

УДК 597.541:575.17(477)

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ СЕЛЬДИ *ALOSA PONTICA* S. L. (CLUPEIFORMES, ALOSIINAE) ДУНАЯ И ЕЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЗА 50-ЛЕТНИЙ ПЕРИОД

С. В. Межжерин, Л. В. Федоренко

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина

Принято 17 мая 2006

Морфологическая структура популяций сельди *Alosa pontica* s. l. (Clupeiformes, Alosiinae) Дуная и ее изменения за 50-летний период. Межжерин С. В., Федоренко Л. В. — Установлено, что за последние 50 лет в популяциях черноморско-азовской сельди *Alosa pontica* Дуная имело место увеличение размеров тела, а также произошли изменения пропорций тела, головы и плавников, которые отвечают тенденции нарастания значений индексов и числа элементов меристических структур. Сравнительный анализ направленности и степени выявленных изменений признаков с их динамикой в течение нерестового хода и возрастными изменениями показал неоднозначность изменчивости по этим трем векторам. Отсюда причиной изменений морфологической структуры сельдей за 50-летний период могли быть: либо нарушения онтогенеза, вызванные изменениями среды обитания, в частности потеплением климата, либо трансформации систематической структуры дунайского стада сельди, поскольку сведения о геномном маркировании, а также морфологической гетерогенности сельдей в течение хода, полученные в настоящей работе, доказывают политипичность *A. pontica*

Ключевые слова: *Alosa pontica*, популяции, морфометрия, Дунай.

Morphological Structures of the Pontic Shad *Alosa pontica* s. l. (Clupeiformes, Alosiinae) Populations of Danube and its Modifications During the 50 Years Period. Mezhzherin S. V., Fedorenko L. V. — It is shown that the body size as well as proportions of the body, head and fins of Danube populations of Pontic shad *Alosa pontica* have undergone changes in the past 50 years, which are corresponding with augmentation of fish dimensions and also with trends towards increasing values of indices and elements of meristical characters. A comparative analysis of the direction and degree of the revealed changes of the morphological characters with their dynamics during the spawning season and age changes shows the ambiguity of the variability confined to these three vectors. So the changes of morphological structure of the shad for the last 50-year term could be either ontogenetic transformations caused by the changes of environment, particularly due to climate warming, or transformation of the systematic structure of the Danube population of shad, as far as gene marking and morphological heterogeneity of the shad during the spawning season, as revealed in this study, prove the polytypic character of *A. pontica*.

Key words: *Alosa pontica*, populations, morphological variation, Danube.

Введение

Пузанковые сельди Азово-Черноморья всегда были объектом интереса не только ихтиологов, отслеживающих динамику численности, состояние ресурсов и биологическую структуру стад этих ценных проходных рыб, но и ученых, занимающихся вопросами изменчивости и систематики. В результате черноморско-азовская сельдь — это один из немногих видов рыб украинской фауны, детальное описание особенностей морфологии и биологической структуры популяций которого охватывает более чем 50-летний период. Подробные сведения о морфологической структуре черноморско-азовской сельди *Alosa pontica*, в частности самой многочисленной в реках Украины дунайской формы, относятся к периоду 1946–1951 гг., когда экспедиция Института гидробиологии АН УССР, возглавляемая В. И. Владимировым, провела комплексное изучение этого стада. Исследования, затрагивающие вопросы биологической, морфологической и систематической структуры

дунайской сельди, были выполнены П. И. Павловым и нашли отражение в серии публикаций (1953 а, б, 1959 а, б, 1980). Последующие работы относительно дунайской сельди других ихтиологов (Кукурадзе, 1964; Мороз, 1969; Сердюк, 1979; Бушуев, 1996) уже не затрагивали морфологическую структуру популяций, а только биологическую: размерно-весовые показатели, соотношение полов и возраст рыб, пришедших на нерест. Поэтому материалы П. И. Павлова по морфологии популяций черноморско-азовской сельди остаются эталоном, от которого необходимо отталкиваться в исследованиях структуры стад этого вида. За последние 10 лет в биологической структуре сельдей Дуная произошли существенные изменения (Федоренко, 2005; Межжерин, Федоренко, 2005 б): резко возросли длина и особенно масса тела, соотношение полов сдвинулось в сторону самок, увеличилось количество быстро созревающих рыб. В связи с этим особую актуальность получает исследование морфологической структуры. Следует отметить, что в отличие от биологических параметров, изменчивость которых во многом «адаптивна», так как связана с особенностями среды обитания вида, данные изменения морфологических признаков, пусть и косвенно, являются свидетельством трансформации генетической структуры.

Известно, что главной составляющей дифференциации черноморско-азовской сельди является не столько распределение по разным нерестовым бассейнам, сколько разделение в течение нерестового хода (Световидов, 1952; Павлов, 1953 б, 1959 а; Расс, 1971), когда вначале (в марте–апреле) приходит раса ранневесенних крупных холодолюбивых сельдей, созревающих в 3–4 года, но обладающих высокой скоростью роста, а затем и поздневесенняя («майка») — мелкая тугорослая теплолюбивая форма, достигающая половой зрелости в 2–3 года. Эта тенденция дифференциации сельдей на ранне- и поздневесеннюю расы наблюдается не только в Дунае, но и на Дону, и в Днепре, хотя в последнем есть своя специфика (Павлов, 1959 а), связанная с разделением местных сельдей на много- и малотычинковых. В этой связи возникает вопрос: имеются ли устойчивые морфологические отличия между ранне- и поздневесенними расами сельди, ответ на который до сих пор не получен, поскольку в предыдущих исследованиях этот аспект изменчивости сельдей не рассматривался вообще. Однако в свете генетических данных, доказывающих таксономическую неоднородность черноморско-азовской сельди (Межжерин, Федоренко, 2005 а, 2006), проведение такого рода анализа становится весьма актуальным.

