

ПРИКАСПИЙСКИЙ ИНСТИТУТ БИОЛОГИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ
ДАГЕСТАНСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ

НАУК

ЧЕЧЕНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

На правах рукописи

УДК 597. 554. 3 (262. 81)

ДЖАБРАИЛОВ ЮСУП МОХАМБЕКОВИЧ

МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ АТЕРИНЫ *ATHERINA*
BOYERI CASPIA (EICHWALD, 1838) В СОВРЕМЕННЫХ УСЛОВИЯХ
КАСПИЙСКОГО МОРЯ

03. 02. 06 - Ихтиология

Диссертация

на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:

д.б.н. А.К. Устарбеков

Москва 2014

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3-9
ГЛАВА I. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР.....	10-33
ГЛАВА II. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	33-41
ГЛАВА III. ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ АТЕРИНЫ	42-112
III.1. Изменчивость традиционных счётных признаков	43-50
III.2. Изменчивость традиционных пластических признаков	51-68
III.3. Изменчивость счётных признаков позвоночника.....	68-75
III.4. Изменчивость пластических признаков позвоночника	75-78
III.5. Изменчивость краниологических признаков	78-85
III.6. Многомерный анализ морфологической изменчивости атерины	85-109
ГЛАВА IV. ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ АТЕРИНЫ.....	110-138
IV.1. Численность размерно-возрастной состав и распределение	110-120
IV.2. Размножение атерины	120-122
IV.3. Питание атерины	123-125
IV.4. Микроструктура пищеварительной системы атерины	125-131
IV.5. Микроструктура печени атерины	131-138
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	139- 140
ВЫВОДЫ	140-141
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	142-166

ВВЕДЕНИЕ

Анализ экологической ситуации, сложившейся в последнее время на Каспии, предусматривает изучение всей цепочки биоценологических структур, обращая внимание на состояние всех звеньев морской биоты. Одним из таких звеньев является планктофаг - атерина, которая может служить модельным видом для выяснения микроэволюционных процессов, проходящих в Каспийском море в связи с глубокими изменениями экологических условий в регионе, в частности, в связи с проникновением в Каспий гребневика - мнемипсиса.

Проведенные ранее исследования (Световидов, 1938; Абдурахманов, 1962; Кулиев, 1989) указывают на значительные различия морфологических признаков рыб из различных районов моря, связанные с изменениями экологических условий. Эти процессы дивергенции, несомненно, связаны, в первую очередь, с изменениями качественного и количественного состава пищи, а также с процессами подъема и опускания уровня моря. Погодные флуктуации, изменения гидрологического режима, вызванного сгонно-нагонными явлениями, повлияли на условия размножения, развития молоди и кормовую базу рыб.

Изменения морфологических показателей атерин являются экологическими корреляциями, которые, в конечном счете, возникли как адаптации к меняющимся экологическим условиям среды обитания.

Изучение остеологических и пластических признаков будет способствовать выяснению характера и уровня микроэволюционных процессов и установлению морфофункционального статуса короткоцикловых рыб в условиях глубоких преобразований экологических условий в Каспийском море.

Каспийское море представляет собой водоем, уникальный по биологическим, прежде всего рыбным, ресурсам. Обособление Каспийского моря и формирование замкнутого водоема со свойственным только ему

элементным составом воды, прекрасные условия для размножения и нагула рыб, привели к появлению здесь ихтиофауны, в составе которой сочетаются уникальные древние виды и вселенцы.

Обогащение вод Каспийского моря происходит за счет проникновения в него более солоноватоводных элементов по Волго-Донскому каналу из Азово-Черноморского бассейна (Касымов, Багиров, 1983).

С давних пор Каспийское море привлекало к себе внимание исследователей. Интерес к Каспию обусловлен тем, что он обладает высокой рыбопродуктивностью, населен ценными промысловыми рыбами (осетровыми, лососевыми, сельдевыми, карповыми и др.).

Несмотря на значительное оскудение рыбных запасов Каспия и значительный масштаб океанического рыболовства, в настоящее время, интерес к Каспию не уменьшился. Этот водоем и теперь обладает огромным запасом кормов и продолжает давать стране большие уловы рыб.

Снижение запасов рыб в Каспийском море, начавшееся в конце прошлого века, вызвано рядом причин, главными из которых являются динамика его уровня, зарегулирование стока Волги и других рек, а также химическое и биологическое загрязнение этого бассейна.

Сохранение биологического разнообразия Каспия в условиях нарастания экологического кризиса, вызванного бессистемной эксплуатацией биоресурсов, разнообразной хозяйственной деятельностью и биологическим загрязнением в связи с инвазией гребневика мнемнопсиса, крайне важно, так как от этого зависит устойчивость экосистем бассейна и, в конечном счете, устойчивое развитие всего прикаспийского региона. Интенсивный промысел, браконьерство, нарушения принципов рационального рыболовства наряду с указанными выше факторами отрицательно влияют на состояние численности промысловых рыб. Запасы этих рыб используются с предельной интенсивностью, причем ряд видов находится в состоянии перелова.

Каспийские высококачественные рыбы, сельди, карповые и осетровые в значительной мере удовлетворяли потребности Российской империи. В 1900 г. уловы на Каспии составляли 300 тыс. т, в том числе осетровые - 29 тыс. т, сельди - 73,6 тыс. т, крупный частик - 76,6 тыс. т, вобла - 119,7 тыс. т. К 1913 г. вылов рыбы на Каспии возрос до 590,3 тыс. т из них 328 тыс. т сельди, крупный частик - 96,2 тыс. т, вобла - 136,6 тыс. т (Иванов, Мажник, 1997).

Происшедшее в последние десятилетия антропогенное вмешательство (гидростроительство, загрязнение, нерациональный промысел и т. д.) привело к глубоким коренным изменениям сложной биогеоценотипической структуре Каспийского моря, с пагубными последствиями для рыбного населения и его кормовой базы. До 50-х годов сельдь, вобла и лещ являлись наиболее массовыми объектами промысла. Килечный промысел до 1935 г. вовсе отсутствовал в статистике, его промысел начал бурно развиваться с конца 40-х годов с разработкой и внедрением лова на электросвет. Промысел килек на Каспии стал доминирующим с начала 1950-х годов, их уловы составляли более 80% от общего вылова рыбы. Максимальные уловы приходились на период с 1965 по 1990 гг., когда они достигали 236,3 – 423,2 тыс. т. в год. В последнее время уловы постоянно снижаются: с 68,7 тыс. т в 2001 г. до 0,3 тыс. т в 2011 г. Причинами сокращения уловов килек, скорее всего, стали существенные изменения в экосистеме пелагиали Каспийского моря, связанные с климатическими флуктуациями, проникновением чужеродных видов и антропогенным воздействием. В последние годы атерина стала прилавливаться в больших количествах, хотя ее уловы не отмечаются промысловой статистикой.

Биологические ресурсы Каспия в предыдущее столетие подверглись значительным изменениям. Важнейшей особенностью гидрологического режима Каспия является значительные колебания его уровня. С 1900 г. по 1977 г. снижение уровня составило более 3 м (отметка -29 м), а с 1978 г. его уровень стал повышаться и в 1995 г. увеличился более чем на 2 м, достиг

отметки –26,6 м. С 1977 г. по 1995 г. акватория Каспия увечилась на 35 тыс. км². В последующие годы средний уровень моря снизился почти на 50 см, достигнув отметки минус 27,2 м в 2001 г, а в настоящее время уровень моря вновь стал повышаться: в 2002 г. на 2 см, в 2003 г. на 4 см, 2004 г. на 8 см, в 2005 г. на 12 см. В данный момент уровень Каспия достиг отметки – 27,0 м. Колебания уровня Каспия оказывают большое влияние на состояние его биологических ресурсов, так его понижение привело к потере нерестилищ рыб и к осолонению Каспия, а его повышение способствовало увеличению нерестовых площадей (Сапожников, 2007).

В 1980 годах в Черное море проник экзотический вселенец гребневик – мнемииопсис *Mnemiopsis leidyi* (Переладов, 1988). В 1989 году его обнаружили в Азовском море. Считается, что в Черное море мнемииопсис попал с балластными водами судов, следовавших из района Чесапикского залива или других районов атлантического побережья Северной Америки. Такие рейсы значительно участились с начала 80-х годов в связи с закупками американского зерна (Виноградов и др., 1989, 1993). В 1997 г. в Одесском заливе был обнаружен другой гребневик *Beroe ovata*. Берое – типичный стенофаг, основную пищу которого составляют желетелые организмы – сальпы и другие гребневики, в том числе мнемииопсис. В настоящее время *Beroe ovate* стал регулятором численности мнемииопсиса в Азово-черноморском бассейне.

Гребневик *M. leidyi* впервые обнаружен в Каспийском море в ноябре 1999 г. (Шиганова и др., 2001). К лету 2000 г. *M. leidyi* освоил Южный и Средний Каспий, в октябре появился в Северном Каспии. В августе 2001 г. отмечена первая вспышка численности мнемииопсиса во всех районах Каспия (средняя 9103 ± 5690 экз./ м²), превышающая самые высокие показатели в Черном море. Однако биомасса каспийских гребневиков была ниже из-за гораздо меньшего размера и веса особей (954 ± 794 г/м²). В 2002 г. его численность в августе почти удвоилась по сравнению с 2001 г. Анализ динамики популяции *M. leidyi* в Каспийском море в течение 9 лет показал, что

основное его обитание приурочено к Южному Каспию, где он встречается круглогодично (Шиганова, 2009).

В Южном Каспии в июне 2010-2011 г. концентрации гребневика были выше уровня двух прошлых лет, что свидетельствует о запаздывании миграции *M. leidy* в более северные районы моря. В летне-осенний период 2010-2011 гг. основное количество кормовых организмов гребневика *Mnemiopsis leidy* в Северном и Среднем Каспии составляли науплии и копеподиты *Acartia*. Повышение температуры в августе-сентябре привело к увеличению продолжительности сезонного пика развития гребневика и повысило его трофический пресс на осенние формы зоопланктонных и донных биоценозов Северного Каспия (Данные КаспНИРХ, 2011 г.).

Основные рыбные ресурсы Каспия на протяжении долгого времени были представлены ценными промысловыми рыбами из семейств осетровых, лососевых, сиговых, карповых и сельдевых. При этом большую часть продукции Каспия всегда составляли сельдевые рыбы. Биологические ресурсы Каспийского моря, в основном, представлены рыбным населением, которое в настоящее время находится в критическом состоянии. Назрела необходимость коренного пересмотра методов и способов эксплуатации рыбных ресурсов значительная часть, которых сосредоточена в акватории Российской части Каспия.

В настоящее время, несмотря на значительное снижение уловов, Каспийский бассейн занимает важное место в рыбохозяйственном комплексе страны.

Цель работы. Целью исследования являлась оценка морфоэкологической изменчивости атерины и современного состояния ее популяции в разных районах Каспийского моря в изменившихся условиях.

В рамках исследования предусматривалось решение следующих задач:

- а) анализ изменчивости внешних морфологических признаков;

- б) оценка изменчивости остеологических и краниологических характеристик;
- в) анализ спектров питания, трофических связей и оценка обеспеченности пищей;
- г) изучение возрастного состава и оценка темпа роста;
- д) изучение микроструктуры пищеварительной системы и печени атерин.

Научная новизна

1. Впервые на основе массового материала по морфологии атерины Каспийского моря показаны тенденции в изменениях меристических и пластических признаков, произошедшие за последние 50 лет.
2. Впервые выявлен половой диморфизм особей изучаемого вида по некоторым пластическим признакам.
3. Впервые установлена зависимость статистических характеристик ряда пластических и меристических признаков от размера рыбы.
4. Основываясь на данных многомерного анализа, впервые установлено, что в популяции атерины Каспийского моря можно выделить 4 морфологически обособленные совокупности, одна из которых приурочена к западной части Среднего Каспия, вторая – к западной части Южного Каспия, третья – к восточной части Среднего Каспия, четвёртая - к восточной части Южного Каспия.
5. Впервые у атерины выявлены изменения строения стенки желудка и тонкого кишечника в результате сезонного перехода к питанию крупными и жесткими объектами, выразившиеся в увеличении слоя кольцевых мышечных волокон и развитии соединительнотканых компонентов основной мембраны; а также, в увеличении количества бокаловидных клеток в слизистом слое и в расширении протоков пищеварительных желез в стенке желудка на 7-11%.
6. Впервые на основе гистологического анализа выявлены изменения в печени атерины в онтогенезе.

Теоретическая значимость работы

Наши исследования морфологической разнокачественности каспийской атерины, особенностей её распространения, роста, возрастного состава, питания, а также особенностей микроструктуры пищеварительной системы и печени позволяют на примере изучаемого вида оценить морфофункциональную устойчивость рыб в меняющихся условиях среды обитания (в контексте проявления общего принципа динамической устойчивости).

Практическая значимость

1. Изучение питания позволяет оценить роль атерин в пищевой цепи биоценоза Каспия, что может быть использовано при организации природоохранных мероприятий.

2. Изучение путей сезонных миграций и учет общей численности атерин позволяют разработать схемы оптимальных параметров эксплуатации запасов ценных видов рыб, питающихся атериной.

3. Результаты исследования могут быть использованы в ВУЗовских курсах по специальности «Биоресурсы и аквакультура».

Защищаемые положения

За последние 50 лет ряд морфологических признаков атерины претерпел существенные изменения. По некоторым пластическим признакам обнаружен половой диморфизм. Согласно изменчивости рассмотренных признаков в Каспии можно выделить 4 морфологически различающиеся локальные группировки атерины. Появление на Каспии вселенца - гребневика мнемнопсиса - повлияло на видовой состав объектов питания, рацион атерин, индексы наполнения желудков и её размерно-весовые характеристики.

Благодарности. Автор благодарен: научному руководителю Устарбекову А.К. за руководство и создание условий для выполнения данной работы, сотрудникам лаб. ихтиологии ПИБР ДНЦ РАН. Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований

президиума РАН «Биологическое разнообразие», а также в рамках научной школы № НШ-2225.2012.4.

ГЛАВА I. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

Отряд - атериинообразные Atheriniformes Rosen, 1964. Семейство - атериновые Atherinidae Gunther, 1861. Род - обыкновенная атерина *Atherina boyeri* Risso, 1826. В водоемах России распространены два подвида: *A. boyeri pontica* (Eichwald, 1838) – черноморская атерина и *A. boyeri Caspia* (Eichwald, 1838) – каспийская атерина. Обиходные названия: русское - *каснийская атерина*; казахское - *касний атеринасы*; туркменское - *kaspi atherinasy*; азербайджанское - *атеринка*; иранское - *shishen mahi*; английское - *Sandsmelt* (Кулиев, Зарбалиева, 2001).

Современные атерины по утверждению Т.С. Расса (1951) не являются потомками Сарматских стеногалинных атериновых рыб, так как они не смогли бы пережить несколько опреснений и похолоданий, произошедших за 8-10 млн. лет. В пользу этого утверждения говорят: 1) небольшие морфологические отличия Средиземноморских и Каспийских атерин; 2) отсутствие ископаемых промежуточных форм между Сарматскими и современными атеринами (Васильева, 1999). Считается, что различия по числу жаберных тычинок (Световидов 1938, 1964) и по строению гемальных дуг (Мешков, 1941) обусловлены модификационной изменчивостью, они имеют перманентный характер и не связаны с видообразованием.

Атерина - морская эвригалинная рыба, обитающая в Средиземном, Черном, Азовском и Каспийском морях. Заходит в низовья рек и лиманы (Крыжановский, Троицкий, 1954; Световидов, 1964; Соколов, 1998; Атлас пресноводных рыб России, 2002; Рыбы в заповедниках России, 2010). Вид ранее был описан как *A. tochon* Cuvier, 1829 (Берг, 1949; Световидов, 1964; Казанчеев, 1981; Иванов, Комарова, 2008), однако затем сведен в синонимию

A. boyeri (Kiener, Spillman, 1973; Парин, 1983; Васильева, 1994б). В 1950–х годах при акклиматизации кефалей попала в Аральское море, где первоначально дала вспышку численности (Маркевич, 1974). В настоящее время является второстепенным объектом промысла (Соколов, 1998).

Атерина – относится к классу Teleostei, отряду Mugiliformes, сем. Atherinidae, которое включает 50 родов и более 140 видов, широко распространенных в тропических и субтропических водах и в полосе умеренного климата (Мешков, 1937; Суворов, 1948; Берг, 1949; Казанчеев, 1963, 1981; Иванов, Комарова, 2008 и др.). Во внутренних осолоненных водоемах Техаса и Северной Мексики обитают атерины *Menidia leryllina*, *Chirostoma sphyraema* (Minckley, 1965). На Кубе известны особые виды рыбок из рода *Atherinamorus* (Mary Pesca, 1966).

Вплоть до начала 70-х годов считалось, что в Черном, Азовском и Каспийском морях обитают три вида атерин: *Atherina hepsetus* L., *A. bonapartei* Boulenger и *A. mochon* Cuvier, представленная в Черном море подвидом *A. mochon pontica* Eichwald, а в Каспийском море – подвидом *A. mochon Caspia* Eichwald (Мешков, 1941; Берг, 1949; Драпкин, 1961; Световидов, 1964; Парин, 1971). В качестве основных диагностических признаков этих видов рассматривались число поперечных рядов чешуй (более 55 у *A. hepsetus* и менее 55 у остальных видов), позвонков (соответственно более 50 и менее 50), жаберных тычинок на первой (обычно менее 30 у подвидов *A. mochon*, 30 и более у *A. bonapartei*), наличие или отсутствие нескольких коричневых пятен вдоль серебристой полосы на боках тела (есть только у *A. bonapartei*) и наличие или отсутствие капсуловидных расширений гемальных дуг первых хвостовых позвонков (есть только у *A. hepsetus* и *A. mochon*) (Световидов, 1964).

В результате систематических исследований рода *Atherina* Кьенер и Спилман (Kiener, Spillmann, 1969, 1972, 1973) выявили изменчивость ряда морфологических признаков и пришли к выводу о валидности всех трех

видов, относимых к двум под родам. Под род *Atherina* представлен одним видом *A. hepsetus*, распространенным в Средиземном, Черном морях и в Атлантике. Под род *Hepsetia* включает два вида: *A. presbyter* Cuvier, распространенный от Марокко до Каттегата, и *A. boyeri* Risso, младшими синонимами которого являются все остальные виды, описанные из Атлантики, Средиземного, Черного и Каспийского морей (Kiener, Spillmann, 1973). В качестве особого подвида *A. boyeri Caspia* эти авторы рассматривают каспийских атерин, отличающихся, по их мнению, необыкновенно крупными размерами (Kiener, Spillmann, 1972); этот подвид интродуцирован в Аральское море.

Считалось, что в Черном море обитает три вида атерины *Atherina hepsetus* L. (Jordan, Hubbs, 1919; Берг, 1949; Ткачева, 1950); *Atherina mochon pontica* Eichwald (Кесслер, 1874; Eichwald, 1838; Берг, 1949; Ткачева, 1950); *Atherina bonapartei* Boulenger (Мешков, 1941). При этом было известно, что вид *A. mochon pontica* распространен и в Азовском море, где размножается и нагуливается, а зимует в Черном море. Она покидает Азовское море в октябре, когда температура воды снижается до $+9-11^{\circ}\text{C}$. Зимой в Черном море атерина держится на глубине 8-10 м, при температуре воды $+7^{\circ}\text{C}$ (Карпевич, 1955). По данным М.М. Мешкова (1937), черноморская атерина *Atherina mochon pontica* образует в Каспийском море самостоятельную форму *Atherina mochon pontica natio Caspia*, а А.Н. Световидов (1938), принимал эту атерину за подвид второго порядка (*natio*) черноморской.

По современным представлениям в Черном море обитает атлантическая атерина *Atherina hepsetus* Linnaeus, 1758 и коричневая атерина *A. boyeri* Risso, 1810 (ранее – *A. mochon pontica*), заходящая и в Азовское море (Васильева, 2007).

Первые сведения о распространении в Каспийском море атерины и ее биологии приведены К.Г. Кесслером (1874), а немного позднее Н.А. Варпаховским (1895). Некоторые данные по биологии каспийской атерины

содержатся в работах О.А. Гримма (1877), К.Г. Киселевича (1914), Е.К. Суворова (1934, 1948), А.Н. Световидова (1937), М.М. Мешкова (1937, 1941), Н.А. Халдиновой (1951), Н.Г. Борисова, Г.В. Никольского (1954), Е.Н. Казанчеева (1963,1981), З.А. Юсуфовой (1968а,б) и В. П. Иванова, Г. В. Комаровой (2008).

