привело к снижению продуктивности нереста (Танасийчук, 1962). Данный вид обладает высокой пластичностью и при улучшении условий обитания увеличивает свою численность в несколько раз (Водовская, 1984). Возобновление стационарных наблюдений по системе суточных станций на учетном створе в нижней нерестовой зоне Волги у с. Замьяны (о. Гусиный) позволило более точно оценить численность сельди в настоящее время (Пятикопова, 2014).

## 1.2. Гидрологический режим в период весеннего половодья в р. Волге

Биологические ресурсы Волго-Каспийского бассейна входят в единую экосистему и формируются под воздействием комплекса природных и антропогенных факторов. Как отмечают в своих работах Д.Н. Катунин (2001, 2010), И.А. Хрипунов (1989, 2010), В.Г. Дубинина (1989, 2010) и др.,

комплекс факторов включает: объем стока р. Волги, гидрологический режим и кормовую продуктивность Каспийского моря, естественное и искусственное воспроизводство ценных и промысловых видов рыб, экологическую ситуацию в промысловом Волжско-Каспийском районе.

Изменение экологических условий в Каспийском бассейне вследствие взаимодействия природно-климатических факторов и хозяйственной деятельности человека оказывает существенное влияние на запасы ценных промысловых видов рыб.

Среди многочисленных факторов, оказывающих негативное влияние на запасы ценных промысловых рыб Волжско-Каспийского бассейна, важнейшим является зарегулирование стока Волги, особенно межсезонное его перераспределение и уменьшение объемов весеннего половодья (Катунин и др., 1989).

Введение в эксплуатацию Волжско-Камского каскада гидроузлов в первую очередь изменило внутригодовое распределение стока р. Волги. Средний многолетний объем воды, поступающий в низовья Волги в период зимней межени (XII–III), по сравнению с естественным периодом водности (1930–1955 гг.) увеличился более чем в 2 раза. В отдельные годы сток за период зимней межени превышает объем весенних рыбохозяйственных попусков, достигая 80 км<sup>3</sup>. Значительные объемы воды становятся безвозвратно потерянными, расходуясь «вхолостую» за время зимних энергетических попусков, тогда как весенние половодья (сток за 2-й квартал) в последние годы не соответствуют требованиям рыбного хозяйства (Катунин и др., 2010).

Зарегулирование стока р. Волги – главная причина снижения запасов ценных видов рыб (Бердичевский и др., 1972).

До зарегулирования волжского стока гидрологические условия для размножения рыб были благоприятными. Средняя продолжительность половодья составляла 84 сут. Сток за 2-й квартал был равен 135,4 км<sup>3</sup> (около 60 % от годового). Максимальный уровень на пике половодья у Астрахани



составлял 586 см и приходился в среднем на 8 июня. Скорость подъема и спада волны половодья соответственно равнялась 5,7 и 5,9 см/сут. (Катунин, 2010). Данные условия обеспечивали высокую эффективность нереста, скат жизнестойкой молоди рыб и благоприятные условия их нагула в Каспийском море (Танасийчук, 1960).

Строительство Волжско-Камского каскада водохранилищ привело к коренным изменениям гидрологического режима и крайне негативно отразилось на условиях нереста ценных промысловых видов рыб Волжско-Каспийского бассейна.

В целом ученые (Катунин и др., 1959–2010 гг.) отмечают, что в зарегулированный период в сравнении с естественным периодом водности продолжительность рыбохозяйственного половодья сократилась на 24 сут. Объем стока за 2-й квартал уменьшился на 22 %. Отметка пика половодья снизилась на 24 см при наступлении максимального уровня на две недели раньше, чем в естественных условиях водности реки. Значительно возросли скорости подъема и спада волны половодья.

Таким образом, эксплуатация Волжско-Камского каскада показала, что наибольший ущерб был нанесен рыбопродуктивности Нижней Волги. Создание каскада волжских водохранилищ не только не обеспечило компенсацию потерь, вызванных снижением рыбопродуктивности Каспийского моря, а наоборот, явилось одной из важных причин этого процесса (Катунин и др., 2010).

### **1.3. Биологические особенности сельди-черноспинки**

**(*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887))**

Сельдь-черноспинка, по сравнению с другими каспийскими сельдями, занимает наибольший ареал, охватывающий Каспийское море и нижнее течение р. Волги (Казанчеев, Павлов, 1959). Промысел осуществлялся во время нерестовой миграции рыб вдоль дагестанского побережья Каспия и в

предустьевых участках дельты Волги (Махмудбеков, 1956). После закрытия морского сельдяного промысла из-за прилова молоди ценных видов рыб ее стали добывать только в р. Волге (Водовская, 1999).

В море черноспинка – самая жирная из каспийских сельдей. Содержание жира у рыб, выловленных в средней части Каспийского моря, достигает 19 %, в северной части Каспийского моря и дельте р. Волги – 11–18 %, в районе нерестилищ до икрометания – около 7, после нереста – не более 3, в среднем 1,2 % (Водовская, 1984). Зимует она в южной части Каспийского моря, не образуя плотных скоплений. Точных данных о распределении ее в море в это время нет. Весеннюю миграцию начинает во второй половине марта. большей частью подходит к западному берегу, вдоль которого и движется на север. Возле восточного берега мигрирует немного сельди-черноспинки (Казанчеев, 1981).

### ***1.3.1. Нерестовые миграции производителей и покатные миграции личинок***

Проходная сельдь-черноспинка встречается в Каспийском море повсеместно, на нерест заходит в р. Волгу и реке – в р. Урал (Казанчеев, 1981).

Зимой она держится в южной части Каспийского моря, в тех районах, где температура воды на поверхности не опускается ниже 8 °С. В средней части Каспийского моря сельдь-черноспинка появляется в начале апреля при температуре воды 9–13 °С. Ходовые пути черноспинки располагаются в небольшом удалении от берегов Азербайджана и Дагестана. Однако по мере движения на север (в апреле и мае) косяки сельди подходят к берегу (Водовская, 1984).

В северной части Каспийского моря черноспинка появляется в начале апреля при температуре воды 6–8 °С. Наибольшие подходы приурочены к концу апреля и первой половине мая, когда температура воды достигает 10–13 °С. В апреле распределение сельди-черноспинки более равномерное по

всей северной части Каспийского моря, а в мае наблюдается некоторая приуроченность к западной его части (Водовская, 1977).

Сельдь часто задерживается в море перед дельтой Волги, что хорошо известно из промысловой практики, когда весенний лов сельди вели в море, в зоне смешения речных и морских вод. Именно здесь в годы обильного подхода производителей сельдей на протяжении 10–15 дней ее добывали от 44 до 63 % общего улова (Казанчеев, Павлов, 1959). Сельдь-черноспинка заходит в Волгу в основном западными рукавами дельты в конце апреля – начале мая при температуре воды 5–10 °С. Максимум хода производителей наступает в конце мая – начале июня при температуре воды 13–15 °С, продолжительность хода достигает 50–55 сут. Косячный характер миграции черноспинки в дельте Волги сохранился и в настоящее время, когда численность ее нерестового стада стала очень мала. Выше Астрахани сельдь-черноспинка появляется обычно в первой половине мая, максимум миграции приходится на 1-ю декаду июня, а окончание хода – на конец июня – 1-ю декаду июля (Танасийчук, 1962).

Нерест начинается в середине – конце мая при температуре воды 13–16 °С. Наибольшая его интенсивность бывает при температуре 18–20 °С; к августу нерест сельди-черноспинки заканчивается. Нерест проходит преимущественно в первой половине суток: в это время в уловах встречается 99–100 % икринок на I стадии развития. Икрометание обычно проходит по всему руслу реки (Водовская, 1979).

Основную массу нерестовых косяков составляли рыбы длиной от 31 до 40 см, в среднем 34,2 см. Длина тела самцов колебалась от 21 до 44 см, самок – от 24 до 46 см. Средние длина и масса производителей проходной сельди-черноспинки по годам менялись незначительно (Водовская, 1979).

В начале нерестового хода шли более крупные рыбы, в период массового хода преобладали особи средних размеров. Масса отдельных особей черноспинки колебалась от 170 до 1200 г; масса самок была несколько больше массы самцов (в среднем на 120–140 г). Основную часть (до 86 %)

нерестовой популяции черноспинки составляли особи массой 350–600 г и длиной от 29 до 37 см. В 1963–1984 гг. доля самок в нерестовом стаде черноспинки колебалась от 39 до 65 %. В начале весеннего хода преобладали самцы (до 80,5 %), позднее, при массовом ходе сельди-черноспинки, половое соотношение приближалось 1:1. На спаде волны хода число самок увеличивалось. Основную часть нерестового стада сельди-черноспинки (от 87 до 99,7 %) составляли трех-, четырех- и пятигодовики. Средний возраст нерестовой популяции за 1963–1984 гг. изменялся от 4,0 до 4,7 года (Водовская, 2001).

Нерестовое стадо сельди-черноспинки состояло в основном из пополнения, т.е. рыб, впервые идущих на икрометание. В 1963–1984 гг. его доля колебалась от 56 до 93,9 %, а в среднем составила 68,5 %. Сельди, пришедшие на нерест второй раз, составляют около 26,6 %. В третий раз нерестится немного особей (4,4 %) и очень редко встречаются рыбы, пришедшие на икрометание в четвертый и пятый раз (Водовская, 1989).

Половое созревание каждого поколения начинается на третьем и заканчивается на шестом году жизни, т.е. созревание растягивается на 4 года. Почти у всех повторно нерестующих рыб наблюдается ежегодный нерест, но иногда они пропускают один нерестовый сезон (Танасийчук, 1962).

Весной в море сельдь-черноспинка встречается с половыми продуктами на II–III; III и III–IV стадиях. К устью Волги она подходит с гонадами на IV стадии. Коэффициент зрелости у черноспинки колеблется от 3,8 до 14,9 %, в среднем он равен 6,1–8,5 %. Такие невысокие коэффициенты обусловлены различными размерами икринок в яичнике вследствие растянутости их созревания и порционности икрометания. Плодовитость рыб с длиной тела от 26 до 43 см колеблется от 53,1 до 344,0 тыс. икринок. Таким образом, черноспинка являлась не только самой крупной, но и самой плодовитой из всех понто-каспийских сельдей (Водовская, 1979).

О том, что низкая выживаемость развивающейся икры компенсируется большой плодовитостью самок, величина которой является видовым

признаком, отражающим экологию размножения вида, отмечено в работе В.Н. Жукинского (1986). Автор также утверждает, что причинами снижения численности поколения при достаточно высоком количестве самок на нерестилищах могут быть неблагоприятная гидролого-гидрохимическая обстановка и недостаточная кормовая база в период покатной миграции, а также сдвиг сроков нереста производителей и др.

По сравнению с другими проходными рыбами данный вид находится в неблагоприятном положении, так как применение искусственного рыбозаведения к этому виду не дает нужного эффекта вследствие порционности созревания половых продуктов (Жуковский, 1932, 1986; Чертов, 1953, 1960).

Для искусственного оплодотворения может быть использована только первая порция икры, так как самки будут погибать после первого же получения от них икры искусственным путем. Кроме того, полупелагическая икра проходной сельди-черноспинки очень нежная и инкубировать ее очень трудно (Мейен, 1941). По этой причине, пока не разработан метод сохранения и увеличения стада сельди-черноспинки. Основные мероприятия должны быть направлены на то, чтобы создавать благоприятные условия для ее естественного воспроизводства, регулировать промысел, т.е. пропускать необходимое количество производителей к местам нереста.

Покатная миграция сельдевых рыб в р. Волге (Французов, 1941; Водовская, 2001) начинается с дрейфа полупелагической или пелагической икры, сносимой течением. После вылупления эмбрионов скат молоди продолжается в июне и июле. Личинки сельдей обладают положительной фотореакцией в связи с ранним развитием светочувствительности глаз. Вертикальное распределение личинок меняется в течение суток. Днем личинки держатся в основном в поверхностных слоях воды. Ночью личинки разной длины опускаются в придонные слои – их концентрация здесь становится больше, чем у поверхности. Скат молоди сельдей проходит в основном ближе к стрежню реки

До зарегулирования стока р. Волги (1958 г.) почти вся молодь черноспинки скатывалась в море на жизнестойкой стадии сеголетки. В настоящее время, когда сократилась протяженность покатной миграции молоди, ее скат проходит на стадии личинки длиной от 3,5 мм, поэтому даже в годы с эффективным нерестом концентрация мальков в северной части Каспийского моря оказывается низкой. Сеголетки проходной сельди-черноспинки в основном держатся в западной части моря на глубине до 4 м. Постепенно молодь скатывается на юг, и к осени в северной части Каспийского моря задерживается лишь ее незначительная часть. Мальки черноспинки летом имеют длину 50–65 мм, массу 2,8 г. По результатам обратного расчисления длины тела, на первом году жизни черноспинка достигает в среднем 9,6–10 см. На втором году темпы роста снижаются, составляя 90–94 % от длины первого года. Самки и самцы на первом и втором годах жизни растут почти с одинаковой скоростью. Начиная с 3-го года темп роста у самок выше. К шести годам различия в темпе роста у самок и самцов снова сглаживаются (Водовская, 1996).

Молодь в р. Волге проводила около 2 месяцев. В северной части Каспийского моря она начинала появляться в конце июля. Наиболее интенсивный скат молоди происходит в августе – сентябре, а в октябре начинается кормовая миграция молоди на юг моря, в основном вдоль западного берега. В южной части Каспийского моря черноспинка живет, не совершая миграций на север, до наступления половой зрелости. Известный максимальный возраст – 7 полных лет. В низовьях Волги и Урала уловы состоят преимущественно из 4–6-летних рыб. Темп роста у нее самый быстрый среди каспийских сельдей. В среднем за 1968–1972 гг. он составил: в годовалом возрасте – 9,8 см, в 2-летнем – 18,6, 3-летнем – 27,8, 4-летнем – 32,5, 5-летнем – 34,3, 6-летнем – 35,5 см (Водовская, 2001).

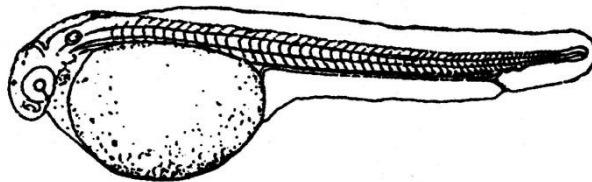
### 1.3.2. Особенности постэмбрионального развития личинок и молоди

Постэмбиональное развитие личинок сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в достаточной степени было изучено и описано С.Г. Сомовой (1940), Л.Ф. Чертовым (1953). В дальнейшем эти данные были положены в основу описания этапов и периодов развития личинок и молоди сельди-черноспинки в определителе молоди рыб А.Ф. Коблицкой (1966, 1981).

#### I период – Предличинки.

Вылупляются при длине тела 4,0 – 6,0 мм. Тело очень тонкое, нитевидное, прозрачное, почти без пигмента. Плавниковая кайма узкая с небольшой выемкой на месте хвостовой лопасти. Желточный мешок яйцевидный. Жировой капли нет. Голова маленькая, глаза вначале пигментированы слабо, а к концу предличиночного периода в глазах появляется пигмент. Рот нижний. Плавательный пузырь без воздуха. Длина тела предличинок 4,0 – 8,0 мм (Коблицкая, 1981).

Только что выклюнувшийся эмбрион длиной 3,82–4,5 мм не имеет внешних отличий от эмбриона (рис. 1). Замечается лишь дальнейшее выпрямление всей хвостовой части тела. После выклева личинка периодически всплывает, поднимаясь на 10–15 см по кривой, но большую часть времени лежит неподвижно. Периодическое всплывание способствует смене воды вокруг тела и имеет значение для дыхания. Питание желточное.



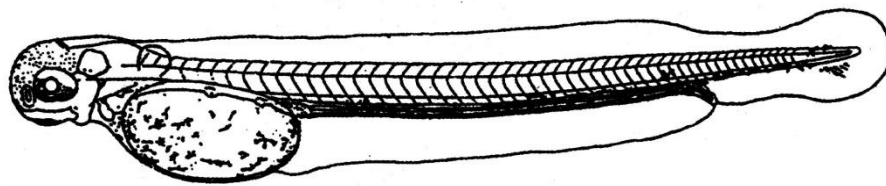
**Рисунок 1.** Развитие суточной личинки проходной сельди-черноспинки

К концу первых суток в глазу появляется серебристый пигмент, но личинки еще безразличны к свету (Чертов, 1953).

К концу вторых суток голова полностью обособлена от желтка. На нижней стороне головы появляется рот. В глазу желтый и точечный черный пигмент. Личинки реагируют на свет. Жабр и плавательного пузыря еще нет. Питание желточное. На второй день личинка большую часть времени проводит в движении, поднимаясь по вертикали или по пологой кривой. В первый день поднявшаяся личинка опускается на тот же уровень, с которого начинала подъем. На второй день она пассивно опускается лишь на часть пройденного при подъеме пути и сразу же начинает подниматься дальше. Таким образом, личинкам становятся доступными более новые горизонты воды, и они начинают скапливаться в прибрежных участках реки (Чертов, 1953).

Двухсуточные личинки имеют длину от 5,3 до 6,7 мм. Желточный мешок значительно втянут. Глаза хорошо пигментированы.

На третьи сутки личинка начинает принимать пищу извне (рис. 2). Пищеварительный тракт имеет вид длинной, сравнительно толстой трубки с просветом. Питается личинка различными формами фитопланктона. От желточного пузыря остается незначительная часть. Личинка очень подвижна, перемещается в различных направлениях, но по горизонтальной плоскости передвигаться не может. Плавательного пузыря нет. Личинка достигает длины 5,82–6,3 мм.



**Рисунок 2.** Развитие личинки проходной сельди-черноспинки на третьи сутки

Голова трехсуточных личинок (рис. 2) отделена от желточного мешка до основания грудного плавника. Вполне развит жаберный аппарат.

Четырехсуточные личинки имеют длину от 6,4 до 8,0 мм и незначительные остатки желточного мешка (рис. 3).

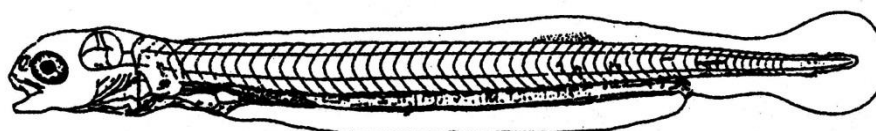




**Рисунок 3.** Развитие личинки проходной сельди-черноспинки на 4–5-е сутки

На 4–5-е сутки личинка начинает активно питаться. У них хорошо выражен рот, но зубов нет. От желточного пузыря остается едва заметная капелька, полувтянутая в полость тела. Основную пищу в естественных условиях составляют яйца *Dreissena polymorpha* и меньше – коловратки *Diurella*, *Anurea* и *Brachionus*. Личинка быстро плавает, в хвостовом отделе эмбриональной плавательной каймы и в грудных плавниках уже много первичных лучей. Благодаря сильно развитым грудным плавникам и имеющему лучи хвостовому отделу каймы личинка способна к длительному и маневренному передвижению; личинки заходят в затоны и глубокие заливы, где интенсивно питаются (Чертов, 1953).

Пятисуточные личинки имеют длину от 6,6 до 8,4 мм. В общем развитии они мало отличаются от четырехсуточных (Сомова, 1940).



**Рисунок 4.** Развитие личинки проходной сельди-черноспинки на 6–7-е сутки

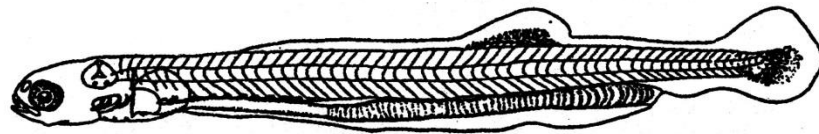
#### II период – Ранние личинки.

Длина тела 6—16 мм. Тело тонкое, прозрачное, плавниковая кайма узкая. Голова у личинок постепенно увеличивается, рыло удлиняется, рот становится конечным. Рот у личинок и мальков большой, конечный, на челюстях есть зубы. Первые зубы появляются, когда в хвостовой лопасти образуется скопление мезенхимы. Спинной плавник закладывается далеко впереди от анального отверстия. У личинок начало спинного плавника (и сам плавник) расположено позади брюшных плавников. Закладка первых лучей в

спинном плавнике наблюдается очень рано. Анальный плавник небольшой удлинённый (Коблицкая, 1981).

У 6–8-дневных личинок закладывается плавательный пузырь, соединённый с глоткой и пищеварительным трактом, в котором к этому времени появляется характерная для всех личинок сельдевых вертикальная полосатость мускулатуры (рис. 4). На 8-й день лучи закладываются и в спинном плавнике. Личинки получают возможность охотиться уже за достаточно крупной и подвижной пищей, как науплии и самые мелкие формы *Moina* и *Diaphanosoma*. Для личинок очень характерно наличие большого количества лучей в грудном и хвостовом плавниках, закладка спинного плавника, зачаточный плавательный пузырь и большая (больше глаза) слуховая капсула (Чертов, 1953).

У 9-дневных личинок в спинном плавнике появляются первые настоящие лучи. Рыбки начинают перемещаться в горизонтальной плоскости.



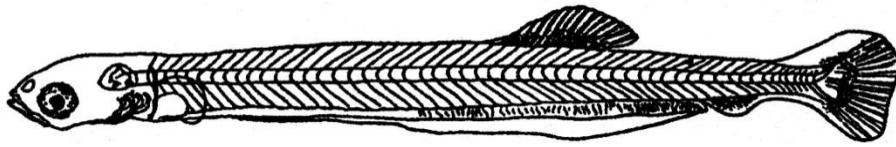
**Рисунок 5.** Развитие личинки проходной сельди-черноспинки на 10-е сутки

Личинки 10–11-дневного возраста достигают длины 9,2–9,8 мм (рис. 5). Они охотятся за подвижными организмами, находящимися вверху и впереди них. Перед броском на жертву личинка характерно изгибает туловище, принимая S-образную форму, и замирает; затем следует распрямление и бросок на объект нападения. В это время в кишечнике личинок преобладают науплии, но уже больше *Cladocera*, иногда встречаются и взрослые *Cyclops sp.*

У личинок 11–12-дневного возраста наблюдается дальнейшее увеличение числа жаберных лепестков на второй дуге. Рот большой, с разрезом, направляемым косо вверх, плотно закрывается, что создает более полную специализацию для питания подвижными организмами. Приобретается способность совершать резкие движения вперед и вверх,

наиболее быстрые при ловле добычи. Личинки могут захватывать более крупные организмы: коловраток *Asplanchna*, взрослых *Copepoda* и *Cladocera* (Чертов, 1953).

В возрасте 15 сут. личинки достигают длины 13,0 мм (рис. 6).