Материал и методы

Основой исследования послужили рендомизированные выборки сельдей, собранные в 2003–2004 гг. в течение всего нерестового хода с марта по июнь. Отдельные выборки группировались подекадно. В 2003 г. проанализировано 456 особей, собранных в 9 выборок и представляющих нерестовый ход с III декады марта по II декаду июня включительно, а в 2004 г. изучена изменчивость 545 рыб (10 выборок, взятых со II декады марта по II декаду июня).

Набор морфологических признаков максимально унифицирован с исследованиями П. И. Павлова (1953 а, 1959 а), который анализировал 26 пластических признаков, преобразованных в 10 индексов, отражающих пропорции туловища, 8 индексов плавников и 7 индексов головы. Поскольку в предыдущих исследованиях половую принадлежность рыб не принимали во внимание, то и мы этот фактор изменчивости не учитывали. Для первых двух групп признаков индексацию проводили, как и П. И. Павлов (1953 а, 1959 а), по отношению к длине тела, взятой по Смуту (CL), а для третьей плеяды — к общей длине головы. Набор точек на теле рыбы, по которым проводили измерения, был стандартным (Правдин, 1966).

Статистическая обработка данных осуществлена с помощью пакета Statistica 5.

Результаты

Динамика в течение нерестового хода. Сопоставление средних значений индексов тела, головы и плавников у рыб в период рунного хода, когда массово идет крупная сельдь, со значениями этих показателей у мелких сельдей вторичного майского подъема уловов показывает, что по 15 индексам из 25 (табл. 1) между этими двумя выборками наблюдаются высокодостоверные различия ($p < 0,001$), причем в 10 случаях из 15 у мелких сельдей происходит увеличение индексов, а это значит, что в течение сезона у рыб, приходящих в Дунай на нерест, существенно изменяются пропорции тела. Мелкие рыбы поздневесеннего прихода по сравнению с ранневесенней крупной сельдью характеризуются тенденцией увеличения индексов, отражающих форму туловища. У них явно больше высота тела, антедорсальное и постдорсальное расстояние, длиннее хвостовой стебель, хотя меньше постдорсальное расстояние и короче расстояние между брюшным и анальным плавниками. Кроме того, у

«майки» за счет увеличения длины грудного, брюшного, верхней и нижней лопастей хвостового, а также высоты анального и спинного плавников больше плавники. Направленность различий в пропорциях головы ранне- и поздневе-сенних рыб неоднозначна: у майской сельди длиннее голова, рыло и верхняя челюсть, но меньше высота головы, заглазничное расстояние и ширина лба.

Таким образом, две расы сельди существенно различаются по пропорциям тела и головы, а также степени «оперенности». Причем по мере нерестового хода имеет место тенденция нарастания значений индексов, что и подтверждает специально проведенный корреляционный анализ рангов, доказывающий связь между порядком прихода рыбы на нерест и изменчивостью пропорций тела, головы и плавников (табл. 1, рис. 1, 2). В результате установлено, что по 19 индексам из 25 имеют место высокодостоверные значения показателя корреляции рангов ($p < 0,001$). Причем в 15 случаях сопряженность имела положительные

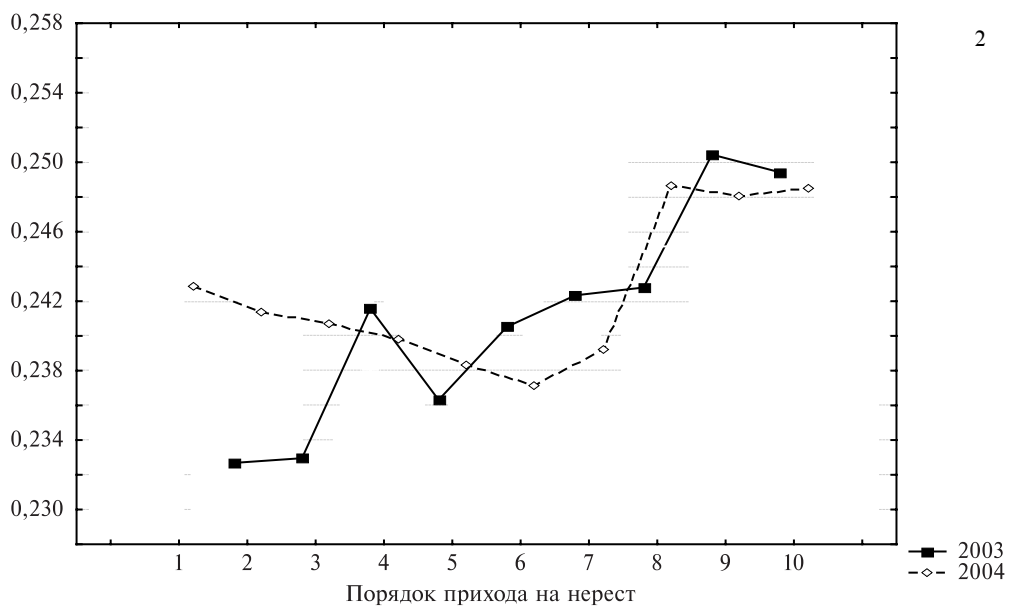
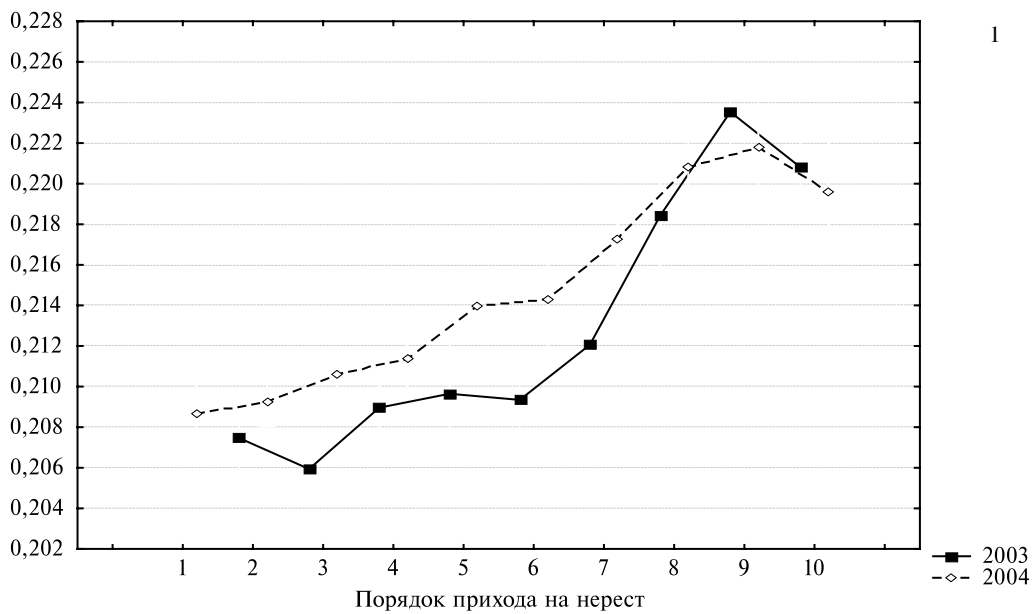
Таблица 1. Средний возраст, длина тела, значения индексов (%) и их стандартная ошибка, а также степень сопряженности признаков с порядком прихода сельди на нерест (2003–2004 гг.), рассчитанная по ранговому показателю связи Спирмэна (k)