Согласно исследованиям Е.Д. Васильевой (1994) и учитывая, прежде всего, полную изоляцию Каспийского бассейна, целесообразно считать выделение атерин Каспийского моря в особый подвид *A. boyeri Caspia* Eichwald, как это принимается рядом авторов (Kiener, Spillmann, 1972; Парин, 1983 и др.), включая в него и атерин Аральского моря.

По мнению А.Н. Державина (1951), атерина проникла в Каспий в период существования единого Понто-Каспийского бассейна, который в свою очередь имел в историческом прошлом связь со Средиземным морем. Считается, что атерина является аборигеном Каспия чуть ли не с миоцена, но, учитывая, непостоянство связи бассейнов Черного и Каспийского морей, нельзя с большой достоверностью установить время проникновения атерины в Каспий.

Атерина, как весьма эвригалинная рыба (Халдинова, 1951), распространена в Каспийском море как в солоноватоводных, сильно осолоненных районах (Кесслер, 1874; Световидов, 1937; Мешков, 1937), так и в опресненных водах.

По данным З.П. Бухариной (1956) был массовый скат атерины при спуске Малого Кизыл-Агачского залива.

Е.Н. Казанчевым (1963) отмечено, что в зимнее время атерина в Северном Каспии не встречается. По имеющимся данным (Халдинова, 1951; Виноградов, 1963; Казанчев, 1963,1981), атерина размножается в прибрежных водах. Сведения по распространению атерины в Каспии имеются у К.А. Виноградова (1963). По его данным, личинки атерины встречаются по всей акватории Среднего и Южного Каспия до глубин 900 м. А.А. Надирадзе (1964) указывает, что ареал атерины Каспийского моря

настолько расширился, и увеличились ее запасы, что по своей массовости она занимает одно из первых мест после кильки.

Морфология каспийской атерины изучена недостаточно. В литературе имеются лишь некоторые сведения по этому вопросу (Световидов, 1938; Абдурахманов, 1962; Кулиев, 1981, Васильева, 1994).

Атерина – рыба преимущественно небольших размеров, крупные особи ценятся как пищевой объект. Представители *Atherinidae* лишены типичной боковой линии, но по бокам тела имеют серебристую полосу (Jardan, Hubbs, 1919). По данным М.М. Мешкова (1937) каспийская атерина представляет собой небольшую рыбку длиной до 140 мм. Тело ее умеренно сжато с боков, рот большой, обращен вверх; второй спинной плавник начинается у основания 28-го и 29-го сегмента и имеет 11-13 лучей, а анальный у основания 26-го и 27-го сегмента и имеет 11-14 лучей. Анальное отверстие расположено посередине абсолютной длины тела так, что прианальная часть относится к постанальной части как 1:1. Общее количество позвонков 46-47.

А.Н. Световидов (1938) дал сравнительную характеристику некоторых морфологических признаков атерины Среднего Каспия и района Кайдака. Различий между особями этих мест автор не обнаружил. Он же установил следующие различия между атеринами черноморскими и каспийскими: длина рыла, диаметр глаза, количество лучей в дорзальном плавнике и жаберных тычинок у представителей Черного моря больше, чем у каспийских. Л.С. Берг (1949) и П.Г. Борисов, Н.С. Овсянников (1954) указывают, что каспийская атерина отличается от черноморской более широкой головой, сильнее развитыми зубами и яркой боковой полосой. Жаберных тычинок у нее 21-26, у 4-7 хвостового позвонка гемальные дуги расширены и кольцом охватывают плавательный пузырь. Ю.Г. Алеев (1963) отмечает, что многие рыбы, обитающие в Черном море, растут медленнее и имеют в среднем меньшую длину, чем в Каспийском.

По данным З.М. Кулиева (1981) у каспийской атерины голова составляет более 20 % длины тела, высота тела в 5-6 раз меньше его длины,

диаметр глаз равен одной третьей части головы и близок к длине рыла. Достоверные различия в пластических признаках самцов и самок каспийской атерины обнаруживаются только по 6 из 22 изученных (длина брюшного плавника, длина рыла, высота головы у затылка, длина верхнечелюстной кости, первой жаберной дуги и наибольшей жаберной тычинки). Различия меристических признаков самцов и самок невелики – у самок несколько больше позвонков, лучей в грудного и анального плавников.

По данным К.С. Ткачевой (1950), в Азово-Черноморском бассейне, возраст атерины достигал четырех-пяти лет, предельные размеры 140-145 мм, но чаще встречаются особи в возрасте 1+ и 3+.

По данным З.А. Юсуфовой (1969) в уловах атерины в береговой зоне Каспийского моря преобладали 3-летки (40,3%), 2-летки составили 26%. В открытой части моря, наоборот, преобладали 2-летки (35,3%), а трехлеток было (31,6%).

По данным З.М. Кулиева (1981) длина тела атерины варьировала от 5,3 до 11,6 см, в среднем 8,7 см; на долю особей размером 9,1-10,1 и 10,1-11,0 см приходилось более 50% всех выловленных, рыбы длиной 7,1-9,0 см составляли около 30%, крупные экземпляры (более 11,0 см) встречались редко – всего 1,6%. Рыбы были представлены в возрасте от 2 до 5 лет, последние составляли немногим более 16,0%, а на долю каждой из возрастных групп 2, 3 и 4 лет приходилось около 28%. Темп роста каспийской атерины в первые 3 года довольно интенсивен, а затем заметно снижается. Упитанность от возраста и размеров почти не изменяется зависит и колеблется в пределах 0,78-1,13.

По данным П.С. Таибова и др.(2012) в промысловых уловах популяции атерины в Терско-Каспийском районе представлено 6 возрастными группами с преобладанием 3 –х годовиков (35%).

В Аральском море возраст атерины определяли по позвонкам. В августе 1961 года наибольшая зоологическая длина особей составляла: пятилеток - 11,7 см, а вес 8,1 г. Средняя зоологическая длина сеголеток – 1,1

см, средний вес – 0,09 г, двухлеток (половозрелых) соответственно – 3,4 см и 0,36 г; трехлеток – 5,7 см и 1,34 г и четырехлеток – 8,0 см и 2,8 г (Хусаинова, Фаломеева, 1964). Авторы отмечают, что сравнение темпов линейного и весового роста атерины Аральского и Каспийского морей показывает отставание в росте аральских рыб.

Первые сведения о размножении атерин в Каспийском море получены Л.С. Бергом (1932). Ю.А. Абдурахманов (1962) наблюдал нерест атерины в заливах Кайдак и Мертвый Култук при солёности 45 ‰. По его же данным атерина в Кызылагачском заливе нерестится в мае – июне. Н.А. Халдинова (1951) считает весенние подходы атерины в Северный Каспий как нерестовые. По данным В. П. Иванова, Г.В. Комаровой (2008) нерестилища атерины известны в юго-западной части Северного Каспия и на востоке у п-ва Бузачи.

О плодовитости черноморской атерины имеются сообщения Рафаэли (Raffaele, 1890), А.В. Кротова (1933), К.С. Ткачевой (1950), К.А. Виноградова (1950) и Л.С. Овен (1976). По наблюдениям указанных авторов, нерест у черноморской атерины растянут с мая по август. Половая зрелость наступает на втором году жизни и, начиная с этого возраста, атерина ежегодно мечет икру. По данным К.А. Виноградова и К.С. Ткачевой (1950), *Atherina moschoni* в Черном море выметывает в среднем 592 икринки при среднем весе яичников от 1,6 до 2,0 г. Г.В. Никольский (1956) отмечает, что икра атерин имеет вторую оболочку с многочисленными нитями, которыми она прикрепляется к растительности или другим подводным предметам. Икра богата питательным материалом и содержит 2,99% азота (Крыжановский, 1949).

По наличию в яичниках этой рыбы икринок разного размера и разной степени развития можно полагать, что икрометание ее происходит не сразу, а в 2 приема, на что указывают Ю.А. Абдурахманов (1962) и Г.В. Никольский, (1971). Наряду с крупными икринками, имелось много очень мелких икринок, количество которых в яичниках достигает в среднем 70%.

Средняя плодовитость каспийской атерины длиной 80-140 мм (по крупным икринкам) размером 4,0-12,0 см составляет в среднем 358 икринок, с увеличением длины тела она возрастает. По сравнению с 60-ми годами в абсолютной плодовитости каспийской атерины проявляется тенденция ее увеличения при уменьшении размеров тела (Кулиев, 1981).

По данным Н. Б. Маркевича (1977) минимальный уровень полостного жира, который обеспечивает выживание атерины зимой в условиях Аральского моря, равен 4 %. Популяция атерин Аральского моря состоит в основном из сеголетков в отличие от популяций Азовского, Черного и Каспийского морей, в которых преобладают 2- и 3- летки. Это объясняется тем обстоятельством, что популяции атерин, нерестящихся в первой половине нагульного сезона оказываются в благоприятных кормовых условиях. Во второй же половине нагульного периода (август-октябрь) кормовая база становится бедной и поэтому эта группа рыб в зимний период элиминируется, что является следствием комплексного воздействия бедной кормовой базы и низких зимних температур.

Одним из основных этапов изучения питания рыб в России следует считать работу А.А. Шорыгина (1939) «Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря». В этом труде автор обобщил данные многих отечественных и зарубежных исследований о питании и пищевых взаимоотношениях рыб. Им представлен анализ питания 19 видов рыб Каспийского моря, разработана методика количественного изучения пищевых взаимоотношений у рыб, исследована динамика этих отношений в Каспии и вскрыты особенности использования рыбами кормовой базы. Работы А.А. Шорыгина имеют большое теоретическое значение, так как на примере рыб Каспийского моря впервые в истории науки были разработаны количественные показатели, пригодные для изучения пищевых отношений водных организмов в природных условиях. Немаловажное значение для выводов А.А. Шорыгина имели работы по суточным и годовым рационам рыб, выполненные Е.Н. Боковой (1938) и А.Ф. Карпевич (1940). М.С.

Желтенкова (1967) изучала питание рыб по содержимому кишечника и определяла соотношение кормовых объектов в пищевом комке по общим и частным индексам наполнения кишечного тракта. Применение этого метода позволило выяснить спектр питания рыб во времени и пространстве на всех этапах развития, установить связь между распределением рыб и кормовых организмов, подойти к вопросу об избрании кормовых организмов и их доступности для потребления, изучить количественные выражения межвидовых и внутривидовых пищевых отношений и другие стороны питания рыб.

По характеру питания среди рыб различаются стенофаги и эврифаги (Шорыгин, 1952; Бирштейн, 1952), причем одни виды являются преимущественно детритофагами, другие планктофагами или бентофагами, третьи хищниками и т. д. Потребление рыбами кормовых организмов зависит от ряда условий - доступности для рыбы беспозвоночных, их размеров и распределении в море, биологии и морфологии самих рыб (строение рта, жаберного аппарата, органов чувств и т.п.). Однако, почти все рыбы способны изменять состав пищи в зависимости от факторов среды и условий нагула. Такую приспособляемость к изменению внешней среды А.А. Шорыгин (1952) называет пищевой пластичностью. Для оценки пищевой пластичности сравнивается состав пищи конспецифичных рыб, обитающих в разных водоемах.

Атерина имеет огромный зев, позволяющий захватывать беспозвоночных разного размера, зубы на сошнике, что сближает ее с хищными рыбами и характеризует как всеядную рыбу. Высокая пищевая пластичность позволяет этой малоценной рыбе широко распространяться и захватывать огромные пространства южных морей и даже солоноватоводные водоемы (Андряшев, 1955, Казанчеев, 1963, 1981).

По данным З.А. Юсуфовой (1968) атерина в прибрежной части Каспия питается планктоном (25,25% от веса пищи), насекомыми (18%), придонными формами (17,8%), мизидами (19,12%) и молодью рыб (5,4%).

В силу своей многочисленности атерина может поглощать большое количество кормов в ущерб ценным промысловым видам. В то же время она является объектом питания тюленя, осетровых, сельдевых и др. рыб, чем и представляет интерес для исследователей (Елизаренко, Матвеева, 2001).

Работами К.С. Ткачевой (1950) показано, что атерина Азово-Черноморского бассейна является планктофагом, потребляющим копепод, личинок баянусов, а также представителей нектобентоса (мизид) и донных животных.

По данным Хусаиновой и А.П. Фаломеевой (1964), подвид Каспийской атерины *Atherina mochon pontica nation Caspia* вселенный в Аральское море, натурализовался и питается в новом водоеме крайне разнообразной пищей фитопланктоном, коловратками, личинками пластинчато-жаберных моллюсков, остракодами, придонными формами (гаммаридами, дрейсенами, адакнами, личинками хирономид), водными насекомыми — клещами, личинками ручейников, поденок, а также молодью карповых, окуневых рыб и самой атерины.

А.К. Дарибаев (1965) и М.Я. Ветищева (1966) также указывают на большое разнообразие состава пищи аральской атерины. А.К. Дарибаев отмечает, что атерина переходит на активное питание и начинает потреблять бентические организмы при длине 15-20 мм.

В Аральском море личинки и мальки питались, в основном, зоопланктоном (главным образом ветвистоусыми и веслоногими рачками и личинками моллюсков), изредка — фитопланктоном (Хусаинова, Фаломеева, 1964; Ветищева, 1966; Гараев, 1970). По мере роста атерины, значение зоопланктеров в ее рационе сокращалось и возрастала роль нектобентических и донных животных, при этом увеличивалось количество организмов в одном кишечнике. Особи старше 2 лет питались преимущественно ручейниками, поденками, хирономидами, моллюсками (дрейссена, адакна), бокоплавами. Нередко в пищевом комке встречались пауки, воздушные насекомые, икра рыб и остатки (чешуя, позвонки) молоди

карповых, окуневых рыб, а также самой атерины. Стабильными компонентами рациона были водоросли, планктонные ракообразные, личинки пластинчатожаберных моллюсков. Абсолютное количество последних в кишечниках атеринок росло с увеличением их размеров. Например, у атерины длиной 7,9 см в августе 1960 г. было обнаружено в кишечнике 123 личинки. В зависимости от конкретной кормовой базы различных участков моря различались и спектры питания атерины. Так, в 1986 г. в открытом море в ее пище доминировали остракоды и водоросли, у о. Барсакельмес — имаго насекомых (75% частота встречаемости, 53% от массы всей пищи), личинки хирономид (25 и 12%), молодь рыб (25 и 35 %), у о. Уялы — акклиматизированный червь нереис (37,7 и 86,7%), у Муйнака — мизиды (34 и 33,4 %). Таким образом, атерина в Арале быстро освоила довольно широкий спектр кормовой базы, что стало одной из причин легкого успеха ее акклиматизации здесь.

В Каспийском море атерина начинает активно питаться, достигнув размеров 11 мм и более (Халдинова, 1939). В Черном море по данным К.С. Ткачевой (1950) и Г.П. Трифонова (1960), атерина переходит на активное питание при длине от 5 до 20 мм.

В рационе атерины выявлено 13 компонентов: мизиды, гаммариды, кумацеи, корофииды, личики краба, рыбы и ее икра, ветвистоусые рачки, личинки усоного рачка *Balanus*, имаго насекомых, нереис, водоросли (Елизаренко, Матвеева, 2001).

При анализе питания молоди и крупной атерины в Каспийском море с июня по ноябрь пустых кишечника не обнаружено, и только единичные особи встречаются с очень малым наполнением кишечника. Анализ питания молоди размером 30-50 мм показал, что наиболее интенсивно она питается в открытой части моря (ноябрь) и в прибрежной зоне (июль-август). В июне-сентябре у берегов наблюдается наименьшая степень накормленности молоди. Для крупной рыбы, так же как и для молоди,

характерна наибольшая интенсивность питания в открытой части моря, а в прибрежной зоне интенсивность питания падает. Атерина длиной 30-50 мм в прибрежной зоне 81 ‰ , в открытой части моря 174 ‰ , - 60-120 мм в прибрежной зоне 69 ‰ , в открытой части моря 133 ‰ . В Каспийском море атерина использует для своего питания представителей планктона, бентоса, икру и молодь рыб, а также растительность. Вселенцы Каспийского моря составляют по весу в пище атерины в среднем около 30%, причем в открытой части моря на их долю приходится 44% (в основном нереис), а прибрежной - 14% (Юсуфова, 1968). В Кировском заливе атерина питается преимущественно планктоном и растительной пищей (Кулиев, 1981).

В составе пищи атерины, как на западе, так и на востоке Каспия - высшие ракообразные. На западе в рационе доминировали кумацеи (71,2% по массе), а на востоке мизиды (34,6%) и личинки краба (38,4 %). Степень наполнения кишечника атерины на западе были в 1,6 раза выше, чем на востоке. Среднепопуляционная накормленность была ниже, чем в 2000 г., и составила $45,8 \text{ ‰}$ (Елизаренко, Матвеева, 2001).

В.М. Майский (1961) определил запасы атерины в Азовском море в 31 тыс. тонн (310 тыс. центнеров). Изучением численности и запасов атерины в Каспийском бассейне практически не занимались. Имеются лишь сообщения о количестве атерины в приловах промысловых орудий лова (Азизова, 1962; Бухарина, 1961; Азизова, 1965). В 1968 г. по данным З.А. Юсуфовой (1968) общие запасы атерины оценивались 5-6 млн. ц. По данным Н.А. Азизовой (1965), атерина в Северном Каспии встречается в большом количестве в летне-осенний период, в августе она составляет 17,5% от всей рыбы в траловых уловах.

По данным З.М. Кулиева (1981) атерина распространена в Каспийском море повсеместно, но преимущественно в районах п-ва Сара, Кировского залива и Куринской косы. Встречается в устьях Куры в Кизылагачском заливе, р. Кумбашинке, в речках у Ленкоране, в озерах долины Узбоя, а также в заливе Кайдак с соленостью до 60 ‰ . Массовые скопления атерины

наблюдались в районе Промрейда, о. Чистая банка и Смирновского осередка, где максимальный улов составил 10170 шт./час. трал. В других районах Северного Каспия уловы не превышали 600 шт./час. трал. Средний улов составил 308 шт./час. трал (Елизаренко, Матвеева, 2001). В таблице 1 показан прилов атерины в траловых уловах Северного Каспия (от 2,6 до 17,3% общего улова). З.П. Бухарина (1961), в предустьевом пространстве Куры наблюдала достаточно высокие концентрации атерины на глубинах до 10 м (таблица 2).

В Арале численность атерины быстро возрастала и достигла максимума в 1960—1961 гг., через 5—6 лет после вселения, когда она более чем в 10 раз превышала численность молоди местных рыб. При этом ухудшились условия ее нагула и истощенная часть популяции уже не могла переносить суровость аральской зимовки. В связи с этим в 1961—1964 гг. значительная часть популяции погибла, что вместе с усилившимся прессом хищных рыб привело сначала к сокращению, а в последующем - стабилизации численности атерины в Арале. Являясь пищевым конкурентом местных промысловых рыб, она вместе с бычками вошла в рацион хищников (жереха и судака), что сказалось на увеличении численности последних и увеличении их уловов в 60-е годы в 10 раз (Карпевич, 1975; Маркова, 1981).

В Кизилташских лиманах обитает большое количество атерины черноморской. Ранее, в 70-80-е годы XX века при плановом ведении хозяйства в Кизилташских лиманах ежегодно вылавливалось от 100 до 200 тонн атерины, а с 1998 по 2003 гг. в них добывалось до 60 тонн атерины (Никитина, 2006).

Имея довольно широкое распространение в южных морях нашей страны, атерина не используется промыслом, хотя по своим пищевым качествам она мало чем отличается от других рыб. В ее теле содержится

17,6% белка, 4,4% жира и 5,2% золы, калорийность 100 г мяса – 114 ккал. (Шихшабеков, 2006 и др.).

Таблица 1

Траловые уловы рыб в предустьевом пространстве Куры (Бухарина, 1961)

Месяцы лова	Виды рыб	Общий улов Тралом, шт.	Общий улов тралом, %
Май	Килька	996	42,9
	Бычки	1128	48,4
	Атерина	200	8,7
Июль	Килька	360	4,8
	Бычки	5845	77,6
	Атерина	1325	17,6
Сентябрь	Килька	7318	57,5
	Бычки	4931	38,7
	Атерина	480	3,8

Таблица 2

Соотношение отдельных видов рыб в траловых уловах в Северном Каспии (Азизова, 1965)

Месяцы	Виды рыб						
	Бычки	Килька	Атерина	Вобла	Лещ	Судак	Прочие
Апрель	20,6	68,2	2,6	6,2	1,3	0,2	0,9
Май	12,8	62,5	3,4	17,7	1,2	0,1	2,3
Июнь	52,6	30,2	3,1	12,4	0,7	0,5	0,5
Июль	73,6	8,2	8,0	6,8	0,5	-	2,8
Август	66,0	7,8	17,3	5,3	0,1	-	2,4
Сентябрь	91,7	0,7	5,1	1,3	-	-	1,2

В таблице 3 показано значение атерины в питании других рыб.

