



УДК 597.541:639.3.03:574.2(262.5)

**В. Е. Гирагосов<sup>1</sup>**, канд. биол. наук, с. н. с., **Г. В. Зуев<sup>1</sup>**, докт. биол. наук., зав. отд.,  
**Л. Н. Репетин<sup>2</sup>**, с. н. с.

<sup>1</sup> Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского Национальной академии наук Украины,  
Севастополь, Украина

<sup>2</sup> Морское отделение Украинского научно-исследовательского гидрометеорологического института,  
Севастополь, Украина

### ИЗМЕНЧИВОСТЬ РЕПРОДУКТИВНОГО ПОТЕНЦИАЛА ЧЕРНОМОРСКОГО ШПРОТА (*SPRATTUS SPRATTUS PHALERICUS*) В СВЯЗИ С ТЕМПЕРАТУРНЫМИ УСЛОВИЯМИ СРЕДЫ

Приведены результаты изучения меж- и внутригодовой (сезонной) изменчивости ряда индивидуальных и популяционных репродуктивных показателей черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso, 1826) из акватории, прилегающей к юго-западному побережью Крыма. При общей продолжительности нерестового сезона от 4.6 до 5.8 мес. в разные годы, основа репродуктивного потенциала (80.3 % общего количества индивидуальных икрOMETаний) реализуется в течение двух месяцев – декабря и января. Уточнены границы изменчивости значений оптимальной нерестовой температуры – 7 – 12°C и введено понятие «максимально благоприятной нерестовой температуры» – 8 – 9°C, в пределах которой зарегистрировано 56.1 % общего количества икрOMETаний. Выявлена тесная положительная корреляционная связь интенсивности нереста (частоты икрOMETаний) со «среднезимней» температурой воды, обсуждается возможность использования количественных характеристик этой связи в качестве предиктора для оценки репродуктивного потенциала (урожайности) популяции и величины промыслового запаса шпрота.

**Ключевые слова:** черноморский шпрот, температура воды, интенсивность нереста, репродуктивный сезон, плодовитость

Температура воды относится к числу физических (океанографических) параметров среды, выступающих в качестве одного из важнейших экологических факторов. В ряде случаев изменение температуры выступает как естественный сигнальный раздражитель, определяющий начало или окончание того или иного процесса, например, нерестовой или зимовальной миграции и т.д. Особо важную роль температура воды играет в репродуктивном цикле гидробионтов, в том числе рыб, обеспечивая в конечном итоге эффективность воспроизводства видов [12, 17 и др.]. Вместе с тем, температура является легко регистрируемым параметром, который может быть изме-

рен инструментально с высокой точностью, обеспечивая, тем самым, достоверность и одновременно оперативность получаемых результатов. Благодаря этим особенностям температура воды и её флуктуации довольно широко используются в качестве предиктора в практике промыслового прогнозирования рыб и других водных организмов [30].

Черноморский шпрот *Sprattus sprattus phalericus* (Risso, 1826) в последнее десятилетие является одним из основных промысловых объектов в Чёрном море, устойчиво занимая второе место по объёму вылова после анчоуса (хамсы) [32]. По своему происхождению он относится к числу немногочисленных пред-

ставителей атлантическо-бореальной ихтиофауны, формирование которой происходило при выхолаживании вод в конце плейстоцена – начале голоцена в период повышения уровня Атлантического океана ([Берг, 1962]: цит. по [23]). Об относительной холодолюбивости вида свидетельствуют такие особенности его репродуктивной экологии как температурные условия размножения. В Чёрном море шпрот нерестится в течение почти всего года, как в прибрежной зоне, так и в открытом море в толще воды, однако наибольшей интенсивности процесс размножения повсеместно достигает в зимнее время, в период максимального понижения температуры воды [5, 9, 10, 22, 25, 26, 27, 29 и др.]. Значительной продолжительности нерестового периода шпрота способствуют также свойственный ему непрерывный тип оогенеза и порционный характер икротетания [19].

Вместе с тем, сведения об изменчивости календарных сроков, общей продолжительности и интенсивности нереста шпрота, ряде других индивидуальных и популяционных репродуктивных показателей и их связи с температурным режимом остаются крайне фрагментарными как в целом для черноморского бассейна, так и его отдельных регионов.

Данная статья посвящена изучению меж- и внутрigoдовой (сезонной) изменчиво-

сти ряда индивидуальных и популяционных репродуктивных показателей черноморского шпрота и их связи с температурой воды в нерестовый период с целью использования количественных характеристик данной связи в качестве предиктора для оценки урожайности разных поколений и величины промыслового запаса.

**Материал и методы.** Объектом исследования послужил шпрот «западно-крымской» популяции, ареал которой простирается вдоль южного и западного побережья Крыма от Феодосийского залива на востоке до Каркинитского залива – на северо-западе, а также занимает восточную половину мелководной северо-западной части Чёрного моря [11]. В общей сложности с разной степенью подробности исследования продолжались круглогодично с 1998 по 2005 гг. (табл. 1).

Для оценки особенностей репродуктивного цикла шпрота, включая пред- и посленерестовое состояние гонад, особое внимание уделяли анализу материала, собранного в период август – май. Сбор материала производился на промысловых судах с помощью разноглубинных тралов, выборки из которых полностью отражают размерно-возрастную и половую структуру нерестовой части популяции шпрота.

Табл. 1 Объём исследованного материала в период август – май в разные годы  
Table 1 Volume of studied material during August – May of different years

Годы	Исследованные параметры, количество особей				
	Частичный биоанализ (SL, W, пол, стадия зрелости)		Полный биоанализ, включая определение возраста		Определение плодовитости
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	
1998-99	1424	3884	446	1162	67
1999-00	788	1277	189	354	47
2000-01	1316	1523	463	520	-
2001-02	771	1439	272	474	-
2002-03	611	1118	272	458	-
2003-04	1528	2458	255	638	-
2004-05	448	990	73	164	-
Всего	6886	12689	1970	3770	114

Материал обрабатывали в свежем, охлажденном виде или после заморозки при  $-20^{\circ}\text{C}$ . Гонады фиксировали в 10 %-ом растворе формальдегида. Подсчет и измерение ооцитов проводили с помощью микроскопа МБС-9 при увеличении  $8 \times 2$ . В навесках, составляющих 30 – 50 % массы яичника, определяли размерный состав и количество ооцитов с диаметром от 0.05 мм и более с последующим пересчетом на общую массу яичника.

При изучении температурных условий размножения шпрота использовали среднемесячные и, в отдельных случаях, конкретные среднесуточные значения температуры поверхностного слоя воды (данные морской гидрометеорологической станции "Херсонесский маяк" Гидрометслужбы Украины).

Статья состоит из двух частей. В первой части приводятся результаты изучения меж- и внутригодовой изменчивости таких репродуктивных показателей шпрота, как:

- сроки и продолжительность общего (календарного) нерестового периода (ОНП);
- сроки и продолжительность популяционного нерестового периода (ПНП);
- сроки и продолжительность периода массового нереста (ПМН);
- сроки и продолжительность пика нереста (ПН);
- индивидуальное количество икрометаний (ИКИ);
- порционная плодовитость (ПП);
- абсолютная индивидуальная плодовитость (АИП);
- удельная продукция икры (генеративная продукция).

Вторая часть посвящена выявлению и количественной оценке тесноты связей между отдельными репродуктивными показателями и температурой воды в нерестовый сезон.

Индивидуальную способность особей к размножению определяли по степени развития их репродуктивной системы: состояние гонад

особей, участвующих в нересте, соответствует не менее чем IV (завершенной или близкой к завершению) стадии зрелости. Для определения степени зрелости гонад в условиях обработки массового материала с использованием оптики с малым увеличением была разработана, с учетом известных критериев гонадо- и гаметогенеза рыб [12, 15, 18, 20, 24] и собственного опыта в области исследований репродуктивной биологии шпрота, 6-балльная шкала зрелости гонад, основанная на использовании прежде всего различных макроскопических признаков и лишь основных микроскопических.

#### Шкала зрелости гонад шпрота.

Стадия I – ювенальная (juvenalis). Наблюдается только у молодых неполовозрелых особей.

*Яичники и семенники* – тонкие прозрачные тяжи. Визуально пол неразличим.

*Период встречаемости.* Регулярные наблюдения отсутствуют, т.к. мальки и ранняя молодь шпрота не облавливаются промысловыми травами. Теоретически, особи с этой стадией зрелости гонад могут встречаться в период от октября – ноября, когда начинается нерест и, соответственно, появляются первые личинки, до летних месяцев, когда формируется молодь генераций февраля – марта.

Стадия II – репродуктивная система в состоянии относительного покоя. У некоторых особей (особенно у молодых) сложно определить пол визуально.

*Яичники* – полупрозрачные с розовым оттенком. Вдоль яичника проходит кровеносный сосуд с ответвлениями в яйценозные пластинки. Протоплазматические ооциты диаметром до 0.10 – 0.15 мм (обычно не более 0.12 мм). Гонадо-соматический индекс (ГСИ) – 0.27 – 2.78, в среднем  $1.51 \pm 0.53$ .