Table 1. Mean age, body length and value of indexes (%) and their standard error, and also a degree of an interlinking of the characters with the order of arrival of a shads on spawning (2003–2004), designed on a Spirmens (k) parameter of correlation of ranks

Индекс	Рунный ход (n = 428)	«Майка» (n = 398)	t-критерий	k (n = 1006)
Возраст, лет	3,87 ± 0,035	3,11 ± 0,035	15,2	-0,47***
CL, мм	305,1 ± 1,03	267,7 ± 1,64	19,27	-0,60***
1	23,9 ± 0,05	24,6 ± 0,07	-8,1***	0,30***
2	7,3 ± 0,02	7,6 ± 0,02	-10,6***	0,39***
3	44,2 ± 0,06	44,7 ± 0,07	-5,4***	0,22***
4	39,8 ± 0,06	39,3 ± 0,06	5,9***	-0,19***
5	46,2 ± 0,05	46,9 ± 0,07	-8,1***	0,30***
6	69,6 ± 0,07	69,7 ± 0,07	-1,0	0,07*
7	25,0 ± 0,04	25,4 ± 0,05	-6,2***	0,20***
8	24,9 ± 0,05	24,7 ± 0,06	2,6**	-0,01
9	11,9 ± 0,04	12,5 ± 0,04	-10,6***	0,24***
10	12,9 ± 0,03	13,0 ± 0,04	-2,0*	0,05
11	10,4 ± 0,02	10,8 ± 0,03	-11,1***	0,29***
12	15,3 ± 0,04	15,2 ± 0,04	1,8	-0,10**
13	6,2 ± 0,02	6,4 ± 0,02	-7,1***	0,25***
14	13,0 ± 0,02	13,5 ± 0,03	-13,9***	0,36***
15	8,4 ± 0,02	8,7 ± 0,02	-10,6***	0,25***
16	18,3 ± 0,05	19,0 ± 0,06	-9,0***	0,17***
17	20,7 ± 0,04	21,5 ± 0,05	-12,5***	0,33***
18	20,9 ± 0,03	21,9 ± 0,04	-20,0***	0,63***
19	78,8 ± 0,14	78,1 ± 0,13	3,7***	-0,13***
20	26,4 ± 0,05	26,7 ± 0,05	-4,2***	0,12***
21	18,3 ± 0,04	18,2 ± 0,05	1,6	-0,04
22	60,5 ± 0,09	59,9 ± 0,09	4,7***	-0,21***
23	48,1 ± 0,10	49,1 ± 0,09	-7,4***	0,21***
24	58,5 ± 0,11	58,4 ± 0,10	0,7	-0,09**
25	21,5 ± 0,12	20,0 ± 0,11	9,2***	-0,37***

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

Примечание. Здесь и в табл. 2 и 3: 1 — наибольшая высота тела; 2 — наименьшая высота; 3 — антедорсальное расстояние; 4 — постдорсальное; 5 — антевентральное; 6 — антеанальное; 7 — между P и V; 8 — между V и A; 9 — длина хвостового стебля; 10 — основание D; 11 — высота D; 12 — основание A; 13 — высота A; 14 — длина P; 15 — длина V; 16 — длина верхней лопасти C; 17 — длина нижней лопасти C; 18 — длина головы; 19 — высота головы; 20 — длина рыла; 21 — диаметр глаза; 22 — заглазничное пространство; 23 — длина верхней челюсти; 24 — длина нижней челюсти; 25 — толщина лба. Обозначения плавников (Правдин, 1966).



Ось абсцисс — порядковый номер декады; ось ординат — значение индекса.

Рис. 1. Изменение относительной высоты тела у сельдей в течение нерестового хода (1 — II декада марта; 10 — II декада июня).

Fig. 1. Change of relative body height of shads during a spawning migration (1 — the II decade of March; 10 — the II decade of June).

Рис. 2. Изменение относительной длины головы у сельдей в течение нерестового хода.

Fig. 2. Changes of relative head length of shads during the spawning migration.

значения и только в 4 — отрицательные. Исключение составляет постдорсальная длина, а также три индекса головы (высоты, заглазничного расстояния и ширины лба). Такой характер корреляций означает, что с марта по июнь на нерест прибывают все более мелкие особи, у которых увеличивается высота туловища, удлиняется его передняя часть, голова, рыло и верхняя челюсть, возрастают

размеры плавников. Вместе с тем у них укорачивается задняя часть тела, становится уже лоб и ниже голова.