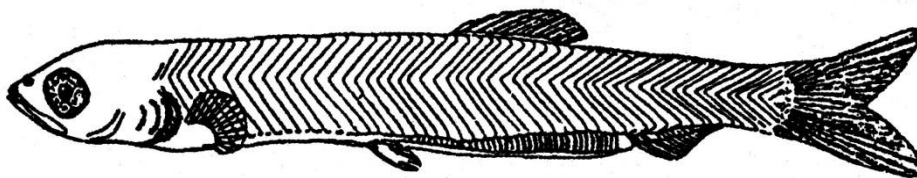
**Рисунок 6.** Развитие личинки проходной сельди-черноспинки на 15-е сутки

### III период – Поздние личинки.

Длина тела 16,0 - 21,5 мм. Брюшные плавники закладываются, когда в непарных плавниках уже развиты костные лучи. У личинок сельдей кишечник имеет вид прямой трубки с типичным «кольчатым» строением. Плавательный пузырь наполняется воздухом в конце личиночного периода. Пигмента на теле личинок очень мало, расположен он преимущественно в брюшной части тела.

У 16–18-суточных личинок голова сильно удлиняется, рот становится верхне-конечным, длина тела 13,5 мм. Основная пища – *Copepoda*, *Cladocera*, реже личинки хирономид. Личинки быстрее поворачиваются вверх и вниз благодаря, главным образом, достаточно хорошо выраженным лопастям в хвостовом плавнике, увеличению и усилению других плавников.

На 19-й день личинки достигают в длину 16,7–17,0 мм (рис. 7).



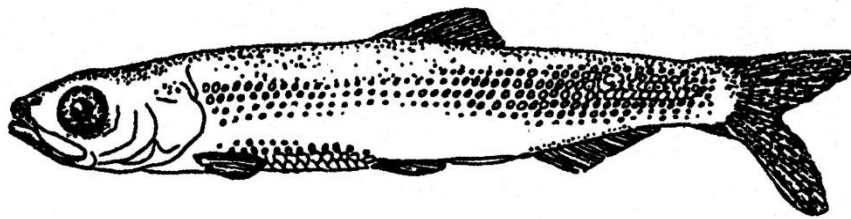
**Рисунок 7.** Развитие личинки проходной сельди-черноспинки на 19-е сутки

Личиночный период, заканчивается, когда на теле появляется чешуя и тело становится более высоким. Преанальная плавниковая складка уменьшается, утолщается — превращается в киль.

#### IV период – Мальки (сеголетки).

К концу месяца малек достигает длины 22,0 – 24,0 мм и приобретает характерную сельдевидную форму (рис. 8). Перемещение спинного плавника вперед происходит в мальковом периоде, в это время удлиняется и хвост. У мальков начало спинного плавника расположено против начала брюшных плавников (Коблицкая, 1981).

К концу месяца малек достигает длины 22,0 – 24,0 мм и приобретает характерную сельдевидную форму (рис. 8).



**Рисунок 8.** Развитие малька проходной сельди-черноспинки на 25-е сутки

#### **1.4. Факторы, определяющие эффективность естественного воспроизводства сельди-черноспинки**

Благоприятные условия для естественного воспроизводства и дальнейшего развития икры, личинок и молоди проходной сельди-черноспинки – это основа сохранения и увеличения стада сельдей в настоящее время.

После зарегулирования волжского стока и сокращения нерестовых площадей естественное воспроизводство сельди-черноспинки проходило в основном на Нижней Волге. Продуктивная способность популяции при этом резко снизилась (Танасийчук, 1958). Сократилась протяженность трассы покатной миграции молоди сельди-черноспинки. Если раньше молодь сельди скатывалась в Северный Каспий уже окрепшими мальками, то в после зарегулированный период она скатывалась массово на стадии личинки. Смена среды обитания (река – море) проявлялась большим отходом личинок (Водовская, 1979).

Вопрос о выживаемости личинок и молоди проходной сельди-черноспинки является одним из важнейших при оценке эффективности естественного нереста. Именно гидрологический режим р. Волги в период покатной миграции определяет условия выживания ее икры и личинок.

В работах В.В. Водовской (1990–1996) указывается на то обстоятельство, что условия нереста реофильной сельди в реке ухудшились в результате колебаний скоростей течения и температуры воды, когда более холодная вода поступает из водохранилища. Механическое воздействие при сильном перемешивании воды и резкое понижение температуры способствуют большой гибели эмбрионов. При низких скоростях течения воды пелагическая икра сельди падает на грунт, заиливается и погибает, а у предличинок нарушается пассивный скат.

В монографии В.В. Водовской (2001) описан материал наблюдений за период лет (1964–2000). Согласно этим данным, при больших объемах стока р. Волги за 2-й квартал, в многоводные годы автором отмечено увеличение эффективности нереста реофильной черноспинки в 3 раза по сравнению с маловодными годами. В результате благоприятного гидрологического режима на Волге во время нереста черноспинки (июнь – август) уменьшается смертность эмбрионов до 27 % против 75 % в маловодные годы, а также предличинок с желточным мешком, которые развиваются только в плавучем состоянии при хороших скоростях течения воды. Автор также отмечает, что одним из мощных факторов, обуславливающих гибель огромного количества личинок в природе, является ветер и вызываемые им волнения. В ветреные дни при лове у подветренного берега встречается много мертвых личинок ранних возрастных групп.

В своей работе по наблюдению за ростом и развитием личинок и молоди сельди-черноспинки С.Г. Сомова (1940) отмечает, что не все группы личинок проходной сельди-черноспинки одинаково переносят различные изменения в окружающей среде (механические воздействия, температурные изменения). Разделив личинок сельди-черноспинки на 4 группы (по дням развития),

автором замечено, что наиболее чувствительны личинки во II группе (5–15 дней). Самостоятельное питание личинок начинается на 4–6-й день после выклева, когда желточный мешок почти или совсем резорбирован. Период резорбции желточного мешка и перехода к активному питанию является критическим, в это время наблюдается среди личинок массовая смертность. Наиболее выносливыми являются личинки в III группе (от 15 до 25 дней). На границе III и IV групп (25–40 дней), в период обособления желудка, выживаемость резко снижается, и личинки массами гибнут при повреждениях.

После зарегулирования стока р. Волги (1958 г.) наблюдалось резкое снижение запаса сельди-черноспинки вследствие сокращения ее нерестового ареала. Изменившиеся пути миграций и места скоплений производителей, идущих на нерест, уменьшившиеся зоны откорма личинок отрицательно сказались на выживаемости и численности новых поколений.

О запасах рыб принято судить в основном по промышленным и научно-исследовательским уловам.

В 1912–1917 гг. объем добычи проходных сельдей достигал 200 тыс. т, в 1930–1950-е гг. среднегодовые уловы проходных сельдей составили 31,6; 24,6; 51,6 тыс. т соответственно. В 1960-е гг. из-за запрета морского промысла и нарушения условий воспроизводства, вылов проходных сельдей снизился в среднем с 5,08 до 0,36 тыс. т. Низкие уловы отмечались в 1970-е гг. – с 0,84 до 0,66 тыс. т, что было связано с падением уровня Каспийского моря и сокращением его площади в северной части. На снижение промысловых уловов повлиял и тот факт, что исчезла самая массовая проходная сельдь – волжская многотычинковая. Проходные сельди в р. Волге после зарегулирования стока были представлены одним подвидом – сельдью-черноспинкой (Водовская, Казанчеев, 1978).

Было определено, что после зарегулирования стока реки у г. Волгограда (1958 г.) по сравнению с периодом до зарегулирования продуктивность нереста проходной сельди-черноспинки снизилась в 3,2–11,4 раза.

Для оценки эффективности воспроизводства сельди-черноспинки применялся показатель общего количества личинок на нижней границе ее нерестового ареала в р. Волге, что позволило оценивать нерестовый запас данного вида.

В своих наблюдениях В.В. Водовская (1984–1999) отмечает, что увеличение нерестового запаса связано с повышением уровня каспийского моря в этот период и ростом численности новых поколений. Максимального значения численность нерестового запаса достигла в период 1990–1999 гг. – 12,89 млн экз.

Падение численности проходной сельди-черноспинки в начале 2000-х гг. было связано с ухудшением условий водности в период ее нереста и масштабами браконьерского и неучтенного ее вылова (Водовская, 2001).

В 2000–2001 гг. под воздействием антропогенных и экологических факторов запасы сельди-черноспинки оказались в состоянии критического минимума (Васильева, 2012). Незаконный промысел на путях миграции производителей сократил ее численность на нерестилищах, кроме того, интенсивная разработка и добыча углеводородного сырья привели к ухудшению условий нагула этого вида в Каспийском море (Катунин, 2000). Эти факторы повлияли на величину вылова сельди-черноспинки, которая в 2001 г. не превысила 9,0 т. В 2001–2005 гг. промышленный лов сельди-черноспинки в среднем составил 3,9 т, в 2006 г. – 6,7 т, т.е. сельдь-черноспинка в этот период практически потеряла промысловое значение. Именно поэтому КаспНИРХ применил предосторожный подход при расчете общего допустимого улова, и рыбодобывающим предприятиям было рекомендовано ограничить объем вылова сельди-черноспинки до 10 т. Ограничение промышленного лова сельди-черноспинки в р. Волге в 2001–2005 гг. с целью пропуска производителей к местам нереста способствовало постепенному восстановлению нерестового запаса. Данное обстоятельство благоприятно отразилось на состоянии вида, и в 2007 г. уловы сельди повысились до 72,7 т. В 2011–2012 гг. вылов сельди стабилизировался

на уровне 65–67 т. Таким образом, на современном этапе объемы вылова сельди не только не достигли значений 1991–2000 гг. (2,7 тыс. т), но и сократились в 40 раз (Васильева, 2012).

Наряду с колебаниями промысловых уловов для сельди-черноспинки характерны колебания запаса независимо от интенсивности рыболовства. Эти колебания являются следствием динамичности биологических характеристик. Степень подготовленности к началу миграции, темп роста, созревание половых продуктов, накопление в теле рыб энергетического запаса, достаточного для нерестовой миграции, и сам нерест – все эти процессы в биологии сельди определяются условиями ее нагула на акватории Каспийского моря (Войнова, 2013).

Таким образом, эффективность естественного воспроизводства сельди-черноспинки в р. Волге определяется комплексом биотических и абиотических факторов. Из всей совокупности этих факторов наибольшее влияние оказывает количество пропущенных на нерест производителей и гидрологические условия (температура воды, уровень и т.д.) в период нерестовых миграций производителей и покатных миграций личинок сельди-черноспинки в р. Волге.

#### ***1.4.1. Коэффициент промыслового возврата***

После зарегулирования р. Волги, когда гидрологический режим резко изменился, и часть нерестилищ проходных рыб была отрезана плотинами, перед рыбным хозяйством встала первоочередная задача – обеспечить ежегодное пополнение стада ценных промысловых пород проходных рыб в новых гидрологических условиях (Катунин, 2010). По сравнению с другими проходными рыбами сельдь находилась в особенно неблагоприятном положении, так как применение искусственного рыбозаведения к этому виду не дает нужного эффекта вследствие порционности созревания половых продуктов (Жуковский, 1986; Чертов, 1960), поэтому для сохранения и



увеличение стада сельдей мероприятия должны строиться на создании благоприятных условий для естественного размножения и дальнейшего развития икры, личинок и молоди сельди-черноспинки на незарегулированном участке р. Волги.

На формирование численности проходной сельди-черноспинки большое влияние оказывает гидрологический режим р. Волги, где происходит ее икрометание и миграция личинок местам нагула в Каспийское море. Поэтому изучение покатной миграции личинок сельди-черноспинки в р. Волге позволило оценить влияние гидрологического режима на формирование пополнения популяции. Результаты таких наблюдений позволили определить интенсивность нереста производителей и прогнозировать уловы этого вида.

По количеству скатившихся личинок и промысловому изъятию поколений в 1964–1988 гг. был подсчитан коэффициент промыслового возврата, который оказался в среднем равным 0,02 % (Водовская, Кушнаренко, 1989).

В.Н. Жукинский (1986) в своей работе «Влияние абиотических факторов...» утверждает, что величины коэффициента промыслового возврата резко изменяются в зависимости от степени развития потомства: они очень низки при расчете от количества отложенной самками икры, выше при расчете от количества выживших личинок и во много раз выше при расчете величин улова от окрепшей покатной молоди разного возраста и средней массы. Коэффициент промыслового возврата для икры и молоди одинакового возраста и массы различается, причем не только у разных, но и у одних и тех же популяций промысловых видов рыб, что объясняется различной численностью поколений разных лет по достижении ими промыслового размера. Низкая выживаемость развивающейся икры и личинок компенсируется огромной плодовитостью самок, величина которой является видовым признаком, отражающим экологию размножения того или иного вида. Для видов с высокой смертностью в раннем онтогенезе характерна

высокая плодовитость самок. Величина плодовитости очень изменчива даже в пределах вида и служит одним из основных механизмов саморегуляции численности популяции (Жукинский, 1986).

В.В. Водовской (1989) было установлено, что между коэффициентом промыслового возврата и абсолютной численностью скатывающих личинок существует достоверная и обратная связь с коэффициентом корреляции  $r = 0,86$ . Такого рода закономерность показывает, что высокоурожайные поколения имеют более низкий коэффициент промыслового возврата по сравнению с низкоурожайными поколениями. Поскольку абсолютное число личинок тесно коррелирует с пропуском производителей на нерестилища, относительно высокой выживаемостью обладает потомство малочисленного стада, а самой низкой выживаемостью – потомство достаточно многочисленного стада (Водовская, 2001).

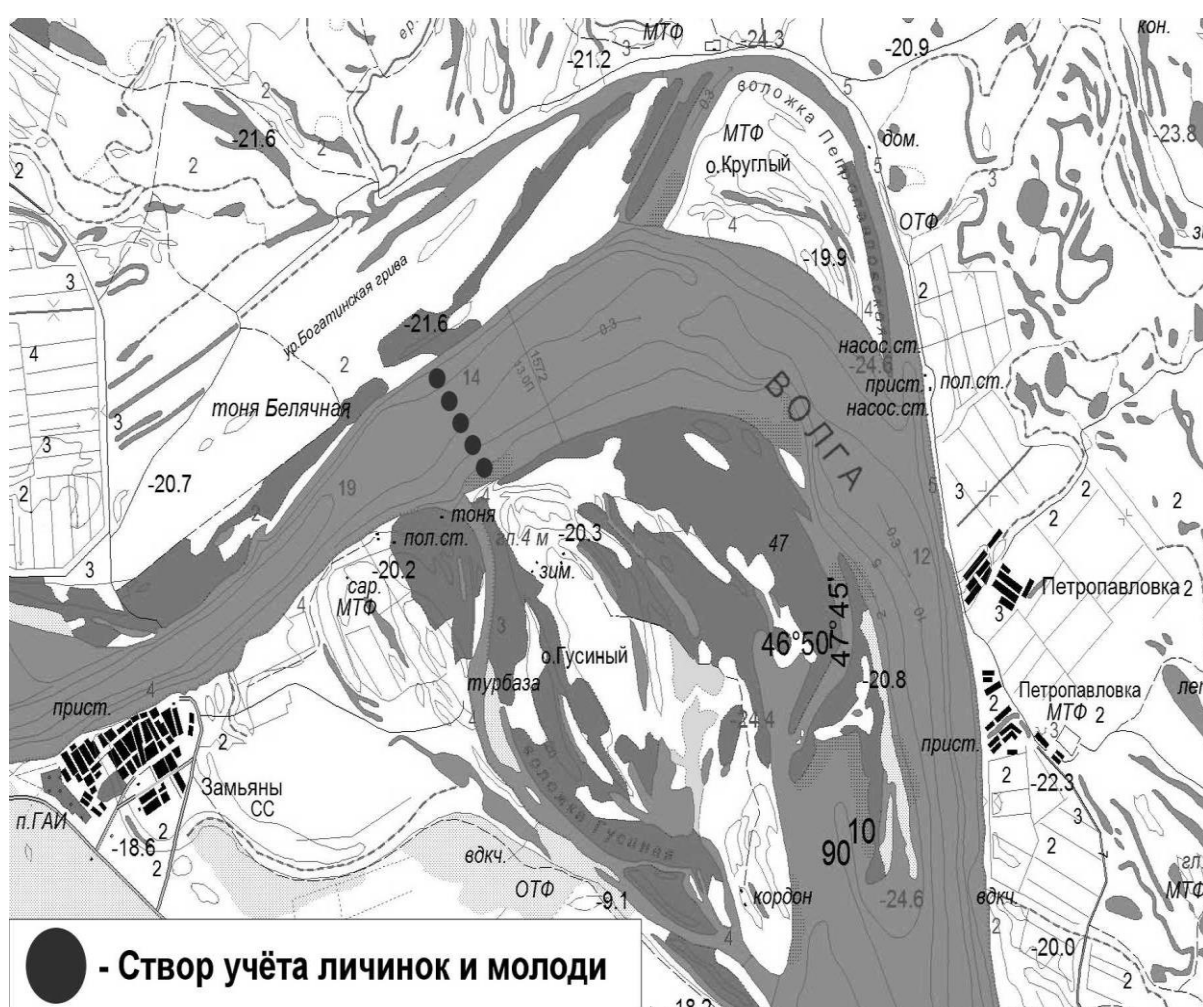
Таким образом, данные по учету абсолютного количества скатывающих личинок сельди-черноспинки в створе р. Волги позволяют определить относительный показатель эффективности нереста – коэффициент промыслового возврата, а наблюдения за производителями сельди-черноспинки в р. Волге по промышленным уловам – продуктивность нереста.

Анализ литературных источников показал, что в опубликованных работах в основном отражены некоторые вопросы экологии сельди-черноспинки, но данные по современному состоянию естественного воспроизводства сельди-черноспинки в изменившихся условиях гидрологического режима носят отрывочный характер. Не нашли широкого отражения вопросы нерестовой миграции производителей и покатной миграции личинок изучаемого вида. Практически отсутствуют публикации по результатам исследований современного состояния миграционной активности производителей и личинки сельди-черноспинки в р. Волге после периода резкого сокращения нерестового запаса популяции в 2001 г. Исходя из этого, были определены цели и задачи настоящих исследований.

## 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Работа выполнена в Каспийском научно-исследовательском институте рыбного хозяйства. Объектом исследования были производители сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в период нерестовой миграции, а также личинки в период покатной миграции в р. Волге.

Наблюдения за скатом личинки сельди-черноспинки проводились по системе суточных станций (Павлов, 1979) на стационарном учетном створе, расположенном в нижней нерестовой зоне р. Волги у с. Замьяны (о. Гусиный) (рис. 9, 10).



**Рисунок 9.** Створ учета покатной миграции личинки сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887))

Схема расположения учётного створа при изучении покатной миграции личинок сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) на участке от Волгограда до Астрахани представлена на рисунке 10.



**Рисунок 10.** Схема расположения учётного створа личинок сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в р. Волге в 2010–2014 гг.

Методика исследований покатной миграции включает отлов и анализ личинок рыб, изучение и наблюдение их в естественных условиях. Покатная миграция связана с движением рыб вниз по течению и для ее изучения целесообразно использование пассивных орудий лова.

Изучение покатной миграции личинок сельди-черноспинки предусматривает: схему постановки орудий лова в потоке на участке работ; режим взятия проб; фиксацию проб, первичную и камеральную обработку материала; определение размерного, видового и количественного составов личинок; математический анализ (Инструкции, 2011).

Сбор материала проводился во время научно-исследовательских экспедиций по учету мигрирующих личинок проходных и полупроходных видов рыб (сельдь-черноспинка, осетровые, карповые) с конца мая по конец августа. Пробы отбирались ихтиопланктонными сетями ИКС-80 на пяти вертикалях в трех горизонтах (поверхность, толща, дно) в дневное и ночное время.

Исследования велись с 2006 по 2014 г. Целевым ориентиром выбраны наблюдения с 2010 по 2014 г. За это время было проведено 40 суточных станций, отобрано 1200 проб, выловлено и подвергнуто камеральной обработке более 56 тыс. экз. личинки сельди-черноспинки.

В процессе камеральной обработки устанавливали этапы развития, длину и среднюю массу личинок (Коблицкая, 1981). Личинки были разделены на 4 группы согласно классификации Сушкиной (1940) (табл. 1).

Таблица 1

### Характеристика периодов развития личинок сельди-черноспинки

(*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) (Сушкина, 1940)

Периоды развития	Отличительные признаки	Длина, мм	Масса, мг (10 личинок)	Возраст, сут
I	Личинки с эмбриональным плавником	6 – 8,5	3.95	1–5
II	Развиваются спинной и анальный плавники	9 – 15,5	61.3	5–15
III	Появляются брюшные плавники	16 – 21,5	300	15–25
IV	Дифференцируется желудок	22 и выше	740	25–40 и больше

Для оценки эффективности нереста сельди-черноспинки применялся показатель общего количества скатившихся личинок (Тарадина, Фомичев, 2006).

Учет молоди сельди-черноспинки проводился в условиях стационарных исследований с периодичностью отбора проб один раз в 5–7 сут., экспедиционно – 1–2 раза в месяц.

В течение суток пробы отбирались не реже 2 раз: в светлое (11 ч) и темное (23 ч) время; при необходимости количество ловов за сутки может быть увеличено. При ослаблении ската пробы брались только в темное время суток. Лишнюю воду из улова сливали через ситечко или газовое сито. Молодь в небольшом количестве воды переливали в банку, и если на сите остались личинки, то их также смывали в банку. Если улов большой, то брали часть пробы (1/2, 1/4, 1/8 и т.д.). В каждую пробу вкладывали пергаментную этикетку с указанием района, даты, точки отбора, орудия лова, времени и продолжительности лова. Первичная разборка проб от взвесей, водорослей и грязи проводилась в ближайшие трое суток. Затем рыб помещали в 4%-ый раствор формалина. Объем собранного материала представлен в таблице 2.

*Таблица 2*

**Объем собранного материала в 2010–2014 гг.**

Год	Количество суточных станций, шт.	Количество проб, шт.	Количество личинок в пробах, экз.
2010	6	180	2990
2011	6	180	10149
2012	9	270	19597
2013	8	240	7149
2014	11	330	16708
Всего	40	1200	56593

Оценка численности покатной личинки сельди-черноспинки в условиях зарегулированного стока на Нижней Волге проводилась на створе учета ниже основных нерестилищ, расположенных на участке р. Волги от плотины Волгоградского гидроузла до с. Замьяны. Экология сельди-черноспинки заметно отличается от остальных проходных видов, так как на ранних этапах основная миграция личинок проходит круглосуточно, а по мере роста

приобретает сумеречно-ночной характер. Отбор проб молоди и расчетная формула должны быть дифференцированы по времени суток. Использование показателя концентрации позволяет учитывать фактическое сезонное изменение коэффициента фильтрации по вертикалям отбора проб и является удельным показателем, который позволяет гораздо проще оценить рыбохозяйственную ситуацию на водотоке.

Для оценки численности покатной личинки сельди-черноспинки в р. Волге использовался показатель концентрации (Тарадина, Фомичев, 2006).