*Семенники* увеличиваются в размере, приобретают розовый цвет. Происходит размножение сперматогониев и образование цист. ГСИ – 0.24 – 2.94, в среднем  $1.13 \pm 0.58$ .

*Период встречаемости.* Особи с гонадами II стадии зрелости и ещё ни разу не нерестившиеся (обычно в возрасте менее 1 года) встречаются в уловах тралов с ячейей 8 мм с конца марта по ноябрь.

*Примечание.* Стадией зрелости II принято обозначать и посленерестовое состояние гонад половозрелых особей, у которых полностью завершился процесс резорбции опустевших фолликулов и остаточных желтковых ооцитов, а также процесс фагоцитоза остаточных спермиев. Обычно обозначение «II» используют в период с июня и до появления признаков активного гаметогенеза в осенний период (сентябрь – ноябрь). В тех случаях, когда имеются достаточные основания для определения порядкового номера полового цикла особи, можно использовать обозначение стадии с нижним индексом: II<sub>1</sub> – первый цикл (неполовозрелая особь), II<sub>2</sub> – второй цикл и т.д.

Стадия III – наступление очередного полового цикла. Пол особей достаточно легко определяется визуально.

*Яичники* увеличиваются в размерах и теряют прозрачность. Обычно имеют желтоватый цвет. Наиболее развитые яйцеклетки находятся в начальных фазах трофоплазматического роста – вакуолизации и первоначального накопления желтка. Диаметр наиболее крупных ооцитов – от 0.15 до 0.35 мм. ГСИ – 1.48 – 5.19, в среднем  $2.94 \pm 0.94$ .

*Семенники* плотные, заметно увеличиваются в размерах, приобретают бледно-розовый цвет. Формируются цисты со спермиями. ГСИ – 0.63 – 3.58, в среднем  $1.70 \pm 0.74$ .

*Период встречаемости.* Сентябрь – ноябрь.

Стадия IV – завершение подготовки к нересту.

*Яичники* занимают не менее половины объёма полости тела и снабжены сетью кровеносных сосудов. Имеют желтоватый цвет. Наиболее крупные ооциты – в фазе интенсивного трофоплазматического роста, их диаметр

от 0.35 мм до 0.65 – 0.70 мм. ГСИ – 2.10 – 11.72, в среднем  $5.69 \pm 2.07$ .

*Семенники* занимают около половины объёма полости тела, имеют белый цвет. Плотность семенников снижается, на поперечных срезах их края оплывают. Зрелые сперматозоиды заполняют семенные каналцы. ГСИ – 2.25 – 9.11, в среднем  $5.08 \pm 1.59$ .

*Период встречаемости.* Октябрь – ноябрь, реже до декабря.

*Примечание.* Начало индивидуального нерестового сезона определяется по достижении особью завершённой (или близкой к завершению) IV стадии зрелости гонад.

Стадии V, VI – V – нерест, «текущие» половые продукты.

*Яичники* полупрозрачные, занимают большую часть полости тела. Происходит гидратация и овуляция ооцитов. Зрелые икринки прозрачные, их диаметр 0.95 – 1.25 мм. ГСИ – 5.97 – 25.84, в среднем  $13.64 \pm 3.78$ . Помимо зрелых икринок в яичниках содержатся ооциты всех фаз развития.

*Семенники* белые, мягкие. Образуется семенная жидкость и выделяется сперма. ГСИ – 6.14 – 17.63, в среднем  $9.98 \pm 2.59$ .

*Период встречаемости.* Октябрь – март.

*Примечание.* Надёжные, визуально определяемые различия между стадиями зрелости V (созревание первой порции половых продуктов) и VI – V (созревание одной из последующих порций) отсутствуют. Обозначение VI – V мы использовали в период массового нереста начиная с того момента, когда в размножении участвуют более 90 % особей, а расчётный индивидуальный период между выметами половых продуктов не превышает 5 сут. (как правило, со второй половины ноября).

Стадия VI – IV – после вымета одной и более порций половых продуктов.

*Яичники* могут иметь желтоватый цвет, но чаще – красноватый, как результат воспаления после недавнего икротетания. Диаметр наиболее крупных ооцитов 0.45 – 0.65, в сред-

нем 0.57 мм. ГСИ – 2.99 – 12.20, в среднем 7.05 ± 1.66. В полости яичника и отдельных яйцесных пластинах могут присутствовать остаточные зрелые деформированные икринки. Стадия зрелости VI – IV характерна и для части особей, выметавших последнюю порцию икры, но в этом случае гонады деформированные и воспалённые, а количество крупных желтковых ооцитов – относительно низкое.

*Семенники.* У самцов следы недавнего вымета половых продуктов проявляются слабо. Как правило, визуально различимые признаки воспалительных процессов отсутствуют, или же проявляются в виде лёгкого покраснения семенников. ГСИ – 2.36 – 11.56, в среднем 6.42 ± 1.82. В конце нерестового сезона встречаются особи с относительно крупными, красноватыми семенниками. Видимо, эти самцы совсем недавно завершили (или завершают) нерест.

*Период встречаемости.* Октябрь – март, иногда до апреля.

Стадия VI – III – характерна для особей, завершивших нерест сравнительно недавно; вероятно, не более 3 – 4 недель назад.

*Яичники* относительно небольшого размера, деформированные, красноватого или багрового цвета. После завершения нереста в первую очередь подвергаются резорбции крупные желтковые ооциты. В яичниках содержатся ооциты разных фаз развития и размеров, включая ооциты в фазе первоначального накопления желтка. ГСИ – 2.03 – 6.60, в среднем 3.73 ± 1.15.

*Семенники* заметно уменьшаются в размерах, приобретают красноватый цвет. Происходит фагоцитоз остаточных спермиев и крупных сперматогониев, который осуществляется фолликулярными клетками. ГСИ – 2.03 – 4.92, в среднем 3.23 ± 0.82.

*Период встречаемости.* Февраль – апрель, иногда до мая.

Стадия VI – II – посленерестовая.

*Яичники* и *семенники* по основным признакам (форма, цвет, размеры, цитологическое

состояние, ГСИ) соответствуют стадии зрелости II (см. выше).

*Период встречаемости.* Февраль – июнь.

*Примечание.* Как правило, у шпрота, как и у других полициклических видов рыб, обозначение этой стадии в форме VI – II используют только до того периода, когда все особи популяции утрачивают гистологические и визуально различимые признаки прошедшего нереста. В летние месяцы и вплоть до появления осенью признаков III стадии зрелости целесообразно использовать обозначение II или II<sub>n</sub> (см. «стадия II»), т.к. в этот период различить ещё ни разу не нерестившихся особей и половозрелых рыб можно лишь теоретически – по их размерно-возрастной характеристике.

Промежуточные (переходные) стадии зрелости гонад обозначаются: I → II; II → III; III → IV; IV → V; VI - (IV → V).

У рыб с порционным нерестом, уже осуществивших вымет одной и более порций половых продуктов, стадии зрелости гонад обычно обозначают как VI<sub>1</sub>, VI<sub>2</sub>,...VI<sub>n</sub> [18]. Однако реальный порядковый номер «порции» можно определить только в экспериментальных условиях, поэтому при работе с полевым материалом, по нашему мнению, индекс «n» использовать необязательно.

**Результаты и обсуждение.** О сроках размножения, продолжительности и динамике нереста шпрота у крымского побережья известно сравнительно немного. Наиболее подробные и достоверные сведения приведены в [5, 9]. В результате изучения состояния гонад в разные сезоны в 1949 – 1951 гг. было показано, что нерест шпрота у южного и западного побережья Крыма начинался осенью, достигал максимума зимой и заканчивался к весне [5]. Весной «текущие» особи не встречались. Согласно [9], в районе м. Тарханкут (северо-западное побережье Крыма) в 1974 – 1983 гг. нерест шпрота обычно начинался в сентябре, однако в этом месяце доля «текущих» самок не превышала 1.5 – 2.0 %. В октябре интенсивность не-

реста увеличивалась незначительно (доля «текучих» самок не превышала 10 %). Резкое увеличение его интенсивности происходило в ноябре и продолжалось до февраля. При этом отмечались два пика нереста – в ноябре и январе. В марте нерест практически завершился.

Согласно нашим исследованиям, в 1998 – 2005 гг. у юго-западного побережья Крыма нерестовые самки шпрота в разные годы встречались с I – II декады октября до I – III декады марта. Наиболее ранняя дата их обнаружения – 5 октября (2000 г.), наиболее поздняя – 30 марта (2005 г.). Календарные сроки начала и окончания индивидуального нереста у самцов и самок достоверно не различались, поэтому для оценки продолжительности и сроков начала и окончания общего нерестового периода (ОНП) использовали только самок. Межгодовая максимальная разница в календарных сроках начала ОНП составляла 15 сут. (5.10.2002 г. и 20.10.1998 г.), окончания – 29 сут. (01.03.2002 г. и 30.03.2005 г.). Однако крайние сроки начала и окончания ОНП не следует абсолютизировать, поскольку сбор проб производился нерегулярно, нередко с интервалами до 10 суток и более. С учетом этого обстоятельства производили подекадное осреднение данных. Согласно им, продолжительность ОНП в разные годы составляла 13.8 – 17.5 декад (4.6 – 5.8 мес.), а её среднее значение – 15.9 декад (5.3 мес.). Наши данные о продолжительности ОНП полностью согласуются с [9], что свидетельствует об отсутствии заметной межгодовой изменчивости данного показателя в регионе за последние 50 с лишним лет, т.е. его относительной независимости от изменения климатических факторов. Повидимому, в его основе лежат внутренние, эволюционно сформированные и генетически закреплённые механизмы.