Возникает вопрос о природе дифференциации ранне- и поздневесенних стад. Во-первых, поскольку по мере нерестового хода подходят рыбы младших возрастов и соответственно меньшего размера (табл. 1), то весьма вероятно, что изменения пропорций связаны с особенностями аллометрического роста сельдей. Во-вторых, очень возможно, что ранне- и поздневесенние сельди — это не просто подходы разновозрастной рыбы, а генетически разнокачественные группировки, о чем свидетельствуют и различия в частотах полиморфных локусов, выявленные в течение нерестового хода дунайской сельди (Межжерин, Федоренко, 2005 а).

Первое предположение легко проверить с помощью аллометрического исследования рыб, взятых в пределах одного подхода. В данном случае целесообразнее использовать период рунного хода, когда встречаются 2–6-летние рыбы, размах изменчивости размеров которых (рис. 3) вполне сопоставим с таковым в пределах нерестового хода (рис. 4). Непосредственное сопоставление средних значений индексов трехгодовиков с группой 5–6-летних рыб показал, что в 14 случаях имеют место высокодостоверные различия ($p < 0,001$). Причем направленность возрастных изменений строго зависит от того, с какого отдела тела взяты промеры. Так, индексы, отражающие пропорции туловища у 5–6-летних рыб по сравнению с 3-летними, имеют явную тенденцию к увеличению, тогда как относительные размеры плавников и индексы головы, наоборот — к уменьшению (табл. 2). Корреляционный анализ подтвердил, что в 6 случаях изменения значения индексов связаны положительно ($p < 0,001$) с увеличением возраста и соответственно размеров. Так, по мере увеличения возраста у 2–6-летних рыб происходит уменьшение длины и высоты головы, длины грудного плавника, диаметра глаза, длины верхней и нижней челюстей. Менее достоверные корреляции ($p < 0,01$) проявляются между индексами, положительно связанными с увеличением размеров тела (антеанальное расстояние, расстояние V–A, длина спинного плавника). Сопоставляя тенденции изменения индексов тела у сельдей в зависимости от возраста и течения нерестового хода, можно

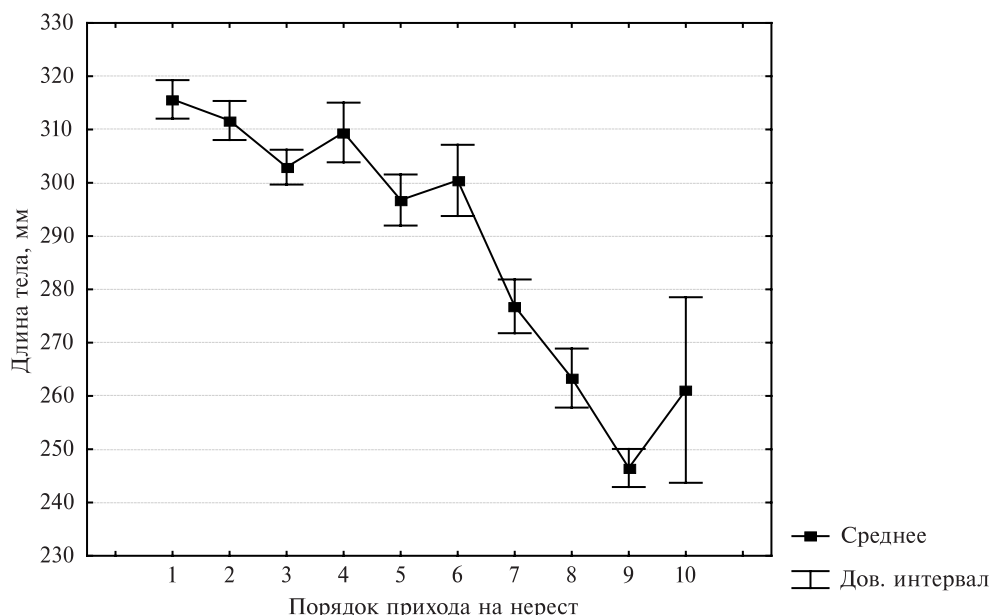


Рис. 3. Изменение средней длины тела у сельдей по мере нерестового хода (2003–2004 гг.).
Fig. 3. Change of average body length of shads during the spawning migration (2003–2004).

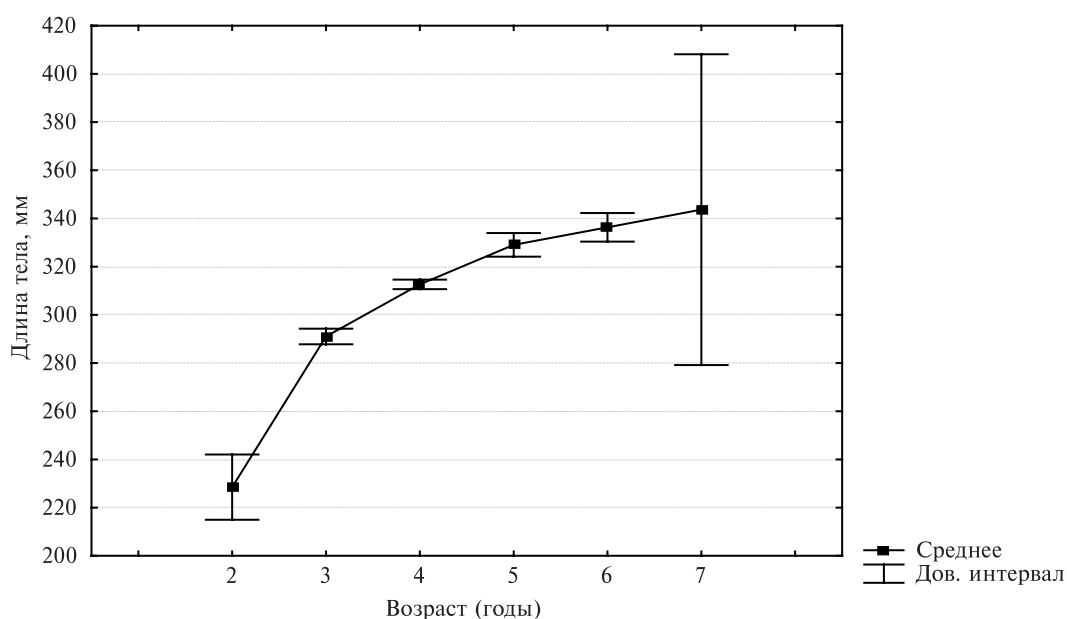


Рис. 4. Средняя длина рыб разного возраста в период рунного хода.
Fig. 4. Average length of fishes of different age during the mass spawning migration.