Атерина мало используется промысловыми рыбами Черного и Азовского морей. Имеется сообщение В.Н. Майского (1950) о нахождении атерины в кишечниках судака, сельди, бычка-ширманна, бычка-кнут, белуги, сома, чехони и жереха в Таганрогском заливе Азовского моря. Особенно высокий процент встречаемости атерины в желудках черноморской ставриды

(Майский, 1939). К.С.Ткачева (1950) также отмечает в редких случаях нахождение атерины в пище морского петуха, морского ерша, морской лисицы, морской коровы, катрана, саргана и морской собачки. Однако К.Р. Фортунатова (1939) регистрировала встречаемость атерины в пище морского ерша почти в течение всего года, кроме самого холодного периода, с января по март.

В 1999 г. появление гребневика (*Mnemiopsis leidyi*) в Каспийском море создало серьезную пищевую конкуренцию коренным гидробионтам Каспия, что привело к резкому изменению количественных показателей уловов основных промысловых рыб.

Кормовая база Каспийского моря характеризуется относительно ограниченным видовым составом рыб и кормовых беспозвоночных, поэтому было предложено пополнить ихтиофауну ценными видами кормовых организмов (Зенкевич, 1947; Бирштейн, 1935; Ильин, 1938). Проведенными исследованиями было доказано, что некоторые представители Азовской фауны могут выжить в условиях Каспийского бассейна. В 1939-1940 годах в Каспий были переселены полихеты, nereиды (Зенкевич, Бирштейн, Карпевич, 1945), а в 1948-1949 годах синдесмия (Карпевич и Полякова, 1956).

По данным М.Г. Карпинского (2002) вселенцы активно входят во вновь формирующиеся сообщества, играя в них важную роль. Появление в бентосе новых видов, таких как nereис, абра, краб, митилястер, отразилось на характере питания бентосоядных рыб, в том числе и осетровых, которые стали активно их использовать (Бирштейн, 1953а; Соколова, 1953; Осадчих, 1963; Тарвердиева, 1965; Белова, 2000; Малиновская, 2000а; Полянинова и др., 2000а, 2000б и др.).

Процесс вселения новых видов продолжается и в последние десятилетия, правда, происходит в основном в пелагиали. В августе 1981 г. в восточной части Южного Каспия была обнаружена копепода *Acartia clausi*, обитающая в прибрежной зоне. Уже через два года она стала одним из

массовых видов в Среднем и Южном Каспии, особенно в прибрежье, составляя примерно четверть и по численности, и по биомассе, проникла и в Северный Каспий, в восточной части которого играет очень большую роль в питании кильки. В дальнейшие годы ее доля в прибрежье только возрастала, она стала встречаться и в центральной части (Курашова, Абдуллаева, 1984; Курашова, Ассейнова, 1991; Елизаренко, 1991; Ардабьева и др., 1996; Полянинова и др., 2000б; Татаринцева и др., 2000; Карпинский, 2002).

Таблица 3

Атерина в питании рыб морских водоемов

Потребители	Значение атерины в питании		Водоем	Автор
	% от веса пищевого комка	% встречаемости		
Ставрида	-	14,5-65,5	Черное Море	Майский, 1939
Судак и др.	-	1,32	Таганроковский залив, Азовское море	Майский, 1955
Осетр	1,2-64,4	6,5-14,3	Западная часть Среднего Каспия	Дворников, 1989
Каспийский тюлень	3,3	-	Каспийское море	Захарова, Хураскин, 2001
Судак	-	13	Западная часть Среднего Каспия	Устарбеков и др., 2004

А.Ф. Карпевич писала: «Каспийские эндемики и более поздние вселенцы не в полной мере использовали его (Каспия) экологическую и биоценотическую емкость, и потому многие акклиматизанты, и особенно спонтанные переселенцы легко приживаются и в отдельных биотопах занимают преобладающее положение» (Карпевич, 1975). Вселившиеся виды превосходят автохтонные в способности переносить неблагоприятные условия, такие как колебания солености, дефицит кислорода, нефтяное

загрязнение. Эти виды либо занимают свободные экологические ниши (нереис, абра, краб), либо вступают в конкурентные отношения с аборигенными видами, вытесняя их (митилястер, баянус, в какой-то степени абра) (Карпинский, 2002).

Помимо планового вселения новых видов в Каспийское море, после 1952 г. началось интенсивное стихийное вселение нежелательных водорослей и беспозвоночных животных через Волго-Донской канал. Многие вселенцы прочно вошли в рационы некоторых видов рыб Каспия.

Усоногие раки баянусы – *Balanus improvisus*, *B. eburneus*, медузы – *Blackfordia virginica*, крабы – *Rhithropanopeus harrisii*, мшанки – *Metbranipora crustulenta* (Державин, 1956; Саенкова, 1956; Логвиненко, 1959; Небольсина, 1959; Абрикосов, 1959) в массе развились и широко распространились в Каспийском море. Однако многие из них являются малоценным кормом для рыб. Большим достижением, с точки зрения пополнения кормовой базы, явилось вселение ценного в пищевом отношении червя – *Nereis diversicolor*, а также моллюска – *Syndesmya ovata*. Эти виды хорошо расселились в Каспии и стали основными объектами питания ценных промысловых рыб (Карпевич и Полякова, 1956; Зенкевич, 1963; Карпинский, 2002).

Средняя биомасса нереис в биоценозах дагестанского района равна 19,2 г/м², а встречаемость – 85%. В Каспийском море этот вид полихет составляет около 15% биомассы биоценозов (Алигаджиев, 1965). Пищевая ценность нереиса очень высокая: белка – 66,8%, жира – 7,7%, золы – 13,8% (Боков, 1946). В районе острова Чечень нереис обитал в больших количествах и биоценоз *Nereis diversicolor* занимал огромные площади от побережья до глубин 47-50 м. В период размножения нереис покидает грунт, поднимается в толщу воды и становится объектом питания не только типичных рыб бентофагов, но и планктофагов, а также молоди хищных рыб (Бокова, 1955). Исследование донной фауны, проведенное в районе Сулакского залива Среднего Каспия (Латыпов, 1997), показало, что на мелководных прибрежных участках (глубина -0,1-0,3 м, время затопления

1993) в илисто-песчаном грунте встречалась полихета *Nereis diversicolor* средней плотностью 176 экз./м², биомассой 4,5 г/м².

Усоногий рачок балянус и его наупливидные и циприсовидные стадии личинок были обнаружены впервые в Каспии в 1955 (Зевина, 1959; Саенкова, 1956). Балянус встречается почти во всех участках дагестанского побережья до глубин 30-40 м и обычен в комплексах нереиса (Алигаджиев, 1965). В Каспии распространены два вида этих рачков *Balanus improvisus*, *B. eburneus* (редко) их численность у Апшеронского полуострова и южнее (в частности у острова Жилого) несравненно выше, чем в северных районах моря. По данным В.Ф. Осадчих (1968), личинки балянуса иногда составляли до 90% всей биомассы планктона, представляя весьма ценный корм для рыб. Высокой частотой встречаемости помимо червей отличался балянус (100%), который был встречен на всех станциях Среднего и Южного Каспия (Кулиев и др., 2003). Из каспийских моллюсков наибольшую кормовую ценность имеют виды рода *Adacna*, ближе к ним по своим свойствам *Mytilaster* и *Syndesmya*.

Изучению микроструктурной организации пищеварительного тракта, различных видов рыб, посвящено значительное количество работ (Коровина и др., 1971, 1992; Веригина и др., 1981; Веригина и др., 1968; Вернидуб, 1966; Вернье, 1976; Абдурахманов и др., 2006 и др.). Однако анатомо-гистологических работ по изучению пищеварительного тракта и печени атерины мы не обнаружили.

В июле 2000 г. мнемииопсис был уже повсеместно распространен в Среднем и Южном Каспии, но в Северном Каспии он найден не был. В сентябре в Северном Каспии над глубинами от 5,5 до 6,6 м были обнаружены сравнительно крупные взрослые особи гребневика размером 2,2–4,8 см. В октябре мнемииопсис был распространен в Северном Каспии более широко – от 2,7 до 6,0 м (Сокольский и др., 2001).

Во второй половине 2000 г. по всей акватории Каспийского моря наблюдалось интенсивное развитие гребневика мнемииопсиса.

Количественные показатели зоопланктона, являющегося основным объектом питания килек, сократились в 8–10 раз. В результате создались объективные предпосылки для ухудшения состояния запасов килек. Весной 2001 г. на востоке Среднего Каспия была зафиксирована массовая гибель килек, в основном, анчоусовидной. В качестве одной из причин гибели выдвигалась одна версия об ее истощении вследствие нехватки кормов из-за появления на Каспии гребневика *Mnemiopsis leidyi* (Седов и др., 2002).

Численность гребневика увеличилась, особенно в самых южных районах моря, достигнув 438 экз./м³. Поввысилась его численность и в Среднем Каспии. Активно осваивая акваторию Каспия, во второй половине июля он достиг его северной части, где концентрация молоди составила 10 экз./м³. (Курашова и др., 2002). В 2004 г. численность и биомасса зоопланктона возросли. Так, только количественные показатели *Acartia sp.* ведущего представителя зоопланктона – составили в 2002–2004 гг. от 3,4 до 4,45 экз./м³ - в Среднем Каспии и 2400-5200 экз./м³ - в Южном. Пороговая биомасса зоопланктона для развития мнемииопсиса составляет 30 мг/м³ (Воловик, 2000). В Среднем Каспии остаточная биомасса в 2002-2003 гг. была ниже пороговой, в 2004 г. она возросла. Таким образом, на фоне снижения численности мнемииопсиса произошло увеличение численности и биомассы зоопланктона. В Среднем Каспии (соответственно 4450 экз./м³ и 45,6 мг/м³). На основе анализа многолетних материалов по биомассе мнемииопсиса можно сделать вывод, что популяция прошла пик своего массового развития (Карпюк и др., 2005).

Летом 2005 г. средняя биомасса зоопланктона в Среднем Каспии составляла 28,3 мг/м³, летом 2004 - 18,0 мг/м³, а зимой (февраль) – 36,4 мг/м³, средняя численность – 3284 экз./м³. Сравнение динамики развития зоопланктона по районам моря показало, что биомасса зоопланктона Среднего Каспия превосходит таковую из Южного Каспия почти 5 раз, численность – почти в 7 раз (Гасанов и др., 2006).

Средние показатели биомассы и численности мнемииопсиса в Среднем Каспии – 8,9 экз./м³ и 0,4 г/м³, в Южном Каспии – 36,8 экз./м³ и 5,0 г/м³. В целом развитие мнемииопсиса на акватории Южного Каспия превосходило показатели в Среднем Каспии по биомассе более чем в 10 раз, по численности – в 4 раза (Гасанов и др., 2006).

Динамика численности мнемииопсиса в Каспии различалась в разных частях водоема. Так, после натурализации и резкого подъема численности гребневика в начале 2000-х гг. она начала падать в Южном Каспии в 2003 г., а в Среднем – в 2004 г. (табл. 4).

Опасность вселения гребневика *Mnemiopsis leidy*, повторяющего путь расселения краба и уже внесшего большие изменения в пелагическое сообщество Черного и Азовского морей (Виноградов и др., 1991; Виноградов, Шукшина, 1993; Воловик и др., 1991; Матишов, Денисов, 1999; Карпинский, 2002) , из теоретически возможной (Полянинова и др., 1997) совсем недавно стала свершившимся фактом.

Таблица 4.

Средняя численность (экз./м³) *Mnemiopsis leidy* по основным районам Каспийского моря в августе-сентябре (по Камакину, 2010)

Год	Район Каспия			Средняя по морю
	Северный	Средний	Южный	
2001	108	207	348	222
2002	102	257	523	294
2003	578	305	238	467
2004	327	498	22	343
2005	153	54	59	89
2006	201	179	40	140
2007	540	314	34	296
2008	818	230	33	360
2009	656	195	38	296

Воздействие *Mnemiopsis leidy* на экосистему Каспийского моря оказалось еще более значительным, чем в Черном и Азовском морях. Он оказал влияние на: прозрачность воды, гидрохимические свойства воды, на

биологические объекты: - численность и биомассу голо-, меро-, ихтиопланктона. Число видов голозоо- и меропланктона сократилось от 33-43 видов в зависимости от района до 6-8 - в Северном Каспии, а в теплые сезоны, в Южном и Среднем Каспии - до 2-4. Больше всего пострадали развивающиеся летом термофильные виды, составлявшие основу кормового зоопланктона, и игравшие основную роль в питании рыб-планктофагов (Шиганова, 2009).

Весной 2001 г. произошла гибель анчоусовидной и большеглазой кильки, не имевшая по своим масштабам аналогов в Каспии прежде. Специальная, оперативно организованная КаспНИРХом экспедиция под руководством Г.Г. Колосюка выявила высокую гибель килек, определила пространственное распределение погибших и обездвиженных особей в Среднем и Южном Каспии (за исключением побережья Ирана). Вместе с тем гибели живущей в прибрежье черноморско-каспийской кильки не отмечено. Произошедшее вызвало широкий резонанс в рыбной отрасли, так как на фоне снижения добычи килек (после инвазии гребневика в Каспийском море) продолжалось падение объемов промысла. Гибель килек, по данным Г.Г. Колосюка, произошла на всей акватории Среднего Каспия и вдоль западной части Южного Каспия. Максимальные концентрации погибшей кильки обнаружены вдоль всей восточной части Среднего Каспия, вплоть до п-ва Мангышлак, с «ядром» юго-западнее м. Ракушечный. Вдоль восточного побережья Южного Каспия гибели килек не отмечается. В Среднем Каспии, в том числе в поверхностном слое воды, резко увеличилось содержание нефтяных углеводородов (максимальное-84 ПДК у о. Нефтяные Камни), тяжелых металлов по сравнению с предыдущими годами исследований. Гидровулканизм и залповые прорывы газовых струй из недр – явления весьма типичны для новейшей тектонической впадины Каспийского моря, особенно его южной котловины. В последние годы геодинамическая нестабильность впадины Каспийского моря и ее водногазовых систем стала приобретать масштабы проявления этой нестабильности на Среднем Каспии,

впервые зафиксированы весной 2001 г. Этот импульс нестабильности, вероятно, послужил одной из главных причин резкого охлаждения морских вод за счет эффекта дросселирования огромных объемов поступающего из недр газа в сверхфоновых концентрациях, заражения вод токсичным сероводородом и метаном (возможно, в сочетании, с примесями мышьяка и других тяжелых металлов), а результатом стала массовая гибель и существенное ослабление жизненных потенций популяций килек. Вместе с тем с высокой вероятностью можно прогнозировать, что при широкомасштабной промышленной нефтегазодобыче проявление таких явлений, как геодинамическая неустойчивость, будет возрастать. Эта опасность для биоресурсов Северного Каспия усугубляется тем, что разведанные месторождения углеводородного сырья в восточной части Северного Каспия содержат большое количество серосодержащих соединений, в том числе сероводорода. Поэтому при проведении экспертизы проектов возможного освоения углеводородных месторождений первостепенной задачей должно стать рассмотрение геодинамических последствий бурения морского дна в каждом конкретном случае (Катунин и др., 2002).

По многолетним данным (рис. 1-2.) температурный режим Среднего и Южного Каспия в последние годы формируется в условиях теплых зим и, как следствие, уменьшения слоя зимнего конвективного перемешивания. Другим фактором, определяющим развитие температурных условий, является аномально высокий летний прогрев верхних слоев воды, наблюдавшийся с середины 90-х годов (Катунин и др., 2007).

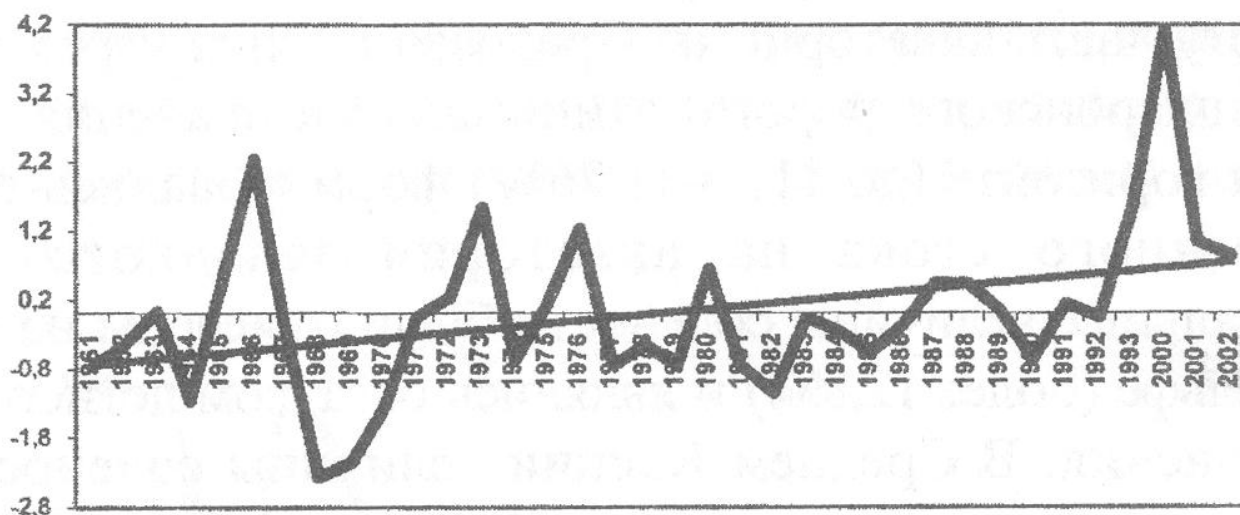


Рис.1. Отклонение величины температуры воды в слое 0-50 м в восточной части Среднего Каспия (разрез Дивичи-Кендерли) от среднемноголетнего значения (1961-2002 гг.)

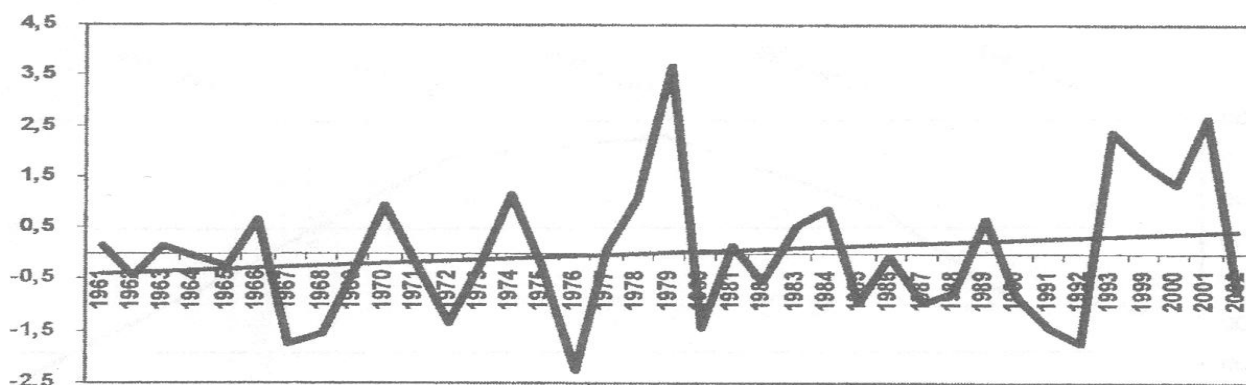


Рис.2. Отклонение величины температуры воды в слое 0-50 м в западной части Южного Каспия (разрез о. Куринский Камень) от среднемноголетнего значения (1961-2002 гг.)

В 2001 – 2013 гг. в Каспии наблюдалось значительное сокращение уловов планктофагов. Одним из главных факторов, способствующих такому резкому сокращению численности планктофагов, процветающих представителей гидробионтов стал гребневик мнемипсис. Громадная масса этих животных создала серьезную пищевую конкуренцию коренным гидробионтам Каспия, что привело к резкому изменению количественных показателей уловов основных промысловых рыб.

Кроме этого, на состояние их численности, несомненно, сказалось ухудшение общего экологического состояния Каспия, вызванное разведкой

и разработкой нефтяных месторождений, биологическими загрязнениями, стоками рек, в которых ПДК зачастую превышены в 100 раз. Все это и, главное, уменьшение в десятки раз кормовой базы не могло не отразиться на эколого-морфобиологическом состоянии атерины Каспийского моря. Проведение морфологических исследований атерины позволит выяснить, как отразились эти экологические катаклизмы на меристические и пластические признаки исследуемого вида.

ГЛАВА II. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследованы 17 выборок атерины из разных районов Каспийского моря. Материалы собирались в период с 2006 по 2013 гг. (рис. 3, табл. 5). Работа выполнена в Прикаспийском институте биологических ресурсов ДНЦ РАН и в Чеченском государственном университете.