Популяционный нерестовый период (ПНП) определяли как промежуток времени, в течение которого не менее 5 % особей одновременно находились в состоянии размноже-

ния [3]. Данный параметр используют для снижения влияния погрешностей в оценке состояния репродуктивной системы, вероятность которых особенно велика на начальном и завершающем этапах ОНП. Сроки начала ПНП удалось установить только для 4-х сезонов размножения (1998/1999 – 2001/2002): начало ПНП было приурочено ко II – III декаде октября. Сроки завершения ПНП прослежены на более обширном материале (7 сезонов) – чаще всего он заканчивался на одну неделю раньше ОНП. При подекадном осреднении данных межгодовые значения продолжительности ПНП составили 13.8 – 15.3 декад (4.6 – 5.0 мес.), среднее значение – 14.6 декад (4.8 мес.).

Интенсивность популяционного нереста шпрота, одним из показателей которой является доля нерестующих самок, подвержена резко выраженным внутрисезонным изменениям. С целью более подробного анализа хода нереста целесообразно было выделить такие репродуктивные показатели, как период массового нереста популяции (ПМН) и собственно «пик» нереста. Первый из них определяли как промежуток времени, в течение которого в процессе размножения одновременно принимают участие не менее 50 % особей. Для оценки его продолжительности также использовали осреднённые подекадно данные. Согласно им, продолжительность массового нереста в разные годы изменялась от 11.1 до 12.2 декад (3.7 – 4.0 мес.), его среднее значение составило 11.7 декад (3.9 мес.). Таким образом, массовое размножение популяции по времени занимало около 3/4 продолжительности ОНП. Его начало приходилось на III декаду октября – II декаду ноября, сроки окончания варьировали в пределах II декады февраля – I декады марта.

Нередко в работах по репродуктивной биологии рыб, используют такое понятие, как «пик нереста» вида (популяции). Оно знаменует собой резкое, как правило, довольно кратковременное увеличение («вспышка») интенсивности размножения, которое, реализуясь

в наиболее благоприятных для этого условиях, во многом определяет результативность популяционного нереста в целом. Обычно «пики» нереста отождествляют с отрезком времени, в течение которого в размножении одновременно принимают участие 95 и более процентов

особей. В разные годы данное количество нерестующих особей шпрота наблюдали с I – III декады ноября до II декады января – I декады февраля, т.е. на протяжении 2.2 – 2.9, в среднем 2.5 мес. (рис. 1).

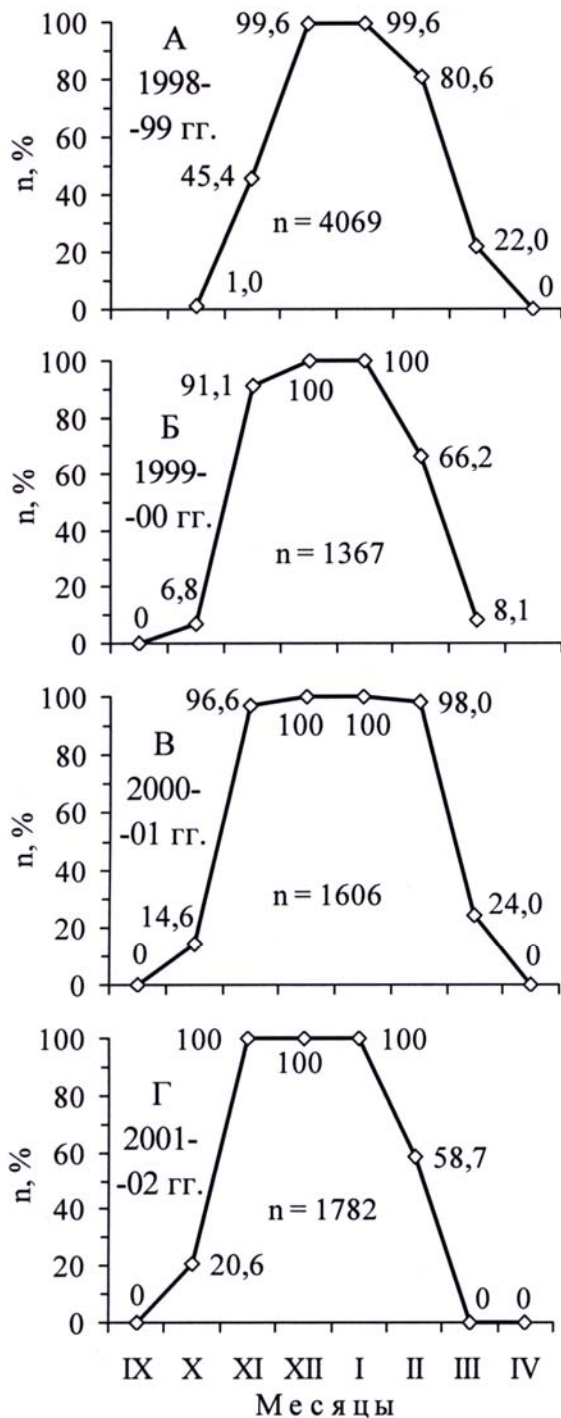


Рис. 1 Сезонная динамика относительного количества нерестящихся самок шпрота (n, %) в нерестовые сезоны 1998/1999 – 2001/2002 гг.

Fig. 1 Seasonal dynamics of comparative number of the spawning females of sprat (n, %) during the spawning seasons 1998/1999 – 2001/2002

Вместе с тем, для видов, имеющих порционное икрOMETание, для оценки интенсивности размножения популяции, кроме доли нерестующих самок, необходимо знать среднюю индивидуальную частоту их икрOMETания, т.е. количество икрOMETаний в единицу времени.

Исследованию характера нереста черноморского шпрота посвящено большое количество работ, но и до настоящего времени ряд количественных характеристик (в частности, частота и общее (за нерестовый сезон) индивидуальное количество икрOMETаний, плодовитость и др.) по ряду причин остаются недостаточно изученными. Сведения о том, что самка шпрота вымётывает за нерестовый сезон от 3 до 9-ти порций икры [1, 2, 5, 27, 31], основаны на предположении о прерывистости оогенеза у этого вида. При этом потенциальное количество икрOMETаний одни авторы оценивали как частное от деления количества желтковых ооцитов на количество зрелых ооцитов, другие же определяли по количеству пиков на графиках размерного состава желтковых ооцитов в яичниках. Однако из представленных графиков и сопутствующего описания [2, с. 92 – 98, рис. 1, 5, с. 88 – 93, рис. 4, 5] следует, что ооцитам шпрота не свойственно чёткое разделение на размерные группы. Исключение составляет лишь группа созревающих яйцеклеток, которая накануне вымета, действительно, заметно отделяется от более молодых ооцитов. Значительной по

численности группе безжелтковых ооцитов отводили роль резервного фонда, не предназначенного к пополнению расходного фонда ооцитов в текущем нерестовом сезоне. В подобной интерпретации оогенез шпрота представлял собой довольно статичный процесс, обеспечивающий сравнительно низкую величину абсолютной индивидуальной плодовитости (АИП). На основании результатов гистологического анализа гонад и изучения размерного состава ооцитов в яичниках показано, что шпроту свойствен непрерывный оогенез и более 10 икрометаний в течение нерестового сезона [19]. Согласно [27], АИП шпрота составляет 1.2 тыс. икринок, по [5] – 3.7 – 22.4 тыс. у особей в возрастном диапазоне 1 – 4 года, по [31] – в среднем 5.8 тыс. икринок. Такие значения АИП априори представляются слишком низкими для вида с пелагической икрой и отсутствием каких-либо форм охраны потомства, но в то же время способного поддерживать высокую численность в условиях жёсткого пресса хищников и промысла.

Попытка расчёта, по методу [14, 33], среднего индивидуального количества икрометаний (ИКИ) черноморского шпрота по отношению к количеству самок со зрелой икрой, позволила определить, что в течение первых двух месяцев (октябрь – ноябрь) нерестового сезона 1991 – 1992 гг. среднестатистическая самка вымётывала 13 порций икры с периодичностью икрометания 4.5 сут. [21]. В основе этого метода лежит известная особенность оогенеза рыб – кратковременность продолжительности V стадии зрелости, ограниченной обычно всего несколькими часами (как правило, не более 12 ч). Отсюда, необходимым условием его корректного применения является знание промежутка времени вымета икры, которое может быть получено в результате анализа суточной динамики состояния гонад половозрелых самок. С этой целью изучали суточную динамику состояния яичников самок шпрота, включая размерный состав ооцитов

старшей генерации и значение гонадосоматического индекса, как показателей процесса гидратации икры. Установлено, что в течение светового дня происходит увеличение обоих показателей. Подобная тенденция свойственна видам, нерестящимся в вечернее и ночное время. Именно такое время икрометания характерно для большинства видов с пелагической икрой, к числу которых относится и шпрот.