Таблица 2. Среднее значение индексов и их стандартная ошибка у сельдей разного возраста в период рунного хода, а также их коррелятивные изменения, подтвержденные показателем корреляции рангов Спирмэна (k)

Table 2. Average values of indexes and their standard error for shads with different age during the period of mass spawning migration, and their correlative changes confirmed with the Spirmens (k) parameter of correlation of ranks

Индекс	3 года (n = 112)	4 года (n = 262)	5-6 лет (n = 47)	t-критерий	k (n = 428)
1	23,79 ± 0,09	23,81 ± 0,07	24,23 ± 0,16	-3,81***	0,63***
2	7,31 ± 0,03	7,26 ± 0,02	7,36 ± 0,05	-1,42	0,08
3	44,19 ± 0,11	44,17 ± 0,08	44,35 ± 0,18	-1,18	-0,01
4	39,72 ± 0,12	39,76 ± 0,08	39,80 ± 0,15	-0,58	0,04
5	46,22 ± 0,10	46,20 ± 0,06	46,32 ± 0,14	-0,83	0,04
6	69,49 ± 0,13	69,64 ± 0,09	69,98 ± 0,20	-3,12***	0,02
7	24,97 ± 0,08	24,99 ± 0,05	25,33 ± 0,10	-3,56***	0,12**
8	24,76 ± 0,09	24,86 ± 0,07	25,43 ± 0,15	-5,74***	0,10*
9	11,97 ± 0,07	11,91 ± 0,05	12,06 ± 0,09	-1,05	0,14**
10	12,77 ± 0,07	13,02 ± 0,04	12,97 ± 0,10	-2,58**	0,01
11	10,44 ± 0,05	10,38 ± 0,03	10,30 ± 0,06	2,38*	0,13**
12	15,33 ± 0,09	15,32 ± 0,05	15,30 ± 0,11	0,30	-0,08
13	6,27 ± 0,04	6,17 ± 0,02	6,07 ± 0,06	4,64***	-0,04
14	13,10 ± 0,05	12,95 ± 0,03	12,90 ± 0,07	3,54***	-0,16***
15	8,50 ± 0,04	8,36 ± 0,03	8,35 ± 0,05	3,31***	-0,15***
16	18,35 ± 0,10	18,38 ± 0,06	17,92 ± 0,13	3,80***	-0,13**
17	20,77 ± 0,08	20,76 ± 0,05	20,49 ± 0,10	2,93**	-0,06
18	21,01 ± 0,05	20,88 ± 0,04	20,76 ± 0,07	3,87***	-0,09
19	78,59 ± 0,27	79,00 ± 0,17	78,9 ± 0,47	-0,50	-0,16***
20	26,48 ± 0,10	26,35 ± 0,06	26,55 ± 0,15	-0,35	0,07
21	18,79 ± 0,08	18,22 ± 0,05	17,7 ± 0,09	9,27***	-0,07
22	60,29 ± 0,19	60,47 ± 0,12	60,8 ± 0,26	-1,66	-0,37***
23	48,78 ± 0,18	48,0 ± 0,12	47,2 ± 0,27	4,86***	0,07
24	59,44 ± 0,20	58,34 ± 0,13	57,5 ± 0,31	5,32***	-0,26***
25	22,03 ± 0,27	21,42 ± 0,15	20,5 ± 0,25	4,19***	-0,30***

отметить, что направлены одинаково они только по 5 индексам, в 15 случаях эти изменения независимы (т. е. имеют место в одном случае и не проявляются в другом) и в 5 случаях альтернативны — разнонаправлены. При этом средняя степень корреляции изменения индексов с возрастом ($k = 0,12$) почти в 2 раза ниже, чем со средними значениями индексов в выборках по мере нерестового хода ($k = 0,22$). Таким образом, можно утверждать, что степень и направленность изменений индексов тела, головы и плавников у рыб разного возраста в течение нерестового хода принципиально отличаются, что может рассматриваться как доказательство реальности существования двух морфологических рас сельди, приходящих на нерест одна в марте—апреле, а вторая — в мае—июне.

Сравнение за 50 лет. Между выборками сельдей, промеренными в 1951 и 2003–2004 гг. по 20 индексам из 25, выявлены высокодостоверные ($p < 0,001$) и год от года устойчивые различия (табл. 3). Такой уровень дифференциации вполне сопоставим с таковой ранне- и поздневесенних рас сельди и существенно превышает различия между возрастными группами. При этом значения индексов, несмотря на укрупнение размеров рыбы, в 13 случаях из 20 увеличились и только в 7 уменьшились. Так, у более крупных сельдей начала XXI в. пропорции тела изменились следующим образом: увеличились высота туловища, антедорсальное расстояние и расстояние между брюшным и грудным плавниками, уменьшились пост- и антивентральное расстояния, длина хвостового стебля. Тенденция нарастания значений индексов по плавникам выглядела очевидней, хотя все же была не очень однозначной: увеличились длина спинного, брюшного, верхней и нижней лопастей хвостового и высота анального плавников; в то же время уменьшились высота спинного и длина грудного плавников. Особенно значительные изменения произошли в пропорциях. Несмотря

Таблица 3. Средние значения индексов тела и их стандартная ошибка у сельдей в 1951 и 2003–2004 гг.
Table 3. Average values of body indexes and their standard error for shads in 1951 and 2003–2004