Исследования каждого вида проводились, как правило, на массовом материале, относящихся к различным размерно–весовым группам популяции и собранном в разные сезоны года мальковыми волокушами (15-25 м) (рис. 4-6), на килечных (береговая килька) и сельдяных промысловых тонях. Всего при полевых и экспериментальных исследованиях было проанализировано более 13 тысяч особей (табл. 5).

Все рыбы подвергались биологическому анализу: измеряли длину, определяли общую массу тела с внутренностями и без внутренностей, массу половых желез, стадию зрелости половых продуктов. Рыб всех возрастных групп измеряли и взвешивали в полевых условиях в свежем виде, а икру, мальков фиксировали в 2–4 % растворе формалина и в последующем обрабатывали в лабораторных условиях.

Возраст рыб определяли по отолитам, и эти результаты контролировались по годовым кольцам на позвонках из грудного отдела позвоночника. Отолиты атерины извлекали из височной области черепа помещали их на 3–5 минут в нашатырный спирт, затем расплавленным на

спиртовке канадским бальзамом наклеивали их на предметное стекло. После остывания бальзама с помощью прибора Ротаритул шлифовали с одной, а затем с другой стороны, доводя его толщину до 0,5 мм. Далее его помещали на 10 минут в ортоксилон для просветления, и протирали мягкой ветошью. После такой обработки отолит становился прозрачным и удобным для рассмотрения его в проходящем свете микроскопа.

Отолиты атерины в зависимости от возраста рыбы достигает 0,9–4,1 мм. Они имеют вальковатую форму с изрезанным краем. Под микроскопом видны годовые кольца в виде чередующихся темных и светлых полос, представляющих собой опаковые (темные) и гиалиновые (светлые) кольца.

Гиалиновые кольца образуются зимой, когда рыба не питается, но кальций из воды поступает в организм, а опаковые кольца образуются в период интенсивного питания рыбы. За годовые кольца принимаются гиалиновые кольца отолитов. Для контроля при определении возраста помимо отолитов использовали и позвонки рыб, которые являются удобными регистрирующими структурами.

Для определения возраста рыбы по позвонкам часть позвоночника из туловищного отдела вываривали в горячей воде, высушивали, с помощью канадского бальзама закрепляли на предметное стекло в вертикальном положении и с помощью вышеуказанного прибора шлифовали до середины одного из позвонков. В проходящем свете микроскопа просматривались темные и светлые концентрические кольца, являющиеся годовыми.

Отолиты являются наиболее удобной и точной регистрирующей структурой. При определении роста и возраста рыб ряд исследователей отдают предпочтение этим структурам (Чугунов, 1926; Майорова, 1939; Замахеев, 1941; Чугунова, 1959; Алеев, 1963; Мина, 1965, 1973; Шапиро, Исаков, 1971; Великанов, 1991; Дгебуадзе, 2001; Кудерская, 2002).

Характер роста атерины описывали моделью Берталанфи, параметры которой находили графическим методом Форда-Уолфорда (Мина, Клевезаль, 1976).

В лабораторных условиях рыб после проведения полной морфометрии вскрывали, извлекали пищеварительный тракт и печень, готовили из них гистологические препараты по общепринятой методике (Ромейс, 1953). Изучали микроструктурную организацию пищеварительной системы и печени атерины по их возрастным особенностям. Для этого срезы окрашивали гематоксилин - эозином и под световым микроскопом изучали микроструктуру различных отделов.

Обработка материала по питанию атерины производилась индивидуальным методом по общепринятой методике (Методическое пособие1974). Соотношение кормовых объектов в пище атерины выражено в процентах суммарного веса потребленных организмов. Общие индексы потребления даны в продецимилле (Фортулатова, 1964). Наполнение кишечника оценивали произвольно по пятибалльной шкале. Видовую принадлежность компонентов пищи устанавливали по Атласу беспозвоночных Каспийского моря (1968, 2002).

Описание стадий зрелости половых желез и фаз развития клеток проводили по схеме периодизации, разработанной В.А. Мейеном (1939; 1940), а затем дополненной другими исследователями (Казанский, 1949; Саун, Буцкая, 1963; Персов, 1966 и др.). Для определения плодовитости из середины яичника брали навеску приблизительно 30 мг, подсчет икринок проводили в камере Богорова под биноклем МБС - 10 при четырехкратном увеличении. При подсчёте плодовитости выделяли 2 группы икринок. В первую группу включали крупные почти прозрачные икринки (IV стадия), закончившие трофоплазматический рост, которые могли быть выметаны рыбой в первую очередь, во вторую группу входили икринки, непрозрачные со светло-желтой окраской. Икринки начальных фаз периода протоплазматического роста, диаметром менее 0,15 мм не учитывали.

Морфометрические измерения рыб осуществляли штангенциркулем с точностью до 0,1 см. Учитывали 38 пластических и меристических признаков согласно схеме, предложенной И.Ф. Правдиным (1939, 1966). Большинство

индексов вычислено в процентах к длине тела, а некоторые (ширина лба, длина рта, диаметр глаза, заглазничный отдел головы, высота головы) – в процентах к длине головы. Результаты промеров обрабатывались вариационно-статистическим методом (Плохинский, 1970), составляли вариационные ряды и находили среднюю арифметическую M , ее ошибку m , среднее квадратическое отклонение σ , коэффициент вариации CV .

В работе приняты следующие обозначения: Q – масса рыбы, г; Q_1 – масса рыбы без внутренностей, г; L – длина всей рыбы; AC – длина тела по Смитту; l – длина тела без C ; l_1 – длина туловища; D_1 – число ветвистых лучей в 1 спинном плавнике; D_2 – число ветвистых лучей в 2 спинном плавнике; A – число ветвистых лучей в анальном плавнике; br – число тычинок на внутренней стороне первой жаберной дуги.

Относительно к длине тела по Смитту: r – длина рыла; o – диаметр глаза; po – заглазничный отдел головы; s – длина головы; hc – высота головы у затылка; io – ширина лба; H – наибольшая высота тела; h – наименьшая высота тела; AD – антедорсальное расстояние; PD – постдорсальное расстояние; pl – длина хвостового стебля; lD_1 – длина основания D_1 спинного плавника; hD_1 – высота 1 спинного плавника; lD_2 – длина основания D_2 спинного плавника; hD_2 – высота 2 спинного плавника; lA – длина анального плавника; hA – высота анального плавника; lP – длина грудного плавника; lV – длина брюшного плавника; $P-V$ – расстояние между грудным и брюшным плавниками; $V-A$ – расстояние между брюшным и анальным плавником; LM – длина верхнечелюстной кости; Lm – длина нижнечелюстной кости.

Относительно к длине головы: r – длина рыла; o – диаметр глаза; po – заглазничный отдел головы; hc – высота головы у затылка; io – ширина лба.

Счет позвонков проводили по фенетическому методу (Яковлев и др., 1981), к которому мы добавили остеометрию по отделам: туловищному, переходному и хвостовому (Устарбеков, 1998). Все измерения рассмотрены в % к общей длине позвоночника. Приняты следующие обозначения: V_A –

количество позвонков в туловищном отделе позвоночника; V_i - количество позвонков в переходном отделе позвоночника; V_C - количество позвонков в хвостовом отделе позвоночника; V_O - общее количество позвонков; V_{LA} - длина туловищного отдела позвонков; V_{Li} - длина переходного отдела позвоночника; V_{LC} - длина хвостового отдела позвоночника.

При подсчете ветвистых лучей в дорсальном и анальном плавниках учитывали последний луч. Тычинки считали на внутренней стороне первой жаберной дуги.

Рассмотрены 9 краниологических признаков атерины относительно к длине основания черепа и некоторые признаки к длине самой кости: высота черепа на уровне парасфеноида, максимальная высота черепа, ширина черепа на уровне ethmoidalia lateralia, ширина черепа на уровне Sphenotica, ширина черепа на уровне pterotica, наибольшая длина и ширина operculum, длина и ширина праеоперкулум (Васильева, Устарбеков, 1991а,б).

Для оценки морфологических дистанций в многомерном пространстве индексов использовали обобщённое евклидово расстояние. Кластерный анализ получаемых матриц дивергенции производили методом ближайшей связи (Дюран, Оделл, 1977). Для оценки уровня морфологических различий использовали формулу $CD=(M_1-M_2):(\sigma_1+\sigma_2)$; показателем подвидового различия принята величина этого коэффициента, равная 1,28 и более (Майр и др., 1956).

Статистическую обработку данных проводили с помощью стандартных методов ($M \pm m$, tst). Использовали пакеты статистических программ STATISTIKA (версия 5;6).

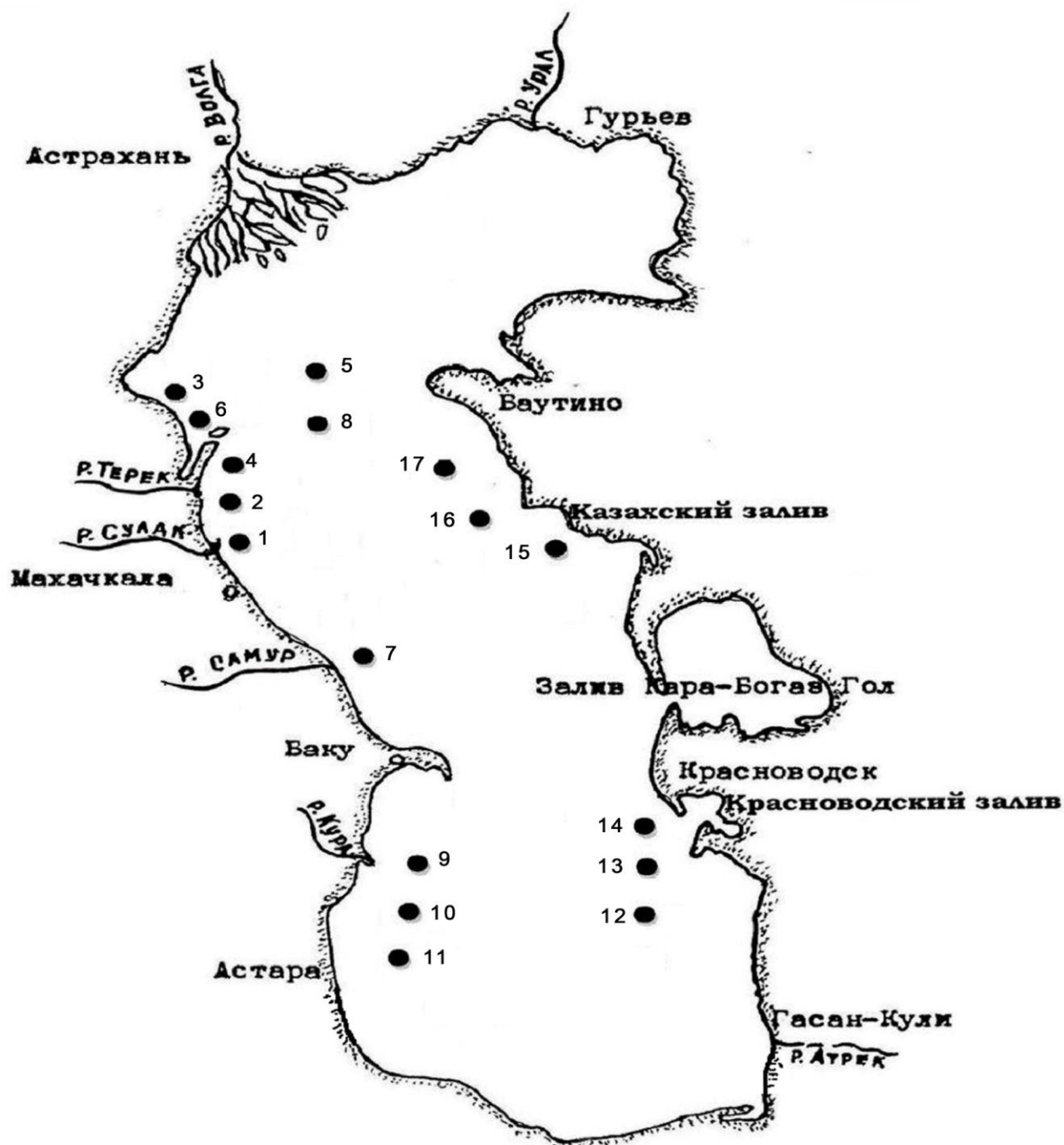


Рис.3. Карта-схема районов исследований: 1 – Сулакско-Каспийский район; 2– Терско-Каспийский район; 3 – Крайновско-Каспийский район; 4 – акватория п-ва Лопатин; 5 – акватория о. Тюлень; 6 - Аграханский залив; 7– Самурско-Каспийский район; 8 – акватория о. Чечень; 9- о. Корнилова-Павлова; 10 - банок Калмычкова; 11 - банок Борисова; 12 - район Туркменского залива район; 13 – банок Жданова; 14 – район Красноводского залива; 15 - район Казахского залива; 16 - м. Ракушечный; 17 - м. Песчаный

ОБЩИЙ ОБЪЁМ МАТЕРИАЛА (экз.)

Район исследований	М	О	КР	РВ	В	П	Пит.	АП.	ГА
1	50	52	38	200	100	200	100	-	
2	50	39	44	200	100	200	100	115	50
3	99	36	42	200	100	200	100	-	
4	99	44	32	200	100	200	100	-	
5	99	64	30	200	100	200	100	-	
6	104	44	36	200	100	200	100	-	
7	102	40	37	200	100	200	100	-	
8	108	52	30	200	100	200	100	-	
9	108	40	36	200	100	200	100	-	
10	100	39	30	200	100	200	100	-	
11	84	46	30	200	100	200	100	-	
12	100	61	31	200	100	200	100	-	
13	94	38	30	200	100	200	100	-	
14	95	50	38	200	100	200	100	-	
15	100	40	48	200	100	200	100	-	
16	100	45	45	200	100	200	100		
17	103	97	36	200	100	200	100	-	
ВСЕГО	1595	825	613	3400	1700	3400	1700	115	50

Примечание: 1) М - морфологический анализ; О - остеологический анализ; Кр.- краниологический анализ; РВ - размерно-весовой состав; В - возрастной состав; П - половой состав; Пит.- питание; АП – абсолютная плодовитость; А - гистологический анализ.

2) Район исследований: см. сноску к рисунку 1.



Рис. 4. *Atherina boyeri Caspia* (Eichwald, 1838)



Рис.5. Лов мальковой волокушей в Терско-Каспийском районе



Рис.6. Уловы атерины

ГЛАВА III. ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ АТЕРИНЫ

Метод популяционной морфологии в сочетании с другими методами может дать ощутимые результаты при изучении структуры вида рыб, а также при решении некоторых сложных вопросов систематики, что имеет немаловажное практическое значение (Васильева, 1977).

У атерины тело сильно вытянутое с небольшой вальковатостью. Хвостовая часть позади от анального отверстия сильно прогонистая. К задней своей части сужается постепенно, заканчивается гомоцеркальным хвостовым плавником. Голова к передней своей части клинообразно сужается и напоминает круто обрубленный клин. Лобная часть уплощена и поперек нее от одного глаза до другого проходит темная полоса шириной до 0,4 мм. Нижняя челюсть закруглена кверху, ее передний край выступает за верхнечелюстной отдел на 1-2 мм. Глаза большие, занимают 30-40 % боковой поверхности головы. Общая окраска атерины светло-серого до светло-бежевого оттенка. На светлом фоне спины видна мелкая «сетка» из черных точек. Вдоль туловища по бокам, начиная от жаберных крышек до корня хвостового плавника, проходит серебристая сильно выделяющаяся полоса переменной ширины. Боковой линии нет. На спине имеются два спинных плавника. Задний из них расположен почти на одном уровне с анальным плавником или на 3-4 см сдвинут каудальнее. Передний край нижней челюсти по горизонтали расположен на одном уровне с центром зрачка (рис.4). Такого подробного описание внешнего строения тела атерины в литературе мы не нашли, мы это делаем первыми.

II.1. Изменчивость традиционных счётных признаков

Относительно количества тычинок на первой жаберной дуге и возможности использования этого признака в систематике атерин в литературе имеются различные точки зрения. Одни авторы (Берг, 1949; Световидов, 1964; Эланидзе, 1982 и др.) считают, что в условиях симпатрии диапазон изменчивости у атерины Черного моря *A. mochon pontica* (21-33), *A. presbyter* (28-33), *A. bonopartei* (30-39) перекрываются. Поэтому для обоснования дискретности двух форм нужно отталкиваться от какого-либо другого признака. По другим источникам (Kiner, Spilmann, 1969; Ouignar, Pras, 1986) пределы изменчивости жаберных тычинок *A. boeyri* (21-39) включает диапазоны изменчивости и двух других видов. Резюмируя, Е.Д. Васильева (1994) утверждает, что этот признак не может быть четким диагностическим признаком для подрода *Hepsetia*. Известно, что влияние температуры сказывается на меристических признаках рыбы: количестве лучей в плавниках (анальном, спином и грудном), колючек в спинном плавнике и чешуй в боковой линии. Вейзель (Weisel, 1955) нашел, что у *Richardsnius balteatus* и *Ptichocheilus oregonense*, выловленных в водоемах с разным термическим режимом, обнаруживается тенденция к образованию в теплой воде меньшего, чем в холодной, количества лучей в анальном и спином плавниках. К подобному заключению относительно изменчивости числа лучей в анальном и спином плавниках, а также чешуй в боковой линии под влиянием температуры пришли еще раньше Хаббс (Hubbs, 1922) и Мотли (Mottley, 1931, 1934).

Совсем иные данные об изменчивости числа лучей в анальном плавнике *Richardsonius baitetus* получил Линдей (Lindseye, 1953): между температурой воды, в которой развивается рыба, и средним числом лучей в анальном плавнике существуют не отрицательные, а положительные корреляции: разница между количеством лучей у рыбы, развивающиеся при низкой (7-12) градусов и высокой (21-24) температуре, может быть очень

значительной и достигать четырех лучей. У *Pungittus pungittus* и *Macropodus opercularis*, по данным экспериментальных исследований Линдси (Lindseye, 1954, 1962), зависимость количества лучей в анальном, спинном и грудных плавниках, а так же дорсальных колючек от температуры выражается U-подобной кривой, т.е. наименьшее количество лучей в плавниках и наименьшее количество колючек наблюдается при средней температуре, а увеличенное - при высокой и низкой. Однако у форели (*Salmo trutta trutta*) по Тонингу (Toning, 1952), наоборот, при средней температуре отмечается наибольшее количество лучей в анальном, спинном и грудных плавниках. При повышенной же и пониженной температурах их количество уменьшается. Наконец, Крюгер (Kruger, 1961) никакой существенной разницы между количеством колючек и мягких лучей в анальном и спинном плавниках у *Apeltes quadracus*, которая развивалась при разных температурах, не обнаружил.

Установлено, что у сеголетков карпа некоторые меристические признаки (число чешуй в боковой линии, лучей всех плавников, глоточных зубов, жаберных тычинок) изменяются в зависимости от температуры воды во время развития. Однако влияние высоких и низких температур сходно с влиянием их на образование многих аномалий в строении рыб. Видимо, характер нарушений во время развития рыбы зависит не только от внешних влияний, но и от общего физиологического состояния развивающегося организма (Татарко, 1968).

Согласно исследованиям, проведенным ранее, атерина характеризуется такими средними оценками меристических признаков: лучей в D I: 7,51 – Кайдак; 7,55 – Средний Каспий; 7,50 – Черное море. Ветвистых лучей на 2 спинном плавнике: 11,8 – Кайдак; 11,1 – Средний Каспий; 11,2 – Черное море. Ветвистых лучей в анальном плавнике: 13,7 – Кайдак; 13,9 – Средний Каспий; 13,7 – Черное море. Тычинок на 1 жаберной дуге: 25,0 – Кайдак; 25,0 – Средний Каспий; 28,9 – Черное море (Световидов, 1938). Каспийское море: D I – 7,0; ветвистых лучей на 2 спинном плавнике 11,5 (10-13)

(Казанчеев, 1963). Озеро Сара: D_I - 7,3 ; ветвистых лучей на 2 спинном плавнике - 12,5; ветвистых лучей в анальном плавнике – 13,8; тычинок на 1 жаберной дуге - 22,2 (Абдурахманов, 1962). Кировский залив лучей в D_I – 5,7 (5-7); ветвистых лучей на 2 спинном плавнике - 11,7 (9-13); ветвистых лучей в анальном плавнике – 14,3 (9-16); количество тычинок на 1 жаберной дуге - 23,8 (18-26) (Кулиев, 1981).