Методика расчета ИКИ основана на следующих рассуждениях: при условии, что каждая самка вымётывает очередную порцию икры один раз в течение  $n$  суток, доля рыб, вымётывающих икру за одни сутки, равна  $1/n$  или в процентном выражении  $100/n$ . Если ежедневно икру вымётывает  $x$  % самок, то средняя индивидуальная периодичность икрометания (ИПИ) (временной интервал ( $n$  сут.) между икрометаниями) составит  $100/x$ . Путём деления любого исследуемого временного интервала, обозначенного в сутках, на значение ИПИ получаем величину ИКИ. Значения ИПИ и ИКИ находятся в обратной зависимости между собой: чем меньше интервал между икрометаниями, тем больше количество икрометаний.

Характер развития ооцитов шпрота [7] соответствует «непрерывному стабилизированному оогенезу» [13]. Независимо от стадии зрелости яичника наиболее многочисленными являются безжелтковые ооциты диаметром 0.05 – 0.12 мм, постоянное развитие которых обеспечивает пополнение фонда желтковых ооцитов. Обособление группы икринок, предназначенных для одновременного вымета, происходит лишь на заключительном этапе их развития – в процессе гидратации. Коэффициент порционности (КП), представляющей собой долю зрелых ооцитов от общего количества желтковых ооцитов в яичнике, варьирует у шпрота от 3.4 до 18.6 %. Среднее значение КП сравнительно низкое – 8.1 %, что характерно для рыб с непрерывным стабилизированным оогенезом. Таким образом, даже при оценке потенциального количества «порций» икры



по статичному состоянию яичников (без учёта постоянного развития новых генераций ооцитов), был сделан вывод о том, что наличный запас желтковых ооцитов обеспечивает в среднем 12.3 икротетания.

По мере развития ооцитов последовательно возрастает значение гонадосоматического индекса (ГСИ) (рис. 2).

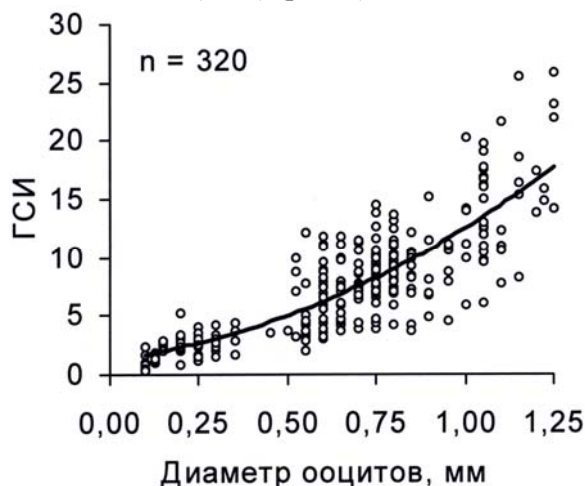


Рис. 2 Зависимость гонадо-соматического индекса (ГСИ) от диаметра ооцитов старшей генерации  
Fig. 2 Relationship between gonado-somatic ratio (ГСИ) and oocytes diameter (мм) from the elder generation

Связь между этими параметрами у шпрота выражена меньше, чем у рыб с «волновым непрерывным оогенезом», но в значительно большей степени, чем у рыб с «накопительным непрерывным оогенезом» (терминология по [13]). Зависимость ГСИ от диаметра ооцитов старшей генерации (D, мм) у шпрота описывается уравнением:

$$\text{ГСИ} = 7.68 \cdot D^2 + 3.50 \cdot D + 1.33; (R^2 = 0.72), (1)$$

Учитывая большую продолжительность нерестового сезона шпрота, а также 10-дневные, а иногда и более длительные временные интервалы в получении материала, среднемесячные значения ИКИ рассчитаны для 4 нерестовых сезонов (1998/1999 – 2001/2002 гг.). Кривые распределения значений ИКИ<sub>мес.</sub> (рис. 3) однотипные, и имеют отчётливо выраженную одновершинную форму, указывающую на

наличие закономерных и существенных изменений данного показателя в течение нерестового сезона.

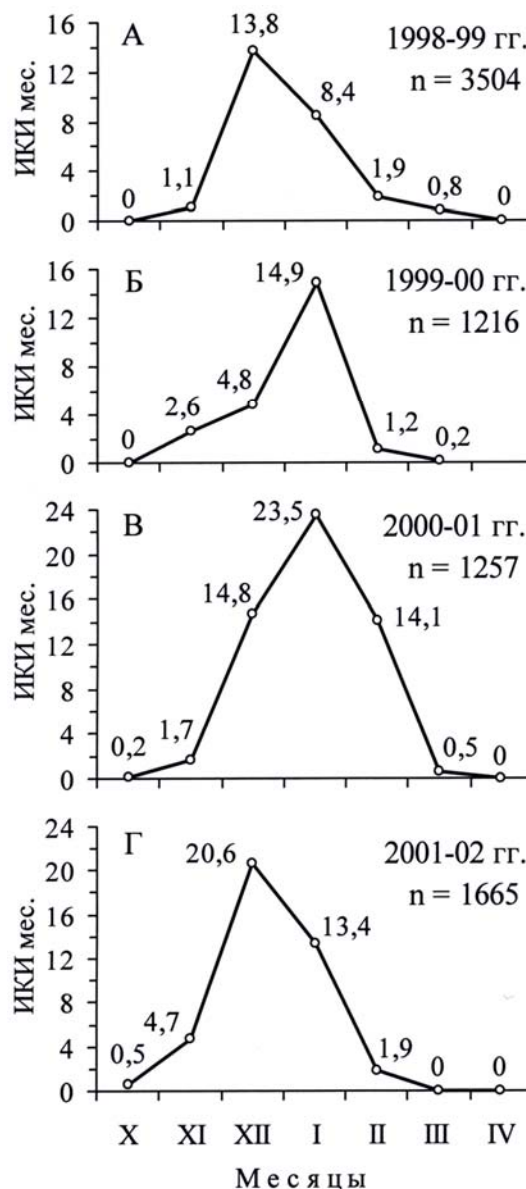
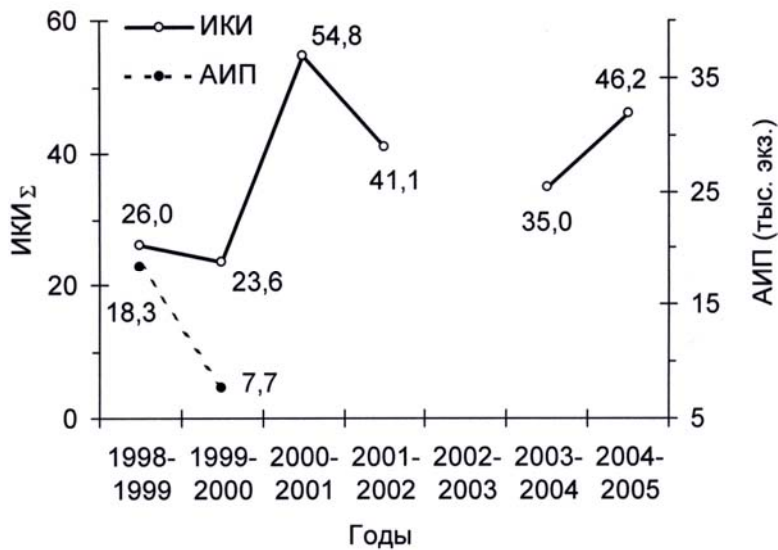


Рис. 3 Динамика ежемесячных средних значений индивидуального количества икротетаний (ИКИ<sub>мес.</sub>) в нерестовые сезоны: А – 1998/1999, Б – 1999 – 2000, В – 2000/2001, Г – 2001/2002 гг.

Fig. 3 Dynamics of the monthly average values of spawning individual numbers (ИКИ<sub>мес.</sub>) during the spawning seasons: А – 1998/1999, Б – 1999 – 2000, В – 2000/2001, Г – 2001/2002

Их максимальные среднемесячные значения, отражающие наибольшую интенсивность икротетания, отмечались дважды в де-

кабре (1998 и 2001 гг.) и дважды в январе (2000 и 2001 гг.), варьируя в разные годы от 42.9 до 63.2 % общего количества икротетаний (среднее 52.3 %). Этим значениям ИКИ<sub>мес.</sub> соответствовали минимальные интервалы между икротетаниями, составлявшие, соответственно, 2.3 и 1.5 сут. в первом случае и 2.1 и 1.3 сут. во втором. Суммарные значения ИКИ за



Таким образом, межгодовая амплитуда изменчивости ИКИ<sub>Σ</sub> превышала 2.3 раза. С учетом полученных среднемесячных значений ИКИ и внутрисезонного распределения относительной численности нерестующих самок следует, что продолжительность «пика» нереста западнокрымской популяции шпрота не превышает двух месяцев, ограничиваясь декабрем и январём.