Индекс	M ± m			t-критерий	
	1951 (n = 70)	2003 (n = 456)	2004 (n = 545)	1951–2003	1951–2004
1	23,5 ± 0,1	24,1 ± 0,06	24,2 ± 0,05	-4,97	-5,57
2	6,9 ± 0,06	7,4 ± 0,02	7,5 ± 0,02	-8,31	-9,77
3	43,9 ± 0,1	44,4 ± 0,07	44,4 ± 0,05	-4,18	-4,01
4	40,4 ± 0,14	39,6 ± 0,06	39,5 ± 0,06	5,00	5,70
5	47,0 ± 0,12	46,2 ± 0,06	46,8 ± 0,05	5,81	1,39
6	68,4 ± 0,12	69,4 ± 0,07	69,9 ± 0,06	-7,32	-10,94
7	25,3 ± 0,1	25,0 ± 0,05	25,4 ± 0,04	2,65	-0,74
8	23,0 ± 0,13	24,5 ± 0,06	25,1 ± 0,05	-10,69	-15,32
9	13,2 ± 0,09	12,3 ± 0,04	12,1 ± 0,03	9,70	11,88
10	12,2 ± 0,1	13,0 ± 0,03	13,0 ± 0,03	-7,82	-8,14
11	11,8 ± 0,08	10,6 ± 0,03	10,5 ± 0,02	13,60	15,78
12	15,2 ± 0,09	15,3 ± 0,04	15,2 ± 0,04	-1,24	-0,42
13	5,1 ± 0,07	6,2 ± 0,02	6,3 ± 0,02	-16,53	-17,59
14	13,5 ± 0,08	13,2 ± 0,03	13,3 ± 0,03	3,42	2,18
15	8,4 ± 0,06	8,6 ± 0,02	8,5 ± 0,02	-3,32	-2,55
16	17,5 ± 0,09	18,8 ± 0,06	18,4 ± 0,04	-12,60	-8,69
17	18,3 ± 0,1	21,1 ± 0,05	21,0 ± 0,04	-25,11	-25,12
18	22,4 ± 0,09	21,3 ± 0,04	21,4 ± 0,03	11,05	10,00
19	70,8 ± 0,2	78,7 ± 0,14	78,4 ± 0,12	-32,64	-32,65
20	26,6 ± 0,15	26,5 ± 0,05	26,7 ± 0,05	0,61	-0,28
21	21,2 ± 0,16	18,4 ± 0,04	18,2 ± 0,04	16,57	18,24
22	53,9 ± 0,1	60,7 ± 0,10	59,8 ± 0,08	-49,15	-45,82
23	44,4 ± 0,17	49,0 ± 0,09	48,2 ± 0,08	-23,67	-20,03
24	58,7 ± 0,15	59,4 ± 0,10	57,6 ± 0,08	-3,95	6,09
25	18,1 ± 1,13	22,7 ± 0,10	19,1 ± 0,05	-4,00	-0,91

на то что уменьшилась длина головы и диаметр глаза, увеличились высота головы, заглазничное расстояние и размеры верхней челюсти.

За последние 50 лет произошли явные изменения морфологической структуры сельдей, которые наряду с общим укрупнением сказались на изменениях ряда пропорций тела. Причем характер изменений морфологической структуры у сельдей не подчиняется строго аллометрическим закономерностям — изменениям пропорций тела по мере увеличения их абсолютных размеров. Так, только 8 индексов за последние 50 лет изменились в соответствии с тенденциями возрастных трансформаций, три индекса проявили альтернативные тенденции и 14 вели себя независимо.

Общие тенденции изменчивости всей совокупности индексов можно оценить с помощью метода главных компонент, который позволит сопоставить не только трансформацию морфологических признаков за 50-летний период, но и характер изменений пластики тела рыб в течение нерестового хода. С этой целью в анализ включены материалы П. И. Павлова по морфометрии всех стад черноморско-азовской сельди *A. pontica*, а также двух выборок керченской сельди *A. maeotica*. В результате установлено, что черноморско-азовская сельдь 50-х гг. разных бассейнов по морфологическим признакам сходна и четко отличается по первой компоненте от выборок 2003–2004 гг., а по второй — от керченской сельди (рис. 5). При этом гетерогенность в течение нерестового хода также проявляется, но вектором дифференциации в этом случае становится, как и при сравнениях *A. pontica* — *A. maeotica*, вторая компонента, что еще раз подтверждает возможную таксономическую неоднородность сельди, проявляющуюся в течение нерестового хода.

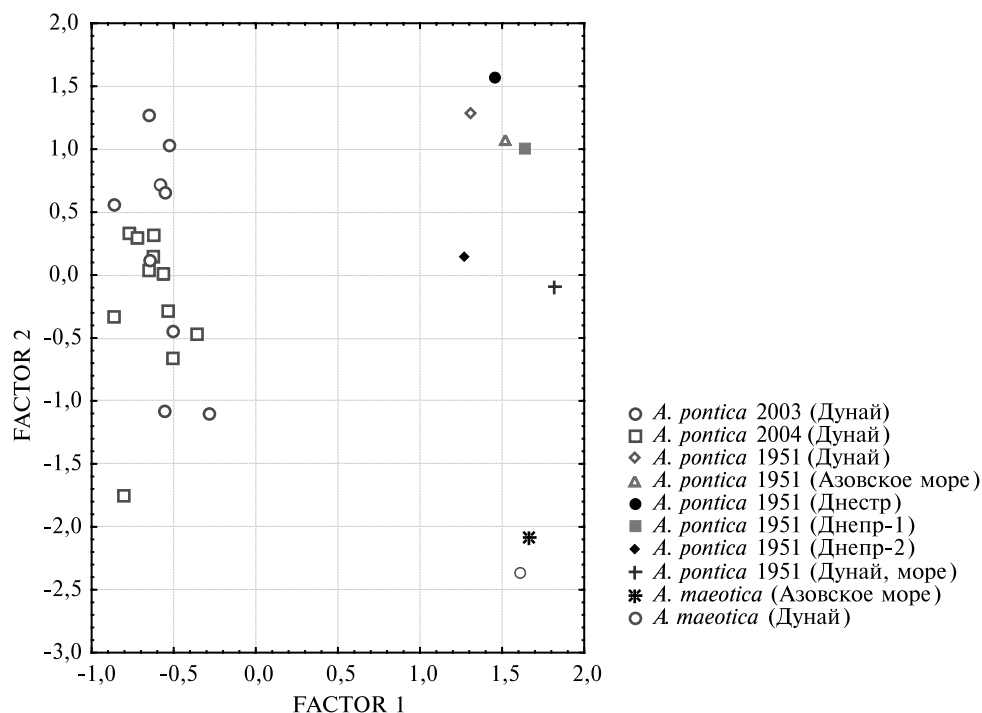


Рис. 5. Распределение выборок сельдей в пространстве главных компонент, полученных при анализе изменчивости 25 морфометрических индексов тела.