Разделение музейных выборок на "многотычинковых" атерин, имеющих 30 и более жаберных тычинок, и "малотычинковых" дало для Черноморско-Азовского бассейна диапазоны изменчивости этого признака соответственно 30 - 37 и 27 - 31. По литературным данным (Мешков, 1941; Берг, 1949; Световидов, 1964; Ванареску, 1964; Эланидзе, 1982; Мовчан, 1988 и др.), у черноморской *A. mochon pontica* 21-33 жаберные тычинки (в этот диапазон укладывается *A. presbyter*, имеющий 28 - 33 тычинки (Quignard, Pras, 1986)), а у *A. bonapartei* - 30 - 39. Таким образом, имеет место перекрывание диапазонов изменчивости при различиях средних значений в условиях симпатрии. При этом, по-видимому, в большинстве случаев отличия "многотычинковых" атерин выявляются после упомянутой выше манипуляции: выделения выборок (или особей), имеющих 30 и более жаберных тычинок. Тогда обоснование дискретности двух форм нуждается в наличии различий по какому-либо другому признаку (Васильева, 1994).

Приводимые в литературе (Kiener, Spillmann, 1969; Quignard, Pras, 1986 и др.) пределы варьирования числа жаберных тычинок у *A. boyeri* (21 - 39) включают в себя диапазоны изменчивости и *A. mochon pontica*, и *A. bonapartei*. В принципе сами по себе эти данные не являются аргументом в пользу объединения двух номинальных видов, а в равной степени позволяют предполагать, что характеристика *A. boyeri* составлена на основе смешанного материала. В этой связи особый интерес представляют данные по атеринам из небольшого озера на территории Турции (Altun, 1991), в котором 329 изученных экземпляров имели от 27 до 35 жаберных тычинок (в среднем 30.6), что полностью нивелирует предполагаемые различия

"мало-" и "многотычинковых" атерин. Причем распределение особей в озере по данному признаку близко к нормальному (расчисленный на основе данных автора диапазон для нормального распределения составляет 26.8 - 34.4), следовательно, о существовании здесь двух форм не может быть и речи, а среднее значение как раз соответствует пороговому при разделении *A. mochon pontica* и *A. bonapartei*. Все вышеизложенное позволяет считать число жаберных тычинок изменчивым признаком, не имеющим диагностического значения для разделения видов подрода *Hepsetia* и характеризующим определенным образом лишь отдельные популяции, а *A. mochon pontica* и *A. bonapartei*, соответственно, синонимами (Васильева, 1994).

По нашим данным лучей в D_1 – V-VIII, в среднем 6,8, лучей в D_2 – I-II 11,4, общим числом 10-13, лучей в I-II -14,1 общим числом 12-16.

Количество тычинок на нижней стороне 1 жаберной дуги -21,2 (18-24), на верхней стороне 1 жаберной дуги – 24,4 (20-27), число поперечных рядов чешуй – 44,8 (42-49).

Наибольшее количество лучей в спинном плавнике D_1 у атерин указывает А.Н. Световидов (1938) для выборок Среднего Каспия (7,55), залива Кайдак (7,51) и Черного моря (7,50). Наименьшее количество лучей отмечено у атерин Кировского залива З.М. Кулиевым (1981) (5,66). В наших исследованиях этот показатель занимает промежуточное положение, в среднем он равен 6,8 с пределами варьирования от 5 до 8.

Наибольшее количество лучей в D_{II} отмечено у атерин из о. Сара Ю.А. Абдурахмановым (1962) (12,5), у рыб из всех остальных водоемов этот показатель не дает больших различий.

По сравнению с данными 50-летней давности у современных атерин наблюдается тенденция увеличения среднего количества ветвистых лучей в анальном плавнике и уменьшение среднего количества тычинок на 1-ой жаберной дуге.

Достоверные различия отмечены в количестве тычинок на первой жаберной дуге у выборок Черного моря ($29,9 \pm 0,24$), залива Кайдак (25,0) из Среднего Каспия (Световидов, 1938), и Кировского залива (23,8) из Южного Каспия (Кулиев, 1981) с нашими данными (21,2).

При рассмотрении счетных признаков самцов и самок атерин Сулакско-Каспийского района достоверных различий не отмечено.

При рассмотрении размерной изменчивости по счетным признакам атерины к первой группе отнесены особи с абсолютной длиной тела 24-50 мм, в среднем $42,2 \pm 0,79$ мм ($n=100$), ко второй – с абсолютной длиной тела 51-99 мм, в среднем $79,1 \pm 1,52$ мм ($n=100$), достоверные различия отмечены в количестве тычинок на 1 жаберной дуге (4,11). При сравнении счётных признаков первой размерной группы с третьей с абсолютной длиной тела 101-121 мм, в среднем $107,2 \pm 0,46$ мм ($n=100$), достоверные различия отмечены в количестве ветвистых лучей в анальном плавнике (4,55) и в количестве тычинок на 1 жаберной дуге (5,88). При сравнении этих признаков второй размерной группы с третьей размерной группой достоверных различий не отмечено.

При рассмотрении меристических признаков достоверные различия отмечены при сравнении числа лучей 1 спинного плавника атерины акватории о. Тюлений (табл.6, т. II. Приложение) с атериной Аграханского залива (3,53), атериной акватории п-ва. Лопатин (3,85), района Казахского залива (3,53), Туркменского залива (3,53), м. Песчаный (4,71), м. Ракушечный (3,26), банка Калмычкова (3,26).

Достоверные различия отмечены при сравнении числа лучей 2 спинного плавника атерины акватории о. Тюлений с атериной Крайновско-Каспийского района (6,67), акватории п-ва Лопатин (7,33), Аграханского залива (5,1) и Самурско-Каспийского района (5,0). Атерины акватории о. Чечень с атериной Крайновско-Каспийского района (4,55), акватории п-ва Лопатин (9,72), Самурско-Каспийского района (7,96), Сулакско-Каспийского района (3,48). Атерины Крайновско-Каспийского района с атериной

акватории п-ва Лопатин (13,19), Аграханского залива (3,35), Сулакско-Каспийского (5,65), Самурско-Каспийского района (12,39), банка Жданова (10,18), Казахского залива (8,94), Туркменского залива (9,57), м. Песчаный (9,57), Красноводского залива (7,55), банка Калмычкова (10,38). Атерины акватории п-ва Лопатин с атериной Аграханского залива (12,69) и Самурско-Каспийского района (3,47). Атерины Аграханского залива с атериной Сулакско-Каспийского района (4,55) и Самурско-Каспийского района (8,99), атерины о. Корнилова-Павлова (9,72), района Казахского залива (7,81), Туркменского залива (9,38), м. Песчаный (9,38), м. Ракушечный (6,17), банок Калмычкова (9,88), района Красноводского залива (6,17). Достоверные различия также отмечены при сравнении выборок атерины Самурско-Каспийского района с выборками атерины о. Корнилова-Павлова (4,0), банка Жданова (3,77), района Казахского залива (6,38), Туркменского залива (5,32), м. Песчаный (5,32), м. Ракушечный (6,60), района Красноводского залива (5,19).

Достоверные различия отмечены при сравнении числа ветвистых лучей анального плавника атерины акватории о. Тюлений с атериной акватории о. Чечень (3,76), с атериной Аграханского залива (4,12), Самурско-Каспийского района (6,29). Атерины акватории о. Чечень с атериной акватории п-ва Лопатин (3,25), Терско-Каспийского района (4,11), Сулако-Каспийского района (6,13), о. Корнилова-Павлова (4,23), района Казахского залива (3,53), м. Песчаный (4,62). Атерины Крайновско-Каспийского района с атериной Сулакско-Каспийского района (5,33), Терско-Каспийского района (3,15), Самурско-Каспийского района (4,72), о. Корнилова-Павлова (3,51), района Казахского залива (3,33), м. Песчаный (3,51). Атерины акватории п-ва Лопатин с атериной Аграханского залива (3,48), Самурско-Каспийского района (5,0). Атерины Аграханского залива с атериной Терско-Каспийского района (5,0), Сулако-Каспийского района (6,94), о. Корнилова-Павлова (5,60), Казахского залива (5,31), м. Песчаный (5,66). Атерины Терско-Каспийского района с атериной Самурско-Каспийского района (7,87). Атерины Сулакско-

Каспийского района с атериной Самурско-Каспийского района (9,33), банка Калмычкова (4,12), м. Ракушечный (6,14), Туркменского залива (6,14), района Красноводского залива (4,38), банка Жданова (4,38).

Достоверные различия отмечены при сравнении числа тычинок на внутренней стороне 1 жаберной дуги атерины акватории о. Тюлений с атериной акватории п-о Лопатин (3,09), Терско-Каспийского района (4,42), Сулакско-Каспийского района (4,82), Самурско-Каспийского района (3,39). Достоверные различия также отмечены у атерины акватории о. Чечень с атериной Крайновско-Каспийского района (3,29), акватории п-о Лопатин (3,23), Терско-Каспийского района (4,33), Сулакско-Каспийского района (3,49), о. Корнилова-Павлова (4,41), Казахского залива (3,39), банка Калмычкова (4,17), района Красноводского залива (5,08). Достоверные различия также отмечены атерины акватории Крайновско-Каспийского района с атериной Терско-Каспийского района (4,21), Сулакско-Каспийского района (4,44). Достоверные различия отмечены также при рассмотрении тычинок на внутренней стороне 1 жаберной дуги атерины акватории п-ва. Лопатин с атериной банка Жданова (3,85), района Красноводского залива (4,0). Достоверные различия отмечены при сравнении выборок атерины Крайновско-Каспийского района с выборками атерины о. Корнилова-Павлова (4,88), банка Жданова (7,32), Терско-Каспийского района (5,26), Красноводского залива (8,05), банка Калмычкова (4,07). Достоверные различия отмечены при сравнении выборок атерины Аграханского залива с выборками атерины о. Корнилова-Павлова (5,43), Терско-Каспийского (4,85), Красноводского залива (8,24), банка Калмычкова (4,71). Достоверные различия отмечены также при сравнении выборок атерины Сулакско-Каспийского района с выборками атерины м. Ракушечный (4,83). Достоверные различия отмечены также при сравнении выборки атерины о. Корнилова-Павлова с выборками атерины Казахского залива (3,53), Туркменского залива (3,53), м. Песчаный (3,53). Достоверные различия отмечены также при сравнении выборки атерины Красноводского залива с

выборками атерины м. Песчаный (6,25) и м. Ракушечный (7,53) Туркменского залива (6,41), Казахского залива (6,41).

Для определения изменчивости признаков использовали коэффициент вариации (CV%) (табл. 6, т. II. Приложение). Из 4-х рассмотренных счетных признаков в 17 районах Каспийского моря наиболее изменчивыми оказались в 16 районах исследования число лучей на 1 спинном плавнике и число лучей 2 спинного плавника - в 11 районах, тычинок 1 жаберной дуге в 12 районах исследования и число ветвистых лучей в анальном плавнике в 12 районах. Наибольшая изменчивость отмечена у выборок атерины Сулакско-Каспийского района в числе лучей первого спинного плавника (28,73), в числе тычинок второго спинного плавника у выборок банка Борисова (19,73), в числе ветвистых лучей анального плавника у выборок атерины акватории о. Тюлень (10,72), в числе тычинок на внутренней стороне первой жаберной дуги у выборки атерины акватории о. Чечень (26,08).

Таким образом, при рассмотрении счетных признаков выборка атерины акватории о. Тюлень отличается наибольшим числом ветвистых лучей 1 спинного плавника ($7,1 \pm 0,06$) (табл.6, т. II. Приложение), а выборка атерины м. Песчаный наименьшим числом - ($6,7 \pm 0,06$) (табл.6, т. II. Приложение). Выборка атерины Крайновско-Каспийского района отличается наибольшим числом ветвистых лучей 2 спинного плавника ($12,3 \pm 0,08$), а выборка атерины акватории п-ов Лопатин наименьшим числом - ($10,4 \pm 0,12$). Выборка атерины акватории Самурско-Каспийского района отмечена наибольшим числом ветвистых лучей анального плавника ($14,9 \pm 0,09$), а выборка атерины Сулакско-Каспийского района наименьшим числом - ($13,5 \pm 0,12$). Выборка атерины акватории о. Чечень наибольшим числом тычинок на внутренней стороне 1 жаберной дуге ($23,2 \pm 0,58$), а выборка атерины Красноводского залива наименьшим числом - ($20,2 \pm 0,11$).

III.2. Изменчивость традиционных пластических признаков

При рассмотрении полового диморфизма атерины из 28 пластических признаков достоверные различия отмечены в высоте первого спинного плавника (3,66) и в длине основания анального плавника (3,27). Самцы отличаются наибольшей длиной основания анального плавника ($14,3 \pm 0,24$) и большей высотой первого спинного плавника ($11,3 \pm 0,14$) (табл.7, т. II. Приложение).

Рыбы растут в течение всей жизни, с возрастом увеличиваются их размеры. При этом важно установить динамику развития морфологических признаков в зависимости от размера и возраста. Для выяснения размерной изменчивости атерины Сулакско-Каспийского района нами исследованы, как молодь, так и половозрелые особи, которые были разделены на три размерные группы: к первой группе отнесены особи абсолютной длиной тела 24-50 мм, в среднем $42,2 \pm 0,79$ мм ($n=100$); ко второй - абсолютной длиной тела 51-99 мм, в среднем $79,1 \pm 1,52$ мм ($n=100$); к третьей - абсолютной длиной тела 101-121 мм, в среднем $107,2 \pm 0,46$ мм ($n=100$). При сравнении пластических признаков атерины первой размерной и второй размерной групп достоверные различия отмечены в длине рыла (9,5), в диаметре глаз (4,37), в длине головы (4,44), в ширине лба (7,33), в наименьшей высоте тела (6,66), в величине антедорсального (9,75) и постдорсального расстояния (6,17) (табл.8, т. II. Приложение).

Достоверные различия так же отмечены при сравнении пластических признаков относительно к длине головы: в длине рыла (4,54) и ширине лба (3,10).

При рассмотрении размерной изменчивости по пластическим признакам атерины первой размерной группы с третьей размерной группой достоверные различия отмечены в длине рыла (9,37), в диаметре глаз (4,60), в длине головы (4,76), в ширине лба (7,92), в наименьшей высоте тела (5,13), в длине антедорсального (9,23) и постдорсального расстояния (6,89), в длине

верхнечелюстной (4,72) и нижнечелюстной (3,47) кости (табл.8, т. II. Приложение).

Достоверные различия так же отмечены при сравнении величин пластических признаков отнесенных к длине головы: по длине рыла (8,49) и по ширине лба (5,79).

При сопоставлении пластических признаков атерины второй размерной группы с третьей размерной группой достоверных различий не отмечено.

Нами проведен сравнительный анализ 17 выборок атерин из различных районов Каспийского моря по 21 пластическим признакам (табл.6, 9, см. т. II. Приложение). В результате установлено, что выборка рыб акватории о. Тюлень по 19 признакам отличается от рыб из акватории м. Песчаного и по 7 признакам от выборки Крайновско-Каспийского района. Наибольшее количество достоверно различающихся признаков (19) отмечено при сравнении выборок из акватории о. Чечень и района Туркменского залива, а наименьшее (8) - с рыбами Сулакско-Каспийского района. По 18 признакам различаются Крайновско-Каспийские атерины от рыб м. Песчаного, района Туркменского залива и района Красноводского залива. И меньше всех они отличаются от рыб акватории п-ва Лопатин и Аграханского залива. Сравнение рыб акватории п-ва Лопатин с рыбами м. Песчаного выявило различия по 19 признакам, а с атеринами Самурско-Каспийского района - всего по 8 признакам. Атерины из Аграханского залива по 17 признакам различаются от рыб банка Калмычкова и Казахского залива. Атерина Терско-Каспийского района по 15 признакам различаются от рыб м. Ракушечного и м. Песчаного. По 14 признакам различаются атерины Сулакско-Каспийского района от рыб акватории м. Ракушечного и менее всех (по 4 признакам) эти рыбы различаются от Самурско-Каспийских. По 17 признакам отличаются атерины из Самурско-Каспийского района от рыб банка Калмычкова и по 6 признакам от рыб о. Корнилово-Павлово. У атерин из района о. Корнилово – Павлово отмечены различия (по 8 признакам) от рыб района Красноводского залива и банка Жданова. Наименьшее

количество отличающихся признаков выявлено у рыб о. Корнилово-Павлово с рыбами из района банка Калмычкова. Рыбы акватории банка Борисова по 8 признакам отличаются от атерин района Красноводского залива и банка Жданова. По 10 признакам отмечены различия у атерин банка Жданова с выборками атерин акватории Казахского залива, м. Ракушечного и м. Песчаного. И всего по двум признакам различаются атерины из Казахского залива и м. Ракушечный; м. Ракушечный и м. Песчаный, района Туркменского залива и района Красноводского залива, района Туркменского залива и банка Жданова. Как видно из этого перечня, рыбы из акватории банки Жданова отличаются от выборок большинства других районов Каспия. Видимо, эти различия гидробиологические, температурные и химические условия вод этого участка моря приводят развитию признаков приспособления их к определенным условиям существования, складывающимся в этих районах.

Не менее важным представляется выяснение того, какие из перечисленных признаков подвержены наибольшей изменчивости и в каких областях она более четко выражена.

По длине рыла (относительно длины тела рыбы) атерина акватории о. Тюлень достоверно отличается от рыб из районов о. Чечень, Крайновки, Лопатина и др., расположенных в той же северо-западной части Каспийского моря, в которой находится и о. Тюлень. Видимо, географическая близость не способствовала сближению атерин по этому признаку. Адаптивное значение последнего оказалось неоднозначным для атерин в специфических условиях исследуемых районов.

По диаметру глаз атерина из той же акватории (о. Тюлень) проявили изменчивость по отношению к рыбам из совершенно других областей моря - юго-восточной его части (б. Жданова, Туркменского, Красноводского и Казахского заливов и др.).

Среди анализируемых признаков отмечались такие, по которым обнаруживается изменчивость по отношению рыб из небольшого количества

регионов, это - ширина лба, длина верхнечелюстной и нижнечелюстной костей, антедорсального расстояния. Однако по высоте тела, высоте спинного плавника, длины брюшного плавника рыбы акватории о. Тюлень отличаются от атерин практически всех других районов моря.

У атерин акватории о. Чечень отмечены отличия от рыб 15 районов по длине рыла, постдорсального расстояния, длине грудного плавника и длине анального плавника. Однако, по такому признаку, как антедорсальное расстояние чеченские атерины имеют достоверные различия с рыбами только 2-х районов - Сулакско-Каспийского и Самурско-Кспийского районов.

У Крайновско- Каспийских атерин отличия по диаметру глаз отмечены с рыбами всех 16 исследованных районов, а по длине хвостового стебля они различаются только с атериной акватории о. Лопатин. По длине хвостового стебля Лопатинские рыбы отличаются от выборок всех районов исследования, а по такому признаку, как ширина лба - только с рыбами двух районов- Терско-Каспийского и Сулакско-Каспийского.

Длина рыла Сулакских рыб имеют различия с рыбами всех других районов а Самурские атерины по этому признаку различаются только с атеринами банка Борисово и т.д.

Таким образом, анализируя цифровой материал и сравнивая результаты изучения морфологической изменчивости 21 пластических признаков относительно стандартной длины тела у атерин из 17 районов Каспия (табл. 9, т. II. Приложение) можно констатировать, что определенной закономерности в возникновении и проявлении различий пластических признаков у атерин Каспия установить не удалось. Одни и те же признаки у рыб в одном регионе могут иметь достоверные различия то с 1-2 выборками, то с 15-16 районами. Это говорит о том, что изменчивость морфологических признаков у атерин носит спонтанный характер, они sporadически выявляются то в одном, то в другом регионе под влиянием различных сочетаний экологических факторов и физиологического состояния рыбы. Такая форма изменчивости близка к модификационной, проявляющаяся под

влиянием температурных, гидрологических и гидрохимических воздействий и объединенной под общим названием экологических модификаций.

Из 21 рассматриваемых пластических признаков относительно к стандартной длине тела, согласно коэффициенту вариации (CV%), наиболее изменчивыми признаками оказались: длина рыла (18,15) и диаметра глаз (12,47) у выборки атерины Сулакско-Каспийского района, заглазничное расстояние (18,40) и ширина лба (27,39) у выборки атерины Терско-Каспийского района, длина головы (10,70) у выборки атерины района Красноводского залива, высота головы у затылка (11,43) и длина постдорсального расстояния (16,35) и длины верхнечелюстной кости (27,94) у выборки атерины Самурско-Каспийского района, длина брюшного плавника (17,18), наибольшей высоты тела (16,57) и длины хвостового стебля (18,42) у атерины Крайновско-Каспийского района, наименьшая высота тела (25,21), длина хвостового плавника (21,26), расстояние: между грудным и брюшными плавниками (17,92) и брюшными и анальным плавником (20,58) у выборки атерины акватории о. Чечень, длина антедорсального расстояния (17,15) и длины нижнечелюстной кости (22,08) у выборки атерины акватории о. Тюлень, длины основания первого спинного плавника (21,47) у выборки атерины Аграханского залива, длина основания второго спинного плавника (19,46) выборки атерины банка Жданова, высота анального плавника (16,82) у выборки атерины Туркменского района.