К числу репродуктивных показателей, отражающих эффективность размножения популяции, относится величина абсолютной индивидуальной плодовитости (АИП), представляющая собой общее количество икринок, вымётываемых самкой в течение нерестового сезона. Для видов с порционным икротетанием она является функцией величины порционной плодовитости (ПП) и ИКИ<sub>Σ</sub>. Для определения АИП исследована порционная плодовитость (ПП) 114 самок шпрота в возрасте от 1 до 3 лет,

данные двухмесячные периоды в разные годы достигали 69.8 – 85.3 % (среднее 80.3 %). В общей сложности в течение 4-х месяцев (ноябрь – февраль) ИКИ составляло 96.9 – 99.3 % (среднее 98.4 %). Суммарно на долю октября и марта приходилось не более 0.7 – 3.1 % (среднее 1.6 %). В абсолютном выражении значения общего индивидуального количества икротетаний (ИКИ<sub>Σ</sub>) в разные нерестовые сезоны варьировали от 23.6 (1999/2000 гг.) до 54.8 (2000/2001 гг.), составив в среднем 36.4 икротетания (рис. 4).

Рис. 4 Общее индивидуальное количество икротетаний (ИКИ<sub>Σ</sub>) и абсолютная индивидуальная плодовитость (АИП, тыс. экз.) шпрота в нерестовые сезоны 1998/1999 – 2004/2005 гг.

Fig. 4 Total number of individual spawning (ИКИ<sub>Σ</sub>) and absolute individual fecundity (АИП, 10<sup>3</sup> eggs) of sprat females during the spawning seasons 1998/1999 – 2004/2005

имеющих стандартную длину тела (SL) 5.5 – 10.5 см и массу тела без внутренностей (W<sub>S</sub>) 1.0 – 8.7 г для нерестовых сезонов 1998/1999 и 1999/2000 гг. (табл. 2; рис. 5). Величину ПП определяли по количеству созревающих ооцитов в яичниках, имеющих стадии зрелости IV – V и VI – (IV – V). В расчёт ПП не включали данные по «текучим» самкам с икринками максимальных размеров, предполагая вероятность того, что они могли уже частично отнереститься. Индивидуальные значения ПП варьировали от 75 до 2676 экз. икринок. Полученные зависимости имеют следующий вид:

Для нерестового сезона 1998/1999 гг.:

$$ПП = 0.1793 \cdot SL^{3.92} \quad (R^2 = 0.81) \quad (2)$$

$$ПП = 121.2 \cdot W_S^{1.28} \quad (R^2 = 0.82) \quad (3)$$

Для нерестового сезона 1999/2000 гг.:

$$ПП = 0.0101 \cdot SL^{5.16} \quad (R^2 = 0.61) \quad (4)$$

$$ПП = 56.63 \cdot W_S^{1.59} \quad (R^2 = 0.57) \quad (5)$$

Табл. 2. Биологические и репродуктивные характеристики самок и удельная продукция икры шпрота в нерестовые сезоны 1998/1999 гг. и 1999/2000 гг.

Table 2. Biological and reproductive characteristics of females and specific egg production of sprat during the spawning seasons 1998/1999 and 1999/2000

Годы	Месяц	n особей	Биологические и репродуктивные параметры самок						УПИ
			SL, см	W <sub>S</sub> , г	ПП, шт	ИКИ <sub>мес</sub>	АИП, шт	F	
Нерестовый сезон 1998/1999 гг.	XI	140	8.51	5.04	796	1.1	876	0.73	4.3
	XII	326	8.31	4.20	725	13.8	9983	0.68	52.4
	I	842	8.20	3.90	688	8.4	5809	0.75	36.3
	II	739	7.99	3.48	622	1.9	1199	0.86	10.6
	III	712	7.70	3.29	538	0.8	432	0.75	3.2
	Среднее	552	8.14	3.98	674	5.2	3660	0.75	21.3
	Всего	2759	-	-	-	26.0	18299	-	-
Нерестовый сезон 1999/2000 гг.	XI	318	7.21	2.79	268	2.6	687	0.60	4.9
	XII	153	8.18	4.11	511	4.8	2454	0.52	10.0
	I	81	7.27	2.86	278	14.9	4151	0.51	23.9
	II	151	7.52	2.94	331	1.2	382	0.75	3.4
	III	380	7.66	3.12	364	0.2	60	0.62	0.4
	Среднее	217	7.54	3.16	351	4.7	1547	0.60	8.5
	Всего	1083	-	-	-	23.6	7733	-	-

Примечание: среднемесячные значения ПП рассчитаны по уравнениям зависимости ПП от SL (уравнения (2) и (4)); F – доля самок в уловах по массе.

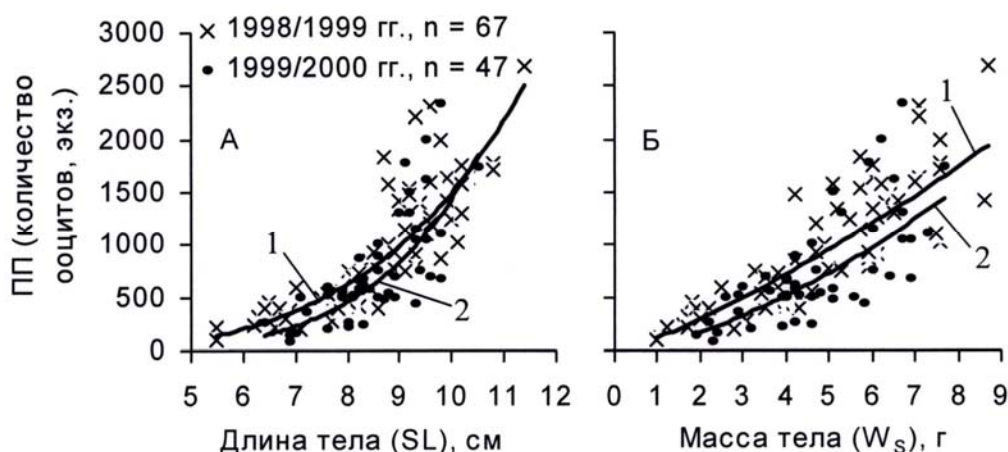


Рис. 5. Зависимость порционной плодовитости (ПП) от стандартной длины (SL) (А) и массы тела (W<sub>S</sub>) (Б) шпрота в нерестовые сезоны: 1 – 1998/1999 гг., 2 – 1999/2000 гг.

Fig. 5. Relationship between the batch fecundity (ПП, number of oocytes) from standard length (SL, cm) (А) and wet body weight (W<sub>S</sub>, g) (Б) of sprat females during the spawning seasons: 1 – 1998/1999; 2 – 1999/2000

Относительные значения ПП в нерестовом сезоне 1999/2000 гг. оказались в целом ниже, чем в предыдущем. Для одноразмерных самок они различались в 1.02 – 2.39 раза в зависимости от их абсолютных размеров. Из этого следует, что в нерестовом сезоне 1998/1999 гг. условия размножения были более благоприятными.

Используя средние популяционные значения SL, W<sub>S</sub>, ПП и ИКИ<sub>Σ</sub> самок, были выполнены расчеты среднепопуляционных значений АИП для нерестовых сезонов 1998/1999 гг. и 1999/2000 гг. (в результате анализа дополнительного материала ранее опубликованные данные по сезону 1998/1999 гг. [7] претерпели определённые изменения). Как видно (см.

табл. 2), выражены заметные межгодовые различия по данному репродуктивному показателю. Среднепопуляционное значение АИП в 1998/1999 гг. было в 2.4 раза выше, чем в последующем нерестовом сезоне (18299 и 7733 икринок, соответственно). Общая масса ооцитов, выметанных среднестатистической самкой в нерестовом сезоне 1998/1999 гг., достигала 3.66 г (при массе одного ооцита фазы «Е» 0.20 мг [28]), что по отношению к средней массе тела (3.98 г) равно 91.9 %. В 1999/2000 гг. эти показатели составляли 3.16 г, 1.55 г и 48.9 % соответственно.

Расчёты удельной продукции икры (УПИ), т.е. её количества, приходящегося ежесуточно на 1 г массы тела половозрелых самцов и самок с учетом их естественного соотношения полов в популяции [3], выполнены по:

$$\text{УПИ} = (f_r \cdot F) / T, \quad (6)$$

где  $f_r$  – относительная порционная плодовитость «средней» по массе (без внутренностей) самки, экз. икры/г;  $F$  – доля самок (по массе) от рыб в нерестовом периоде репродуктивного цикла;  $T$  – интервал между выметами последовательных порций, сут.

В нерестовом сезоне 1998/1999 гг. в течение всего периода размножения на 1 г массы тела взрослых особей обоих полов ежесуточно приходилось 21.3 экз. выметанной икры, тогда как в 1999/2000 гг. – 8.5 икринок, т.е. УПИ снизилась в 2.5 раза. Это связано с более низкими среднепопуляционными значениями  $W_s$ , ПП, ИКИ<sub>Σ</sub> (табл. 2), а также с увеличением в 1999/2000 гг. в составе нерестового стада относительной численности (и массы) самцов. В 1998/1999 гг. доля самцов (по массе) составляла 0.25, в 1999/2000 гг. – 0.40.