Концентрация личинки ( $C_{i.д.(н.)}$ , экз./м<sup>3</sup>) на  $i$ -й станции в дневное или ночное время рассчитывается с учетом или без учета возрастных групп:

$$C_{i.д.(н.)} = \frac{n \times K_{п}}{S_{л} \times V_{т} \times t_{л} \times K_{ф}}, \quad (2.1)$$

где  $n$  – количество рыб в улове ловушки, экз.;  $K_{п}$  – переводной коэффициент, учитывающий взятую часть пробы;  $S_{л}$  – площадь устья ловушки, м<sup>2</sup>;  $t_{л}$  – продолжительность лова, с;  $V_{т}$  – скорость течения в точке отбора проб, м/с;  $K_{ф}$  – коэффициент фильтрации ловушки.

Затем рассчитывается средняя концентрация молоди по створу реки в дневное ( $C_{ср д}$ , экз./м<sup>3</sup>) и ночное ( $C_{ср н}$ , экз./м<sup>3</sup>) время за каждую дату.

Численность личинки, скатывающейся в створе р. Волги у о. Гусиный (млн экз.), определяется сначала за дневное и ночное время, затем в целом за  $j$  суточную съемку.

Численность личинки и молоди, скатывающейся в исследуемом створе реки днем ( $N_{j.д}$ ) и ночью ( $N_{j.н}$ ) за  $j$  суточную съемку, определяется по формулам:

$$N_{jд(н)} = \frac{C_{ср.д(н)} \times Q_{ср.} \times T_{д(н)} \times 3600}{K_{у} \times 1000000}, \quad (2.2)$$

где  $C_{ср.д(н)}$  – средняя по створу реки концентрация молоди днем (ночью), экз./м<sup>3</sup>;  $Q_{ср.}$  – средний расход воды в створе наблюдений м<sup>3</sup>/с;  $T_{д(н)}$  – дневной или ночной периоды времени;  $K_{у}$  – коэффициент уловистости ИКС (по предличинкам, личинкам и ранним малькам в течение суток принят равным 0,9, а по малькам: днем – 0,2, ночью – 0,5).

Затем, определяется численность за  $j$  сутки в целом ( $N_j$ ):

$$N_j = N_{jd} + N_{jn}. \quad (2.3)$$

Далее определяются: средняя арифметическая ( $N_{ср.}$ ) по значениям численности из суточных съемок в течение каждого месяца, дисперсия, среднее квадратичное отклонение и ошибка средней:

$$N_{ср.} = \frac{\sum Ni}{z}, \quad (2.4)$$

где  $z$  – количество суточных станций за месяц.

Численность за месяц ( $N_{мес.}$ ) будет определяться по формуле:

$$N_{мес.} = N_{ср.} \times T_{мес.} \pm \Delta N, \quad (2.5)$$

где  $T_{мес.}$  – количество суток в месяце.

Количественная оценка интенсивности покатной миграции проводилась с учетом объема профильтрованной воды. Для этого внутри каждой сетки измерялась скорость течения.

Данные о нерестовом ходе производителей сельди-черноспинки за 1963–1984 гг. проанализированы из литературных источников (Водовская, 1984, 2001).

Наблюдения за динамикой нерестового хода сельди-черноспинки в 2010–2014 гг. проводили в р. Волге выше г. Астрахани, в районе с. Рассвет (тоневые участки «Балчуг», «Гранная»), сотрудниками лаборатории осетровых рыб.

С апреля по июнь рассчитывали показатель вылова на одно притонение вобельного невода с шагом ячеи  $28 \times 36 \times 40$  мм. Для определения полового состава, биологических показателей и доли возрастных групп отбирали средняя проба из 1 общего нерассортированного улова без специального выбора. Биологический анализ взятой пробы осуществлялся независимо от размера рыбы. Для характеристики размерной структуры стада сельди проводились массовые промеры. При проведении полного биологического анализа рыбу взвешивали, измеряли, определяли пол, стадию зрелости, отбирали чешую, расположенную под основанием спинного плавника. Возраст определяли по передней части чешуи при 10–20-кратном увеличении. Учитывали общую массу рыбы (со всеми внутренностями).



Сельдь-черноспинка относится к порционно нерестующим рыбам, икрометание проходит в три приема. Из шести стадий зрелости сельди в неводных уловах обычно фиксируются четыре стадии: III – развитие, IV – созревание, V – икрометание, VI – выбой. Икра в различных частях яичника неодинаковая по размеру, поэтому берут несколько навесок из различных участков и получают среднее. Подсчет числа икринок в навеске вели с помощью специальных приборов. Полученное число пересчитывали на массу яичника.

При сборе и обработке материалов применяли общепринятые методики (Мейен, 1938; Правдин, 1966; Судаков, 2011).

Для оценки нерестового запаса использовали материалы по скату личинок с нерестилищ, расположенных в нижнем бьефе Волжской ГЭС. Численность вступающих в промысел поколений рассчитывали по среднемноголетнему возрастному составу нерестовой части популяции.

Собранный материал обработан статистически. Это позволило рассчитать точность оцененных параметров (отношение ошибки средней к самой средней арифметической) в процентах (Ивантер, Коросов, 2003), а также отношение ошибки средней ( $m$ ) к самой средней арифметической ( $M$ ), выраженное в процентах:

$$\varepsilon = \frac{m}{M} \cdot 100\% . \quad (2.6)$$

Чем точнее определена средняя, тем меньше будет  $\varepsilon$ , и наоборот. Точность считается хорошей, если  $\varepsilon$  меньше 3 %, и удовлетворительной при  $3 < \varepsilon < 5$  %. Расчет количества потенциально отложенной икры – количества икринок, отложенных всеми самками нерестовой популяции за один нерестовый сезон, – проводили с использованием средней индивидуальной плодовитости и количеством самок от нерестового запаса. Для расчета коэффициента выживания каждого вида сельдей используются следующие показатели: соотношение полов и численность самок в нерестовой популяции, средняя индивидуальная плодовитость одной особи, количество выметанной икры, численность сеголетков. Коэффициент выживания молоди от икринки получили, составляя пропорцию между

общим количеством икринок, выметанных за нерест, и численностью молоди за период покатной миграции (Зубкова, 2017).

Программно-целевая модель исследований приведена на рисунке 11.



Рисунок 11. Программно-целевая модель исследований

### 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

#### 3.1. Влияние гидрологического и температурного режимов на нерестовые миграции производителей сельди-черноспинки

##### *(Alosa kessleri kessleri (Grimm, 1887))* в р. Волге

Выполненные исследования в 2010–2014 гг. показали, что гидрологический режим в весенне-летний период в низовьях Волги претерпел значительные изменения по сравнению с периодом до зарегулирования стока р. Волги в районе г. Волгограда (табл. 3).

Таблица 3

#### Гидрологические характеристики половодий в р. Волге в 1930–1955, 2010–2014 гг.

Характеристики	Годы					
	1930–1955	2010	2011	2012	2013	2014
Дата начала половодья	27.04	3.05	01.05	2.05	7.04	29.04
Отметка максимального уровня по в/п Астрахань, см	586	557	536	536	576	539
Дата наступления максимального уровня	07–09.06	17–19.05	18.05	17.05	12.05	16.05
Продолжительность подъема волны половодья, сут.	41	14	17	14	35	17
Продолжительность спада волны половодья, сут.	40	29	20	23	49	22
Скорость спада волны половодья, см/сут.	5,9	6,9	8,6	8,3	4,6	7,7
Дата окончания половодья	19.07	17.06	07.06	19.06	03.07	7.06
Продолжительность половодья, сут.	84	46	38	49	88	40
Сток р. Волги за 2-й квартал, км <sup>3</sup>	135,4	91,0	77,2	98,4	125,4	86,0
Дата перехода средне-декадной температуры воды в дельте (в/п Астрахань) через 8 °С	29.04	24.04	3.05	14.04	2.05	30.04

До зарегулирования волжского стока гидрологические условия для размножения рыб были благоприятными. Средняя продолжительность половодья составляла 84 сут. Сток за 2-й квартал был равен 135,4 км<sup>3</sup> (около 60 % от годового). Максимальный уровень на пике половодья у Астрахани составлял 586 см и приходился в среднем на 8 июня. Скорость подъема и спада волны половодья соответственно равнялась 5,7 и 5,9 см/сут. (Катунин, 2010). Такие показатели обеспечивали не только высокую эффективность нереста производителей, заходящих в р. Волгу, но и скат к местам нагула жизнестойкой молоди рыб.

В период наблюдений (2010–2014 гг.) в сравнении с естественным периодом водности сократилась продолжительность рыбохозяйственного половодья. Уменьшился объем стока за 2-й квартал, снизилась отметка пика половодья, сместились на более ранние сроки наступления максимального уровня в р. Волге. Значительно возросли скорости подъема и спада волны половодья.

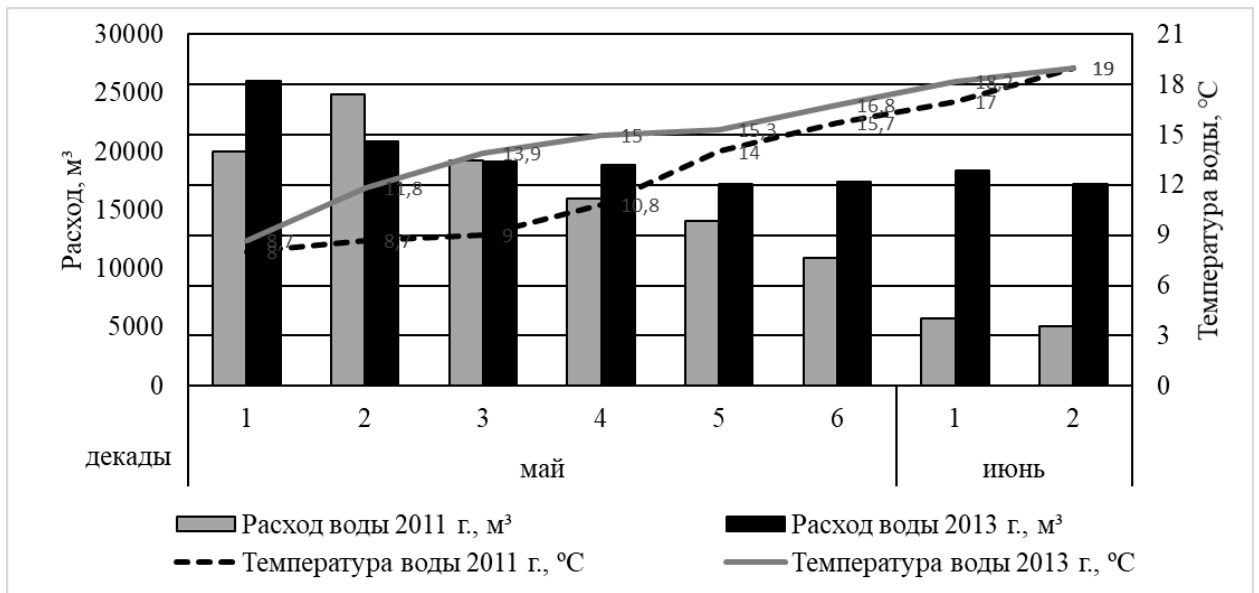
Известно, что основными факторами, влияющими на эффективность естественного воспроизводства сельди-черноспинки, являются: количество производителей, температурный и гидрологический режимы р. Волги (объем стока в весенне-летнее половодье, его продолжительность), в период нерестовых миграций в разные по водности годы. При этом сроки и динамика миграции производителей сельди-черноспинки определяются абиотическими и биотическими факторами. Из всей совокупности абиотических факторов температура воды играет наиболее важную роль в формировании и интенсивности нерестовых миграций (Войнова, 2013).

Для сравнительной оценки влияния гидрологического и температурного режимов р. Волги на интенсивность нерестовой миграции производителей сельди-черноспинки был проведен анализ температурных значений воды в русле р. Волги в период с первой пятидневки мая по вторую пятидневку июня.

Воздействие температурного режима на ход нерестовой миграций рыб было оценено по двум годам, наиболее различным по температурным показателям и водности. В ряду исследованных лет наибольшие различия по температурному режиму установлены для 2011 г. с объемом стока за 2-й квартал 77,2 км<sup>3</sup>, классифицированным как маловодный, и 2013 г. с объемом стока за 2-й квартал 125,4 км<sup>3</sup> – многоводный.

Объем стока р. Волги за 2-й квартал 2013 г. был самым высоким за период с 2010 по 2014 г. и составил 125,4 км<sup>3</sup>. Объем и режим весеннего половодья, продолжительность которого составила 88 сут., соответствовали гидрологическим характеристикам многоводных лет незарегулированного периода и существенно превышали показатели 2011 г.: по объему стока р. Волги за 2-й квартал – на 48,2 км<sup>3</sup>, по продолжительности половодья – на 50 сут.

При анализе использовали сроки наступления температуры воды, характерные для интенсивного хода производителей из моря в р. Волгу к местам нереста, со значениями 12–15 °С, начала икротетания – 14–16 °С, пика нереста – 18–20 °С (рис. 12).



**Рисунок 12.** Объем стока и температура воды в р. Волге в период массовой нерестовой миграции производителей сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в 2011 и 2013 гг.

В период наблюдения в 2011 г. повышенный сброс воды через плотину Волгоградского гидроузла начался 26 апреля. Расходы воды быстро нарастали, в среднем по 1–2 тыс. м<sup>3</sup>/с в сутки, и ко 2-й пятидневке мая (6 мая) достигли 25 тыс. м<sup>3</sup>/с. Максимальные расходы осуществлялись только в течение 2 сут. (6–7 мая). В последующий период расходы воды стремительно снижались. Температура воды, характерная для интенсивного хода производителей (12 °С), наступила в конце 4-й пятидневки мая. Оптимальная для начала размножения сельди-черноспинки температура воды (16 °С) отмечалась в конце 6-й пятидневки мая, характерная для массового нереста (19–20 °С) – в конце 2-й пятидневки июня.

В многоводном 2013 г. продолжительные и равномерные попуски (17000–20000 м<sup>3</sup>/с) в р. Волге обеспечили постепенное повышение температуры до оптимальных значений, необходимых для миграции производителей к местам нереста. Оптимальная температура для интенсивного нерестового хода производителей наступила во 2-й пятидневке мая, на 12 сут. раньше, чем в 2011 г. Температуры, характерные для начала икрометания, отмечались в начале 6-й пятидневки мая, на 5 сут. раньше по сравнению с 2011 г.

Температура как показатель является наиболее ярким фактором, отражающим динамику нерестовой миграции проходных рыб, в том числе и сельди-черноспинки. Оптимальные температуры стимулируют динамику продвижения производителей к местам нереста в физиологическом плане. Проанализированные материалы, полученные в период исследований, позволили установить сроки наступления интенсивного хода производителей и начала икрометания сельди-черноспинки в р. Волге в различные по гидрологическим характеристикам годы.

Динамика уловов также отражает нерестовую миграцию производителей сельди-черноспинки в р. Волге и позволяет оценить влияние гидрологического и температурного режимов в этот период (табл. 4).

**Динамика уловов производителей проходной сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в р. Волге в период миграции в 2011 и 2013 гг. на тоне Балчуг (выше г. Астрахани на 35 км), экз./притонение.**

Год/месяц	май						июнь	
	I	II	III	IV	V	VI	I	II
2011	0,9	90,75	103,25	184,1	1302,4	485,7	193,4	222,5
2013	1,9	11,4	73,2	438,9	758,7	1219,5	294,0	166,1

В 1-й пятидневке мая в 2011 и 2013 гг. было выловлено наименьшее количество производителей относительно всего периода наблюдения – 0,9–1,9 экз./притонение соответственно, что свидетельствует о начале нерестовой миграции сельди-черноспинки при температуре воды в реке 8,0–8,7 °С.

Интенсивность нерестовой миграции в разные по водности годы (2011 и 2013 гг.) отличалась по количеству производителей в уловах. Так, в 2011 г. со 2-й пятидневки мая количество производителей стало возрастать с 90,75 экз./притонение до 184,1 экз./притонение в 4-й пятидневке. Максимальное количество производителей сельди-черноспинки в промысловых уловах в 2011 г. было учтено в 5-й пятидневке мая – 1302,4 экз./притонение при температуре 14 °С. В конце мая – начале июня количество производителей в уловах снизилось в 2,7–6,5 раза относительно максимального значения.

В 2013 г. интенсивность нерестовой миграции сельди-черноспинки значительно отличалась от 2011 г. Количество производителей в уловах стало увеличиваться в 4-й и 5-й пятидневках мая при температуре воды 15 °С: их количество было в 2,3 раза выше, чем в 2011 г. Максимальное количество было зафиксировано в 6-й пятидневке мая при температуре воды 16 °С – 1219,5 экз./притонение – и снизилось до 294 экз./притонение в начале 1-й пятидневки июня.

Таким образом, гидрологический и температурные режимы в р. Волге в разные по водности годы, оказывают непосредственное влияние на интенсивность нерестового хода производителей сельди-черноспинки. В маловодные годы (на примере 2011 г.) при больших расходах прогрев воды в реке идет медленнее. При значениях температуры воды 8–10 °С количество производителей в уловах не превышает 150–200 экз./притонение и резко возрастает при 14 °С. При таких условиях производители задерживаются на предустьевых участках Каспийского моря, сокращается продолжительность массового нерестового хода, что не позволяет производителям освоить площади нерестилищ, расположенных выше по течению р. Волги.

В многоводные годы (на примере 2013 г.) гидрологический и температурный режимы складываются благоприятно. Прогрев воды в реке идет быстрее за счет равномерных попусков. При температуре воды 14 °С в наблюдаемый период отмечается на 12 сут. раньше, чем в 2011 г., количество производителей сельди-черноспинки в уловах начинает возрастать постепенно, пик нерестового хода сдвигается на 5 сут. Такие условия обеспечивают постепенный заход и оптимальные условия для миграции производителей к местам нереста, что позволяет им освоить большую площадь нерестилищ выше по течению р. Волги.

### **3.2. Возрастной состав, размерно-весовые показатели и плодовитость производителей сельди-черноспинки**

**(*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в р. Волге**

За последние годы произошли структурные изменения нерестовой части популяции сельди-черноспинки, в частности, возрастного состава (табл. 5), по сравнению с 1963–1984 гг. (Водовская, 2001).



**Возрастной состав производителей проходной сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в разные годы в р. Волге, %**

Годы	Возраст, лет						Средний возраст, лет
	3	4	5	6	7	8	
1963–1984	9,7	49,2	32,0	7,8	1,02	0,2	4,45
2010	25,8	47,5	16,3	8,8	0,8	0,8	4,40
2011	20,5	35,4	29,5	10,6	3,5	0,5	4,40
2012	26,5	28,6	23,4	15,1	5,2	1,2	4,30
2013	26,2	30,6	31,5	7,0	3,8	0,9	4,30
2014	31,4	26,4	22,9	13,0	5,7	0,6	4,30
Ср. 2010–2014	26,1	33,7	24,7	10,9	3,8	0,8	4,34

Структура нерестовой популяции сельди-черноспинки после зарегулирования стока р. Волги в 1963–1984 гг. на 81,2 % состояла из особей 4–5 лет. Производители в возрасте 3-х лет составляли всего 9,7 %, 6-и лет – 7,8 %. Особи 7-и и 8-и лет в уловах встречались реже и составляли 1,02 и 0,2 % соответственно.

В период с 2010 по 2014 г. в уловах встречались особи 3–8-и лет, такие же особи встречались и в 1963–1984 гг. Основу нерестовой популяции сельди-черноспинки (89,6 %) в период наблюдения (2010–2014 гг.) составляли рыбы в возрасте 3–5-и лет, реже встречались 6-, 7- и 8-летние особи. Средний возраст составлял 4,30 года, что незначительно отличается от предыдущих лет – 4,45.

В уловах 2010–2014 гг. отмечалось увеличение доли 3-леток, среднее значение которых было выше в 2,6 раза по сравнению со средним значением 1963–1984 гг. Самый высокий процент 3-леток отмечен в 2014 г. – 31,4 %. Вступление новых молодых поколений обусловлено омоложением нерестовой популяции, которое произошло под высоким прессом промыслового изъятия, ориентированного, прежде всего, на крупных особей. При наметившейся тенденции роста 3-леток в нерестовой популяции сельди-

черноспинки доля 4-леток снизилась в 1,8 раза, с 47,5 до 26,4 %. Значения доли 5-летних особей сельди черноспинки варьировали. Самое низкое значение отмечено в 2010 г. (16,3 %), максимальное (31,5 %) в 2013 г.

С 2011 г. возросла доля старших возрастных групп в улове (6–7-летних особей), что свидетельствовало о восстановительных процессах в популяции и слабом промысловом использовании нерестового стада. В 2012 г. доля 6-летних особей возросла в 1,7 раза по сравнению с 2010 г., а 7-летних – в 6,5 раза.

При изменении возрастной структуры нерестовой популяции сельди-черноспинки изменения коснулись и линейно-весовых характеристик производителей.

В 1963–1984 гг. основная часть (до 86 %) производителей сельди-черноспинки была представлена особями массой 0,350–0,600 кг и длиной от 29 до 37 см (Водовская, 1989). Средние показатели длины составили 34,8 см, массы – 0,553 кг (табл. 6).

Таблица 6

**Размерно-весовые характеристики производителей сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в разные годы в р. Волге**

Годы	Средняя масса, кг	Средняя длина, см
1963–1984	0,553	34,8
2010	0,373	31,9
2011	0,410	33,0
2012	0,370	32,5
2013	0,359	32,3
2014	0,343	32,0

Наблюдается снижение показателей качественного состава нерестовой части популяции несмотря на рост доли производителей старших возрастных групп (7–8-леток) с 1,2 % в 1963–1984 гг. до 4,6 % в 2010–2014 гг. В течение пяти исследуемых лет (2010–2014 гг.) линейно-весовые характеристики сельди-черноспинки были самыми минимальными в 2014 г.

по сравнению с их многолетними значениями (1963–1984 гг.). Снижение составило 0,210 кг и 2,8 см. Это объясняется увеличением доли впервые нерестующих особей (3-леток) и снижением численности в 5-летнем возрасте.

Для определения эффективности воспроизводительной способности популяции необходимо рассмотреть важный фактор, влияющий на состояние запасов рыб, – плодовитость.

Сельдь-черноспинка – одна из плодовитых каспийских сельдей рода *Alosa*. Индивидуальная абсолютная плодовитость рыб длиной тела от 26 до 43 см и массой от 0,250 до 0,800 кг варьировала от 53 до 344 тыс. икринок. Количество икринок, выметанных одной самкой за один нерестовый сезон, в среднем за период с 1963–1984 гг. составляло 190,5 тыс. шт. (Водовская, 1984) (табл. 7).