Таким образом, при рассмотрении 21 означенных пластических признаков выборка атерины акватории о. Тюлень отличается от выборок других районов наименьшей длиной: рыла ($5,3 \pm 0,05$), хвостового стебля ($19,0 \pm 0,23$), высотой тела ($10,5 \pm 0,15$) (табл. 6, т. II. Приложение). Выборка атерины акватории о. Чечень отличается наименьшей: высотой тела ($4,8 \pm 0,12$), длиной основания второго спинного плавника ($10,3 \pm 0,16$) антедорсальным ($37,6 \pm 0,22$) и постдорсальным ($17,6 \pm 0,19$) расстоянием. Выборка атерины Крайновско-Каспийского района отличается наибольшим: диаметром глаз ($8,1 \pm 0,09$), постдорсальным расстоянием ($21,6 \pm 0,21$) и

высотой второго спинного плавника ($12,9 \pm 0,11$) и наименьшей высотой головы у затылка ($10,3 \pm 0,09$). Выборка атерины акватории п-ва Лопатин наибольшей: длиной головы ($22,5 \pm 0,17$), хвостового стебля ($22,5 \pm 0,21$), основания первого спинного плавника ($7,8 \pm 0,16$), высотой анального плавника ($10,4 \pm 0,11$) и наименьшей длиной основания анального плавника ($12,8 \pm 0,18$). Выборка атерины Аграханского залива наибольшей длиной: основания анального плавника ($15,5 \pm 0,13$), верхнечелюстной кости ($11,8 \pm 0,27$) и наименьшей длиной хвостового стебля ($19,7 \pm 0,15$). Выборка атерины Терско-Каспийского района характеризуется наибольшей длиной: антедорсального расстояния ($40,8 \pm 0,25$), заглазничного отдела ($9,4 \pm 0,24$) и расстояния между грудным и брюшным плавниками ($17,7 \pm 0,15$), наибольшей высотой головы у затылка ($12,6 \pm 0,11$), наибольшей шириной лба ($6,9 \pm 0,27$). Выборка атерины Сулакско-Каспийского района отличается наибольшей длиной: рыла ($6,5 \pm 0,17$), основания второго спинного плавника ($13,9 \pm 0,36$), хвостового стебля ($17,8 \pm 0,36$), длиной брюшного плавника ($13,9 \pm 0,50$). Выборка атерины Самурско-Каспийского района характеризуется наибольшей длиной расстояния между брюшным и анальным плавниками ($27,7 \pm 0,36$) и длиной основания первого спинного плавника ($5,5 \pm 0,13$). Выборка атерины о. Корнилова-Павлова наименьшей длиной брюшного плавника ($9,9 \pm 0,08$) и наименьшей высотой анального плавника ($10,6 \pm 0,09$). Выборка атерины м. Калмычкова наименьшим диаметром глаз ($6,4 \pm 0,04$), наименьшими показателями наименьшей высоты тела ($3,5 \pm 0,05$), и наибольшей длиной нижнечелюстной кости ($12,9 \pm 0,09$). Выборка атерины банка Борисова - наименьшей: длиной головы ($19,9 \pm 0,11$) и шириной лба ($5,1 \pm 0,08$). Выборка атерины Казахского залива наименьшей длиной нижнечелюстной кости ($10,4 \pm 0,10$). Выборка атерины м. Ракушечный характеризуется наименьшей высотой второго спинного плавника ($10,3 \pm 0,09$) и наименьшей длиной расстояния между грудными и брюшными плавниками ($14,4 \pm 0,11$). Выборка атерины м. Песчаный характеризуется наименьшей высотой первого ($9, \pm 0,11$) и второго ($10,3 \pm 0,09$), наименьшим заглазным

расстоянием ($6,8 \pm 0,07$), наименьшей длиной грудного плавника ($12,6 \pm 0,13$). Выборка атерины Туркменского залива характеризуется наименьшей длиной: верхнечелюстной кости ($8,1 \pm 0,10$) и расстояния между брюшными и анальными плавниками ($8,1 \pm 0,10$).

Достоверные различия отмечены при сравнении длины рыла относительно к длине головы атерины выборки о. Тюлений с выборками атерины Крайновско-Каспийского района (3,21) (табл.10), о. Корнилова-Павлова (5,35), банка Калмычкова (5,84), банка Борисова (5,18), района Казахского залива (5,89), м. Песчаный (8,96) (табл.6; 10, т. II. Приложение). Достоверные различия также отмечены при сравнении выборки атерины акватории - о. Чечень с выборками атерин: Крайновско-Каспийского района (6,43), Аграханского залива (5,19), о. Корнилова-Павлова (8,51), банка Калмычкова (9,0), банка Борисова (8,25), района Казахского залива (8,96), м. Ракушечный (5,87), м. Песчаный (12,03), района Туркменского залива (5,43), района Красноводского залива (5,89), банка Жданова (5,26). Достоверные различия также отмечены при сравнении выборки атерины Крайновско-Каспийского района с выборками атерин: акватории п-о Лопатин (5,81), Терско-Каспийского района (5,61), Сулакско-Каспийского района (4,51), м. Песчаный (6,42). Достоверные различия также отмечены при сравнении выборки атерины акватории п-о Лопатин с выборками атерин: о. Корнилова-Павлова (8,46), банка Калмычкова (9,09), банка Борисова (8,03), района Казахского залива (8,93), м. Ракушечный (5,0), Песчаный (12,79), района Туркменского залива (4,47), района Красноводского залива (5,02), банка Жданова (4,27). Достоверные различия также отмечены при сравнении выборки атерины Аграханского залива с выборками атерин: Терско-Каспийский района (4,55), Сулакско-Каспийский района (3,89), о. Корнилова-Павлова (3,28), банка Борисова (3,17) района Казахского залива (3,90) и м. Песчаный (7,07). Достоверные различия также отмечены при сравнении выборки атерины Терско-Каспийского района с выборками атерин: о. Корнилова-Павлова (7,94), банка Калмычкова (8,43), банка

Борисова (7,67), района Казахского залива (8,39), м. Ракушечный (5,29), м. Песчаный (6,10), района Туркменского залива (4,85), района Красноводского залива (5,34), банка Жданова (4,70). Достоверные различия также отмечены при сравнении выборки атерины Сулакско-Каспийского района с выборками атерин: о. Корнилова-Павлова (5,75), банка Калмычкова (6,03), банка Борисова (5,69), района Казахского залива (6,11), м. Ракушечный (4,44), м. Песчаный (7,92), района Туркменского залива (4,19), района Красноводского залива (4,53), банка Жданова (4,12). Достоверные различия также отмечены при сравнении выборки атерины Самурско-Каспийского района с выборками атерин: о. Корнилова-Павлова (3,80), банка Калмычкова (4,20), банка Борисова (3,72), района Казахского залива (4,31), м. Песчаный (6,86). Достоверные различия также отмечены при сравнении выборки атерины м. Песчаный с выборками атерин: о. Корнилова-Павлова (4,04), банка Калмычкова (3,53), банка Борисова (3,90), района Казахского залива (3,17), м. Ракушечный (5,14), банка Жданова (5,62).

Достоверные различия отмечены при сравнении диаметра глаз относительно к длине головы атерины выборки о. Тюлений с выборками атерины: Крайновско-Каспийского района (5,08), Аграханского залива (7,92), о. Корнилова-Павлова (11,66), банка Калмычкова (12,12), банка Борисова (11,35), района Казахского залива (10,99), м. Ракушечный (11,71), м. Песчаный (11,0), района Туркменского залива (9,17), района Красноводского залива (8,91), банка Жданова (9,01). Достоверные различия также отмечены при сравнении выборки атерины акватории о. Чечень с выборками атерин: Аграханского залива (5,25), о. Корнилова-Павлова (8,46), банка Калмычкова (8,92), банка Борисова (8,34), района Казахского залива (8,35), м. Песчаный (8,01), м. Ракушечный (8,72), района Туркменского залива (6,34), района Красноводского залива (6,13), банка Жданова (6,25). Достоверные различия также отмечены при сравнении выборки атерины Крайновско-Каспийского района с выборками атерин: акватории п-ва Лопатин (3,57), Терско-Каспийского района (4,18), Сулакско-Каспийского района (3,77), Самурско-

Каспийский района (4,21), о. Корнилова-Павлова (5,95), банка Калмычкова (6,50), банка Борисова (5,87), района Казахского залива (5,48), м. Песчаный (5,48), м. Ракушечный (6,33), района Туркменского залива (3,52), района Красноводского залива (3,29) и банка Жданова (3,45). Достоверные различия также отмечены при сравнении выборки атерины акватории п-ва Лопатин с выборками атерин: Аграханского залива (6,87), о. Корнилова-Павлова (11,28), банка Калмычкова (11,09), банка Борисова (10,89), района Казахского залива (10,47), м. Песчаный (10,47), м. Ракушечный (11,44), района Туркменского залива (8,02), района Красноводского залива (8,01), банка Жданова (8,13). Достоверные различия также отмечены при сравнении выборки атерины Аграханского залива с выборками атерин: Терско-Каспийского района (9,11), Сулакско-Каспийского района (6,25), Самурско-Каспийский района (7,58), о. Корнилова-Павлова (4,85), банка Калмычкова (5,62), банка Борисова (4,71), района Казахского залива (4,18), м. Ракушечный (5,30) и м. Песчаный (4,19). Достоверные различия также отмечены при сравнении выборки атерин Терско-Каспийского района с выборками атерин: о. Корнилова-Павлова (6,07), банка Калмычкова (16,66), банка Борисова (14,69), района Казахского залива (14,12), м. Песчаный (9,36), м. Ракушечный (14,91), района Туркменского залива (11,23), района Красноводского залива (10,73), банка Жданова (10,77). Достоверные различия также отмечены при сравнении выборки атерин Сулакско-Каспийского района с выборками атерин: о. Корнилова-Павлова (9,65), банка Калмычкова (10,12), банка Борисова (9,49), района Казахского залива (9,15), м. Песчаный (9,15), м. Ракушечный (9,83), района Туркменского залива (7,46), района Красноводского залива (7,24), банка Жданова (7,33). Достоверные различия также отмечены при сравнении выборки атерин Самурско-Каспийского района с выборками атерин о. Корнилова-Павлова (11,97), банка Калмычкова (12,50), банка Борисова (11,53), района Казахского залива (11,11), м. Песчаный (11,11), м. Ракушечный (11,88), района Туркменского залива (9,01), района Красноводского залива (8,71) и банка

Жданова (8,99). Достоверные различия также отмечены при сравнении выборки атерин о. Корнилова-Павлова с выборками Туркменского залива (3,29), района Красноводского залива (3,51), банка Жданова (3,14). Достоверные различия также отмечены при сравнении выборки атерин банка Калмычкова с выборками Туркменского залива (4,11), района Красноводского залива (4,31), банка Жданова (3,93). Достоверные различия также отмечены при сравнении выборки атерин банка Борисова с выборками Туркменского залива (3,27), района Красноводского залива (3,47), банка Жданова (3,14). Достоверные различия также отмечены при сравнении выборки атерин м. Ракушечный с выборками Туркменского залива (3,92), района Красноводского залива (4,11), банка Жданова (3,78).

Достоверные различия отмечены при сравнении длины заглазничного расстояния относительно к длине головы атерины выборки акватории о. Тюлений с выборками атерины: Крайновско-Каспийским районом (4,08), Аграханского залива (9,24), Терско-Каспийского района (5,33), о. Корнилова-Павлова (9,86), банка Калмычкова (10,13), банка Борисова (7,21), района Казахского залива (9,19), м. Ракушечный (8,15), м. Песчаный (10,19), района Туркменского залива (8,21), района Красноводского залива (7,58), банка Жданова (7,51). Достоверные различия отмечены также при сравнении выборки атерины акватории о. Чечень с выборками атерины: Крайновско-Каспийского района (5,35), Аграханского залива (8,62), о. Корнилова-Павлова (9,07), банка Калмычкова (9,25), банка Борисова (7,64), района Казахского залива (9,16), м. Ракушечный (8,29), м. Песчаный (9,60), района Туркменского залива (8,36), района Красноводского залива (7,96), банка Жданова (7,96). Достоверные различия отмечены также при сравнении выборки Крайновско-Каспийского района с выборками атерины: Терско-Каспийского района (7,73), Сулакско-Каспийского района (3,11), Самурско-Каспийского района (5,18), банка Калмычкова (3,21), района Казахского залива (3,61) и м Песчаный (3,90). Достоверные различия отмечены также при сравнении выборки атерины акватории п-ва Лопатин с выборками

атерины: Аграханского залива (5,28), Терско-Каспийского района (4,34), Самурско-Каспийского района (3,24), о. Корнилова-Павлова (5,17), банка Калмычкова (5,34), банка Борисова (4,15), района Казахского залива (5,57), м. Ракушечный (4,75), м. Песчаный (6,88), района Туркменского залива (4,86), района Красноводского залива (4,58), банка Жданова (4,65). Достоверное различие отмечены также при сравнении выборки атерины Аграханского залива с выборкой атерины Терско-Каспийского района (13,88), Сулакско-Каспийского района (5,08) и Самурско-Каспийского района (7,41). Достоверные различия отмечены также при сравнении выборки атерины Терско-Каспийского района с выборками атерины: о. Корнилова-Павлова (14,39), банка Калмычкова (14,64), банка Борисова (11,23), района Казахского залива (13,36), м. Ракушечный (12,07), м. Песчаный (14,31), района Туркменского залива (12,08), района Красноводского залива (11,31), банка Жданова (11,13). Достоверные различия отмечены также при сравнении выборки атерины Сулакско-Каспийского района с выборками атерины: о. Корнилова-Павлова (5,44), банка Калмычкова (5,56), банка Борисова (4,68), района Казахского залива (5,80), м. Ракушечный (5,16), м. Песчаный (6,02), района Туркменского залива (5,26), района Красноводского залива (5,06), банка Жданова (5,11). Достоверные различия отмечены также при сравнении выборки атерины Самурско-Каспийского района с выборками атерины: о. Корнилова-Павлова (8,31), банка Калмычкова (7,90), банка Борисова (6,88), района Казахского залива (8,02), м. Ракушечный (7,37), м. Песчаный (8,29), района Туркменского залива (7,44), района Красноводского залива (7,20), банка Жданова (7,22).

Достоверные различия отмечены при сравнении высоты головы у затылка относительно к длине головы атерины выборки акватории о. Тюлений с выборками атерины: акватории п-ва Лопатин (3,92), Сулакско-Каспийского района (6,05), о. Корнилова-Павлова (12,56), банка Калмычкова (12,76), банка Борисова (12,03), района Казахского залива (12,12), м. Ракушечный (12,73), м. Песчаный (12,01), района Туркменского залива

(9,74), района Красноводского залива (10,03), банка Жданова (9,62). Достоверные различия отмечены при сравнении выборки акватории о. Чечень с выборками атерины: акватории п-ва Лопатин (3,22), Сулакско-Каспийского района (5,21), о. Корнилова-Павлова (10,29), банка Калмычкова (10,49), банка Борисова (10,05), района Казахского залива (9,65), м. Ракушечный (10,18), м. Песчаный (9,47), района Туркменского залива (7,75), района Красноводского залива (8,14), банка Жданова (7,69). Достоверные различия отмечены при сравнении выборки атерины Крайновско-Каспийского района с выборками атерины: акватории п-ва Лопатин (3,17), Сулакско-Каспийского района (5,41), о. Корнилова-Павлова (11,83), банка Калмычкова (12,04), банка Борисова (11,35), района Казахского залива (11,34), м. Ракушечный (11,97), м. Песчаный (11,22), района Туркменского залива (8,93), района Красноводского залива (9,39), банка Жданова (8,83). Достоверные различия отмечены при сравнении выборки атерины акватории п-ва Лопатин с выборками атерины: Терско-Каспийского района (4,51), о. Корнилова-Павлова (7,60), банка Калмычкова (7,84), банка Борисова (7,44), района Казахского залива (6,76+), м. Ракушечный (7,38), м. Песчаный (6,53), района Туркменского залива (4,64), района Красноводского залива (5,10), банка Жданова (4,59). Достоверные различия отмечены при сравнении выборки атерины Аграханского залива с выборками атерины: Сулакско-Каспийского района (4,57), о. Корнилова-Павлова (10,64), банка Калмычкова (10,86), банка Борисова (10,24), района Казахского залива (10,04), м. Ракушечный (10,67), м. Песчаный (9,88), района Туркменского залива (7,68), района Красноводского залива (8,14), банка Жданова (7,59). Достоверные различия отмечены при сравнении выборки атерины Терско-Каспийского района с выборками атерины: Сулакско-Каспийского района (6,35), о. Корнилова-Павлова (11,32), банка Калмычкова (11,51), банка Борисова (11,08), района Казахского залива (10,75), м. Ракушечный (11,25), м. Песчаный (10,60), района Туркменского залива (8,94), района Красноводского залива (9,31), банка Жданова (8,88). Достоверные различия

отмечены при сравнении выборки атерины Сулакско-Каспийского района с выборками атерины: о. Корнилова-Павлова (4,20), банка Калмычкова (5,31), банка Борисова (4,27), района Казахского залива (3,21), м. Ракушечный (3,80). Достоверные различия отмечены при сравнении выборки атерины Самурско-Каспийского района с выборками атерины: о. Корнилова-Павлова (3,25), банка Калмычкова (3,35), банка Борисова (3,33). Достоверные различия отмечены при сравнении выборки атерины о. Корнилова-Павлова с выборками атерины: района Туркменского залива (3,92), района Красноводского залива (3,28) и банка Жданова (3,86). Достоверные различия отмечены также при сравнении выборки атерины банка Калмычкова с выборками атерины: района Туркменского залива (4,24), района Красноводского залива (3,62), банка Жданова (4,19). Достоверные различия отмечены также при сравнении выборки атерины банка Борисова с выборками атерины: района Туркменского залива (3,94), района Красноводского залива (3,72), банка Жданова (3,90). Достоверные различия отмечены также при сравнении выборки атерины м. Ракушечный с выборками атерины: района Туркменского залива (3,43), банка Жданова (3,38).

Достоверные различия отмечены при сравнении ширины лба относительно к длине головы атерины выборки акватории о. Тюлений с выборками атерины: о. Корнилова-Павлова (3,41), банка Калмычкова (4,04), района Казахского залива (3,53), м. Ракушечный (3,87), м. Песчаный (4,39), района Туркменского залива (4,71), района Красноводского залива (5,27), банка Жданова (4,96). Достоверные различия отмечены при сравнении атерины выборки акватории Крайновско-Каспийского района с выборками атерины: Аграханского залива (3,87), о. Корнилова-Павлова (4,55), банка Калмычкова (5,11), м. Ракушечный (5,01), м. Песчаный (5,27), района Казахского залива (4,51), района Туркменского залива (5,89), района Красноводского залива (6,47), банка Жданова (6,20). Достоверные различия отмечены при сравнении атерины выборки акватории п-ва Лопатин с

выборками м. Песчаный (3,56), района Туркменского залива (3,37), района Красноводского залива (3,72), банка Жданова (3,45). Достоверные различия отмечены при сравнении атерины выборки Аграханского залива с выборками м. Песчаный (3,28), района Туркменского залива (3,40), района Красноводского залива (4,07), банка Жданова (3,67). Достоверные различия отмечены при сравнении атерины выборки Терско-Каспийского района с выборками атерины: о. Корнилова-Павлова (3,93), банка Калмычкова (4,52), банка Борисова (3,51), района Казахского залива (3,96), м. Ракушечный (4,39), м. Песчаный (4,78), района Туркменского залива (5,27), района Красноводского залива (5,85), банка Жданова (5,55). Достоверные различия отмечены при сравнении атерины выборки Сулакско-Каспийского района с выборками атерины: о. Корнилова-Павлова (4,07), банка Калмычкова (4,64), банка Борисова (3,69), района Казахского залива (4,12), м. Ракушечный (4,50), м. Песчаный (4,92), района Туркменского залива (5,31), района Красноводского залива (5,83), банка Жданова (5,55). Достоверные различия также отмечены при сравнении атерины выборки Самурско-Каспийского района с выборками атерины: м. Песчаный (3,73), района Туркменского залива (3,52), района Красноводского залива (3,81), банка Жданова (3,58).