Fig. 5. Allocation samples of shad in the space of main component, obtained from variability analysis of 25 morphometric indexes.

Обсуждение

Как было установлено (Федоренко, 2005; Межжерин, Федоренко, 2005 б), за последние 50 лет произошли существенные изменения размеров дунайской сельди. Если в 1946–1953 гг. средняя за период длина, оцененная в каждом случае по всему периоду хода составила 26,4 мм, то в 2003–2005 гг. она была уже на уровне 28,8–29,2 мм, т. е. сдвинулась соответственно различиям в возрасте сельди на один год. При этом изменений возрастной структуры стада не произошло: как и раньше, средний возраст сельдей, приходящих на нерест, составлял примерно 3,5 года и доминировали в уловах 3–4-летние рыбы (Федоренко, 2005), а это означает, что за этот период произошло увеличение темпа роста дунайской сельди, что вполне могло сказаться на изменчивости пропорций тела рыб. Действительно, за этот период в стаде сельдей Дуная произошли трансформации пластики туловища и пропорций головы и плавников, причем направленность и степень этих изменений не совпадают ни с характером изменчивости телосложения у рыб разного возраста, ни с динамикой пропорций тела в течение нерестового хода. Причем в двух последних случаях изменения отдельных признаков также не коррелируют между собой, так как большей частью проявляются разнонаправленно. Таким образом, при анализе изменчивости промеров тела по трем векторам (возрасту, течению нерестового хода и в ряде поколений) обнаружены в высшей степени достоверные, но разновекторизированные изменения. Из этого факта следует, что обнаруженные изменения пропорций рыб за последние 50 лет нельзя объяснить ни особенностями аллометрического роста, ни нарушениями структуры стада, т. е. явным сдвигом численности в сторону ранне- или позднерестящихся рас.

Так в чем же причины выявленной тенденции? При попытке сформулировать конструктивный ответ на этот вопрос необходимо прежде всего исключить методические ошибки, связанные как с различными способами снятия промеров, которые могли привести к такого рода «изменениям», так и с неполнотой данных по морфометрии, приведенных П. И. Павловым, поскольку объемы использованных им выборок не столь велики, чтобы охватывать, как в нашем исследовании, весь период хода.

Необходимо подчеркнуть, что эффект «чужой руки» изначально учитывался, поскольку исследование планировалось как сравнительное. Сейчас можно утверждать, что измерение некоторых структур головы (в частности ширины лба и нижней челюсти) действительно могло быть субъективным и отличаться от измерений, приведенных для рыб середины XX ст., однако полученные промеры тела и плавников являются надежными и воспроизводимыми. Поэтому при исключении индексов головы из анализа вывод об изменении структуры стада остается обоснованным. Также следует обратить внимание и на то обстоятельство, что изменения в ряду поколений произошли и по тем немногим признакам, которые остаются в течение нерестового хода стабильными (антеанальное расстояние, длина спинного плавника и диаметр глаза).

Подтверждение того, что между сельдями середины XX и начала XXI в. имеют место морфологические различия, дает также анализ меристических признаков (табл. 4), которые, как известно, практически не изменяются в постнатальном онтогенезе и, как показал специальный анализ, мало меняются в течение нерестового хода. Так, у сельдей за последние 50 лет увеличилось количество ветвистых лучей в анальном и спинном плавниках, брюшных шипиков и позвонков; уменьшилось количество лучей в грудном, но осталось неизменным в очень консервативном брюшном плавнике. Обращает на себя внимание уменьшение количества неветвистых лучей в анальном плавнике. По П. И. Павлову,

Таблица 4. Средние значения меристических признаков у сельдей в 1951, 2003, 2004 гг.
Table 4. Average values of meristic characters for shads in 1951, 2003, 2004

Признак	1951		2003		2004	
	n	M ± m	n	M ± m	n	M ± m
Количество ветвистых лучей в D	124	13,3 ± 0,06	456	13,5 ± 0,03	545	13,55 ± 0,03
P	116	14,9 ± 0,04	—	—	545	13,96 ± 0,02
V	121	7,99 ± 0,01	—	—	545	8,00
A	124	17,5 ± 0,08	445	18,0 ± 0,04	545	17,92 ± 0,03
Количество брюшных шипиков	119	33,4 ± 0,09	—	—	545	34,11 ± 0,05
Количество позвонков	295	51,2 ± 0,05	—	—	117	51,52 ± 0,08

у дунайской сельди встречаются исключительно 3 луча, тогда как в выборке 2004 г. около 20% рыб имели 2 луча. Таким образом, все приведенные выше обстоятельства дают основание считать, что за приблизительно 15 поколений в морфологической структуре черноморско-азовской сельди, заходящей на нерест в Дунай, произошли изменения, которые можно охарактеризовать следующими ключевыми обстоятельствами. Во-первых, изменения нельзя объяснить ни аллометрическими преобразованиями, связанными с укрупнением сельдей, ни сдвигом в подходах сезонных рас. Во-вторых, эти изменения обусловлены в основном укрупнениями самой рыбы, увеличениями значений индексов и нарастанием количества элементов в меристических признаках.