Наличие связи между различными репродуктивными показателями и температурным режимом моря отмечали многие исследователи. По данным Черноморской научно-промысловой экспедиции 1949 – 1951 гг., нерест шпрота происходил по всей акватории моря при температуре воды от 5 до 19°C, од-

нако максимальные уловы икры отмечались при 6.8 – 12.4°C [22]. В качестве оптимальных значений температуры размножения шпрота одни авторы [10] называют диапазон от 6 – 7 до 12° С, другие [29] – 8 – 12°, третьи [9] – 6 – 9°C. Согласно результатам многолетнего изучения шпрота из северо-западной части моря [6], установлена тесная связь сроков окончания нереста в этом районе со средними значениями температуры воды в феврале и марте (коэффициент корреляции составлял 0.73 и 0.80 соответственно), между численностью (урожайностью) разных поколений и температурным режимом моря в периоды эмбрионального и постэмбрионального развития рыб. Было отмечено, что, несмотря на холодолюбивость шпрота, наиболее суровые зимы оказываются не самыми благоприятными для размножения и выживания ранней молодежи и, соответственно, пополнения промыслового запаса последующего года. Оптимальны мягкие зимы, с большим количеством атмосферных осадков, характеризующиеся повышенным, по сравнению со среднемноголетним, тепловым фоном воды [16].

При изучении температурных условий размножения шпрота использовали, как указывалось выше, среднемесячные и среднесуточные значения температуры воды морской гидрометеорологической станции «Херсонесский маяк» МО УкрНИГМИ (табл. 3), которые, исходя из общей картины климатического поля температуры Чёрного моря [4], экстраполировали на весь район исследований. Основанием для вертикальной экстраполяции температуры служило то обстоятельство, что в холодное время года на шельфе вдоль северного побережья Чёрного моря формируется распространяющийся до дна слой гомотермии. В соответствии с расчётными значениями, в 1998 – 2001 гг. общий нерестовый период начинался при температуре воды от 16.4 до 19.9°C, а период массового нереста – при более низкой температуре (11.5 – 15.8°C).

Табл. 3 Среднемесячная температура воды поверхностного слоя Чёрного моря в районе мыса Херсонес (данные МО УкрНИГМИ)

Table 3 Average monthly temperature of the water surface layer near the Chersonessus Cape (Black Sea) (MB UHMI data)

Год	М е с я ц ы											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
1988	8.3	7.0	7.3	10.2	14.9	21.1	23.1	23.9	20.9	16.8	11.4	8.3
1999	8.1	8.0	9.1	11.9	14.6	21.0	25.6	25.4	21.4	17.8	12.8	9.9
2000	6.9	6.8	6.6	10.3	14.8	17.8	21.2	23.5	20.6	17.3	15.0	11.5
2001	8.7	7.8	8.6	11.1	15.6	18.7	24.7	26.2	22.4	18.1	13.0	8.3
2002	7.2	8.2	8.6	10.7	16.5	20.1	25.9	24.8	22.5	18.9	13.9	9.6
2003	8.0	6.2	7.3	9.7	15.8	21.1	22.2	24.8	21.4	16.9	12.2	9.3
2004	8.1	8.0	8.2	10.4	14.3	19.3	22.8	25.0	21.2	17.6	14.3	9.1
2005	8.1	7.7	7.8	10.1	15.8	20.1	23.4	25.7	23.4	19.4	14.6	11.4

Следует, однако, учесть, что температура поверхности воды в начале нереста (октябрь – ноябрь) выше, чем в горизонте обитания шпрота, т.к. в этот период формирование слоя гомотермии ещё не завершено. По этой причине вышеуказанные значения температуры (16.4 – 19.9°C), очевидно, превышают значения «репродуктивного термопреферендума» шпрота.

При сопоставлении сроков начала и окончания нереста, а также его интенсивности с температурой воды видно, что начало массового нереста совпадает с моментом наступления осеннего понижения температуры воды, характеризующегося резким увеличением температурных градиентов, которые достигают максимальных значений (до 5.0 – 5.5°C/мес.) чаще всего на границе октября и ноября. Так, в 1998 – 2004 гг. в пяти случаях из семи (более 71 %) максимальные значения градиентов температуры наблюдались именно в этот момент (табл. 3). Похоже, что скорость понижения температуры воды (критическая величина градиента) – один из наиболее значимых сигнальных раздражителей, запускающих процесс массового размножения шпрота. Согласно табличным данным, «критические» значения температурного градиента превышали 3.5°C/мес.

Окончание массового нереста происходило при расчётных значениях температуры 5.5 – 9.5°C. Расчётные значения диапазона сезонной изменчивости нерестовой температуры

(разница между максимальным и минимальным значениями в течение общего нерестового периода) составили: в 1998/1999 гг. – 8.4°C (max. 16.4 – min. 8.0°), в 1999/2000 гг. – 13.3°C (19.9 – 6.6°), в 2000/2001 гг. – 11.3°C (19.1 – 7.8°), в 2001/2002 гг. – 11.7°C (18.9 – 7.2°). Иными словами, диапазон сезонной изменчивости нерестовой температуры в разные годы варьировал от 8.4 до 13.3°C, изменяясь в абсолютных значениях от 6.6 до 19.9°C.

Вместе с тем, несмотря на относительно широкий диапазон сезонной изменчивости нерестовой температуры, отмечена резко выраженная избирательность шпрота по отношению к данному фактору. По осреднённым за четыре нерестовых сезона данным, более половины (56.1 %) всех индивидуальных икротетаний было зарегистрировано в температурном интервале от 8 до 9°C (рис. 6), 13.3 % икротетаний – при 7°C и 25.7 % – при температуре от 10 до 12°C. В общей сложности, в температурном диапазоне 7 – 12°C происходили 95.1 % икротетаний; при более высокой температуре (13 – 18°C) – лишь 4.9 %.

По исследованному нами материалу сложно судить о том, насколько интенсивно нерестится шпрот при наиболее низкой для Чёрного моря температуре воды (5 – 6°C). Однако по данным ихтиопланктонных исследований [22] известно, что эти значения температуры находятся вне диапазона нерестового

термопреферендума шпрота. Полученные результаты дают основание рассматривать температурный фактор в репродуктивный период как один из главных, наряду с условиями питания, определяющих эффективность нереста популяции. Одновременно, наряду с относительно широким диапазоном значений «опти-

мальной нерестовой температуры», нижней и верхней границами которого являются соответственно 7° и 12°C, выделяется узкий диапазон значений «максимально благоприятной нерестовой температуры», ограниченный значениями 8° и 9°C.

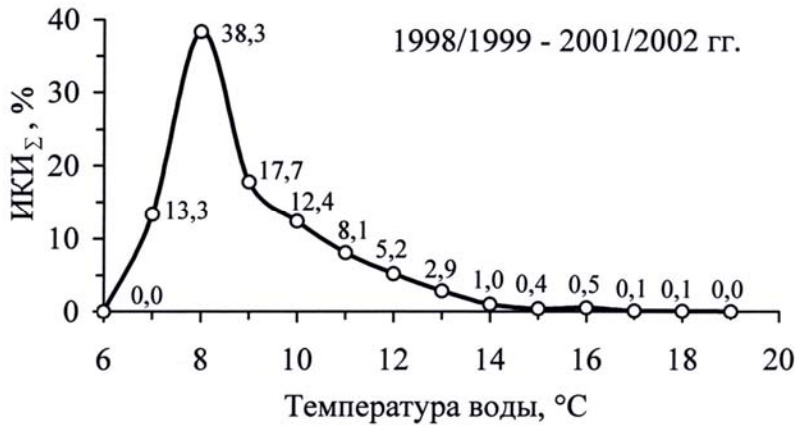


Рис. 6 Зависимость общего (за нерестовый сезон) индивидуального количества икротетаний (ИКИ<sub>Σ</sub>, %) от температуры поверхности воды (средненные данные за нерестовые сезоны 1998/1999 – 2001/2002 гг.)

Fig. 6 Relationship between the total (per spawning season) number of individual spawning (ИКИ<sub>Σ</sub>, %) and temperature of water surface layer (mean data for spawning seasons 1998/1999 – 2001/2002)

Резко выраженная температурная избирательность шпрота в нерестовый период, согласно которой около половины репродуктивной части популяции сосредоточено в пределах от 8 до 9°C, имеет глубокий биологический смысл: в условиях «уплотнения» производителей возрастает как вероятность, так и эффективность внешнего оплодотворения икры.