Таблица 7

**Средняя индивидуальная плодовитость сельди-черноспинки  
(*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в р. Волге**

Годы	1963–1984	2010	2011	2012	2013	2014	Ср. 2010–2014
Плодовитость, тыс. шт.	190,5	131,8	148,2	148,5	148,7	132,2	141,88

Высокая плодовитость характерна для видов с высокой смертностью в раннем онтогенезе. За 2010–2014 гг. этот показатель не превышал значения 148,7 тыс. икринок, что в 1,3 раза ниже по сравнению с 1963–1984 гг. В 2011–2013 гг. средняя индивидуальная плодовитость оставалась на уровне 148 тыс. икринок при относительно равных средних значениях длины производителей 32,3–33,0 см и колебаниях средней массы производителей в этот период, составляющих 0,359–0,410 кг. В 2014 г. индивидуальная плодовитость составила 132,2 тыс. шт. при снижении среднего значения массы сельди-черноспинки до 0,343 кг и длины до 32,3 см.

Среднее значение индивидуальной абсолютной плодовитости за 2010–2014 гг. также осталось низким по сравнению с 1963–1984 гг. – 141,88 тыс. икринок.

Таким образом, за период наблюдений (2010–2014 гг.) основу нерестовой части популяции сельди-черноспинки составляли 3–6-летние особи, в то время как в 1963–1984 гг. основу составляли рыбы в возрасте 4–5 лет. В период 2010–2014 гг. наблюдалось увеличение доли 3-леток, что привело к снижению средних линейно-весовых характеристик производителей. В связи с омоложением нерестовой популяции среднее значение индивидуальной плодовитости снизилось.

### **3.3. Особенности покатной миграции личинок сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в р. Волге в современных условиях**

Покатная миграция личинок полупроходных рыб, как правило, проходит во время окончания половодья и может захватывать меженный период. По численности личинок, скатывающихся с мест нереста, определяют эффективность естественного воспроизводства, поэтому в настоящих исследованиях особое внимание уделяли вопросам состояния покатной миграции сельди-черноспинки.

#### ***3.3.1. Гидрологические условия в период покатной миграции личинок в р. Волге***

Покатная миграция личинок сельди-черноспинки в р. Волге проходит во время спада волны половодья и меженный период (июнь – август). Продолжительность спада волны половодья и скорость спада волны половодья в р. Волге играют важную роль во время покатной миграции личинок.

Годы наблюдений были разделены по условиям водности и объему стока за 2-й квартал (апрель – июнь) на три группы: маловодные (2011 и

2014 гг.) с объемом стока ниже 90 км<sup>3</sup>, средневодные (2010 и 2012 гг.) с объемом стока от 90 до 110 км<sup>3</sup>; многоводные (2013 г.) с объемом стока выше 120 км<sup>3</sup> (табл. 8).

Таблица 8

**Основные гидрологические характеристики в период покатной миграции личинок сельди-черноспинки**

**(*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в р. Волге в 2010–2014 гг.**

Год	Сток р. Волги за 2-й кв., км <sup>3</sup>	Продолжительность спада волны половодья, сут.	Скорость спада волны половодья, см/сут.	Дата окончания половодья
2010	91	29	6,9	17.06
2011	77,2	20	8,6	7.06
2012	98,4	23	8,3	19.06
2013	125,4	49	4,6	3.07
2014	86	22	7,7	7.06

В 2011 и 2014 гг. продолжительность спада волны половодья самая короткая и составляет 20–22 сут., при этом скорость спада волны половодья высокая – 7,7–8,6 см/сут. В 2010 и 2012 гг. продолжительность спада волны половодья увеличивается до 23–29 сут., а скорость спада волны половодья снижается до 6,9–8,3 см/сут. За период наблюдения (2010–2014 гг.) только в 2013 г. наблюдалось наибольшая продолжительность спада волны половодья – 49 сут. и низкая скорость спада волны половодья – 4,6 см/сут.

Показатель расходов воды в начале покатной миграции личинок сельди-черноспинки напрямую зависит от продолжительности спада волны половодья. Дата окончания половодья в различные по водности годы варьирует. Так, в маловодные годы половодье заканчивается в 1-й декаде июня, в средневодные – во 2-й декаде июня, в многоводные – 1-я декада июля.

Для характеристики гидрологического режима в период покатной миграции личинок сельди-черноспинки в незарегулированной части р. Волги использовались усредненные данные за декаду по расходам воды ( $\text{м}^3/\text{с}$ ), пропускаемой через гидроузел Волжской ГЭС (турбины и водосбросы) в июне – августе.

За период наблюдения (2010–2014 гг.) было установлено, что первые личинки сельди-черноспинки встречаются в уловах в начале июня. При этом расходы воды в р. Волге в этот период различаются в зависимости от водности (табл. 9).

Таблица 9

**Расходы воды в р. Волге в период покатной миграции личинок  
сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887))  
в 2010–2014 гг. (по декадам)**

Год	Расход воды, $\text{м}^3/\text{с}$								
	июнь			июль			август		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III
2010	11617	5066	4944	4924	5277	5276	5278	5223	4870
2011	5422	5044	5183	5646	5543	5409	5431	5364	5334
2012	13492	6555	8396	6524	5329	5360	5263	5564	5358
2013	17830	11001	7743	6469	5295	5205	5237	5020	5157
2014	6078	6242	5683	5887	5475	4989	4951	5070	5067

В маловодные годы (2011 и 2014 гг.), в 1-й декаде июня, расходы воды имеют значения, характерные для меженного периода, – 5422–6078  $\text{м}^3/\text{с}$ . В средневодные годы (2010 и 2012 гг.), в этот период, расходы воды в р. Волге составляли 11617–13492  $\text{м}^3/\text{с}$ , что в 2 раза выше относительно значений маловодных лет. В многоводные годы (2013 г.) высокие расходы воды (17830  $\text{м}^3/\text{с}$ ) наблюдаются не только в начале покатной миграции личинки, но и во 2-й и 3-й декадах июня (11001–7743  $\text{м}^3/\text{с}$ ).

Расходы воды непосредственно влияют на скорость течения в р. Волге наряду с погодными условиями (ветер и т.д.). Показатель скорости течения воды на учетном створе в период наблюдения покатной миграции личинок сельди-черноспинки применялся для определения влияния турбулентности водных масс и использовался для расчета количественного показателя – концентрации личинок (табл. 10).

Таблица 10

**Скорости течения в р. Волге в период покатной миграции личинок сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в 2010–2014 гг.**

Год	Скорость течения, м/с								
	июнь			июль			август		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III
2010	1,36	0,70	0,80	0,50	0,45	0,36	0,51	0,40	0,40
2011	0,50	0,50	0,56	0,77	0,60	0,60	0,60	0,57	0,58
2012	0,90	0,74	0,71	0,75	0,57	0,51	0,40	0,40	0,30
2013	1,10	0,70	0,68	0,52	0,53	0,54	0,45	0,40	0,40
2014	0,73	0,60	0,78	0,56	0,57	0,65	0,70	0,50	0,40

В начале покатной миграции (1-я декада июня) в маловодные годы (2011, 2014 гг.), при расходах воды, характерных для меженного периода, скорость течения в р. Волге установилась на значениях 0,5–0,7 м/с. В средневодные (2010, 2012 гг.) и многоводные (2013 г.) годы, когда расходы воды в этот период еще оставались высокими, скорость течения была, соответственно, выше – 0,90–1,36 м/с. В июле – августе, при расходах воды, не превышающих 5500–6000 м<sup>3</sup> /с, скорость течения в р. Волге варьировала от 0,3 до 0,7 м/с.

Таким образом, рост и развитие личинок сельди-черноспинки проходят в потоке воды, поэтому гидрологические условия в период покатной миграции в р. Волге оказывают на них непосредственное влияние. Скот личинок проходит в меженный период, когда складываются определенные гидрологические характеристики, такие как расход воды, не превышающий 5500–6000 м<sup>3</sup>/с, скорость течения 0,3–0,6 м/с.

### ***3.3.2. Сезонная и суточная динамика концентрации личинок на разных этапах развития в р. Волге***

Использование показателя концентрации позволяет учитывать фактические сезонные и суточные вариации количества личинок в уловах (Фомичев, Тарадина, 2006).

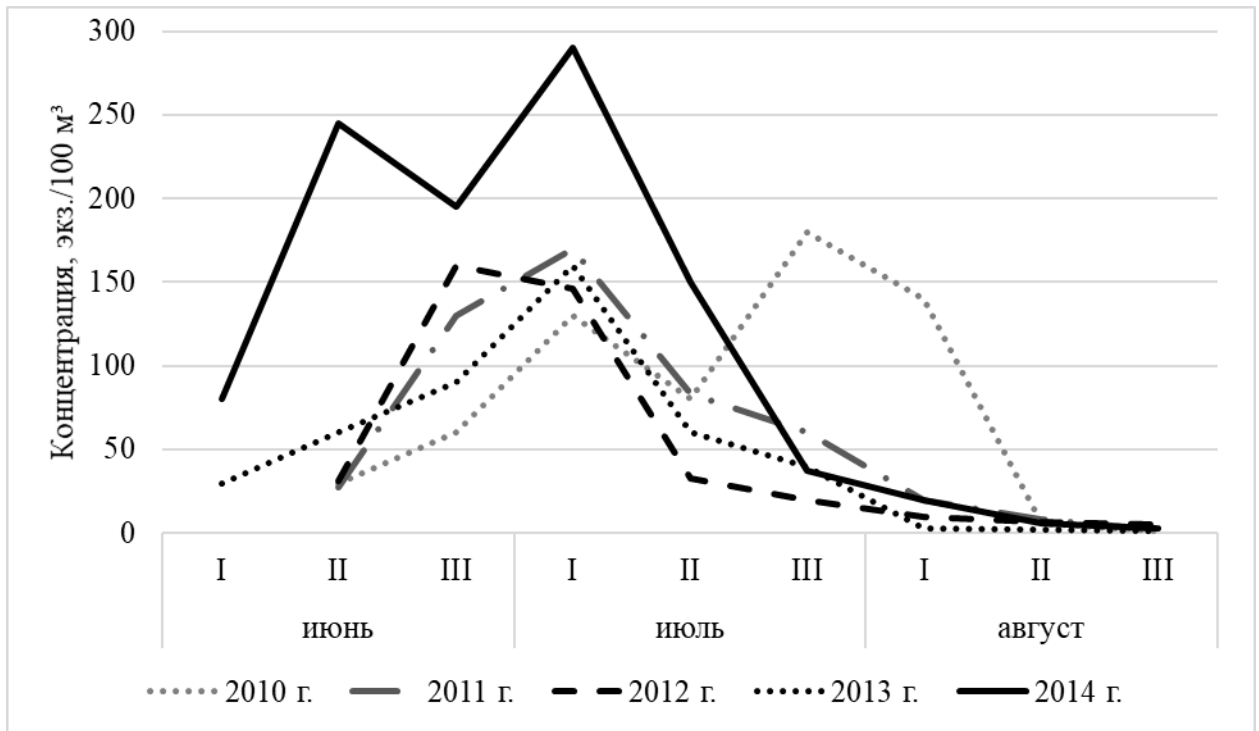
Установлено, что первые личинки сельди-черноспинки появляются в уловах на спаде волны половодья, как правило – начале июня. Увеличение их концентрации наблюдается в период наступления межени (конец июня – начало июля).

По нашим наблюдениям, в 2010 г. количество личинок за период наблюдений было наименьшим, поскольку с 2006 г., после резкого сокращения запаса проходной сельди-черноспинки, наблюдалось постепенное восстановление популяции и увеличение численности личинок в период покатной миграции в р. Волге. В последующие годы количество личинок в уловах стало возрастать.

Первые личинки в скате в нижней нерестовой зоне р. Волги были выловлены в 2010–2012 гг. во 2-й декаде июня, а в 2013–2014 гг. – в 1-й декаде июня (рис. 13).

Максимальные среднесуточные концентрации в 2012 и 2014 гг. отмечены во 2–3-й декадах июня, а в 2010–2013 гг. - в 1–3-й декадах июля.





**Рисунок 13.** Динамика среднесуточных концентраций личинок сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в р. Волге в 2010–2014 гг.

Скат личинок сельди-черноспинки в разные по водности годы проходит неодинаково. В маловодные годы (2010 и 2014 гг.) наблюдается несколько пиков ската личинок, что позволяет предположить подход производителей к местам нереста в несколько этапов. В эти годы вода в р. Волге прогревается до оптимальных температур как для начала нереста, так и для массового икрометания значительно быстрее, чем в годы с более высоким объёмом стока.

В многоводные годы (2013 г.) отмечался один пик ската, что стало следствием одноэтапной нерестовой миграции производителей. В эти годы более продолжительный прогрев воды в реке способствовал продвижению производителей сельди-черноспинки выше нижней границы ее нерестового ареала и одновременному нересту.

Среднесуточные концентрации молоди по периодам развития показывают, что основную массу скатывающихся личинок составляют



Периоды развития	Июнь			Июль			Август		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III
2013 г.									
Предличинки	13,0	19,0	33,0	33,0	20,0	6,0	–	–	–
Ранние личинки	16,0	42,0	57,0	131,0	40,0	28,0	2,0	1,0	–
Поздние личинки	–	–	–	–	3	3	–	–	–
Мальки	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2014 г.									
Предличинки	90,0	202,0	73,0	124,0	53,0	8,0	2,5	1,5	–
Ранние личинки	17,0	40,0	122,0	165,0	103,0	28,0	14,0	2,0	1,0
Поздние личинки	–	–	0,3	–	–	–	1,3	0,5	0,5
Мальки	–	–	–	–	–	–	–	1,0	0,5

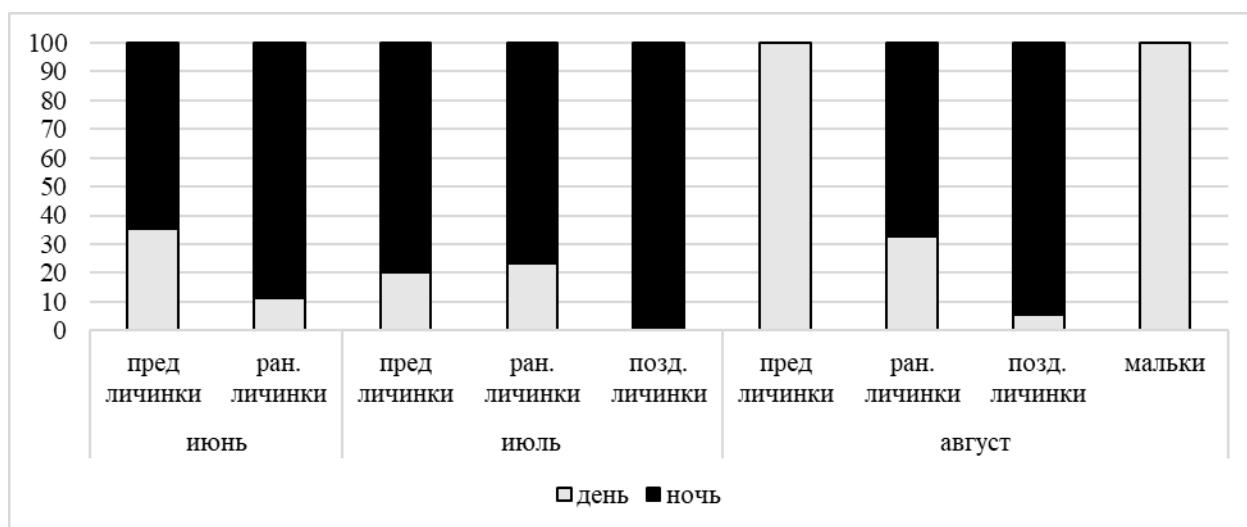
Поздние личинки и мальки встречаются в уловах реже, в основном в конце июня – начале августа. Значения их концентрации намного ниже, чем у предыдущих возрастных групп. Самое низкое значение концентрации у поздних личинок наблюдалось в 2012 г., мальки в уловах этого года не встречались, также как и в уловах 2013 г.

Основная миграция личинок сельди-черноспинки в р. Волге на ранних стадиях развития проходит круглосуточно, а по мере роста приобретает сумеречно-ночной характер (Павлов, 1979). Вылупившиеся предличинки способны воспринимать давление воды и совершать активные вертикальные подъемы и пассивные спуски. Они обладают положительной фотореакцией в связи с ранним развитием светочувствительности глаз.

Динамика покатной миграции личинок сельди-черноспинки в онтогенезе определяется последовательной сменой комплексов адаптаций.

Двигательная активность личинок повышается при сумеречной освещенности и наличии течения. Мигранты предпочитают течение, поэтому вечером перемещаются в реоусловия и далее в русловой поток. При дневном освещении мигранты выбирают участки без течения. Эти специфические поведенческие реакции определяют и распределение личинок в разное время суток.

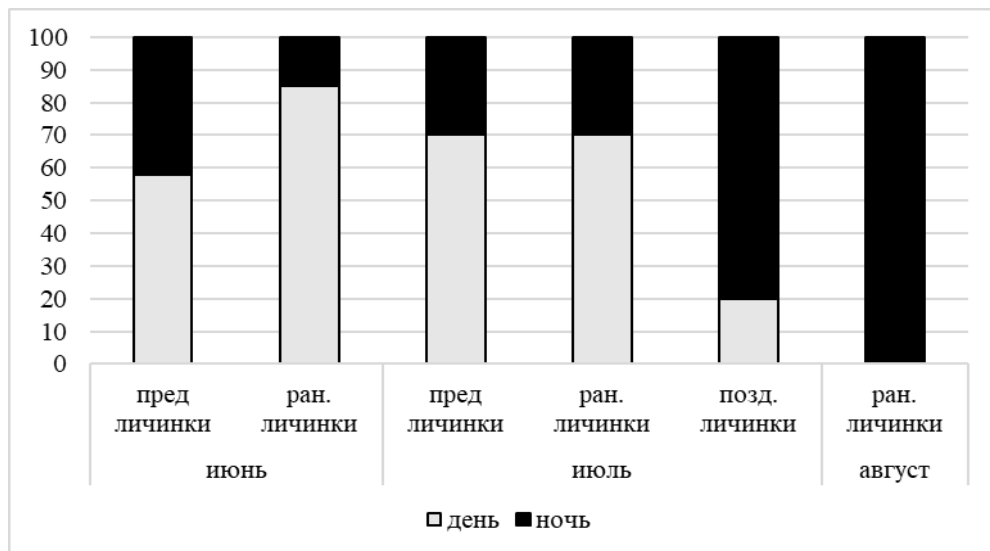
Результаты наблюдений показали, что в годы с объемом стока р. Волги за 2-й квартал 91–98 км<sup>3</sup> (2010, 2012 гг.) суточная динамика ската личинок имеет следующую картину: предличинки, ранние и поздние личинки в июне и июле скатывались преимущественно в темное время суток. В августе предличинки и мальки встречались в светлое время суток, доля ранних личинок в светлое время суток была самая высокая за период наблюдения, поздних личинок – 5 % днем, а 95 % – ночью (рис. 14).



**Рисунок 14.** Суточная динамика ската личинок сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в дневное (12.00) и ночное (23.00) время в р. Волге в 2010 и 2012 гг.

При объеме стока р. Волги 125,4 км<sup>3</sup> за 2-й квартал 2013 г., в июне, в дневное время доля скатившихся предличинок превышала ночную в 1,4 раза, а ранних личинок – в 5,6 раза. В июле скат предличинок и ранних личинок в светлое время суток превышал ночной в 2,4 раза. В среднем

в июне и июле в светлое время суток мигрировало в 2,7 раза больше личинок проходной сельди-черноспинки, чем в ночное. Исключение составили поздние личинки, которые встречались в июле преимущественно в скате в ночное время. В августе ранние личинки скатывались в ночное время (рис. 15).



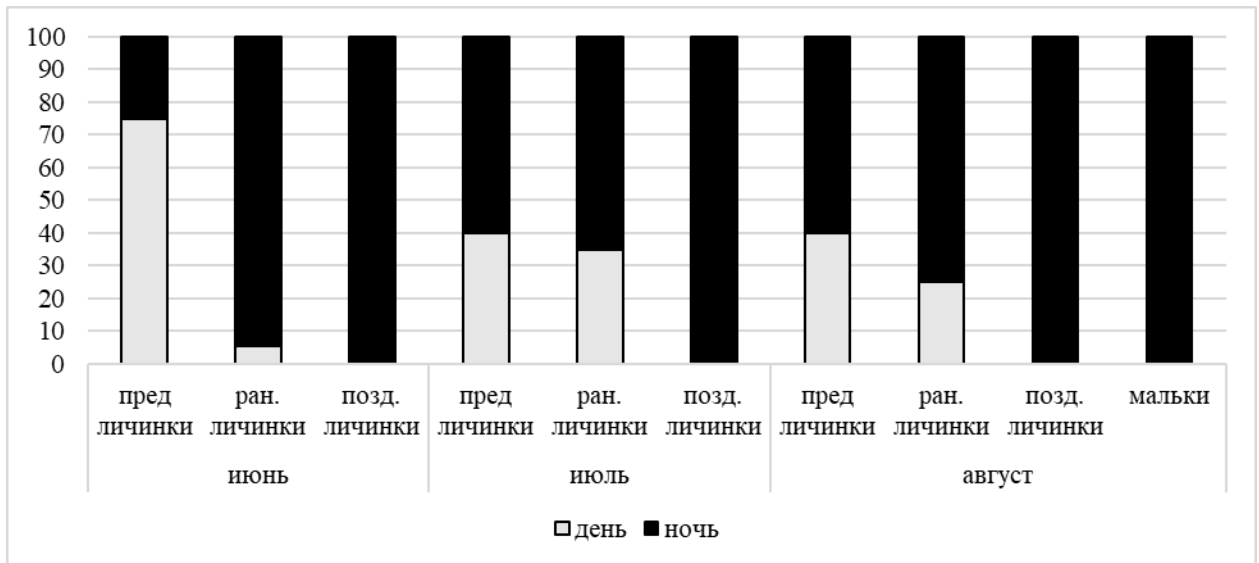
**Рисунок 15.** Суточная динамика ската личинок сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в дневное (12.00) и ночное (23.00) время в р. Волге в 2013 г.

Увеличение количества предличинок в скате в светлое время суток зависит от количества суточных личинок, реореакция которых еще нейтральна.

В 2013 г., при объеме стока воды 125,4 км<sup>3</sup> за 2-й квартал, в период покатной миграции отмечается увеличение доли ранних личинок, когда рыба попадает или выходит в зону потока, где скорость превышает критическую. В этих условиях реореакция теряет компенсаторное значение.

В годы с объемом стока р. Волги за 2-й квартал 77–86 км<sup>3</sup> (2011, 2014 гг.) предличинки в июне скатывались в основном в светлое время суток, а ранние и поздние личинки – ночью. В июле и августе доля предличинок в светлое время суток снизилась в 1,8 раза по сравнению с июнем, а доля

ранних личинок возросла в 6 и 4 раза соответственно. Поздние личинки и мальки имели сумеречно-ночной характер ската (рис. 16).



**Рисунок 16.** Суточная динамика ската личинок сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в дневное (12.00) и ночное (23.00) время в р. Волге в 2011, 2014 гг.