При рассмотрении данного феномена возможны два подхода, объясняющие сдвиг в морфологии сельдей в нескольких поколениях. Первый — онтогенетический, при котором изменения морфологических признаков объясняются различными модификациями развития, вызванными нарушением среды обитания, в частности, возможно, потеплением. При этом обращает на себя внимание, что параллельно увеличению размеров тела имела место тенденция увеличения значений индексов, тогда как должно быть, наоборот, их уменьшение. Как показал анализ возрастных изменений, а также по ходу нереста увеличение индексов свойственно относительно мелким и ранневозрастным рыбам. А это значит, что с учетом сдвига возрастной структуры в сторону двух-летних ранозревающих особей (Межжерин, Федоренко, 2005) наблюдаемые изменения могут трактоваться как случай акселерации — ускорения роста и созревания при сохранении некоторых ювенальных черт.

Второй подход основан на возможном изменении видовой структуры стада. Это следует из недавно полученных данных (Межжерин, Федоренко, 2006), свидетельствующих, что в Дунай на нерест заходит, по меньшей мере, 3 вида, которых ранее считали экологическими формами *A. pontica*. Как оказалось, между ними существует морфологический хиатус, касающийся пропорций тела, головы и размеров плавников, а потому изменения в соотношениях этих видов неизбежно приведут к изменению морфологической структуры этого видового сообщества. Можно предположить, что оба фактора внесли каждый свой вклад в сдвиг морфологической структуры сообщества.

Заключение

Проведенный анализ морфологической изменчивости сельдей по трем векторам (в течение нерестового хода, по возрасту, в ряду поколений) дал два принципиально важных результата.

Во-первых, установлено, что ранне- и поздневесенние расы сельди отличаются по ряду индексов, отражающих как общие пропорции тела, так плавников и головы. Причем эти различия не укладываются в возрастные изменения, которые наблюдаются в диапазоне от 2 до 6 лет. Это доказывает, что в разные сроки

на нерест приходят сельди, отличающиеся не только скоростью роста, размерами и возрастом, но и своей морфологической структурой, что дает основание для предположения об их разном систематическом статусе.

Во-вторых, за последние 15 поколений в структуре популяций дунайской сельди произошли существенные изменения, связанные с изменениями биологических и морфологических показателей. Причем последние однозначно не связаны ни с увеличением скорости роста, ни с очевидными сдвигами в нерестовом ходе, которые могли быть вызваны сменой доминирования одной из нерестовых рас.

- Бушув С. Г.* Современные данные о состоянии нерестового стада дунайской сельди, *Alosa kessleri pontica* Eichw., в 1994–95 годах // Тр. ЮГНИРО. — Керчь : ЮГНИРО, 1996. — С. 254–258.
- Кукурадзе А. М.* Особенности нерестового хода дунайской сельди *Caspialosa caspia nordmann* (Antipa) в 1961 г. // Вопр. ихтиологии. — 1964. — 4, вып. 1. — С. 387–388.
- Межжерин С. В., Федоренко Л. В.* Генетическая структура нерестового стада дунайской сельди *Alosa pontica* Eichwaldt 1838 (Clupeiformes, Alosiinae) // Цитология и генетика. — 2005 а. — 39, № 5. — С. 35–40.
- Межжерин С. В., Федоренко Л. В.* О возможной депрессии дунайского стада черноморско-азовской сельди *Alosa pontica* (Eichwald, 1838) // Доп. НАН України. — 2005 б. — № 12. — С. 160–167.
- Межжерин С. В., Федоренко Л. В.* Генетические и морфологические доказательства таксономической неоднородности черноморско-азовской сельди (*Alosa pontica* (Eichwaldt, 1838) и пузанка (*A. caspia nordmanni* (Antipa, 1904) Дуная // Доп. НАН України. — 2006. — № 6. — С. 160–165.
- Мороз В. Н.* Характеристика нерестового стада дунайской сельди *Alosa kessleri pontica* Eichw. в 1963–1967 гг. // Вопр. ихтиологии. — 1969. — 9, вып. 4. — С. 640–650.
- Павлов П. И.* Систематическое положение дунайской сельди // Тр. Ин-та гидробиол. АН УССР. — 1953 а. — № 28. — С. 9–29.
- Павлов П. И.* Биологическая и промысловая характеристика нерестового стада дунайской сельди // Тр. Ин-та гидробиол. АН УССР. — 1953 б. — № 28. — С. 118–173.
- Павлов П. Й.* Оселедцьові роду *Alosa* північно-західної частини Чорного моря. — К. : Вид-во АН УРСР, 1959 а. — 252 с.
- Павлов П. Й.* Про диференціацію виду азовсько-чорноморських оселедців та їх спорідненість з оселедцями Каспійського моря // Вісн. АН УРСР. — 1959 б. — № 3. — С. 57–68.
- Павлов П. Й.* Личинкохордові (асцидії, апендикулярії), безчерепні (головохордові), хребетні (круглороті, хрящові риби, кісткові риби — осетрові, оселедцеві, анчоусові, лососеві, харіусові, шукові, умброві). — К. : Наук. думка, 1980. — 349 с. — (Фауна України. Риби; Т. 8, вип. 1).
- Правдин И. Ф.* Руководство по изучению рыб. — М. : Пищепромиздат, 1966. — 375 с.
- Расс Т. С.* Семейство Сельдевые (Clupeidae) // Жизнь животных. — М. : Просвещение, 1971. — Т. 4, ч. 1. — С. 124–154.
- Световидов А. Н.* Сельдевые (Clupeidae). — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1952. — 331 с. — (Фауна СССР. Рыбы; Т. 2, вып. 1).
- Сердюк А. В.* Дунайская сельдь // Сырьевые ресурсы Черного моря. — М. : Пищ. пром-сть, 1979. — С. 215–223.
- Федоренко Л. В.* Биологическая характеристика нерестового стада черноморско-азовской сельди *Alosa pontica* Дуная по результатам исследований в 2003–2004 гг. // Природничий альманах. Біол. науки. — Херсон, 2005. — Вып. 6. — С. 191–200.