Результаты сравнительного морфологического анализа некоторых признаков атерины относительно длины головы приведены в таблице 10 (т. II. Приложение. При этом были рассмотрены такие показатели, как длина рыла, диаметр глаза, длина заглазничного отдела головы, высота головы и ширина лба.

У выборки атерин из акватории о. Тюлень ни по одному из этих показателей не оказалось достоверных различий с атеринами акватории острова Чечень. Видимо, географическая близость акватории этих районов и сходство гидрологических условий способствовали конвергентному сходству рыб по этим показателям. Однако, этим аргументом невозможно объяснить отсутствие различий между рыбами о. Тюлень и Самурско-Каспийскими

атеринами т.к. эти районы стоят друг от друга на довольно значительном расстоянии.

По всем анализируемым признакам атерины о. Тюлень достоверно различаются от рыб всех районов, расположенных в юго-восточной и восточной частях Каспийского моря.

Сходную картину видим и при сравнении этих признаков атерин акватории о. Чечень с рыбами всех других районов. Оказалось, что рыбы из удаленных от акватории о. Чечень районов на значительные расстояния южных, юго-восточных и восточных частей моря имеют с ними достоверные различия по всем рассматриваемым признакам.

Рыбы из некоторых районов западной части Среднего Каспия отличаются от Чеченских атерин только по длине рыла, заглазничному расстоянию и диаметру глаз.

При анализе результатов изучения Крайновских рыб нужно учитывать, что более южное расположение этой акватории моря по сравнению с акватории о. Чечень и акватории о. Тюлень сближает экологические условия с большинством районов, расположенных в Западной части Среднего Каспия и в северо-восточной части моря.

Наименьшее количество различий по этим 5 показателям отмечены при сравнении Сулакско-Каспийских рыб с Самурско-Каспийскими и с Терско-Каспийскими рыбами, о. Корнилова-Павлова с рыбами м. Песчаного, а также м. Ракушечный с рыбами м. Песчаного.

Для определения изменчивости признаков использовали коэффициент вариации (CV%) (табл. 6, т. II. Приложение). Из 5 рассматриваемых пластических признаков относительно к длине головы наиболее изменчивыми признаками оказались: длина рыла (15,03) у атерины Сулакско-Каспийского района, ширина глаз (15,04) и ширина лба (18,57) у выборки атерины акватории о. Чечень, заглазничного отдела головы (14,04) у выборки атерины акватории п-ва Лопатин, высота головы у затылка (19,64) у выборки атерины Самурско-Каспийского района.

При рассмотрении пластических признаков относительно длины головы атерин одинаковой длины тела из залива Кайдак (Световидов, 1934) и банка Жданова достоверные различия отмечены в длине рыла ($10,84$), в ширине лба ($9,97$), в высоте головы у затылка ($21,05$).

Таким образом, рыбы, измеренные более чем полвека назад характеризовались большей длиной рыла ($32,0 \pm 0,13$), меньшими показателями ширины лба ($24,6 \pm 0,11$) и высоты головы у затылка ($50,8 \pm 0,15$).

При рассмотрении пластических признаков относительно длины головы атерин одинаковой длины тела из Черного моря (Световидов, 1938) и акватории п-ва Лопатин достоверные различия отмечены в диаметре глаз ($15,0$) и в высоте головы у затылка ($5,19$). Выборки атерин Черного моря отличались меньшими показателями диаметра глаза ($33,5 \pm 0,20$) и высоты головы у затылка ($53,1 \pm 0,24$).

Достоверные различия были также отмечены при сравнении выборок самок атерины Кировского залива (Кулиев, 1981) с выборками самок атерин Сулакско-Каспийского района относительно к длине головы в: длине рыла, диаметре глаз, заглазничном отделе головы, высоте головы у затылка и ширине лба, у самцов в - диаметре глаз и в заглазничном отделе головы.

Таким образом, при рассмотрении пластических признаков относительно к длине головы выборка атерины акватории о. Тюлень отличается наибольшим диаметром глаз ($38,5 \pm 0,48$). Выборка атерины Терско-Каспийского района отличается наименьшей высотой головы ($52,4 \pm 0,61$), Сулакско-Каспийского - наибольшей длиной рыла ($31,0 \pm 0,66$), Самурско-Каспийского отличается наибольшей длиной заглазничного отдела головы ($40,8 \pm 0,72$) и наименьшей шириной лба ($24,1 \pm 0,67$). Выборка атерины банка Калмычкова отличается наибольшей высотой головы у затылка ($60,8 \pm 0,40$), рыбы акватории м. Ракушечный - наименьшей шириной глаз ($32,8 \pm 0,28$), м. Песчаного отличаются наименьшей длиной рта ($25,3 \pm 0,29$) и заглазничного отдела головы ($34,2 \pm 0,34$) и наибольшей шириной лба ($27,2 \pm 0,49$).

Выборка самок атерины Кировского залива (Кулиев, 1981) по сравнению с выборкой атерины Сулакско-Каспийского района отличается наибольшей: длиной рыла ($33,5 \pm 0,14$), высотой головы у затылка ($64,2 \pm 0,15$), шириной лба ($28,9 \pm 0,18$) и наименьшими диаметром глаза ($30,7 \pm 0,17$) и длиной заглазничного отдела головы ($33,43 \pm 0,15$). Выборка самцов атерины Кировского залива (Кулиев, 1981) по сравнению с выборками атерины Сулакско-Каспийского района отличаются наименьшим диаметром глаз ($32,1 \pm 0,13$) и заглазничным отделом головы ($31,8 \pm 0,11$).

При сравнении по коэффициенту различия по формуле Э. Майра (1971) выборок атерины по 28 пластическим признакам между отдельными выборками атерины по некоторым индексам выявлены достоверные различия, превышающие формально подвидовой уровень $CD = 1,28$, в длинах: туловища, верхнечелюстной кости, постдорсального расстояния, заглазничного отдела головы относительно к длине тела по Смитту и относительно к длине головы в высоте головы у затылка.

При сравнении морфологических признаков Каспийской атерины, исследованной Ю.А. Абдурахмановым в 1953 г. при сходной длине тела, с выборкой Аграханского залива относительно к длине тела отмечено, что у атерины из о. Сара больше: длина головы, длина рыла, диаметр глаза, высота головы, наибольшая высота тела, антедорсальное расстояние, длина хвостового стебля, длина и высота основания D1.

Половой диморфизм у атерин Сулакско-Каспийского района по пластическим признакам в % от длины головы не обнаружен, из 23 пластических признаков, выраженных в % от длины тела по Смитту, достоверные различия отмечены в 2 показателях: в высоте первого спинного плавника и в длине основания анального плавника.

Из литературных источников также как и из результатов наших исследований видно, что в морфологических признаках у атерин Каспия наблюдаются большее разнообразие, чем у рыб из других водоемов. По всей видимости, подобный темп дивергенции среди каспийских рыб связан с

особенностями и историческими условиями, сложившимися в этом водоеме. Сезонные и нерестовые миграции рыб, как правило, сопровождаются различного рода морфологическими изменениями, связанными с экологическими условиями существования. Процессы дивергенции атерин протекают непрерывно: образование различных рас с присущими им значениями морфологических признаков мы наблюдаем и по результатам настоящих исследований, а также при их сравнении с результатами работ, проведенных 50-60 лет назад. Ускорению процессов дивергенции атерин, видимо, способствовали резкие изменения, которые произошли на Каспии в конце прошлого столетия – резкое понижение, а затем и повышение уровня моря повлияли на условия размножения, развитие молоди и кормовую базу рыб. Изменение условий, затрагивающие, в первую очередь, кормовую базу и нерест приводят к быстрой эволюции.

Все отмеченные морфологические особенности атерин представляют собой экологические корреляции, отражающие в своей основе адаптации к факторам среды обитания, характерных для отдельных регионов и в целом для Каспия.

Из 26 пластических признаков относительно к длине тела по Смитту и длине головы у атерины Сулакско-Каспийского района размерная изменчивость наблюдается в 39% случаев.

III.3. Изменчивость счётных признаков позвоночника

В морфо-экологических исследованиях рыб количество позвонков позвоночном столбе в каждом его отделе представляет собой важный систематический признак, особенно полезный при выделении таксонов низших рангов и выяснении филогенотических отношений между ними (Берг, 1949; Душкина, 1988; Dunn, 1983; Howes, 1987). Ранняя детерминация в онтогенезе, высокая наследуемость, хорошо выраженная внутривидовая изменчивость определяет его традиционное использование в биометрических

и популяционных исследованиях и селекционной практике (Кирпичников, 1987).

На плотве показано, что у особей озерных популяций позвонков больше, чем у особей из рек и водохранилищ, лежащих на той же широте. Вероятно, существует некий фактор, приводящий к повышению числа позвонков в популяциях озер. Таким фактором может быть особенность генофонда. В пользу этого положения свидетельствуют данные Кирпичникова (1979, 1987). Для оценки вкладов генетической и средовой составляющих многопозвонковости озерной плотвы, были произведены скрещивания озерной плотвы с особями из Рыбинского водохранилища. В результате установлено, что материнский эффект проявляется для признаков с ранней онтогенетической детерминацией, а отцовский – для признаков, формирующихся последними (Изюмов, Касьянов, 1995).

Исследования по изменчивости числа позвонков на базе единого методического подхода проведены на сиговых рыбах (Решетников, 1980), на речном окуне (Попова и др., 1993) и на некоторых других пресноводных рыбах (Кожара и др., 1996).

Вполне понятен интерес ихтиологов к закономерностям географической и экологической изменчивости этого признака. Знание подобных закономерностей позволило бы эффективнее использовать число позвонков в систематике рыб, вычленять экофенотипические эффекты из совокупности различий между сравниваемыми формами. Вариации осевого скелета рыб представляют большой интерес и с общеэволюционных позиций, а так же для изучения процессов индивидуального развития и метаболизма (Fowes, 1970; Lindsey, 1975).

Установлено (Jordan, 1891; Schmidt, 1917, 1930), что у северных и океанических популяций рыб, развивающиеся при низких температурах, как правило, больше позвонков, чем у южных и прибрежных, развивающихся при высоких температурах. Так, форель на севере (Скандинавия) имеет 57-62

позвонка, а на юге (Сардиния) – от 53 до 59 позвонков (Тонинг- Taning, 1952). Северные формы *Apelles quadracus* имеют в среднем 32 позвонка, а южные – 31 позвонок (Krueger, 1961). У популяции *Zoarcetes viviparus* L., выловленных в открытом океане, в среднем около 119 позвонков, а у популяций этого вида, выловленных у берегов, - около 108 (Шмидт, 1917). У черноморских рыб *Belone belone euxini*, некоторых видов Atherinidae и других, развивающихся в более теплой воде, позвонков на 2-3 и даже на 4 меньше, чем у тех же видов, развивающихся в более холодной воде (Ткачева, 1964). Зависимость количества позвонков от температурных условий развития хорошо обнаруживается также у видов рыб, нерестящихся в разные периоды и при разной температуре воды. Бен-Тувия (Ben – Tuvia, 1963) исследовавший количество позвонков у сеголетков *Sardinella aurita* из восточной части Средиземного моря, нашел, что у рыб более раннего происхождения, развивающихся при низкой температуре, в среднем количества позвонков более, чем у рыб от позднего нереста, развивающихся при более высокой температуре. К аналогичным заключениям пришли Хаббс (Hubbs, 1924, 1925) и Хайаши (Hayachi, 1962), изучавшие изменчивость количества позвонков у *Notropis hudsonius*, *N. blennius*, сельди, сардины и анчоусы. По Тестеру (Tester, 1938), коэффициент корреляции между количеством позвонков у различных поколений тихоокеанской сельди (*Clupea pallasii*) и температурой воды, при которой она развивается, равняется - 0,07 ($P < 0,1$), т. е. количество позвонков у сельди увеличиваются, со снижением температуры.

Увеличение числа позвонков у рыбы со снижением температуры (и наоборот) подтверждается и экспериментальными исследованиями, проведенными в лабораторных условиях Габриэлем (Gabriel, 1944) на *Fundulus heteroclitus* и Даннивигом (Dannevig, 1950) на *Pleuronectes platessa*. В опытах Тенинга (1946, 1950) у форели, выращенной из икры, инкубировавшейся при температуре $2,7^{\circ}\text{C}$ и в течении 20 дней (от 147 до 167°D) подвергавшейся воздействию высокой температуры (16°C) среднее

количество позвонков составило 56, 86. У форели же, которая в течении 20 дней (от 145 до 265D⁰) подвергалась действию низкой температуры (2,6⁰ C), а до и после этого инкубировалось при температуре 12⁰ C, среднее число позвонков равнялось 60,06. Таким образом, Тенинг показал, что существуют периоды эмбрионального развития форели, когда ее зародыши особенно чувствительны к температуре и на ее изменение реагирует изменением количества позвонков. Эти периоды относятся к промежуткам между 20-40 дней и 145–165 D⁰. Особенно высока чувствительность форели во второй период. Отрицательная корреляция между числом позвонков и температурой подтверждена наблюдениями Хемпеля и Блекстера (Hempel, Blaxter, 1961, 1961a) над развитием сельди (*Clupea harengus* L.).

В опытах Шмидта (1921) у форели, развивавшейся при средней температуре, было меньше позвонков, чем у развивающихся при высокой и низкой температурах. Меньшее количество позвонков у форели, развивается при средней температуре и увеличенное их число при повышенной до 14 и пониженной до 27, наблюдал и Тенинг (1952). Подобные результаты и получил Линдси (Lindsey, 1954,1962) в опытах с *Macropodus opercularis* и *Pungitius pungitius*.

В опытах Итазава (Itazawa,1959) у молоди *Chana ardys*, выращенной из икры, инкубировавшиеся при промежуточной температуре, среднее количество позвонков было также меньше, чем у молоди из икры, инкубировавшейся при более высокой и более низкой температурах. Разница, правда, исчислялась десятыми долями позвонка, но была вполне достоверной ($P < 0,001$). На основании того, что у молоди, полученной из икры от разных пар рыб, но выращенной при одинаковой температуре, разница между количеством позвонков была больше (равнялась приблизительно одному позвонку), чем у молоди из икры от одной пары, но выращенной при разных температурах, Итазава (1959) делает вывод, что на число позвонков у рыб генетические факторы влияют сильнее, чем среда.

Установлено, что у сеголетков карпа, количество позвонков изменяется в зависимости от температуры воды во время развития. (Татарко,1968).

Общее число позвонков атерины по данным известных авторов составило 44-48 (Берг,1948), 44-48 (Абдурахманов,1962), 46-48 (Мешков,1941), 42,9 (40-45) (Кулиев,1981).

Среднее число позвонков атерины из 17 районов Каспийского моря (табл.11, т. II. Приложение): в туловищном отделе позвоночника составило в среднем 21,7 (19-23); в переходном отделе позвоночника в среднем 3,7 (2-5); в хвостовом отделе позвоночника в среднем 21,0 (19-23); и общее среднее число позвонков - 46,4 (41-49). В этих цифрах прослеживаются значительные различия общего количества позвонков в сторону уменьшения минимальных и увеличение максимальных значений по сравнению с данными, выше приведенных авторов. Видимо, это связано с глубокими экологическими изменениями, происшедшими на Каспии в 20 и 21 столетиях.

Достоверные различия отмечены при сравнении количества туловищных позвонков выборки атерины Сулакско-Каспийского с выборками атерины, Самурско-Каспийского (4,78) и района Казахского залива (4,77) (табл.12, т. II. Приложение). Достоверные различия также отмечены атерины Терско-Каспийского с выборками Достоверные различия также отмечены атерины акватории п-ва Лопатин с выборками Самурско-Каспийского (4,78), района районов Туркменского (4,78), Казахского заливов (5,34) и м. Песчаный (6,96). Достоверные различия также отмечены выборки атерины Крайновско-Каспийского с выборками банка Калмычкова (3,4), Самурско-Каспийского (3,47), района Туркменского залива (4,96) и м. Песчаный (6,96). Достоверные различия также отмечены выборки атерины Аграханского залива с выборками Самурско-Каспийского района (4,76) и м. Песчаный (6,70). Достоверные различия также отмечены выборки атерины акватории о. Тюлень с выборками Самурско-Каспийского района (4,36), района Казахского залива (5,0) и м. Песчаный (7,0). Достоверные различия также

отмечены выборки атерины акватории о. Чечень с выборками Самурско-Каспийского района (4,09), района Казахского залива (4,58) и м. Песчаный (6,83). Достоверные различия также отмечены выборки атерины Самурско-Каспийского района с выборками о. Корнилова-Павлова (4,41), банка Калмычкова (5,15), районов Туркменского (9,67), Красноводского (5,06), Казахского заливов (6,85), банка Жданова (4,89) и м. Песчаный (9,07). Достоверные различия также отмечены выборки атерины банка Борисова с выборками м. Ракушечный (3,31).

Достоверные различия отмечены при сравнении количества переходных позвонков выборки атерины Сулакско-Каспийского с выборкой атерины Крайновско-Каспийского района (5,45). Достоверные различия также отмечены выборки атерины Терско-Каспийского района с выборкой атерины Крайновско-Каспийского района (5,41). Достоверные различия также отмечены выборки атерины Крайновско-Каспийского с выборками атерины Самурско-Каспийского района (6,67), о. Корнилова-Павлова (4,42), банка Борисова (4,42), района Казахского залива (5,45), банка Жданова (5,0). Достоверные различия также отмечены выборки атерины Самурско-Каспийского района с выборками атерины Аграханского залива (5,41), акваторий о. Тюлень (5,45), о. Чечень (5,45).

Достоверные различия отмечены при сравнении количества хвостовых позвонков выборки атерины Сулакско-Каспийского с выборкой атерины Казахского заливов (13,15) и м. Песчаный (6,68). Достоверные различия также отмечены выборки атерины Терско-Каспийского района с выборками атерины района Казахского залива (11,65) и м. Песчаный (6,03). Достоверные различия также отмечены выборки атерины акватории п-ва Лопатин с выборками атерины акваторий о. Тюлень (5,83) и Чечень (5,33) и Самурско-Каспийского района (9,17), района Казахского залива (11,18) и м. Песчаный (4,03). Достоверные различия также отмечены выборки атерины Крайновско-Каспийского района с выборками атерины района Казахского залива (11,78) и м. Песчаный (6,35). Достоверные различия также отмечены выборки

Аграханского залива с выборками атерины банка Калмычкова (3,23) района Казахского залива (12,5) и м. Песчаный (5,71). Достоверные различия также отмечены выборки атерины акватории о. Тюлень с выборками атерины района Казахского залива (15,0) и м. Песчаный (6,20).

Достоверные различия также отмечены выборки атерины акватории о. Чечень с выборками атерины банка Калмычкова (3,9), района Казахского залива (12,69) и м. Песчаный (6,35). Достоверные различия также отмечены выборки атерины Самурско-Каспийского района с выборками атерины банка Калмычкова (5,07), района Казахского залива (4,78) и м. Песчаный (7,57). Достоверные различия также отмечены выборки района Казахского залива с выборкой м. Песчаный (3,34). Достоверные различия также отмечены выборки атерины банка Жданова с выборкой атерины района Казахского залива (4,6), м. Песчаный (3,87). Достоверные различия также отмечены выборки атерины м. Песчаный с выборками атерины района Красноводского залива (3,47), Казахского залива (6,5), м. Ракушечный (4,52).

Таким образом, при анализе количества позвонков в туловищном отделе атерин Каспия из 136 вариантов в 34 случаях выявлены достоверные различия, что составляет 25 %. Наибольшее количество достоверных различий приходится на переходный отдел. Различия были отмечены в 45 случаях, и они составляли 33,8 %. В хвостовом отделе число достоверных различий достигало 22,8% или 31 случая. По общему количеству позвонков в позвоночном столбе выяснено, что достоверные различия отмечены в 27 вариантах -19,85%.

Выборка атерины Самурско-Каспийского района отличается наименьшим числом среднего общего количества позвонков - $43,8 \pm 0,17$ (41-47). Выборка атерины района банка Калмычкова отличается наибольшим средним значением общего числа позвонков $47,8 \pm 0,47$ (41-49).

Выборка атерины м. Песчаный отличается наибольшим количеством хвостовых позвонков $22,5 \pm 0,28$ (19-22). При рассмотрении изменчивости остеологических признаков по коэффициенту вариации наибольшая

изменчивость отмечена у всех выборок атерины в количестве переходных позвонков. Большая изменчивость также отмечена в количестве туловищных позвонков в 6 выборках из 17 рассматриваемых. Большая изменчивость наблюдается также в количестве хвостовых позвонков в 3 выборках (табл. 11, т. II. Приложение).