Наблюдения за суточной динамикой ската личинок сельди-черноспинки показали, что его интенсивность увеличивается в ночное время, когда снижается возможность для их зрительной ориентации в пространстве, и личинка скатывается в потоке воды, не сопротивляясь течению. В светлое время суток скат ослаблен (за счет восстановления реореакции).

### **3.3.3. Периоды развития и размерно-весовые характеристики личинок в р. Волге**

Личинки были разделены согласно классификации на 4 группы: предличинки (от 1 до 5 сут.), ранние (от 5 до 15 сут.) и поздние (от 15 до 25 сут.) личинки, мальки (от 25 до 40 сут. и более). Наиболее чувствительны к изменениям в окружающей среде предличинки в возрасте 1–5 сут., выживаемость которых крайне низкая. Более выносливыми являются ранние и поздние личинки от 5 до 15 и от 15 до 25 сут. На границе между этими

этапами (20–30 сут.) выживаемость может резко снизиться, и личинки массово гибнут (Сушкина, 1940).

Основную долю среди скатывающихся личинок составляли ранние личинки (от 5 до 15 сут.). Предличинки (от 1 до 5 сут.) было меньше в 2–3 раза, при этом в 2014 г. их количество увеличилось. В отдельные годы (2011–2012 гг.) наблюдалось незначительное повышение доли предличинки. В 2014 г. доля предличинки возросла в 1,5–2,0 раза относительно предыдущих лет (табл. 12; приложение 1).

Таблица 12

**Периоды развития личинок сельди-черноспинки  
(*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в р. Волге в 2010–2014 гг., %**

Год	Периоды развития		
	Предличинки	Ранние личинки	Поздние личинки
2010	29,50	69,80	0,67
2011	32,49	67,49	0,01
2012	35,00	65,00	0
2013	27,40	72,40	0,20
2014	53,20	46,60	0,10

Поздние личинки (15–25 сут.) и мальки (25–35 сут.) в период покатной миграции встречаются реже.

Такое соотношение групп в период покатной миграции является следствием сокращения трассы ската личинок из реки в море в зарегулированный период, поскольку в связи с условиями водности в период наблюдения основной нерест производителей проходит в нижней нерестовой зоне. Личинки в этом возрасте наиболее чувствительны к любым изменениям в окружающей среде (механическое воздействие, колебания температуры, солености), что негативно сказывается на выживаемости в период их покатной миграции.

Таким образом, в течение последних лет (2010–2014 гг.) наблюдается русловой скат значительной части личинок проходной сельди-черноспинки на ранних периодах развития.

Размерно-весовые показатели личинок варьировали: длина – от 5,0 до 18,0 мм, масса – от 0,47 до 38,2 мг. Эти показатели у предличинок и ранних личинок изменяются незначительно (табл. 13).

Таблица 13

**Размерно-весовые характеристики личинок сельди-черноспинки  
(*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в р. Волге в 2010–2014 гг.**

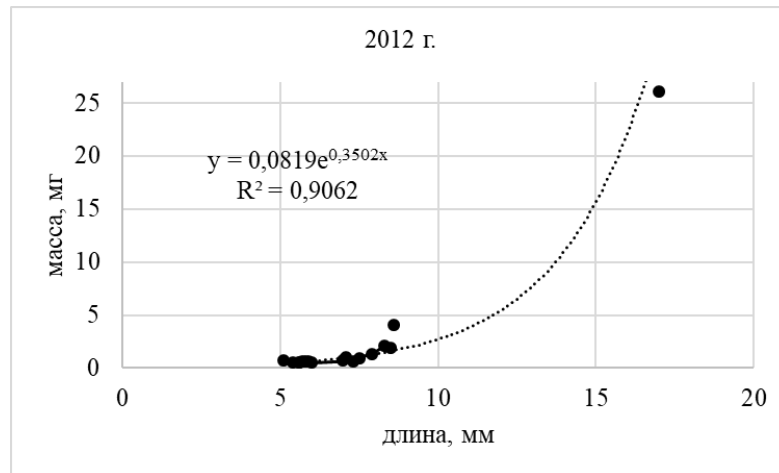
Год	Длина, мм			Масса, мг		
	Пред личинки	Ранние личинки	Поздние личинки	Пред-личинки	Ранние личинки	Поздние личинки
2010	6,1	8,1	17,7	0,8	1,2	30,8
2011	5,1	7,0	17,0	1,0	1,5	38,2
2012	5,5	7,4	17,0	0,8	1,0	26,0
2013	5,6	7,3	18,0	0,47	0,8	33,4
2014	5,6	7,1	16	0,57	0,76	24,9

За период наблюдения отмечено изменение средних размерно-весовых показателей поздних личинок в возрасте 15–25 сут., перешедших на активное питание. При относительно равной длине масса варьировала от 24,9 до 38,2 мг (табл. 13; приложение 2).

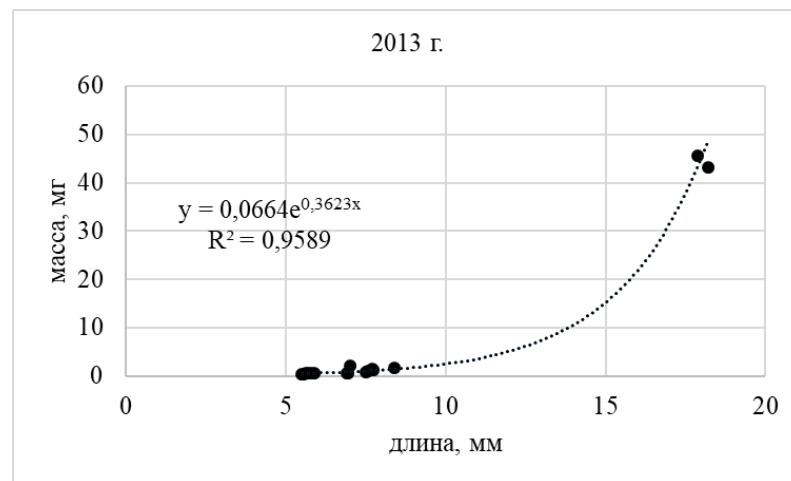
Для определения соответствия роста личинок были построены графики и выведено уравнение с коэффициентом детерминации. Для этого использовали средние значения длины и массы личинок по этапам развития. Поскольку в 2010–2011 гг. наблюдения были неполные, в основу расчетов были заложены данные за 2012–2014 гг.

Соотношение длины и массы тела у личинок сельди-черноспинки в исследуемые годы аппроксимируется экспоненциальным уравнением с достаточно высоким коэффициентом детерминации ( $R^2 = 0,90–0,95$ ; рис. 17).

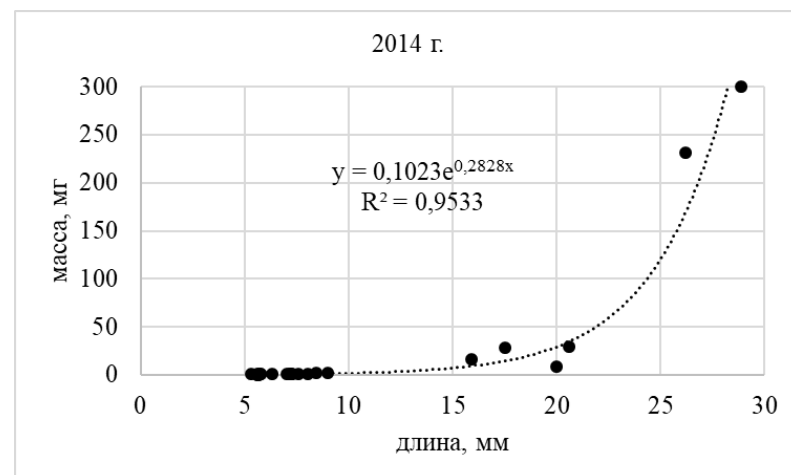




а



б



в

**Рисунок 17.** Зависимость длины и массы личинок сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в р. Волге в 2012 (а), 2013 (б) и 2014 гг. (в)

Самым высоким коэффициент детерминации был в 2013 и 2014 гг., поскольку в эти годы в уловах встречались личинки на всех этапах развития.

Таким образом, в период проведения исследований установлено, что покатная миграция личинок проходной сельди-черноспинки проходит в основном на ранних этапах развития, поздние личинки и мальки встречаются реже. Отмечено изменение средних размерно-весовых показателей поздних личинок, перешедших на активное питание, при относительно равной длине масса варьировала от 24,9 до 38,2 мг.

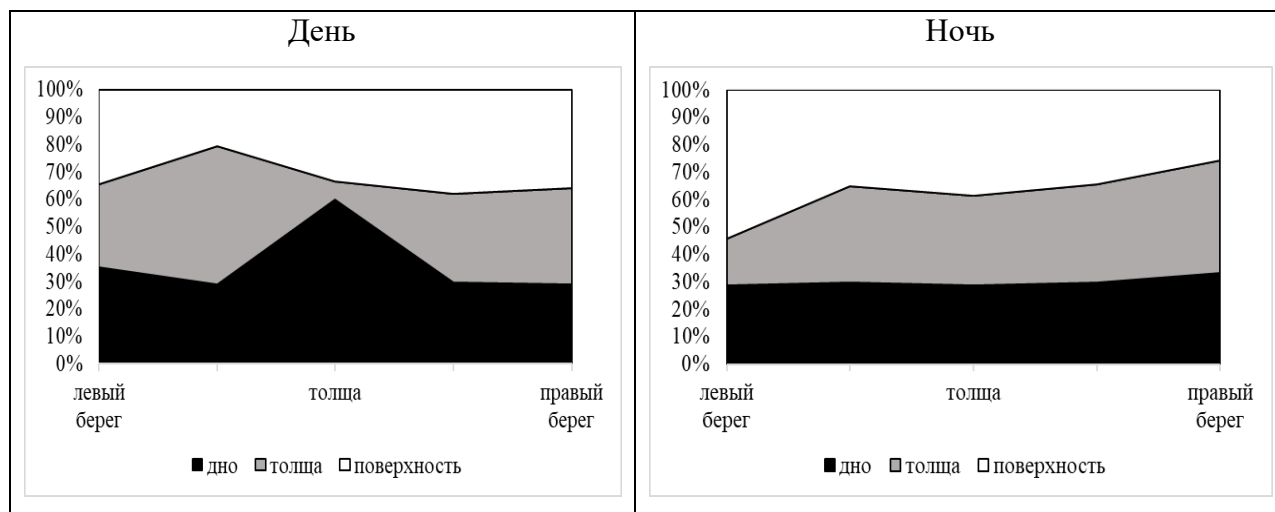
### **3.3.4. Распределение личинок по слоям потока в р. Волге**

Поскольку к концу вторых суток постэмбрионального развития личинки реагируют на свет и большую часть времени проводят в движении, поднимаясь по вертикали или пологой кривой, им становятся доступными новые горизонты воды. Распределение мигрантов в водоеме имеет биологическую и физическую природу – это механизмы покатной миграции третьего порядка. На горизонтальное перемещение мигрантов влияет турбулентное перемещение водных масс, а на вертикальное – плавучесть личинок.

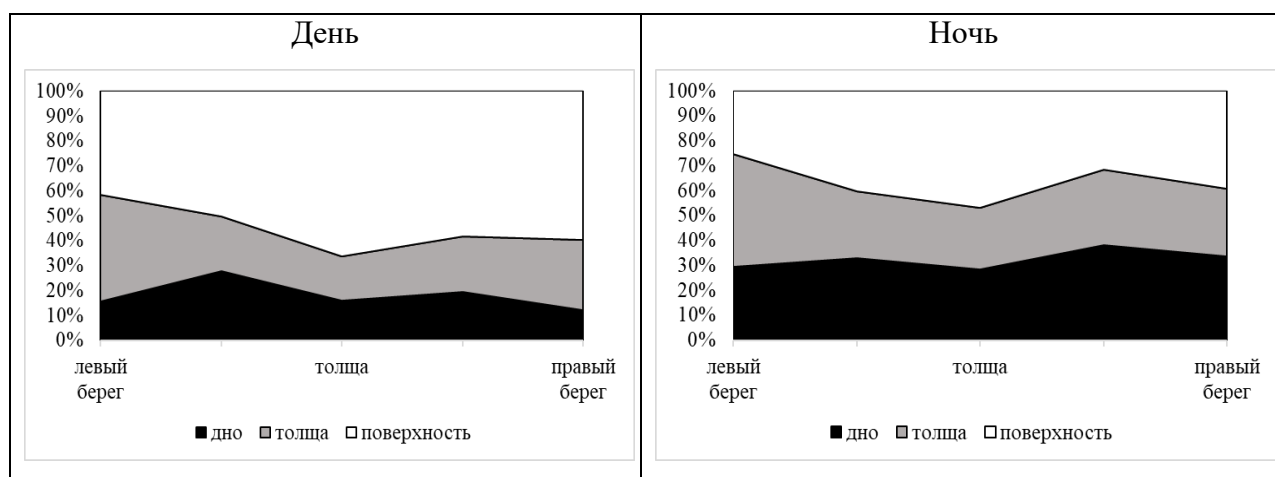
Характеризуя распределение личинок в русле р. Волги в 2010 и 2012 гг., следует отметить, что предличинки за весь период наблюдения в течение суток скатывались в светлое время в основном по стрежню реки, в придонном горизонте, а в поверхностном слое и в толще – ближе к линии берега (рис. 18).

В темное время суток предличинки скатывались по всему руслу реки Волги преимущественно в придонных слоях потока.

Покатная миграция ранних личинок в светлое время суток проходила в поверхностном слое русла р. Волги, а в темное время – в толще потока и у дна, ближе к левому берегу (рис. 19).



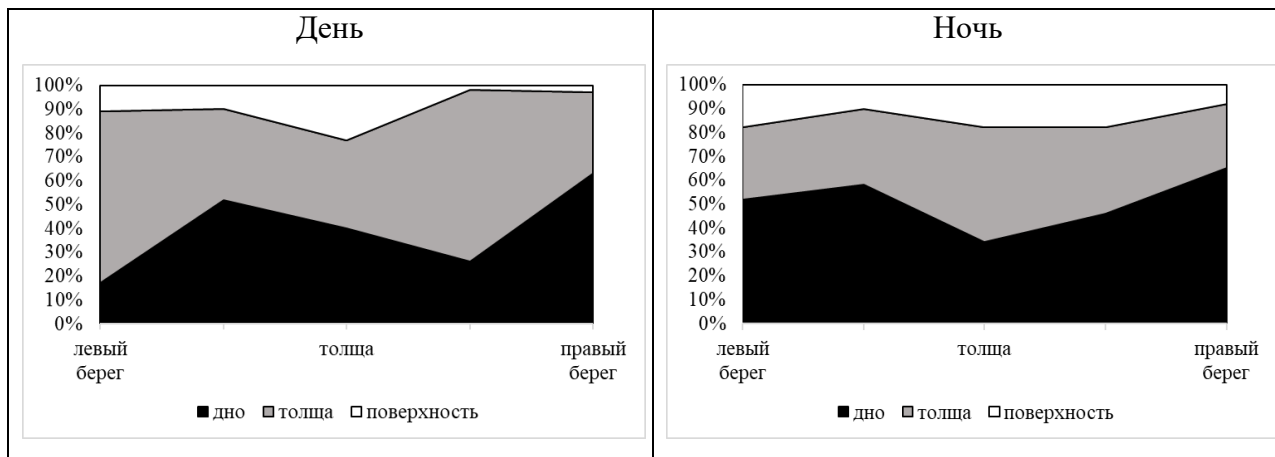
**Рисунок 18.** Распределение предличинки сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в р. Волге по слоям потока в 2010 и 2012 гг.



**Рисунок 19.** Распределение ранних личинок сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в р. Волге по слоям потока в 2010 и 2012 гг.

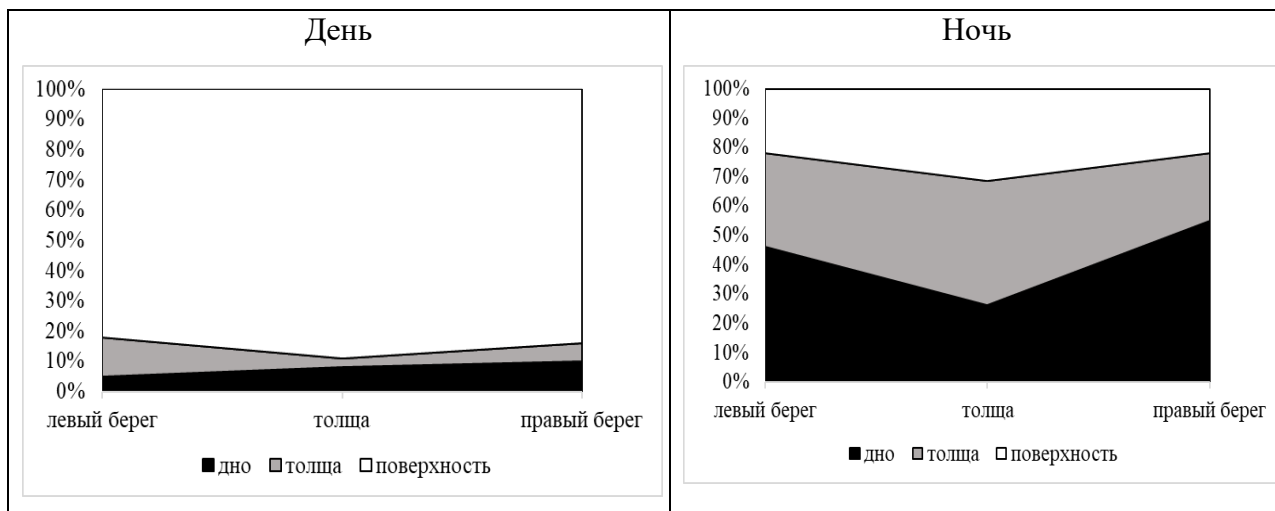
Распределение личинок меняется в течение суток. Днем личинки держатся в основном в поверхностных слоях воды. Ночью личинки разной длины опускаются в придонные слои, и их концентрация здесь становится больше, чем у поверхности. Скат личинок сельдей проходит в основном ближе к стрежню реки (Павлов, 1979).

Анализ распределения мигрирующих личинок сельди-черноспинки по слоям потока в 2011 и 2014 гг. показывает, что предличинки скатывались в дневное и ночное время рассеянно по створу, локализовались в толще потока и у дна (рис. 20).



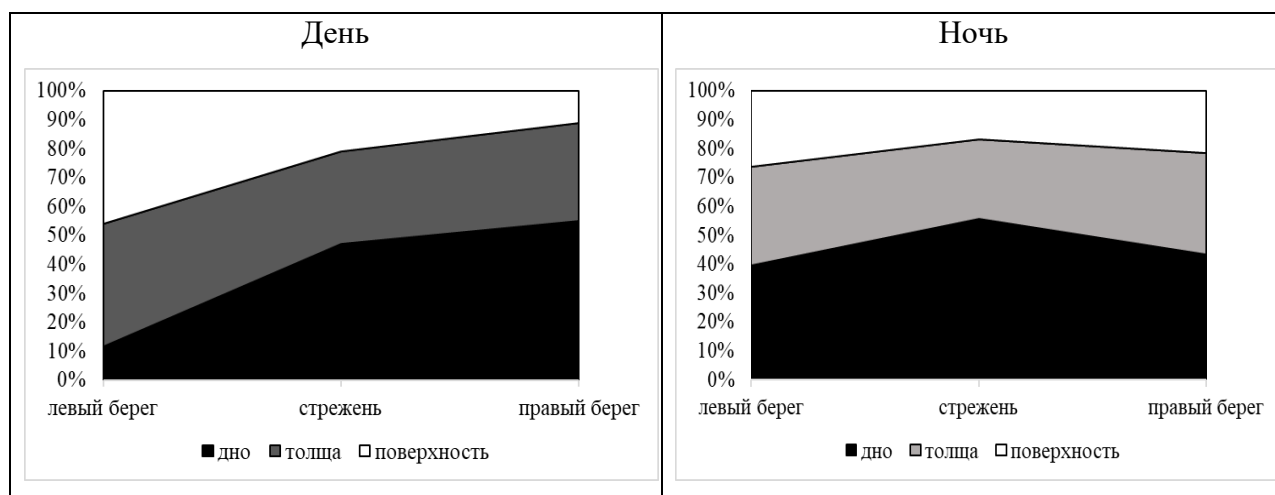
**Рисунок 20.** Распределение предличинок сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в р. Волге по слоям потока в 2011, 2014 гг.

Для распределения ранних личинок сельди-черноспинки днем характерен был скат в поверхностном слое потока реки (рис. 21). В темное время суток личинки мигрировали в толщу и придонные слои потока.



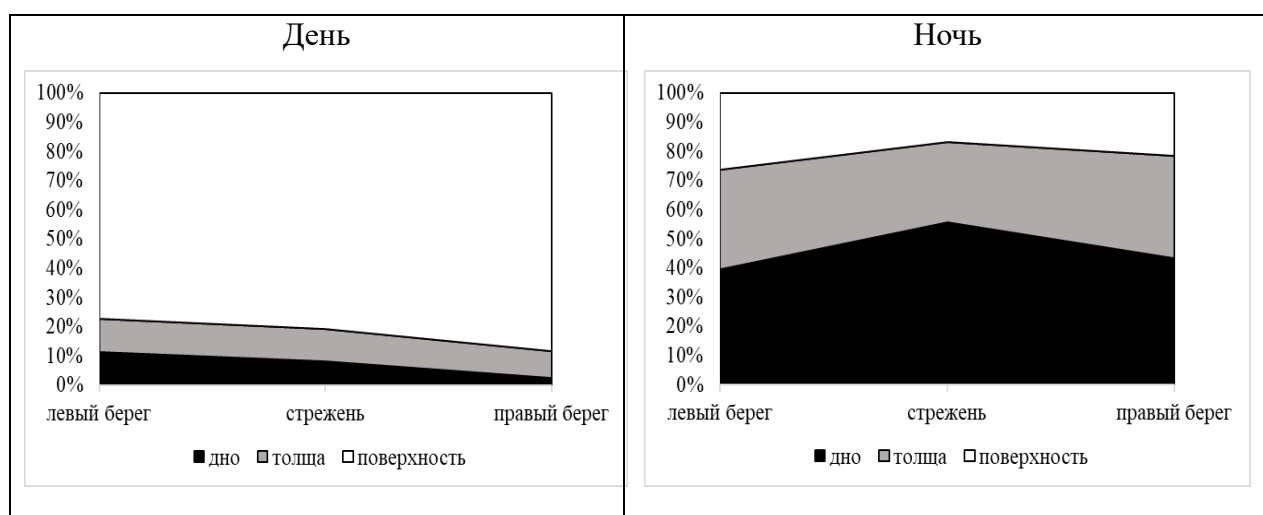
**Рисунок 21.** Распределение ранних личинок сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в р. Волге по слоям потока в 2011 и 2014 гг.

В 2013 г. покатная миграция сельди-черноспинки в дневное время проходила у предличинок преимущественно у правого берега, в толще потока и у дна, у левого берега – в поверхностных слоях (рис. 22). В ночное время предличинки скатывались в придонных слоях потока и толще, ближе к стрежню реки.