Учитывая наличие связи между интенсивностью нереста и температурой воды, рассчитан коэффициент корреляции между общим индивидуальным количеством икротетаний в течение репродуктивного сезона (ИКИ<sub>Σ</sub>) 1998/1999 – 2001/2002 гг. и «среднезимней» температурой воды, в качестве которой были приняты средние взвешенные значения среднемесячной температуры за период ноябрь – март. Уравнение регрессии имеет вид: ИКИ<sub>Σ</sub> = 17.85 · t<sub>XI-III</sub> – 128.6.

$$R^2 = 0.84, R = 0.92 \quad (p = 0.05). \quad (7)$$

Принимая во внимание короткий (4-летний) временной ряд «полноценных» наблю-

дений, охватывающих весь нерестовый сезон, было решено дополнить его данными об интенсивности нереста популяции в 2003/2004 и 2004/2005 гг., несмотря на отсутствие в эти годы декабрьских наблюдений. Последние были «восстановлены» расчётным путем как средние взвешенные декабрьских значений ИКИ в 1998 – 2002 гг. Их доли от общего количества икротетаний составили 37.1 %.

Найденная зависимость определяется уравнением: ИКИ<sub>Σ</sub> = 18.45 · t<sub>XI-III</sub> – 132.93.

$$R^2 = 0.81, R = 0.90 \quad (p < 0.02). \quad (8)$$

Полученные высокие показатели тесноты связи параметров ИКИ<sub>Σ</sub> и t<sub>XI-III</sub> в уравнениях (7 и 8) представляют несомненный интерес с позиции возможного использования этих уравнений для сравнительной оценки эффективности размножения разных поколений и, соответственно, прогнозирования промыслового запаса шпрота.

Проанализируем данную позицию более подробно. Согласно уравнению (8), меж-

годовые флуктуации относительной численности поколений в пределах исследованного диапазона значений температуры составляют 2.3 раза. Вместе с тем, для близких по температурным условиям и имеющих близкие показатели ИКИ<sub>2</sub> нерестовых сезонов 1998/1999 гг. («среднезимняя температура» 8.98°C) и 1999/2000 гг. (8.60°C), значения порционной плодовитости одноразмерных самок различались в среднем в 1.5 – 2.0 раза. Из этого следует, что межгодовые флуктуации численности поколения в диапазоне исследованных значений температуры могут, соответственно, достигать 3.5 – 4.5 раза ( $2.3 \times 1.5 - 2.0$ ). Однако это условие будет справедливо лишь в случае, если размерно-возрастная и половая структура родительского стада (нерестовой части популяции) будет сохраняться из года в год неизменной, обеспечивая тем самым неизменность среднепопуляционной величины АИП. Но, как видно на примере тех же двух нерестовых сезонов (1998/1999 и 1999/2000 гг.), этот показатель в результате межгодового изменения биологической структуры родительского стада различался в 2.4 раза. В соответствии с этим максимальные значения межгодовых флуктуаций численности поколений (урожайности) могут превышать 10 раз ( $4.5 \times 2.4$ ).

Итак, согласно приведённым расчётам, очевидно, что получить сколько-нибудь точную количественную оценку изменения относительной численности поколения (урожайности), используя только зависимость между ИКИ<sub>2</sub> и среднезимней температурой воды, несмотря на тесную корреляционную связь между этими показателями, к сожалению, не представляется возможным. В лучшем случае на основании данной зависимости можно лишь предсказать тенденцию изменения урожайности поколения в том или ином направлении. Для количественной оценки величины межгодовых колебаний относительной численности поколений необходимо дополнительное знание таких биологических популяционных показате-

телей как размерно-возрастная и половая структура родительского стада (производителей) и величина порционной плодовитости. Данные характеристики должны быть включены в перечень обязательных биологических показателей при проведении мониторинговых исследований шпрота. Для расчёта абсолютной численности поколения необходимо, кроме того, располагать сведениями о численности родительского стада, которые можно получить лишь при выполнении траловых съёмов.

Резко выраженная температурная избирательность шпрота в период размножения позволяет высказать определённые соображения относительно особенностей его распределения и поведения в это время, которые остаются до конца неясными. Как известно, результативность промысла шпрота зимой значительно снижается, что связывают с изменением его поведения. Ряд авторов считает, что в период икрометания шпрот держится разреженно, не образуя плотных концентраций [1, 5, 26, 29 и др.]. Вместе с тем, имеются сведения о высоких (сопоставимых по плотности с летними) концентрациях шпрота в нерестовый период, которые подтверждаются результатами промысла [9]. Более того, с помощью гидроакустических методов показано, что нерестовые скопления имеют сложную иерархическую организацию. Самый низкий уровень интеграции составляют стаи; следующий, более высокий – это т.н. «косяки», включающие от 3 – 5 до 10 – 15 стай; самый высокий уровень – группы косяков, или собственно промысловые скопления. Установлены также такие параметры, как расстояние между различными иерархическими группировками, вертикальная и горизонтальная протяженность последних.

Согласно результатам наших исследований, резко выраженная температурная избирательность шпрота в период размножения должна неизбежно сопровождаться перераспределением промыслового запаса в зимний период, отличительными особенностями кото-

рого будет увеличение концентрации промысловых скоплений, с одной стороны, и их бо́льшая пространственная ограниченность, с другой.

Руководствуясь значениями максимально благоприятной нерестовой температуры (8 – 9°C), следует ожидать, что основа репродуктивного ареала западнокрымской популяции шпрота в зимние месяцы, следуя сезон-

ному изменению поля температуры воды, будет удаляться от побережья Крыма на юг и юго-запад в сторону открытых районов моря на десятки миль [4]. Действительно, сезонное смещение положения изотермы 9°C на глубине 50 м в разных районах западного и южного побережья Крыма составляет от 10 – 15 до 120 – 150 миль (рис. 7).

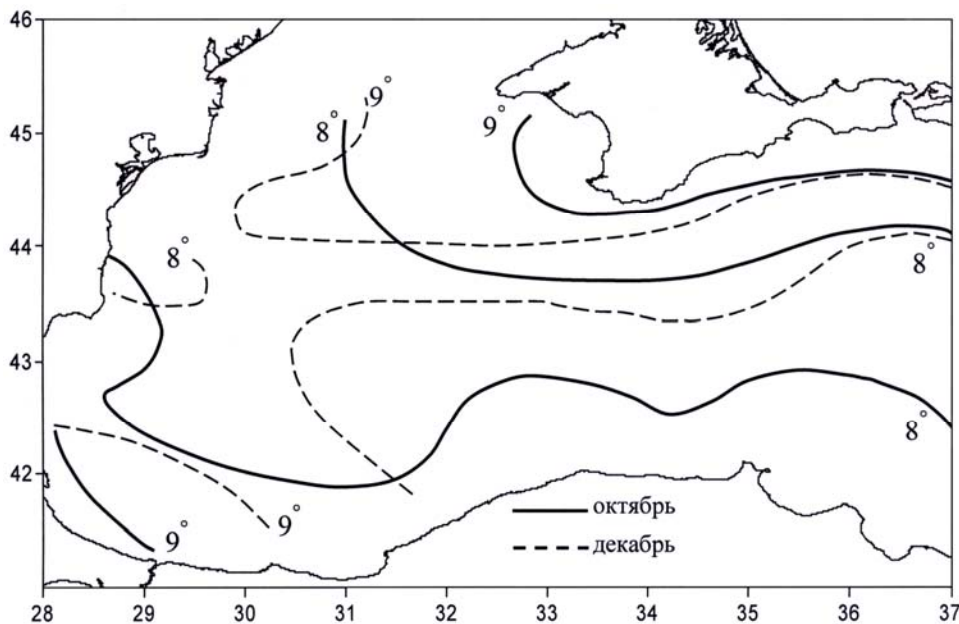


Рис. 7 Температура воды в Черном море на изобате 50 м в октябре и ноябре (по [4])  
Fig. 7 Temperature of the Black Sea water at 50 m depth in October and November (after [4])

Глубина 50 м выбрана не случайно, так как по сведениям разных авторов, икра шпрота повсеместно встречается в верхнем 150-метровом слое, но её наибольшее количество сосредоточено в слое 50 – 100 м [5, 8]. Согласно результатам траловых и гидроакустических съёмки и визуальных наблюдений с борта подводных аппаратов, основные районы нереста шпрота в западной части моря располагаются на удалении от берегов, следуя вдоль внешней границы шельфа и склона, где проходит Основное Черноморское течение, которому принадлежит главная роль в расселении младших возрастных стадий. В центральной части моря (к югу от Крымского п-ова) основные районы размножения шпрота, согласно данным о количественном распределении икры, находятся

вдали от побережья (20 – 80 миль) над глубинами свыше 500 м [8, 22].

Таким образом, мониторинг оптимальной нерестовой температуры (7 – 12°C) и, прежде всего, максимально благоприятной (8 – 9°C) может оказаться полезным (наряду с другими океанографическими параметрами) для оперативного поиска промысловых скоплений и оценки их устойчивости.