**Рисунок 22.** Распределение предличинок сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в р. Волге по слоям потока в 2013 г.

Распределение ранних личинок в период покатной миграции в 2013 г. было схоже с данными 2011 и 2014 гг. В светлое время суток личинки мигрировали в поверхностных слоях потока русла р. Волги. Ночью ранние личинки опускались в толщу и в придонные слои потока ближе к стрежневой части русла реки (рис. 23).



**Рисунок 23.** Распределение ранних личинок сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в р. Волге по слоям потока в 2013 г.

Суточная динамика распределения и поведения рыб в потоке – одна из особенностей ската личинок. Движение их против течения реки сохраняется лишь в светлое время суток. Ночью оно нарушается, и происходит массовый скат личинки. У наиболее мелких личинок сельди длиной 5 мм в возрасте от 1 до 5 сут. суточный ритм покатной миграции отсутствует. Это связано с низкой величиной плавательной способности и невозможностью их сопротивляться существующим в реке скоростям течения.

Таким образом, распределения и поведения личинок в потоке воды зависит от времени суток и гидрологических условий р. Волги. Установлено, что движение их против течения реки сохраняется лишь в светлое время суток. Ночью оно нарушается, и происходит массовый скат личинки. Вертикальное распределение личинок сельди в р. Волге в период покатной миграции резко меняется в течение суток. Днем, когда скатываются личинки в возрасте от 5 до 15 сут. и длиной 10 мм, они распределяются в основном у поверхности. Ночью личинки погружаются в придонные слои потока. Горизонтальное распределение личинок сельди достаточно четко выражено. Личинки скатываются в основном ближе к стрежню реки.

#### **3.4. Оценка промыслового возврата от естественного воспроизводства сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в р. Волге**

Полученные результаты изучения нерестовой миграции производителей и покатной миграции личинки сельди-черноспинки в дельте р. Волги в 2010–2014 гг. позволили оценить эффективность естественного воспроизводства, рассчитать количество впервые нерестующих производителей сельди-черноспинки от нерестового запаса, а также провести сравнение с промысловым запасом. Исследования проводились с целью уточнения коэффициента промыслового возврата от скатывающихся личинок

сельди-черноспинки в нижнем течении р. Волги в современных условиях. Для оценки эффективности нереста сельди-черноспинки применяли показатель среднесуточной концентрации личинок на нижней границе ее нерестового ареала.

#### ***3.4.1. Оценка эффективности естественного воспроизводства по показателю численности личинок в период покатной миграции***

В 2000–2001 гг. под воздействием антропогенного фактора запасы сельди-черноспинки истощились. Если в 2000 г. уловы составляли 1,44 тыс. т, то в 2001 г. – всего 9 т. Незаконный промысел производителей так же сократил ее численность на нерестилищах. Ограничение промышленного лова сельди-черноспинки в р. Волге в 2001–2005 гг. с целью пропуска производителей к местам нереста способствовало постепенному восстановлению нерестового запаса. В этот период наблюдения за численностью личинок сельди-черноспинки в р. Волге были кратковременными и носили эпизодичный характер. С 2006 г. были возобновлены наблюдения за покатной миграцией личинок сельди-черноспинки в р. Волге на нижней границе ее нерестового ареала. В таблице 14 представлены результаты исследований по численности личинок вовремя покатной миграции и рассчитанному промысловому возврату.

В 2006–2008 гг. абсолютная численность личинок проходной сельди, мигрирующих через нижнюю нерестовую зону р. Волги в море, не превышала 4,45–5,38 млрд экз., а в 2009 г. по сравнению с 2006 г. она возросла в 3,3 раза и составила 14,71 млрд экз. Такого увеличения урожайности проходной сельди-черноспинки, как в 2009 г., т.е. почти в 2,7 раза по сравнению с 2008 г., в последующие годы уже не наблюдалось. Показатели промыслового возврата с 2006 до 2012 г. возросли в 7,5 раза, что свидетельствует о тенденции повышения эффективности естественного воспроизводства проходной сельди-черноспинки.

**Эффективность естественного воспроизводства сельди-черноспинки  
(*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в р. Волге в 2006–2014 гг.**

Год	Численность личинок, млрд экз.	Промысловый возврат, млн экз.
2006	4,45	0,694
2007	4,9	0,983
2008	5,38	1,076
2009	14,71	2,942
2010	21,14	4,228
2011	28,78	4,317
2012	32,31	4,85
2013	33,6	5,043
2014	28,6	4,3

Общая численность личинок сельди-черноспинки в 2014 г. составила 28,6 млрд экз. – на 5 млрд экз. меньше, чем в 2013 г. Промысловый возврат в перспективе составит 4,3 млн экз. – на 0,66 млн экз. меньше, чем в 2013 г. Наиболее высокие показатели промыслового возврата наблюдались в 2013 г. и оценивались в 5,043 млн экз. взрослых особей.

Причины, вызывающие колебания урожайности поколений, могут быть весьма разнообразными. Жизнеспособность личинки на раннем этапе смешанного питания зависит от обеспеченности внешним кормом и, в значительной мере, – от запасов у нее энергетических ресурсов. Качество икры определяется условиями нагула материнского стада в сезон, предшествующий нересту (Никольский, 1961).

Количество самок, пришедших на нерест, их индивидуальная плодовитость вместе с условиями окружающей среды в период покатной миграции оказывают значительное влияние на численность личинок.

Численность личинок, скатившихся через створ учета, и численность самок, количество которых было рассчитано от промыслового запаса,



позволило определить коэффициент выживания личинки сельди от стадии икринки до личинки в период покатной миграции ее в р. Волге (табл. 15).

Таблица 15

**Показатели популяции сельди-черноспинки  
(*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в р. Волге в 2010–2014 гг.  
для определения коэффициента выживаемости личинок от икры**

Год	Численность самок, тыс. экз.	Плодовитость, ср. индивидуальная, тыс. икринок	Количество потенциально отложенной икры, млрд шт.	Численность личинок, млрд экз.	Коэффициент выживаемости от икры до личинки, %
2010	1312,5	131,8	172,9	21,14	0,13
2011	1516,1	148,2	224,7	28,78	0,12
2012	1777,3	148,5	263,9	32,31	0,11
2013	1901,1	148,7	282,7	33,6	0,12
2014	2675,6	132,2	353,7	28,6	0,08

Коэффициент выживаемости личинок сельди-черноспинки от икры с 2010 по 2013 г. оставался на уровне 0,11–0,13 %. В 2014 г. со снижением индивидуальной плодовитости до 132,2 тыс. шт. он уменьшился до 0,08 %.

Таким образом, эффективность естественного воспроизводства сельди-черноспинки в р. Волге складывается из ряда показателей – численности производителей, в том числе самок на нерестилищах, плодовитости, численности личинок. Численность личинок сельди-черноспинки в р. Волге с 4,45 млрд экз. в 2006 г. увеличилась в 5 раз до 21,14 млрд экз. в 2010 г. В последующие годы рост численности молоди стабилизировался, что свидетельствует о восстановлении популяции. Численность самок в период с 2010 по 2014 г. возросла в 2 раза, а численность личинок увеличилась только в 1,5 раза. Так, рост численности самок в нерестовой популяции компенсировался снижением значения индивидуальной плодовитости и

выживаемостью личинок. Численность личинок в период с 2011 по 2014 г. стабилизировалась и варьировала в пределах 28,6–33,6 млрд экз. – это позволяет сделать вывод о том, что численность популяции не может бесконечно расти. В данном случае рост численности молоди лимитируют факторы как среды обитания, так и биологические закономерности в популяции.

### ***3.4.2. Расчет количества впервые нерестующих производителей***

В настоящее время нерестовый запас сельди-черноспинки в р. Волге включает в себя половозрелых особей в возрасте от 3 до 8 лет. Основную долю производителей составляют рыбы в возрасте 3–5 лет, реже встречаются 6-, 7- и 8-летки. Средний возраст особей составляет 4,3 года. В уловах отмечается ежегодное увеличение доли 3-леток, за счет чего снижаются средние линейно-весовые показатели нерестовой части популяции.

Результаты наблюдений за нерестовой миграцией производителей сельди-черноспинки в дельте р. Волги в 2010–2014 гг. позволили оценить эффективность нереста этого вида и рассчитать количество впервые нерестующих производителей вида от нерестового запаса, а также провести сравнение с промысловым запасом.

Проведенные исследования по оценке эффективности нереста и определению абсолютной численности скатывающихся личинок сельди-черноспинки в период с 1964 по 1989 г. (Водовская, 2001) на учетном створе, расположенном в нижней нерестовой зоне р. Волги, позволили выявить высокую степень зависимости продуктивности нереста сельди-черноспинки в р. Волге от количества производителей, пропущенных на нерестилища. На основании этих наблюдений был определен коэффициент промыслового возврата от личинок, равный 0,0076–0,0365 (в среднем 0,02 %).

От общей численности личинок сельди-черноспинки, скатившейся через створ учета в Волгу 2006–2011 гг. мы рассчитали промысловый возврат

(тыс. экз.). Для расчета численности личинок применяли показатель числа скатившихся личинок (экз.) и средний расход воды в период наблюдения ( $m^3/c$ ). От численности личинок (млрд экз.) был рассчитан промысловый возврат (тыс. экз.) с учетом среднего значения коэффициента промыслового возврата – 0,02 %. Это означает, что от 10000 личинок в промысел возвращаются две половозрелые особи.

Количество 3- и 4-леток (тыс. экз.), рассчитанное от промыслового запаса 2010–2014 гг., сравнили с промысловым возвратом поколений соответствующих лет рождения. Так, 3-летки, пришедшие на нерест в 2010 г., – это поколение 2007 г. и т.д. (табл. 16).

Таблица 16

**Количество 3- и 4-леток сельди-черноспинки  
(*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) и промысловый возврат  
в 2010–2014 гг.**

Год	3-летки, %	4-летки, %	3-летки, тыс. экз.	ПВ* (K = 0,02), тыс. экз.	4 летки, тыс. экз.	ПВ* (K = 0,02), тыс. экз.
2010	25,8	47,5	530,7	983,0 (2007)	977,2	890,0 (2006)
2011	20,5	35,4	502,9	1076 (2008)	868,4	983,0 (2007)
2012	26,5	28,6	783,7	2942 (2009)	845,8	1076 (2008)
2013	26,2	30,6	793,1	4228 (2010)	926,3	2942 (2009)
2014	31,4	26,4	1226,5	4317 (2011)	1031,2	4228 (2010)

Примечание: \*промысловый возврат.

Полученные данные показывают, что численность личинок с 2007 по 2011 г. возросла в 6 раз, прогнозируемые данные по промысловому возврату возросли в 4,4 раза, а значительного увеличения доли 3-летних особей в промысловом стаде не отмечалось – с 25,8 до 31,4 %. Наиболее высокая доля 4-леток отмечалась только 2010 г. – 47,5 %, в последующие годы наметилась

тенденция к снижению этого показателя и в 2014 г. он был в 1,8 раза ниже, чем в 2010 г. Снижение доли 4-летних производителей в первую очередь свидетельствует об интенсивном промысловом изъятии в годы вступления их в промысел.

По результатам расчетов получилось, что численность 3-леток, пришедших на нерест в Волгу в 2010–2011 гг., была в 1,8–2,0 раза меньше, чем расчетное значение в годы рождения этих поколений. В 2012–2014 гг. численность 3-летних особей была ниже в 3,5; 5 и 3,5 раза соответственно.

Учитывая, что не все особи сельди-черноспинки достигают половой зрелости в 3 года и средний возраст особей составляет 4,3–4,4 года, были проведены такие же расчеты от числа 4-летних особей. В 2010–2012 гг. значительных различий между фактическим количеством в уловах производителей 4-летнего возраста и ранее рассчитанным значениями нет. В 2013–2014 гг. в промысловых уловах численность 4-леток по отношению к рассчитанному значению промыслового возврата снизилась в 3–4 раза.

Таким образом, величина промыслового возврата (тыс. экз.), рассчитанная с помощью среднего значения коэффициента (0,02 %), не оправдывается, начиная с поколения 2009 г. рождения по количеству 4-летних производителей в промысловом стаде. Численность 3-летних производителей в период наблюдения 2010–2014 гг. была изначально в 2 раза ниже расчетных данных.

### ***3.4.3. Уточнение коэффициента промыслового возврата***

Величины коэффициента промыслового возврата значительно изменяются в зависимости от степени развития потомства. Если в расчете используется число отложенных самкой икринок, то отмечается, что коэффициент самый низкий; если от числа выживших личинок, то несколько выше; если от числа окрепшей покатной молоди разного возраста и средней массы – выше во много раз (Жукинский, 1986).

Между коэффициентом промыслового возврата (0,02) и абсолютным числом скатывающихся личинок сельди-черноспинки существует достоверная обратная связь: при расчетах в 1959–1974 гг. коэффициент детерминации составил 0,864 (Водовская, 2001).

По уравнению регрессии, используя численность личинок (млрд экз.), мы рассчитали коэффициент промыслового возврата поколений 2006–2011 гг. Численность народившегося поколения мы приняли за 100 %, а количество 3- и 4-леток, рассчитанное от нерестового запаса, – за  $x$ , затем произвели обратный расчет фактического значения коэффициента промыслового возврата (0,02 %; табл. 17).

Таблица 17

### Коэффициенты промыслового возврата

Год выклева	Численность личинок, млрд	Численность 3+, тыс. экз	Численность 4+, тыс. экз	КПВ* по уравнению регрессии, %	Коэффициент нового возврата в промысел, %	
					3+	4+
2006	4,45	–	977,2	0,03	–	–
2007	4,9	530,7 (2010)	868,4	0,03	0,01	0,018
2008	5,38	502,9 (2011)	845,8	0,03	0,01	0,016
2009	14,71	783,7 (2012)	926,3	0,02	0,005	0,006
2010	21,14	793,1 (2013)	1031,2	0,013	0,004	0,005
2011	28,78	1226,5 (2014)	1309,8	0,003	0,004	0,005
Средние значения				0,02	0,007	0,01

Примечание: \*коэффициент промыслового возврата.

Расчет коэффициента промыслового возврата от численности личинок сельди-черноспинки по уравнению регрессии показал, что значение коэффициента при численности личинки 4–5 млрд экз. в 2006–2008 гг.

составляет 0,03 % и выше среднего значения. С ростом численности личинок в 2009–2011 гг. расчетное значение коэффициента по уравнению снижается до 0,003 %. Из расчетов по уравнению регрессии следует, что с увеличением численности личинок рассчитанный коэффициент снижается и значительно отличается от среднего значения, по которому мы рассчитывали промысловый возврат.

Результаты расчетов коэффициента от численности 3-летних производителей в промысловом стаде показали, что эти значения в 2010–2011 гг. в 2 раза ниже по сравнению со средним значением (0,02 %); в 2012–2014 гг. с увеличением численности личинок значение коэффициента снижается в 3–4 раза по сравнению со средним значением и в 3–4 раза ниже относительно полученных из уравнения регрессии.

Значения, полученные от количества 4-леток в 2010–2011 гг., были приближены к среднему значению коэффициента. С увеличением численности молоди значение коэффициента снижается в 3–4 раза по сравнению со средним (0,02 %) и составляет 0,005–0,007 %.

Таким образом, проведенные расчеты показали, что коэффициент промыслового возврата выше при малочисленном потомстве. Учитывая биологию вида и то, что не все особи в 3-летнем возрасте идут на нерест, более показательны данные, полученные от 4-летних особей.

Исследования по оценке эффективности естественного воспроизводства сельди-черноспинки показали, что в период с 2011 по 2014 г. численность личинок стабилизировалась и варьировала в пределах 28,6–33,6 млрд экз. Это свидетельствует о восстановлении промыслового запаса этого вида в р. Волге. Из этого, таким образом, следует, что ограничение промышленного лова оказало положительное действие. Рост численности самок в промысловой популяции компенсировался снижением значения индивидуальной плодовитости и выживаемостью личинок.

Из расчетов промыслового возврата следует, что наиболее достоверные результаты получены с использованием данных от 4-летних особей, что

подтверждается и результатами расчетов коэффициента с помощью уравнения регрессии. Наиболее высокие значения коэффициента получены также от рыб 4-летнего возраста. Вероятно, это связано с тем, что не все особи сельди-черноспинки в 3-летнем возрасте достигают половой зрелости, несмотря на то, что отмечается ежегодное увеличение доли 3-леток.

С 2009 г. с увеличением численности поколений этого вида начинают снижаться значения промыслового возврата. Возможно, это связано и с тем, что за счет увеличения промыслового стада часть половозрелых особей стала заходить на нерест в незарегулированную часть р. Урал. Из литературных источников стало известно, что с 2009 г. в р. Урал замечены массовые нерестовые миграции сельди-черноспинки – некогда полностью подорванной популяции (Ким, 2012). Наиболее многочисленными были рыбы в возрасте старше 3 лет. Учитывая, что русло реки в нижнем и среднем течениях не зарегулировано, это может благоприятно сказаться на нерестовых миграциях данного проходного вида.

Таким образом, анализ пяти лет (2010–2014 гг.) показал, что используемый в расчетах при прогнозировании будущей численности вида коэффициент промыслового возврата, равный 0,02 %, не подтверждается в расчетах, выполненных для двух возрастных групп. Показатели вступления в промысел от 3- и 4-летних особей, которые составляют 60 % нерестового запаса, для поколений начиная с 2009 г. снижаются: от 3-леток с 0,01 до 0,004 %, от 4-леток – с 0,018 до 0,005 %.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

В данной работе впервые представлены материалы по состоянию промыслового стада, дана оценка по эффективности естественного воспроизводства сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в р. Волге после периода ограничения промышленного лова этого вида в 2001 г. из-за резкого сокращения промыслового запаса популяции. В работе показано влияние комплекса абиотических факторов на нерестовые миграции производителей и покатные миграции личинок сельди-черноспинки.

Результаты исследований показали, что гидрологический режим незарегулированной части р. Волги оказывает непосредственное влияние на формирование промысловой популяции в период нерестовой миграции. Установлено, что гидрологический режим в р. Волге в период весенне-летнего половодья в разные по водности годы складывается неоднозначно, что влияет на продолжительность массовых нерестовых миграций производителей в р. Волге, согласно промысловым уловам. В маловодные годы (2011 г.) продолжительность массового нерестового хода производителей сельди-черноспинки сокращается, в многоводные годы (2013 г.) миграции производителей к местам нереста более продолжительные. Сопряженность гидрологического и температурного режимов в многоводные годы позволяет производителям осваивать большую площадь нерестилищ выше по течению.

В работе за 2010–2014 гг. проанализированы основные показатели промысловой популяции сельди-черноспинки: возрастной состав, средние линейно-весовые характеристики и средняя индивидуальная плодовитость. Сравнительная оценка показателей промысловой популяции сельди-черноспинки после зарегулирования стока р. Волги показала, что за период исследований (2010–2014 гг.) возросла доля трёхлеток, что привело к



снижению показателей средних линейно-весовых характеристик производителей и индивидуальной абсолютной плодовитости.

Наблюдения за покатной миграцией личинок сельди-черноспинки в р. Волге, позволили оценить и выявить влияние гидрологических условий на рост и развитие личинок сельди-черноспинки, которое проходит в потоке воды. Скат личинок проходит в меженный период, когда складываются определенные гидрологические характеристики. В работе показана динамика сезонных и суточных концентраций личинок сельди-черноспинки на разных этапах развития в р. Волге.

Полученная информация по периодам развития личинки сельди-черноспинки во время покатной миграции показала, что в маловодные годы наблюдается увеличение их доли на предличиночном этапе развития, когда они наиболее чувствительны к изменениям окружающей среды. В многоводные годы их количество возрастает на этапе ранних личинок, которые уже перешли на активное питание.

Подробно изучена суточная динамика распределения и поведения личинок в потоке воды. Движение их против течения реки сохраняется лишь в светлое время суток. Ночью оно нарушается, и происходит массовый скат личинки. По мере роста личинок суточное распределение становится четким. Показано вертикальное распределение личинок сельди в р. Волге в период покатной миграции в течение суток: днем, когда скатываются личинки в возрасте от 5 до 15 сут. и длиной 10 мм, они распределяются в основном у поверхности, ночью личинки погружаются в придонные слои потока. Горизонтальное распределение личинок сельди достаточно четко выражено. Личинки скатываются в основном ближе к стрежню реки.

Результаты наблюдений позволили дать оценку естественного воспроизводства сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в условиях современного стока р. Волги. Рассмотрен ряд показателей – численность производителей, в том числе самок на нерестилищах,

плодовитость, численность личинок в период покатной миграции. Отмечаемый рост численности личинок сельди-черноспинки в р. Волге с 2006 по 2010 г. свидетельствует о восстановлении популяции после ограничения промышленного лова этого вида в 2001 г. Для подтверждения достоверности данных и биологической закономерности установленных фактов при анализе были выявлены математические зависимости. Численность личинок в период с 2011 по 2014 г. стабилизировалась.

Исследования по оценке эффективности естественного воспроизводства и численности скатывающихся личинок сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в р. Волге позволили провести расчет количества впервые нерестующих производителей и сравнить их количество с прогнозируемой величиной. Расчетные данные показали, что величина промыслового возврата (тыс. экз.), рассчитанная с помощью среднего значения коэффициента (0,02 %), не оправдывается. Наиболее высокие значения коэффициента были получены от рыб 4-летнего возраста. Вероятно, это связано с тем, что не все особи сельди-черноспинки в 3-летнем возрасте достигают половой зрелости, несмотря на то, что отмечается ежегодное увеличение доли 3-леток в промысловом стаде. На снижение доли 4-летних производителей оказало влияние промысловое изъятие в годы вступления их в промысел в р. Волге, а также нерестовые миграции в р. Урал.

Было установлено, что значение коэффициента промыслового возврата (0,02 %), рассчитанное по данным 1959–1988 гг., не позволяет достоверно оценить промысловый возврат популяции сельди-черноспинки в р. Волге в современных условиях. Проведенные расчеты значения коэффициента вступления в промысел сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) показали, что численность личинок и возраст вступления в промысел оказывают на величину промыслового возврата существенное влияние, и это необходимо учитывать при расчете его ожидаемых значений.

## ВЫВОДЫ

1. Установлено, что гидрологический и температурные режимы в р. Волге оказывают непосредственное влияние на интенсивность нерестового хода производителей сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)). В маловодные годы (на примере 2011 г. с объемом стока 77,2 км<sup>3</sup>) отсутствует сопряженность гидрологического и температурного режимов и производители задерживаются на предустьевых участках Каспийского моря, сокращается продолжительность массового нерестового хода. В многоводные годы (на примере 2013 г. с объемом стока 125,4 км<sup>3</sup>) устанавливается сопряженность гидрологического и температурного режимов. При температуре воды 14 °С, что достигается на 12 суток раньше, чем в маловодный год, возрастает интенсивность нерестовой миграции производителей сельди-черноспинки, пик нерестового хода сдвигается на 5 суток раньше, что обеспечивает постепенный заход и оптимальные условия для миграции производителей к местам нереста.

2. Показано, что за период наблюдений (2010–2014 гг.) основу нерестовой части популяции сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) составляли 3–6-летние особи, в то время как в 1963–1984 гг. основу составляли рыбы в возрасте 4–5 лет. Наблюдалось увеличение доли 3-леток, что привело к снижению средних линейно-весовых характеристик производителей. Изменение средней массы самок привело к снижению индивидуальной плодовитости. Так, если в 1963–1984 гг. она составляла 190,5, то в исследуемые годы – 141,8 тыс. икринок.

3. Выявлено, что покатная миграция личинок проходной сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) происходит главным образом на ранних периодах развития: предличинки (от 1 до 5 суток) и ранние личинки (от 5 до 15 суток), при этом основную долю составляют ранние личинки – среднее значение 65%; поздние и мальки составляют 0,1%.

Отмечены различия в изменении средних размерно-весовых показателей поздних личинок, перешедших на активное питание. Движение личинок против течения реки сохраняется лишь в светлое время суток, ночью происходит массовый скат личинки. Вертикальное распределение показало, что личинки сельди днём распределяются в основном у поверхности, ночью погружаются в придонные слои потока. При горизонтальном распределении личинок в маловодные и средневодные годы они скатываются ближе к стрежню реки, а в многоводные распределяются ближе к линии берега.

4. При оценке эффективности естественного воспроизводства сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) учитывались количество производителей на нерестилищах, плодовитость самок и численность личинок. Количество самок в период с 2010 по 2014 г. возросло в 2 раза, а численность личинок увеличилась только в 1,5 раза. Установлено, что рост численности самок в нерестовой популяции компенсировался снижением значения индивидуальной плодовитости и выживаемостью личинок. Численность личинок в период с 2011 по 2014 г. стабилизировалась и варьировала в пределах 28,6-33,6 млрд экз., что свидетельствовало о восстановлении популяции. Наблюдения по учету личинок сельди-черноспинки позволили не только оценить эффективность нереста, но и рассчитать количество впервые нерестующих производителей от нерестового запаса, а также провести сравнение с промысловым запасом.

5. Установлено, что при оценке коэффициента промыслового возврата необходимо уточнять возрастную структуру промысловой популяции с приоритетным вниманием к возрастной группе пополнения. Используемый в настоящее время коэффициент промыслового возврата (0,02 %) не подтверждается фактически наблюдаемой численностью производителей, заходящих на нерест. Предлагается использовать уточнённый коэффициент промыслового возврата значением 0,01 % для прогнозируемой численности рыб в р. Волге в соответствии с изменившейся возрастной структурой нерестовой популяции сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)).

## НАУЧНО-ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

С целью сохранения и рационального использования промысловых запасов сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) необходимо осуществить и регулярно поддерживать ряд мер:

1. Ежегодно обеспечивать в нижнем течении р. Волги объем стока в период естественного воспроизводства сельди-черноспинки во 2-ом квартале более 120 км<sup>3</sup>.

2. При оценке прогнозов промыслового запаса сельди-черноспинки необходимо использовать уточнённый коэффициент промыслового возврата – 0,01 %.

3. При прогнозировании промыслового возврата сельди-черноспинки необходимо учитывать численность поколений, возраст вступления в промысел и численность возрастных групп.

4. Для контроля и корректировки промыслового возврата необходимо регулярно вести соответствующие мониторинговые ихтиологические наблюдения за состоянием запасов и биологическими характеристиками сельди-черноспинки в р. Волге.

5. Необходимо совершенствовать режим промысла сельди-черноспинки: сократить в дельте Волги количество тоневого участка до шести, а выше зоны промысла – до двух, разрешив промысловое ее изъятие только в период с 20 мая по 15 июня.

6. Полученные результаты могут служить основой расчета ущерба рыбному хозяйству.

## ПЕРСПЕКТИВЫ ДАЛЬНЕЙШЕЙ РАЗРАБОТКИ ТЕМЫ

Полученные результаты позволяют сформулировать перспективы дальнейшей разработки темы диссертации:

- сбор и анализ материала не охваченный в настоящем исследовании, выявление общих закономерностей и отличий в сравнении с рассмотренными результатами;

- анализ миграционной активности и численности производителей сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в современных нестабильных гидрологических условиях р. Волги;

- учет численности личинок сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) для разработки прогнозов (долгосрочных и краткосрочных) ее уловов и совершенствовании режима промысла в р. Волге;

- выделение дополнительных параметров, оказывающих влияние на миграции сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в р. Волге.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андрасюк Н. И. К вопросу об ущербе, наносимом рыбному хозяйству водозаборными устройствами / Н. И. Андрасюк, В. Д. Румянцев // Тез. докл. отчет. сессии КаспНИРХ по работам 1971 г. – Астрахань, 1972. – С. 19–20.
2. Анохина Л. Е. Закономерности изменения плодовитости рыб на примере весенне- и осенненерестующей салаки / Л. Е. Анохина. – М. : Наука, 1969. – 293 с.
3. Апполов Б. А. Учение о реках / Б. А. Аполлов. – М. : МГУ, 1963. – 420 с.
4. Бабушкин Н. Я. Биология и промысел каспийской белуги / Н. Я. Бабушкин // Тр. ВНИРО. – 1964. – Т. 52. – С. 183–258.
5. Бадамшин Б. И. Материалы по биологии и промыслу сельди в Мангистауском районе Казахской ССР / Б. И. Бадамшин // Тр. I Всекасп. научн. рыбохоз. конф. – Астрахань, 1936. – С. 32–33.
6. Бадамшин Б. И. О питании каспийского тюленя / Б. И. Бадамшин // Тр. Волго-Касп. научн. рыбохоз. станции. – Астрахань, 1948. – Т. 10. – С. 129–134.
7. Баженов А. Сельдь-черноспинка (*Cl. kessleri*) выше г. Самары в 1905 г. / А. Баженов // Вестник рыбопром. – 1906. – № 3.
8. Баранникова И. А. Функциональные основы миграционного поведения анадромных рыб / И. А. Баранникова // Биологическое значение и функциональная детерминация миграционного поведения рыб. – М. – Л., 1965. – С. 32–53.
9. Беляева В. Н. О созревании половых продуктов у сельди-черноспинки после сооружения Волгоградской ГЭС / В. Н. Беляева, О. Н. Васильченко // Тр. КаспНИРХ. – 1965. – Т. 20. – С. 81–84.

10. Берг Л. С. Каспийские сельди, собранные экспедицией 1912 г. вдоль западного берега моря / Л. С. Берг // Материалы к познанию русского рыболовства. – СПб., 1913. – Т. 2, вып. 2.

11. Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран / Л. С. Берг. – М. – Л. : АН СССР, 1948. – Ч. 1.

12. Берг Л. С. Предварительный отчет о сельдях, собранных в Каспийском море Каспийской экспедицией 1913 г. / Л. С. Берг // Материалы к познанию русского рыболовства. – СПб., 1915. – Т. 4, вып. 6. – С. 3–24.

13. Благовидова Л. А. Скот молоди сельдей в низовьях р. Волги / Л. А. Благовидова // Тр. ВНИРО: Воспроизводство проходных и полупроходных рыб. – М., 1941. – Т. 16. – С. 49–59.

14. Брискина М. М. Новые данные о питании осетровых рыб в юго-восточной части Каспийского моря / М. М. Брискина // Рыбн. хоз-во. – 1947. – № 12. – С. 29–34.

15. Быков Н. Е. Акклиматизация балтийской салаки (*Clupea harengus tembras* L.) в Аральском море / Н. Е. Быков. – М. : Наука, 1968. – 87 с.

16. Васнецов В. В. Этапы развития костистых рыб / В. В. Васнецов // Очерки по общим вопросам ихтиологии. – М. – Л., 1953. – С. 207–217.

17. Васильева Т. В. История и современное состояние рыбохозяйственных исследований на Каспии / Т. В. Васильева, А. Д. Власенко, Н. Г. Дегтярева // Вопросы рыболовства. – 2012. – Т. 13, № 4 (52). – С. 679–688.

18. Владимиров В. И. Биология личинок дунайской сельди и их выживаемость / В. И. Владимиров // Тр. Ин-та гидробиологии. – Киев, 1953. – № 28. – С. 30–66.

19. Владимиров В. И. Новая (приустьевая) форма днепровской сельди и некоторые вопросы систематики азово-черноморских сельдей / В. И. Владимиров // Зоол. журн. – 1961. – Т. 40, № 4. – С. 547–555.



20. Водовская В. В. Акклиматизация сельдей с позиции их биологии и динамики численности / В. В. Водовская // Рыбн. хоз-во. – 1991а. – № 6. – С. 31–33.

21. Водовская В. В. Акклиматизация сельдей с позиций их биологии и динамики численности / В. В. Водовская // Современные проблемы промысловой океанологии : тез. докл. VIII Всесоюз. конф. – Л., 1990а. – С. 57–59.

22. Водовская В. В. Влияние гидрологического режима на воспроизводство и численность проходных сельдей / В. В. Водовская // Гидрометеорология и гидрохимия морей. – СПб., 1996. – Т. 6. Каспийское море. Вып. 2: Гидрохимические условия и океанологические основы формирования биологической продуктивности. – С. 304–305.

23. Водовская В. В. Воспроизводство и рациональное использование запасов проходной сельди Каспия / В. В. Водовская // Инрыбпром – 2000 : тез. межд. симпозиума. – СПб., 2000. – Т. 4. – С. 125–127.

24. Водовская В. В. Воспроизводство сельди на Волге / В. В. Водовская // Рыбн. хоз-во. – 1994а. – № 6. – С. 28–29.

25. Водовская В. В. Выживание проходной сельди Каспия в пределах ее ареала / В. В. Водовская // Экосистемы морей России в условиях антропогенного пресса (включая промысел) : тез. Всерос. конф. – Астрахань, 1994. – С. 65–67.

26. Водовская В. В. Запасы проходной сельди Каспия и рекомендации по промысловому использованию / В. В. Водовская // Тез. докл. III Всесоюз. научн. конф. по проблемам промыслового прогнозирования (долгосрочные аспекты). – Мурманск, 1986. – С. 114–115.

27. Водовская В. В. Количественное распределение икры и личинок каспийской проходной сельди на Нижней Волге в зависимости от абиотических факторов среды / В. В. Водовская // Биология промысловых рыб и беспозвоночных на ранних стадиях развития. – Мурманск, 1974а. – С. 40–41.

28. Водовская В. В. Некоторые данные по экологии каспийской проходной сельди в речной период жизни в современных условиях гидрологического режима / В. В. Водовская // Симпозиум молодых ученых. – Киев : Наукова думка, 1966. – С. 21–22.

29. Водовская В. В. Новые данные о внутривидовых формах каспийской проходной сельди (*Alosa kessleri*) / В. В. Водовская // Тр. ВНИРО. – 1974. – С. 74–81.

30. Водовская В. В. О нересте проходной сельди на Нижней Волге в 1974 г. / В. В. Водовская // Отчет. сессия КаспНИРХ. – Астрахань, 1976. – С. 44–45.

31. Водовская В. В. О связи между численностью проходной сельди (*Alosa kessleri* Grimm) и ее распределением в Северном Каспии / В. В. Водовская // Вопр. ихтиологии. – 1977. – Т. 17, вып. 1 (102). – С. 179–181.

32. Водовская В. В. О созревании и плодовитости черноспинки (*Alosa kessleri* Grimm) / В. В. Водовская // Тр. ВНИРО. – 1979а. – Т. 133. – С. 122–131.

33. Водовская В. В. О численности и воспроизводстве проходной сельди на Нижней Волге / В. В. Водовская // Состояние запасов и динамика численности пелагических рыб Мирового океана : тез. докл. Всесоюз. совещ. – Калининград, 1979б. – С. 23–25.

34. Водовская В. В. Продуктивность нереста проходной сельди Каспия в пределах ее ареала / В. В. Водовская // Тез. докл. V Всесоюз. конф. по раннему онтогенезу рыб. – М., 1991б.

35. Водовская В. В. Продуктивность нереста проходной сельди на Волге (по данным 1972 г.) / В. В. Водовская // Отчет. сессия КаспНИРХ. – Астрахань, 1975. – С. 33–34.

36. Водовская В. В. Проходная сельдь / В. В. Водовская // Научные основы регионального распределения промысловых объектов Каспийского моря. – Астрахань, 1992а. – С. 62–65.

37. Водовская В. В. Проходная сельдь / В. В. Водовская // Научные основы устойчивого рыболовства и регионального распределения промысловых объектов Каспийского моря. – М. : ВНИРО, 1998. – С. 59–63.

38. Водовская В. В. Проходная сельдь–черноспинка / В. В. Водовская // Каспийское море. Ихтиофауна и промысловые ресурсы. – М., 1989а. – С. 107–112.

39. Водовская В. В. Проходная сельдь – важный объект охраны ихтиофауны Каспия / В. В. Водовская // Экологические проблемы охраны живой природы : тез. докл. Всесоюз. конф. – Знаменское-Садки (Москва), 1990. – Ч. 3. – С. 17–18.

40. Водовская В. В. Размножение и состояние запасов проходной сельди Каспия / В. В. Водовская // Комплексные рыбохозяйственные исследования на Каспии : сб. науч. тр. – М. : ВНИРО, 1989б. – С. 74–79.

41. Водовская В. В. Рациональное использование запасов проходной сельди Каспия / В. В. Водовская // Региональная организация и управление морехозяйственными комплексами страны : тез. докл. V Всесоюз. конф. по географии и картографированию океана. – СПб., 1992б. – С. 97–98.

42. Водовская В. В. Ход и нерест каспийской проходной сельди (*Alosa kessleri*) на Волге в 1964 г. / В. В. Водовская // Тр. КаспНИРХ. – 1967. – Т. 23. – С. 95–108.

43. Водовская В. В. Экологические аспекты существования проходной сельди *Alosa kessleri* (Grimm) / В. В. Водовская // Первый конгресс ихтиологов России. – М., 1997. – С. 411–412.

44. Водовская В. В. О паразитофауне проходных сельдей Каспия в период их нерестовой миграции / В. В. Водовская, Л. А. Вьюшкова // Первое Всесоюз. совещ. по болезням морских гидробионтов. – Большой Утрищ, 1986. – С. 11–13.

45. Водовская В. В. Численность проходной сельди Каспия / В. В. Водовская, Г. Ф. Зыкова // Всесоюз. совещ. по проблеме кадастра и учета животного мира. – Уфа, 1989. – Ч. 3. – С. 331–332.

46. Водовская В. В. Каспийская проходная сельдь / В. В. Водовская, Е. Н. Казанчеев // Природа. – 1978. – № 6. – С. 65–67.
47. Водовская В. В. Сельди Каспийского моря, состояние их запасов и перспективы использования / В. В. Водовская, Е. Н. Казанчеев // Биологические ресурсы Каспийского моря. – Астрахань, 1972. – С. 80–82.
48. Водовская В. В., Кушнарченко А. И. Оценка эффективности воспроизводства и его роли в формировании численности каспийских сельдей / В. В. Водовская, А. И. Кушнарченко // Рыбн. хоз-во. – 1986. – № 5. – С. 21–23.
49. Водовская В. В. Изучение полупроходных, туводных рыб, проходной сельди и белорыбицы / В. В. Водовская, М. А. Сидорова // Рыбн. хоз-во. – 1997. – № 5. – С. 22–24.
50. Водовская В. В. Влияние волжского вододелителя на миграции проходных рыб / Водовская В. В., Сливка А. П. // Тез. докл. VII Всесоюз. конф. по промысловой океанологии, посвящ. 125-летию со дня рождения Н. М. Книповича. – М., 1987. – С. 63–65.
51. Водовская В. В. Современное состояние запасов сельдей Каспия и перспективы их дальнейшего использования / В. В. Водовская, Л. И. Шубина, Е. И. Коноплев // Тр. ВНИРО. – 1978. – Т. 131. – С. 115–123.
52. Водовская В. В. Экологические аспекты биологии проходной сельди Каспия / В. В. Водовская. – Астрахань : КаспНИРХ, 2001. – 74 с.
53. Ворожцов Г. А. Распределение и питание тюленя в Северном Каспии / Г. А. Ворожцов, В. Д. Румянцев, Г. А. Складорова и др. // Тез. докл. отчет. сессии КаспНИРХ по работам 1971 г. – Астрахань, 1972. – С. 35–37.
54. Войнова Т. В. Динамика уловов и биологические показатели сельди-черноспинки в Волго-Каспийском рыбохозяйственном подрайоне в современных условиях (река Волга и ее водотоки) / Т. В. Войнова // Вестн. АГТУ. Сер. Рыбн. хоз-во. – 2013. – № 3. – С. 25–29.
55. Гербильский Н. Л. Биологическое значение и функциональная детерминация миграционного поведения рыб / Н. Л. Гербильский

// Биологическое значение и функциональная детерминация миграционного поведения рыб. – М. : Наука, 1965. – С. 23–32.

56. Гламазда В. В. Влияние Райгородской оросительно-обводнительной системы на состояние рыбных запасов Нижней Волги / В. В. Гламазда, В. А. Глазунова, В. Г. Дронов, А. И. Орлов // Тр. Волгоград. отд-ния. ГосНИОРХ. – Волгоград, 1975. – Т. 9. – С. 250–258.

57. Грауман Г. Б. Причины, обуславливающие колебания численности трески и шпрота в Балтийском море / Г. Б. Грауман // Тр. ВНИРО. – 1972. – Т. 83. – С. 249–268.

58. Дажо Р. Основы экологии / Р. Дажо ; пер. с фр. В. И. Назарова ; ред. В. В. Алпатова. – М. : Прогресс 1975. – С. 415.

59. Дегтярева Н. Г. Сравнительный анализ количественного состава молоди рыб в реке Волге ниже Волгоградского гидроузла / Н. Г. Дегтярева, В. И. Жидовинов, Е. К. Лебедева // Сб. науч. тр. Гидропроекта. – М., 1991. – Вып. 147: Рыбохозяйственные сооружения энергетических объектов. – С. 11–27.

60. Державин А. И. Питание черноспинки (*C. kessleri* Grimm) / А. И. Державин // Тр. Астрахан. ихтиолог. лаб. – Астрахань, 1918. – Т. 4, вып. 3. – С. 17–23.

61. Державин А. Н. Севрюга: биологический очерк / А. Н. Державин // Изв. Бакинской ихтиолог. лаб. – Баку, 1922. – 393 с.

62. Дехник Т. В. Об обеспеченности пищей и причинах смертности личинок рыб Черного моря / Т. В. Дехник, А. А. Дука, В. И. Синюкова // Тез. докл. ВНИРО. – М., 1970. – С. 12–14.

63. Дислер Н. И. Органы чувств системы боковой линии и их значение в поведении рыб / Н. И. Дислер – М. : АН СССР, 1960. – 309 с.

64. Догель В. А. Паразиты рыб Каспийского моря / В. А. Догель, Б. Е. Быховский. – М. – Астрахань : АН СССР, 1939. – 152 с.

65. Жуковский Н. Д. Искусственное разведение сельдевых рыб / Н. Д. Жуковский // Тр. Сев. Ин-та рыбн. хоз-ва. – М. – Л., 1932. – С. 3–118.

66. Жукинский В. Н. Влияние абиотических факторов на разнокачественность и жизнеспособность рыб в раннем онтогенезе / В. Н. Жукинский. – М. : Агропромиздат, 1986. – С. 243.

67. Замахаев Д. Ф. К вопросу о систематическом положении проходных сельдей Каспия / Д. Ф. Замахаев // Зоол. журн. – 1944. – Т. 23, вып. 2–3. – С. 65–81.

68. Замбриборщ Ф. С. Вынос личинок рыб моря по Килийскому рукаву Дуная / Ф. С. Замбриборщ, Нгуен Тан Чинь // Вопр. ихтиологии. – 1973. – Т. 13, вып. 1 (78). – С. 103–108.

69. Иванов А. С. Материалы к гельминтофауне рыб Нижней Волги. Паразитические черви лососевых, щуковых и сомовых / А. С. Иванов // Тр. Астрахан. гос. мед. ин-та. – 1936. – Т. 4.

70. Ивантер Э. В. Введение в количественную биологию : учеб. пособие / А. В. Коросов. – Петрозаводск, 2003. – С. 32–33.

71. Инструкции по сбору и первичной обработке материалов водных биоресурсов Каспийского бассейна и среды их обитания. – Астрахань : КаспНИРХ, 2011. – 233 с.

72. Казанчеев Е. Н. О волжской малотычинковой сельди – гибридной форме каспийской проходной сельди (*Alosa kessleri kessleri* Grimm x *Alosa kessleri volgensis* Berg) / Е. Н. Казанчеев // Тр. КаспНИРХ. – 1965. – Т. 20. – С. 61–66.

73. Казанчеев Е. Н. О видовом составе сельдей Северного Каспия и дельты Волги / Е. Н. Казанчеев, А. В. Павлов // Тр. КаспНИРХ. – 1959. – Т. 15. – С. 124–127.

74. Карпевич А. Ф. Проблемы акклиматизации водных организмов в СССР / А. Ф. Карпевич, В. К. Горелов и др. // Рыбн. хоз-во. – 1989. – № 6. – С. 32–35.

75. Катунин Д. Н. Оценка влияния на водные биоресурсы и среду их обитания Волжско-Камского каскада ГЭС / Д. Н. Катунин, И. А. Хрипунов, В. Г. Дубинина // Рыбохозяйственные проблемы строительства и эксплуатации плотин и пути их решения : мат-лы заседания тематич. сооб-ва по проблемам больших плотин и научного консультативного совета Межведомственной Ихтиологической комиссии. – М. : WWF России, 2010. – С. 8–18.