**Выводы. 1.** Внутри относительно широкого диапазона оптимальных для нереста шпрота температур (7 – 12°C) выделяется узкая область «максимально благоприятной нерестовой температуры» – 8 и 9°C. В ее пределах зарегистрировано 56.1 % общего количества икриниц. **2.** Резко выраженная температурная избирательность шпрота в период размножения может быть рекомендована



в качестве «экологического критерия» для оперативного поиска промысловых скоплений и оценки их устойчивости в зимние месяцы. 3. Установлена тесная положительная корреляционная связь ( $R = 0.81$ ) между общим количеством индивидуальных икрометаний и «среднезимней» (ноябрь - март) температурой воды. 4. Для количественной оценки межгодовых изменений относительной численности (урожайности) поколений и, соответственно, величины промыслового запаса шпрота, наряду с использованием данной зависимости необходимы сведения о порционной плодовитости,

размерно-весовой и половой структуры производителей. 5. Введены понятия общего (календарного), популяционного и массового нерестового периодов, а также «пика» нереста шпрота западнокрымской популяции, определены сроки их начала и окончания, средняя продолжительность. 6. Расчётным путем получены значения общего количества и частоты индивидуальных икрометаний самок в течение нерестового сезона. Наибольшее количество икрометаний приходится на декабрь и январь (в среднем 52.3 %).

1. Алеев Ю. Г. О типе нереста у *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) // Докл. Акад. Наук СССР. – 1952. – 82, № 1. – С. 161 – 162.
2. Алеев Ю. Г. О биологии и хозяйственном значении черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) // Тр. Севастоп. биол. ст. – 1958. – 10. – С. 90 – 107.
3. Алексеев Ф. Е., Алексеева Е. И. Методические рекомендации к определению продукции икры для рыб с порционным нерестом. – Калининград: АтлантНИРО, 1988. – 24 с.
4. Альтман Э. Н., Гертман И. Ф., Голубева З. А. Климатические поля и температура воды Чёрного моря. – Севастополь, 1987. – 108 с.
5. Асланова Н. Е. Шпрот Чёрного моря / Тр. ВНИРО. – 1954. – 28. – С. 75 – 101.
6. Беренбейм Д. Я., Брянцев В. А., Юрьев Г. С. Прогноз сроков окончания нереста черноморского шпрота // Вопросы промысловой океанологии Мирового океана: тез. докл. V Всесоюз. конф. (23-25 октября 1979 г., Калининград). – Калининград: АтлантНИРО, 1979. С. 179-180.
7. Гиригосов В. Е. Репродуктивные параметры черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Clupeidae) в прибрежных водах Крыма // Экология моря. – 2002. – Вып. 59. – С. 51 - 55.
8. Горбунова Н. Н. Размножение и развитие черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) // Тр. Севастоп. биол. ст. – 1958. – 10. – С. 108 – 125.
9. Гусар А. Г., Гетманцев В. А. Черноморский шпрот. – М.: ИЭМЭЖ, 1985. – 229 с.
10. Дехник Т. В. Ихтиопланктон Чёрного моря. – Киев: Наук. думка, 1973. – 223 с.
11. Зуев Г. В., Мельникова Е. Б., Пустоварова Н. И. Биологическая дифференциация и структура запаса черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) (Pisces: Clupeidae) // Морск. экол. журн. – 2005. – 4, № 1. – С. 55 – 65.
12. Кошелев Б. В. Экология размножения рыб. – М.: Наука, 1984. – 309 с.
13. Лисовенко Л. А. О характере оогенеза морских икромечущих рыб и подходах к определению их плодовитости // Особенности репродуктивных циклов у рыб в водоемах разных широт. – М.: Наука, 1985. – С. 55 - 64.
14. Лисовенко Л. А., Андрианов Д. П. Определение абсолютной индивидуальной плодовитости порционно нерестящихся рыб // Вопр. ихтиологии. – 1991. – 31, вып. 4. – С. 631 - 641.
15. Макеева А. П. Эмбриология рыб. – М.: Изд-во МГУ, 1992. – 216 с.
16. Малышев В. И., Елизаров Л. Г., Золотарев П. Н. и др. Океанологические основы формирования биологической продуктивности / Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Чёрное море. – 1992. – 4, вып. 2. – С. 173 – 216.
17. Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. – М.: Пищ. пром., 1974. – 447 с.
18. Овен Л. С. Особенности оогенеза и характер нереста морских рыб. – Киев: Наук. думка, 1976. – 131 с.
19. Овен Л. С. Основные биологические особенности промысловых рыб. Размножение // Основы биологической продуктивности Чёрного моря. – Киев: Наук. думка, 1979. – С. 242 - 253.
20. Овен Л. С. Специфика развития половых клеток морских рыб в период размножения как показатель типа нереста и реакции на условия среды обитания. – М.: ВНИРО, 2004. – 186 с.
21. Овен Л. С., Шевченко Н. Ф., Гиригосов В. Е. Размерно-возрастной состав, питание и размножение шпрота (*Sprattus sprattus phalericus* (Clupeidae) в разных районах Чёрного моря // Вопр. ихтиол. – 1997. – 37, № 6. – С. 806 – 815.

22. Павловская Р. М. Размножение шпрота, ставриды и барабули в Чёрном море // Тр. ВНИРО. – 1954. – 28. – С. 126 – 135.
23. Расс Т. С. Ихтиофауна Чёрного моря и некоторые этапы ее истории / Ихтиофауна Черноморских бухт в условиях антропогенного воздействия. – Киев: Наук. думка, 1993. – С. 6 - 16.
24. Сакун О. Ф., Буцкая Н. А. Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб. – Мурманск: Главрыбвод, 1968. – 47 с.
25. Световидов А. Н. Рыбы Чёрного моря. – М. – Л.: Наука, 1964. – 551 с.
26. Смирнов А. И. Порционность икротетания пелагических рыб Чёрного моря // Докл. АН СССР – 1950. – 70, вып. 1. – С. 129 – 132.
27. Стоянов Ст. А. Черноморский шпрот *Sprattus sprattus sulinus* (Antipa) // Българска Акад. на науките: Тр. Ин-та по зоол. – 1953. – № 3. – 90 с.
28. Шульман Г. Е., Овен Л. С., Урденко С. Ю. Оценка генеративной продукции черноморских рыб // Докл. АН СССР. – 1983. – 272, № 1. – С. 254-256.
29. Юрьев Г. С. Черноморский шпрот - *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) // Сырьевые ресурсы Чёрного моря. – М.: Пищ. пром., 1979. – С. 73 - 92.
30. Яковлев В. Н. Гидрометеорологическое обеспечение океанического рыболовства. – М.: Пищ. пром., 1976. – 229 с.
31. Avsar D., Bingel F. A preliminary Study on the Reproductive Biology of the Sprat (*Sprattus sprattus phalericus* (Risso, 1826)) in Turkish Waters of the Black Sea // Tr. J. Zoology. – 1994. – 18. – P. 77 – 85.
32. FAO yearbook: 2004. Fishery statistics. Capture production, vol. 98/1.
33. Hunter J. R., Goldberg S. R. Spawning incidence and batch fecundity of northern anchovy *Engraulis mordax* // Fish. Bull. - 1980. - 77, №3. - P. 641 - 652.

Получено 01 ноября 2006 г.

**Мінливість репродуктивного потенціалу чорноморського шпроту (*Sprattus sprattus phalericus*) у зв'язку з температурними умовами довкілля.** В. С. Гиригосов, Г. В. Зуев, Л. Н. Репетин. Наводяться результати вивчення між- та внутрішньорічної (сезонної) мінливості ряду індивідуальних і популяційних репродуктивних показників чорноморського шпроту *Sprattus sprattus phalericus* (Risso, 1826) з акваторії біля південно-західного узбережжя Криму. При загальній тривалості нерестового сезону від 4.6 до 5.8 місяців у різні роки, основа репродуктивного потенціалу – 80.3 % загальної кількості індивідуальних ікротетань – реалізується протягом двох місяців – грудня і січня. Уточнено границі мінливості значень оптимальної нерестової температури – 7 – 12°C, і введено поняття «максимально сприятливої нерестової температури» – 8 – 9°C, в межах якої зареєстровано 56.1 % загальної кількості ікротетань. Виявлено тісний позитивний зв'язок інтенсивності нересту (частоти ікротетань) з «середньозимовою» температурою води, обговорюється можливість використання кількісних характеристик цього зв'язку як предиктора для оцінки репродуктивного потенціалу (вроджайності) популяції і величини промислового запасу шпроту.

**Ключові слова:** чорноморський шпрот, температура води, інтенсивність нересту, репродуктивний сезон, плідність

**Variability of reproductive potential of the Black Sea sprat (*Sprattus sprattus phalericus* in connection with temperature environmental conditions.** V. E. Giragosov, G. V. Zuev, L. N. Repetin. The results of the study of the inter-annual and intra-annual (seasonal) variability of several individual and population reproductive parameters of the Black Sea sprat *Sprattus sprattus phalericus* (Risso, 1826) from the water area of the south-western coast of Crimea are presented. Basis of reproductive potential – 80.3 % of the total number of individual simultaneous spawning – takes place within two months – December and January. Overall duration of the spawning season varies from 4.6 to 5.8 months during different years. Optimal spawning temperature limits were specified as 7 – 12°C. The concept of the "most favorable spawning temperature" (8 – 9°C) was suggested, within the limits of which 56.1 % of the total simultaneous spawning were registered. Near positive correlation between the spawning activity (spawning frequency) and average water temperature during winter season was revealed and proposed as a predictor for assessment of the population reproductive potential and commercial stock of the sprat.

**Key words:** Black Sea sprat, water temperature, spawning intensity, reproductive season, fecundity