76. Качина Т. Ф. Сельдь западной части Берингова моря / Т. Ф. Качина – М. : Легкая и пищевая промышленность, 1981. – 121 с.
77. Киселевич К. А. Каспийско-волжские сельди. Ч. 3: Промысел / К. А. Киселевич // Тр. Астрахан. научн.-пром. экспедиции 1914–1915 гг. – М., 1918. – Т. 2, вып. 3.
78. Киселевич К. А. Сельди Северного Каспия / К. А. Киселевич – Сталинград, 1937. – 90 с.
79. Ким И. А. О восстановлении урало-каспийской популяции сельди *Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887) / И. А. Ким // Вестн. КазНУ. Сер. Экол. – 2012. – № 1 (33). – С. 79–81.
80. Клипович Н. М. Влияние проектируемых гидротехнических сооружений на реке Волге на рыбное хозяйство Каспийского бассейна / Н. М. Клипович // Рыбн. хоз-во. – 1933. – № 1. – С. 18–24.
81. Клыков А. А. Материалы по биологии сельди-черноспинки / А. А. Клыков // Изв. АН СССР. Сер. Биол. – 1940. – № 5.
82. Коблицкая А. Ф. Определитель молоди пресноводных рыб / А. Ф. Коблицкая – М. : Наука, 1981. – 208 с.
83. Крыжановский С. Г. О мероприятиях по воспроизводству сахалинской сельди / С. Г. Крыжановский // Рыбн. хоз-во. – 1955. – № 1. – С. 49–52.
84. Крыжановский С. Г. Экологические группы и закономерности их развития / С. Г. Крыжановский // Изв. ТИНРО. – 1948. – Т. 27. – С. 3–114.
85. Кузнецов И. Д. К биологии волжской сельди / И. Д. Кузнецов // Вестн. рыбопром. – 1904. – № 10. – С. 629–640.
86. Курашова Е. К. Состав и сезонные изменения зоопланктона Нижней Волги // Тр. КаспНИРХ. – 1967. – Т. 23. – С. 59–79.
87. Курочкин Ю. В. К гельминтофауне сельдевых рыб Каспийского моря / Курашова Е. К. // Тр. Астрахан. заповедника. – 1964. – Вып. 9. – С. 164–168.
88. Лепилина И. Н. Состояние запасов сельди-черноспинки, биологические, физиолого-биохимические показатели и трофологический анализ производителей, мигрирующих в реку Волгу / Т. В. Войнова,

И. Н. Лепилина, А. А. Николенков, Т. Г. Степанова // Вестн. АГТУ. Сер. Рыбн. хоз-во. – 2016. – № 2 – С. 43–52.

89. Логачев В. С. Значение выедания в элиминации пелагических икринок и личинок рыб Черного моря / В. С. Логачев // Вопросы раннего онтогенеза рыб. – Киев : Наукова думка, 1978. – С. 180–182.

90. Майр Э. Принципы зоологической систематики / Э. Майр – М. : Мир, 1971. – С. 217–220.

91. Маляревская А. Я. Биохимические механизмы адаптации гидробионтов к токсическим веществам / А. Я. Маляревская // Гидробиол. журн. – 1985. – Т. 21, № 3. – С. 70–82.

92. Малятский С. М. Миграции сельдей в северо–восточной части Черного моря / С. М. Малятский. – Ростов н/Д, 1931. – С. 5–55.

93. Мантейфель Б. П. Значение особенностей поведения животных в их экологии и эволюции / Б. П. Мантейфель // Биологические основы управления поведением рыб. – М., 1970. – С. 12–35.

94. Марти Ю. Ю. К оценке состояния запасов атлантическо–скандинавских сельдей / Ю. Ю. Марти, С. С. Федоров, И. Г. Юданов // Советские рыбохозяйственные исследования в морях европейского севера. – М., 1960. – С. 399–404.

95. Матвеева Р. П. Питание и кормовая база личинок сельди в Нижней Волге до и после сооружения Волгоградской плотины / Р. П. Матвеева // Вопр. ихтиологии. – 1962. – Т. 2, вып. 2 (23). – С. 325–331.

96. Матвеева Р. П. Питание молоди сельдевых в Северном Каспии / Р. П. Матвеева // Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва. – 1957. – Т. 8. – С. 368–386.

97. Махмудбеков А. А. Состояние запасов и перспективы промысла сельдей на Каспии / А. А. Махмудбеков // Тр. ВНИРО. – 1972. – Т. 83. – С. 325–332.

98. Махмудбеков А. А. Сельди Каспия / А. А. Махмудбеков, П. К. Дорошков – Баку, 1956. – 75 с.

99. Мейснер В. И. Каспийские сельди / В. И. Мейснер // Бюлл. Всекасп. науч. рыбохоз. экспедиции. – Баку, 1932. – № 5, 6.



100. Михман А. С. Некоторые данные о питании личинок азовской тюльки *Clupeonella delicatula* (Nordm) и роли кормового фактора в колебании ее численности / А. С. Михман // Вопр. ихтиологии. – 1969. – Т. 9, вып. 5 (58). – С. 878–885.

101. Морозов А. В. Этюды по систематике каспийских сельдей / А. В. Морозов // Тр. Науч. Ин-та рыбн. хоз-ва. – М., 1928. – Т. 2, вып. 4. – С. 45–96.

102. Наумов Н. П. Развитие представлений о популяциях в экологии животных / Н. П. Наумов // Очерки по истории экологии. – М., 1970. – С. 106–146.

103. Небольсина Т. К. Зараженность сеголетков каспийских сельдевых из рода *Alosa* моногенетическим сосальщиком *Maxocraes alosa* / Т. К. Небольсина // Докл. АН СССР. – 1960. – Т. 131, № 6. – С. 1478–1480.

104. Никифоровская Т. Д. К вопросу о питании молоди судака Волго-Каспийского района / Т. Д. Никифоровская // Тр. Астрахан. науч. рыбохоз. станции. – Астрахань, 1928, – Т. 6, вып. 3. – С. 29–38.

105. Нусенбаум Л. М. Поведение рыб при нарушении путей их миграции / Л. М. Нусенбаум // Биологическое значение и функциональная детерминация миграционного поведения животных. – М. – Астрахань, 1965. – С. 67–81.

106. Орлова Э. Л. Питание сома в нижней части Волго-Ахтубинской поймы // Тр. ВНИРО. – 1976. – Т. 117.

107. Павлов Д. С. Отношение молоди рыб к потоку воды и ориентация в нем / Э. Л. Орлова // Зоол. журн. – 1966. – Т. 45, вып. 6. – С. 891–896.

108. Павлов Д. С. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды / Д. С. Павлов – М. : Наука, 1979. – 319 с.

109. Перцева Т. А. Нерест каспийских сельдей в Северном Каспии по распределению их икры и личинок / Т. А. Перцева // Тр. ВНИРО. – 1940. – Т. 14. – С. 109–148.

110. Пискунов И. А. О пищевых взаимоотношениях некоторых промысловых рыб Каспийского моря / И. А. Пискунов // Вопр. ихтиологии. – 1961. – Т. 1, вып. 1 (18). – С. 79–84.

111. Полянинова А. А. Характер питания каспийских осетровых в Северном Каспии в 1972 г. / А. А. Полянинова, В. А. Пестриков // Тез. отчет. сессии ЦНИОРХ. – Астрахань, 1973. – С. 92–93.

112. Праздникова И. В. Высшая нервная деятельность рыб // Биологические основы управления поведением рыб / И. В. Праздникова – М., 1970. – С. 36–68.

113. Пятикопова О. В. Эффективность естественного воспроизводства проходной сельди в низовьях реки Волги / О. М. Васильченко, С. А. Власенко, О. В. Пятикопова, С. С. Фомин // Вклад молодых ученых в рыбохозяйственную науку России : тез. докл. Всерос. Молодеж. конф. (Санкт-Петербург, 12–14 октября 2010 г.). – СПб. : ГосНИОРХ, 2010. – С. 156–159.

114. Пятикопова О. В. Особенности естественного воспроизводства проходной сельди-черноспинки в условиях современного гидрологического режима р. Волги / С. А. Власенко, О. В. Пятикопова, Н. И. Чавычалова, С. С. Фомин // Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ : мат-лы Всерос. конф. (Борок, 22–25 октября 2012 г.). – Борок : И-т биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина, 2012. – С. 231–233.

115. Пятикопова О. В. Эффективность естественного воспроизводства проходной сельди-черноспинки в 2012 г. / О. В. Пятикопова, С. С. Фомин // Воспроизводство естественных популяций ценных видов рыб : Междунар. науч. конф. (Санкт-Петербург, 16–18 апреля 2013 г.) – СПб. : ГосНИОРХ, 2013. – С. 324–326.

116. Пятикопова О. В. Оценка естественного воспроизводства проходной сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в 2006–2012 гг. / Т. Н. Дедикова, О. В. Пятикопова, С. С. Фомин // Наука и образование в жизни современного общества : Междунар. заоч. науч.-практ. конф. (Тамбов, 29 ноября 2013 г.). – Тамбов, 2013. – С. 136–137.

117. Пятикопова О. В. Формирование пополнения проходной сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) и эффективность ее естественного воспроизводства в 2006–2012 гг. / С. А. Власенко, О. В. Пятикопова, С. С. Фомин // Рыбн. хоз-во. – 2014. – № 2. – С. 73–75.

118. Пятикопова О. В. Формирование пополнения популяции сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в разные по водности годы (2011, 2013 гг.) / Т. В. Войнова, О. В. Пятикопова, В. М. Распопов // Вестн. АГТУ. Сер. Рыбн. хоз-во. – 2014. – № 2. – С. 56–62.

119. Пятикопова О. В. Покатная миграция молоди сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в р. Волге в 2014 г. / О. В. Пятикопова // Вестн. АГТУ. Сер. Рыбн. хоз-во. – 2015. – № 4. – С. 38–45.

120. Пятикопова О. В. Оценка состояния промыслового стада сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) и эффективности её воспроизводства в современный период (2010–2014 гг.). / Т. В. Войнова, О. В. Пятикопова, В. М. Распопов // Современное состояние биоресурсов внутренних водоёмов и пути их рационального использования : Всерос. конф. с междунар. участием, посвящ. 85-летию Татарского отделения ФГБНУ «ГосНИОРХ» (Казань, 24–29 октября 2016 г.). – Казань, 2016. – С. 909–914.

121. Пятикопова О. В. Характеристика молоди сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в р. Волге в период покатной миграции. / О. В. Пятикопова // Морские биологические исследования: достижения и перспективы : Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием, приуроченная к 145-летию Севастопольской биологической станции, в г. Севастополе, 19–24 сентября 2016 г. – Севастополь, 2016. – С. 272–274.

122. Пятикопова О. В. Оценка коэффициента промыслового возврата (от личинки) сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) и её нерестового запаса в р. Волге (2010–2014 гг.) / Т. В. Войнова, О. В. Пятикопова, В. М. Распопов // Вопросы рыболовства. – 2017. – Т. 18, № 2. – С. 256–264.

123. Раннак А. А. Количественный учет эмбрионов и личинок салаки в северной части Рижского залива и основные факторы, обуславливающие их выживаемость / А. А. Раннак // Тр. ВНИРО. – 1958. – Т. 34. – С. 7–16.

124. Расс Т. С. Географические параллелизмы в строении и развитии костистых рыб северных морей / Т. С. Расс – М. : Моск. об-во испытателей природы, 1941. – С. 185–194.

125. Расс Т. С. Рыбопродуктивность некоторых морей СССР, ее антропогенные изменения и возможности реконструкции / Т. С. Расс // Тез. докл. VIII Всесоюз. конф. по пробл. океанологии. – Л., 1990. – С. 15–17.

126. Романов Г. В. Суточный ход сельди на Нижней Волге / Г. В. Романов // Зоол. журн. – 1949. – Т. 28, вып. 3. – С. 253–257.

127. Самгина В. Ф. Питание ходовой черноспинки в реке : рукопись / В. Ф. Самгина // Фонды КаспНИРХ.

128. Световидов А. Н. Возможность заселения наших дальневосточных морей новыми промысловыми рыбами / А. Н. Световидов // Рыбн. хоз-во. – 1949. – № 2. – С. 34–36.

129. Световидов А. Н. О каспийских и черноморских сельдевых из рода *Caspialosa* и *Clupeonella* и об условиях их формообразования / А. Н. Световидов // Зоол. журн. – 1943. – Т. 22, вып. 4.

130. Световидов А. Н. Фауна СССР, Сельдевые (*Clupeidae*) / А. Н. Световидов – М. – Л., 1952. – Т. 2, вып. 1. – 318 с.

131. Семенов В. В. Резорбция ооцитов у сельдей рода *Clupea* / В. В. Семенов // Биология беломорской сельди. – Л., 1975. – С. 179–184.

132. Скокова Н. Н. О характере воздействия большого баклана и голенастых птиц на фауну водоемов дельты Волги и их хозяйственное значение / Н. Н. Скокова // Рыбоядные птицы и их значение в рыбном хозяйстве. – М. : Наука, 1965. – С. 55–70.

133. Сомова С. Г. Развитие сельди–черноспинки (*Caspialosa kessleri* Gr.) / С. Г. Сомова // Тр. ВНИРО. – 1940. – Т. 14. – С. 149–170.

134. Строганов Н. С. Экологическая физиология рыб / Н. С. Строганов. – М. : МГУ, 1962. – Т. 1. – 443 с.

135. Сушкина А. П. Некоторые данные по биологии баклана в связи с его вредом для рыбного хозяйства / А. П. Сушкина – Астрахань : Астраханский гос. заповедник, 1932. – 31 с.

136. Сушкина А. П. Питание личинок проходных сельдей в р. Волге / А. П. Сушкина // Тр. ВНИРО. – 1940. – Т. 14. – С. 171–210.
137. Танасийчук В. С. Количественный учет молоди в Северном Каспии / В. С. Танасийчук // Рыбн. хоз-во. – 1940. – № 11. – С. 22–25.
138. Танасийчук В. С. Нерест проходных сельдей в условиях зарегулирования стока Волги / В. С. Танасийчук // Тр. КаспНИРХ. – 1962. – Т. 18. – С. 143–166.
139. Танасийчук В. С. Об этапах формирования поколений у некоторых видов рыб / В. С. Танасийчук // Изв. ГосНИОРХ. – 1977. – Т. 126. – С. 138–141.
140. Танасийчук Н. П. Нерестовые миграции волжской многотычинковой сельди // Тр. Волго-Касп. научн. рыбохоз. станции. – Астрахань, 1948. – Т. 3. – С. 3–82.
141. Танасийчук Н. П. Новая форма каспийских проходных сельдей (*Caspialosa volgensis* Bergi) / В. С. Танасийчук // Докл. АН СССР (новая серия). – 1940. – Т. 26, № 1. – С. 103–105.
142. Танасийчук Н. П. Промысловые рыбы Волго-Каспия / В. С. Танасийчук. – М. : Пищепромиздат, 1951. – 88 с.
143. Текущая информация ВНИРО. – М., 1958. – № 8.
144. Тлеусов Р. Г. Аральская проблема и пути ее решения / Р. Г. Тлеусов, Б. Алламурастов, А. Г. Константинова // Рыбн. хоз-во. – 1989. – № 6. – С. 47–52.
145. Фортунатова К. Р. Некоторые данные о биологии питания хищных рыб в дельте р. Волги / К. Р. Фортунатова // Зоол. журн. – 1949 – Т. 28, вып. 5. – С. 453–460.
146. Фомичев О. А. Оценка численности покатной молоди полупроходных и речных рыб в водоемах дельты Волги / О. А. Фомичев, Д. Г. Тарадина // Современное состояние и пути совершенствования научных исследований в Каспийском бассейне : мат-лы Междунар. конф. – Астрахань : КаспНИРХ, 2006. – С. 233–236.

147. Французов Н. И. К экологии нереста и ската икры и личинок проходных сельдей р. Волги / Н. И. Французов // Тр. ВНИРО. – 1941. – Т. 16. – С. 23–46.
148. Чаликов Б. Г. О проходных сельдях р. Волги / Б. Г. Чаликов // Зоол. журн. – 1943. – Т. 22, вып. 6. – С. 352–360.
149. Чаянова Л. А. Питание каспийского пузанка *Caspialosa caspia* (Vichw) / Л. А. Чаянова // Тр. ВНИРО. – 1940. – Т. 14. – С. 211–235.
150. Чертов Л. Ф. Постэмбриональное развитие сельди – черноспинки / Л. Ф. Чертов // Вопросы ихтиологии. – 1953. – Вып. 1. – С. 73–77.
151. Чертов Л. Ф. Биология размножения и развития сельди-черноспинки в связи с ее искусственным разведением / Л. Ф. Чертов // Охрана рыбных ресурсов. – М., 1960. – Вып. 6. – С. 49–56.
152. Чугунов Н. Л. Биология молоди промысловых рыб Волго–Каспийского района / Н. Л. Чугунов // Тр. Астрахан. научн. рыбохоз. станции. – 1928. – Т. 6, вып. 3. – 282 с.
153. Шереметьева Л. В. Плодовитость дунайской сельди / Л. В. Шереметьева // Тр. Ин-та гидробиологии – 1953. – № 28. – С. 216–241.
154. Шефер М. Б. Типы научной информации, необходимые для разработки мероприятий по охране рыбных запасов, и типы охранных мероприятий, применяемые для сохранения рыбных ресурсов / М. Б. Шефер // Мат-лы Междунар. конф. по охране запасов рыб. – М. : ВНИРО, 1957. – Кн. 1. – С. 94–121.
155. Шмидт П. Ю. Миграции рыб / П. Ю. Шмидт – М. : АН СССР, 1947. – 352 с.
156. Шостакович В. Б. Периодические колебания геофизических явлений и солнечные пятна. Периодичность в биологических явлениях / В. Б. Шостакович // Тр. Иркутской магнитной и метеорологической обсерватории. – 1928. – № 2–3. – С. 15–33.
157. Яновская Л. И. Питание судака в Северном Каспии / Л. И. Яновская // Тр. ВНИРО – 1976. – Т. 117. – С. 34–36.

158. Blaxter J. H. S. The behaviour and physiology of herring and other *Clupeids* / J. H. S. Blaxter, F. G. T. Holliday // Adv. Mar. – 1963. – Biol. № 1. – P. 261–393.
159. Braum E. Experiments on the respiration and in situ development of Baltic herring (*Clupea harengus L.*) eggs / E. Braum // Snt. Revue ges. Hydrobiol. – 1985. – Vol. 70. № 1. – P. 87–100.
160. Fujita. Studies on herring / Fujita, Kokubo // Bull. School of Fish. Hokk. Univ. – 1927. – Vol. 1, pt. I.
161. Galkina L. A. Survival of spawn of the Pacific herring (*Clupea harengus pallasi Vai.*) related to the abundance of the spawning stock // Rapp. Et proc.-verb. Reun. Cons. Perm. Int. explor. Mer. – 1971. – Vol. 160. – P. 30–33.
162. Haegele C. W. Distribution and characteristics of herring spawning grounds and description of spawning behavior / C. W. Haegele, J. F. Schweigert // Can. MS Rep. Fish. Aquat. Sci. – 1985. – Vol. 42. – P. 39–55.
163. Hay D. E. Reproductive biology of Pacific herring (*Clupea harengus pallasi*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1985. – V. 42. (Suppl. 1). – P. 111–126.
164. McGurk M. D. Egg-larval mortality of pacific herring in Prince William Sound, Alaska, after the Exxon Valdez oil spill / M. D. McGurk, E. D. Brown // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1996. – Vol. 53. – P. 2343–2354.
165. Ojaveer E. Influence of temperature, salinity and reproductive mixing of Baltic herring groups on its embryonal development / E. Ojaveer // ICES/ELH Symp. – 1979. – PE 4.
166. Rajasilta M. Reproduction of the Balttic herring (*Clupea harengus membras L.*) in the Sea Area of Turku, SW Finland / M. Rajasilta, J. Kaaria, J. Eklund, K. Ranta-aho // Ophelia (International Journal of Marine Biology). – 1986. – Suppl. 4. – P. 339–433.
167. Ricker W. E. Stock and recruitment – 1 / W. E. Ricker // Fish Res. Board Canada. – 1957. – Vol. 2, № 5.
168. Slotte A. Spawning migration of Norwegian spring spawning herring (*Clupea harengus L.*) in relation to population structure / A. Slotte ; Department of fisheries and marine biology. – University of Bergen. Norway, 1998. – 186 p.

## ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение 1

**Возрастной состав личинок и молоди проходной сельди-черноспинки  
(*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в 2010–2014 гг.**

Месяц	Предличинки	Ранние личинки	Поздние личинки	Мальки	Итого
1	2	3	4	5	6
2010 г.					
Июнь	25,30	13,50	–	–	38,80
Июль	3,30	51,20	–	–	54,50
Август	0,20	5,80	0,67	0,03	6,70
Всего	28,80	70,50	0,67	0,03	100,0
2011 г.					
Июнь	25,0	8,12	0,01	–	33,13
Июль	7,34	58,14	0,02	–	65,50
Август	0,05	1,14	0,05	0,13	1,37
Всего	32,39	67,40	0,08	0,13	100,0
2012 г.					
Июнь	19,20	36,0	–	–	55,20
Июль	15,40	29,0	–	–	44,40
Август	0,19	0,20	0,005	–	0,40
Всего	34,79	65,20	0,01	–	100,0
2013 г.					
Июнь	21,30	36,12	–	–	57,42
Июль	6,10	36,20	0,20	–	42,50
Август	–	0,08	–	–	0,08
Всего	27,40	72,40	0,20	–	100,0
2014 г.					
Июнь	38,33	21,0	–	–	59,33
Июль	14,40	23,70	–	–	38,10
Август	0,40	2,00	0,08	0,09	2,57
Всего	53,13	46,70	0,08	0,09	100,0



**Размерно-весовые характеристики личинок и молоди  
сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в р. Волге в  
2010–2014 гг. (I–III декады)**

Периоды	Июнь			Июль			Август		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
2010 г. Длина, мм									
Предличинки	–	5,0	–	5,30	–	5,50	5,60	–	–
Ранние личинки	–	7,0	–	7,20	–	7,40	7,60	–	–
Поздние личинки	–	–	–	–	–	–	17,70	–	–
Мальки	–	–	–	–	–	–	27,0	–	–
Масса, мг									
Предличинки	–	0,50	–	0,50	–	0,60	0,80	–	–
Ранние личинки	–	1,10	–	0,90	–	1,10	1,20	–	–
Поздние личинки	–	–	–	–	–	–	30,80	–	–
Мальки	–	–	–	–	–	–	220,0	–	–
2011 г. Длина, мм									
Предличинки	–	5,1	5,4	5,5	–	5,7	–	5,6	–
Ранние личинки	–	7,0	7,40	7,50	–	7,40	–	7,90	–
Поздние личинки	–	–	18,0	–	–	17,0	–	18,0	–
Мальки	–	–	–	37,0	–	–	–	29,30	–
Масса, мг									
Предличинки	–	1,03	0,70	1,03	–	1,20	–	1,50	–
Ранние личинки	–	1,70	0,98	1,35	–	1,23	–	2,20	–
Поздние личинки	–	–	42,0	–	–	38	–	49,0	–
Мальки	–	–	–	65,0	–	–	–	322,0	–



## Окончание приложения 2

Периоды	Июнь			Июль			Август		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
2014 г. Длина, мм									
Пред-личинки	5,78	5,32	6,30	5,65	5,78	5,61	5,68	5,60	–
Ранние личинки	7,30	7,24	7,11	7,02	7,21	7,57	8,03	9,02	8,43
Поздние личинки	–	–	20,0	–	–	–	15,90	20,60	17,50
Мальки	–	–	–	–	–	–	–	28,86	26,20
Масса, мг									
Пред-личинки	0,82	0,58	0,51	0,45	0,44	0,53	0,24	0,22	–
Ранние личинки	0,78	0,80	0,80	0,71	0,75	1,15	1,44	1,95	1,50
Поздние личинки	–	–	29,0	–	–	–	26,36	29,50	28,0
Мальки	–	–	–	–	–	–	–	300,0	231,0