III.4. Изменчивость пластических признаков позвоночника

При исследовании пластических признаков каспийской атерины достоверные различия отмечены при сравнении длины грудных позвонков относительно к общей длине позвоночника выборки атерины банка Калмычкова с выборкой атерины банка Борисова (3,64) (табл.12). Достоверные различия также отмечены при сравнении выборки атерины акватории п-ва Лопатин с выборкой - Аграханского залива (4,87).

Достоверные различия отмечены при сравнении длины переходных позвонков относительно к общей длине позвоночника выборки атерины Сулакско-Каспийского района с выборками атерины банка Калмычкова (6,99), районов заливов Туркменского (8,77), Красноводского (10,94), Казахского (8,48), банка Жданова (7,83), м. Ракушечный (9,71) и м.Песчаный (5,41). Достоверные различия также отмечены выборки атерины Терско-Каспийского района с выборками атерины банка Калмычкова (7,39), района заливов Туркменского (8,99), Красноводского (9,15), Казахского (8,11), банка Жданова (4,87), м. Ракушечный (12,1) и м. Песчаный (8,74).

Достоверные различия также отмечены выборки атерины акватории п-ва Лопатин с выборками атерины банка Калмычкова (5,38), района заливов Туркменского (7,53), Красноводского (8,04), Казахского (6,70), банка Жданова (6,12), м. Ракушечный (8,37) и м. Песчаный (8,0). Достоверные различия также отмечены выборки атерины Крайновско-Каспийского района с выборками атерины банка Калмычкова (7,39), района заливов Туркменского (7,74), Красноводского (10,35), Казахского (6,96), банка

Жданова (6,87), м. Ракушечный (8,23) и м. Песчаный (7,84). Достоверные различия также отмечены выборки атерины Аграханского залива с выборками атерины банка Калмычкова (6,04), района заливов Туркменского (8,28), Красноводского (8,72), Казахского (3,63), банка Жданова (6,79), м. Ракушечный (9,11) и м. Песчаный (9,13). Достоверные различия также отмечены выборки атерины акватории о. Тюлень с выборками атерины банка Калмычкова (6,76), района заливов Туркменского (9,0), Красноводского (9,35), Казахского (8,0), банка Жданова (7,42), м. Ракушечный (9,7) и м. Песчаный (9,46). Достоверные различия также отмечены выборки атерины акватории о. Чечень с выборками атерины Самурско-Каспийского района (4,74), о. Корнилова-Павлова (3,96), банка Калмычкова (8,65), района заливов Туркменского (11,53), Красноводского (12,76), Казахского (11,0), банка Жданова (9,29), м. Ракушечный (13,18) и м. Песчаный (12,88). Достоверные различия также отмечены выборки атерины Самурско-Каспийского района с выборками атерины, банка Калмычкова (4,65), района заливов Туркменского (5,86), Красноводского (6,05), Казахского (3,86), банка Жданова (5,12), м. Ракушечный (6,38) и м. Песчаный (5,92). Достоверные различия также отмечены выборки атерины о. Корнилова-Павлова с выборками атерины, банка Калмычкова (3,89), района заливов Туркменского (5,12), Красноводского (4,54), Казахского (4,46), банка Жданова (4,55), м. Ракушечный (5,54) и м. Песчаный (4,79). Достоверные различия также отмечены выборки атерины, банка Калмычкова (3,89), с выборкой - м. Ракушечный (3,65). Достоверные различия также отмечены у выборки атерины банки Борисова с выборками атерины района заливов Туркменского (4,88), Красноводского (5,0), банки Жданова (4,33), м. Ракушечный (5,29) и м. Песчаный (4,74).

Достоверные различия отмечены при сравнении длины хвостовых позвонков относительно к общей длине позвоночника выборки атерины Терско-Каспийского района с выборками атерины Самурско-Каспийского района (5,83), о. Корнилова Павлова (5,81), банка Калмычкова (6,65), района

заливов Туркменского (5,75), Красноводского (5,83), Казахского (7,04), банка Жданова (7,13) и м. Песчаный (5,42). Достоверные различия отмечены при сравнении выборки атерины акватории п-ова Лопатин с выборками атерины о. Корнилова Павлова (3,72), банка Калмычкова (4,65), районов заливов Туркменского (4,03), Красноводского (4,88), Казахского (4,24), банка Жданова (4,56). Достоверные различия отмечены при сравнении выборки атерины акватории о. Чечень с выборками атерины Самурско-Каспийского района (4,68), о. Корнилова Павлова (5,03), банки Калмычкова (5,81), района заливов Туркменского (5,6), Красноводского (6,48), Казахского (6,18), банки Жданова (5,70) и м. Песчаный (4,33).

При рассмотрении изменчивости длины всего позвоночника и различных его отделов оказалось, что по общей длине достоверные различия регистрируются между выборками как из географически близлежащих участков, так и с максимально удаленных акваторий моря (Терско-Каспийский района и акватории о. Лопатин, Терско-Каспийский района– б. Калмычкова и м. Песчаный и т.д).

По длине туловищного отдела различия отмечены только между рыбами о. Чечень и Казахского залива, о. Корнилова-Павлово и Казахского залива, Терскими рыбами и рыбами Казахского залива.

Таким образом, выборка атерины Терско-Каспийского района отличается наибольшей длиной переходного отдела позвоночника - $8,4 \pm 0,23$ (5,8-14,5) и наименьшей длиной хвостового отдела - $40,7 \pm 0,38$ (39,8-45,5) (табл.11). Выборка атерины о. Корнилова – Павлова отличается наименьшей средней длиной туловищного отдела - $48,4 \pm 0,50$ (43,1-55,6). Выборка атерины банка Калмычкова отличается наибольшей средней длиной хвостового отдела - $45,0 \pm 0,53$ (40,3-54,9). Выборка атерины м. Ракушешный отличается наибольшей длиной туловищного отдела $51,3 \pm 0,319$ (48,2-55,7) и наименьшей длиной переходного отдела - $5,9 \pm 0,13$ (3,8-8,0).

Анализ индексов длин разных отделов позвоночника выявил, что по этому показателю наибольшее количество случаев достоверных различий

отмечено в переходном отделе: из 136 рассматриваемых вариантов различия отмечены в 79 случаях - 58,08 %. Промежуточное положение занял хвостовой отдел, в котором зарегистрировано 46 случая достоверных различий – 33,82%. Наименьшее количество различий (4) отмечено в туловищном отделе - 2,9 %.

При рассмотрении изменчивости остеологических признаков по коэффициенту вариации наибольшая изменчивость отмечена у всех выборок атерины в длине переходного отдела, отнесенной к общей длине позвоночника (табл.11, т. II. Приложение). Большая изменчивость также отмечена в количестве позвонков туловищного отдела в 6 выборках из 17 рассматриваемых. Большая изменчивость наблюдается также в длине хвостового отдела относительно к общей длине позвоночника в 6 выборках.

III.5. Изменчивость краниологических признаков

На костных рыбах показана связь изменчивости черепа с образом жизни видов, экологическим внутривидовым разнообразием и размерами самой особи, так как краниологическая дивергенция согласно Е.Д. Васильевой (1977) не зависит от времени и степени пространственной изоляции. В некоторых случаях наблюдается отсутствие существенной дивергенции в строении черепа на видовом уровне (например, среди гольцов мономорфных и полиморфных видов). Наряду с большой пластичностью остеологических признаков внутри вида отсутствие дивергенции связано с относительным постоянством функций основных элементов черепа, а также адаптацией к сходным условиям существования (Васильева, 1999). В краниологических исследованиях Е.Д. Васильева (1994) указывает, что атерина Каспия в ее современном состоянии является продуктом, сформировавшимся в процессе адаптации к самым различным условиям (от пресноводных до океанических вод) или как результат широкой нормы реакции вида.

В результате нашего исследования установлено, что достоверные различия наблюдаются при сравнении наибольшей высоты черепа отнесенной к длине основания черепа выборка атерины акватории п-ва. Лопатин с выборкой атерины района Казахского залива (3,31), выборки атерины Самурско-Каспийский района с выборкой - банки Калмычкова (3,57), достоверное различие отмечено также при сравнении выборки атерины Корнилова-Павлова с выборками атерины района Туркменского залива (5,55), банки Жданова (3,16), районаКрасноводского залива (4,48), района Казахского залива (5,97), м. Ракушечный (5,58), достоверное различие отмечено также при сравнении выборки атерины банка Калмычкова с выборками атерины района Туркменского залива (3,22), района Красноводского залива (3,49), района Казахского залива (4,78), м. Ракушечный (3,52), достоверное различие отмечено также при сравнении выборки атерины района Казахского залива с выборкой атерины м. Песчаный (3,96) (табл.14).

Достоверные различия отмечены при сравнении высоты черепа на уровне парасфеноида относительно к длине основания черепа выборка атерины Сулакско-Каспийский района с выборкой атериной банки Борисова (5,30) (табл.14), района Туркменского залива (3,93), района Казахского залива (3,60), достоверное различие отмечено также при сравнении выборки атерины Терско-Каспийский района с выборками атерины Корнилова-Павлова (4,54), банки Калмычкова (4,86), достоверное различие отмечено также при сравнении выборки атерины акватории п-ва Лопатин с выборками атерины банки Борисова (3,87), района Туркменского залива (4,56), банки Жданова (3,91), достоверное различие отмечено также при сравнении выборки атерины Крайновско-Каспийского района с выборками атерины банки Калмычкова (3,22), банки Борисова (4,74), достоверное различие отмечено также при сравнении выборки атерины Аграханского залива с выборкой атерины банки Борисова (4,20), достоверное различие отмечено также при сравнении выборки атерины акватории о. Тюлень с выборкой

атерины банки Борисова (3,58), достоверное различие отмечено также при сравнении выборки атерины Самурско-Каспийский района с выборкой атерины банки Борисова (4,33), достоверное различие отмечено также при сравнении выборки атерины Корнилова-Павлова с выборками атерины банки Борисова (6,83), района Туркменского залива (5,17), района Красноводского залива (3,75), района Казахского залива (3,73), достоверное различие отмечено также при сравнении выборки атерины банка Калмычкова с выборками атерины банки Борисова (7,02), района Туркменского залива (5,57), района Красноводского залива (4,20), района Казахского залива (5,11), м. Ракушечный (4,22), достоверное различие отмечено также при сравнении выборки атерины банки Борисова с выборками атерины банки Жданова (4,60), м. Ракушечный (4,21), м. Песчаный (5,2), достоверное различие отмечено также при сравнении выборки атерины района Туркменского залива с выборкой атерины м. Песчаный (3,33), достоверное различие отмечено также при сравнении выборки атерины района Казахского залива с выборкой атерины м. Песчаный (3,43).

Достоверные различия отмечены при сравнении ширины черепа на уровне *ethmoidalia lateralia*, относительно к длине основания черепа, выборка атерины Сулакско-Каспийского района в 10 районах (из сравниваемых 17 районов), выборки атерины Терско-Каспийского района - в 9 районах, выборки атерины акватории п-ва Лопатин - в 8 районах, выборки атерины Крайновско-Каспийского района - в 5 районах, выборка атерины Аграханского залива - в 4 районах, выборки атерины акватории о. Тюлень и о. Чечень - по 1 району, выборка атерины Самурско-Каспийского района - в 3 районах, о. Корнилова-Павлова – 5 районах, выборки атерины банка Калмычкова, банка Борисова, района Туркменского залива – по 1 району

Достоверные различия отмечены при сравнении ширины черепа на уровне *Sphenotica*, относительно к длине основания черепа выборка атерины Сулакско-Каспийского района в 9 районах, выборки атерины Терско-Каспийского района - в 9 районах, выборки атерины акватории п-ва Лопатин

- в 8 районах, выборки атерины Крайновско-Каспийского района и о. Корнилова-Павлова - в 4 районах, выборки атерины Аграханского залива, акватории о.Тюлень, Самурско-Каспийского района, района Красноводского залива, банки Жданова, района Казахского залива, Ракушечный и м. Песчаный, банка Жданова, района Красноводского залива, района Казахского залива, м. Ракушечный - по 1 району, выборка атерины акватории о. Чечень, района Туркменского залива, банка Борисова и банки Калмычкова - в 2 районах.

Достоверные различия отмечены при сравнении ширина черепа на уровне *pterotica*, относительно к длине основания черепа выборка атерины Сулакско-Каспийского района по 1 району, выборки атерины Терско-Каспийского района - в 6 районах, выборки атерины акватории п-ва Лопатин - в 2 районах, выборки атерины Крайновско-Каспийского района - в 11 районах, выборка атерины Аграханского залива, Самурско-Каспийского района и о. Корнилова-Павлова - в 5 районах, выборки атерины банки Калмычкова и банки Борисова – в 2 районах, выборка атерины – в 3 районах, выборки атерины акваторий о.Тюлень, о. Чечень, района Туркменского залива, банка Жданова, района Красноводского залива, района Казахского залива и м. Ракушечный - по 1 району.

Достоверные различия отмечены при сравнении наибольшей длины *operculum*, относительно к длине основания черепа выборка атерины Сулакско-Каспийского района в 6 районах, выборки атерины Терско-Каспийского района - в 6 районах, выборки атерины акватории п-ва Лопатин, акваторий выборка атерины Аграханского залива- в 2 районах выборки атерины Крайновско-Каспийского района – в 3 районах, , Самурско-Каспийского района – в 2 районах, выборка атерины района Туркменского залива, банка Жданова и района Казахского залива -в 2 районах, выборки атерины о. Корнилова-Павлова и банки Борисова, акваторий о.Тюлень и о. Чечень банки Калмычкова, района Красноводского залива и м. Ракушечный - по 1 району.

Достоверные различия отмечены при сравнении наибольшей ширины *operculum*, относительно к длине основания черепа выборки атерины Сулакско-Каспийского района, Крайновско-Каспийского района и Аграханского залива - в по 1 району, выборка атерины Терско-Каспийского района - в 4 районах, выборка атерины акватории п-ва Лопатин - в 2 районах.

Достоверные различия отмечены при сравнении наибольшей длины *praeoperculum*, относительно к длине основания черепа выборка атерины Сулакско-Каспийского района в 2 районах, выборка атерины Терско-Каспийского района - в 3 районах, выборки атерины акватории п-ва Лопатин, акваторий о.Тюлень и о. Чечень района Туркменского залива, банки Борисова - в 2 районах выборки атерины Крайновско-Каспийского района и Аграханского залива Самурско-Каспийского района – в 4 районах, о. Корнилова-Павлова – в 5 районах, банки Калмычкова – в 3 районах, акваторий о.Тюлень, банки Жданова и района Красноводского залива – в 2 районах, выборки атерины района Казахского залива и м. Ракушечный - по 1 району.

Достоверные различия отмечены при сравнении наибольшей ширины *operculum*, относительно к длине основания черепа выборки атерины Сулакско-Каспийского района и района Казахского залива в 2 районах, выборки атерины Терско-Каспийского района, акватории п-ва Лопатин, выборка атерины Аграханского залива, атерины Крайновско-Каспийского района, Самурско-Каспийского района, о. Корнилова-Павлова, банки Калмычкова, банки Борисова, района Туркменского залива, банки Жданова и района Красноводского залива - по 1 району.

Для определения изменчивости признаков использовали коэффициент вариации (CV%). Из 9 рассмотренных пластических признаков относительно к длине основания черепа 17 исследованных районов Каспийского моря в Сулакско-Каспийском районе и района Туркменского залива наиболее изменчивыми оказались - по 8 признаков (табл.13, т. II. Приложение), в Терско-Каспийском районе и Крайновско-Каспийском районе - по 4

признака, акватории п-ва Лопатин район, Казахского залива и м. Ракушечный - все 9 признаков, акватории о.Тюлень и Аграханского залива, Самурско-Каспийского района и акватории о. Чечень, банка Калмычкова, банки Борисова, банки Жданова по - 2 признака, о. Корнилова-Павлова – по 3 признака, район Красноводского залива - 5 признаков, м. Песчаный - в 6 признаках.

Таким образом, выборка атерины о. Корнилова-Павлова отличается наименьшей длиной основания черепа ($14,3 \pm 0,08$) (табл.13, т. II. Приложение), наибольшей высотой черепа ($38,9 \pm 0,57$), наибольшей длиной *praeoperculum* ($62,7 \pm 0,39$), наибольшей шириной черепа на уровне *ethmoidalia lateralia* ($28,0 \pm 0,14$) и на уровне *Sphenotica* ($35,1 \pm 0,18$). Выборка атерины Сулакско-Каспийского района характеризуется, наибольшей длиной основания черепа ($15,6 \pm 0,25$), наименьшей длиной ($38,7 \pm 0,59$) и шириной *operculum* ($25,8 \pm 0,39$), наименьшей шириной *praeoperculum* ($19,4 \pm 0,30$). Выборка атерины банки Калмычкова - наибольшей высотой черепа на уровне парасфеноида ($32,1 \pm 0,64$). Выборка атерины банки Борисова - наименьшей высотой черепа на уровне парасфеноида ($27,2 \pm 0,26$). Выборка атерины Терско-Каспийского района - наименьшей шириной черепа на уровне *ethmoidalia lateralia* ($23,1 \pm 0,54$) и на уровне *Sphenotica* ($29,9 \pm 0,55$). Выборка атерины м. Песчаный отличается наибольшей шириной черепа на уровне *pterotica* ($43,3 \pm 0,44$) и наименьшей длиной *praeoperculum* ($53,1 \pm 0,82$). Выборка атерины Крайновско-Каспийского района отличается наименьшей шириной черепа на уровне *pterotica* ($36,5 \pm 0,19$). Выборка атерины м. Ракушечный - наибольшей длиной *operculum* ($47,4 \pm 0,84$). Выборка атерины района Казахского залива - наибольшей шириной *operculum* ($28,8 \pm 0,14$) и *praeoperculum* ($24,6 \pm 0,46$).

Проведенный анализ изменчивости краниологических признаков показал, что наименее подверженным изменчивости оказалась максимальная высота черепа. Из 136 вариантов проведенных сравнений выборок атерин из 17 районов Каспийского моря достоверные различия по этому показателю

отмечены в 22 случаях, что составляет 16,2 %; по такому показателю как ширина черепа на уровне парасфеноида достоверные различия отмечены в 25,7 %. Наиболее часто это различие регистрировались между выборками из акваторий моря расположенных в юго-восточных и восточных районах моря. По западным областям подобные различия отмечаются между выборками Сулакско-Каспийского района и акваторий п-ова Лопатин, о. Корнилова – Павлова, банка Калмычкова и некоторых других.

По таким признакам как ширина черепа на уровне *ethmoidalia lateralia* и ширина черепа на уровне *sphenotica* выборки Сулакско–Каспийского и Терско-Каспийского районов достоверно отличаются практически от всех проанализированных выборок. При последовательном проведении анализа всех 136 вариантов оказалось, что по этим признакам различаются 55,2 % и 49,3 % сравниваемых выборок соответственно.

Подсчет количества достоверных различий по размерам: наибольшая длина *operculum*, ширина *operculum*, длина *praeoperculum*, ширина *praeoperculum* между выборками 17 районов выявил, что они колеблются в пределах 21,3-30,1 %, т.е. из 136 рассмотренных вариантов сравнения наибольшая длина *operculum* имеет достоверное различие в 38 случаях, ширина *operculum* - в 29, длина *praeoperculum* - в 41 и ширина *praeoperculum* - в 34 случаях.

Таким образом, очевидно, что в морфологии черепа атерины и его элементов проявляется довольно высокий уровень изменчивости и тем не менее мало зависят от экологических факторов и, видимо, предпосылкой изменчивости рассмотренных нами признаков выступает уровень «нормы реакции» наследственно закрепленный в процессе эволюции. По этому вопросу результаты наших исследований согласуются с выводами Е.Д. Васильевой (1997), которая утверждает, что в основе размерно - обусловленной аллометрии черепа и его элементов лежат генетические факторы, влияющие на темпы роста особей, а экологические условия значительно меньше влияют на степень размерной изменчивости черепа. В

то же время экологическая внутривидовая дифференциация осуществляется в рамках жестко канализованного развития, характеризующего низкий уровень аллометрии краниологических структур.

III.6. МНОГОМЕРНЫЙ АНАЛИЗ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ АТЕРИНЫ

При распределении атерины в кластерном анализе по счетным признакам наблюдается образование отдельных группировок в восточной части (район Казахского залива, м. Песчаный, м. Ракушечный), западной части (о. Корнилова-Павлова, банка Калмычкова, банки Борисова; Крайновско-Каспийского района и Аграханского залива; акватории п-ва Лопатин и акватории о. Чечень) и в северной части Каспия отдельно обособилась выборка акватории о. Тюлень. Самостоятельные обособления образуют выборки Терско-, Сулакско- и Самурско-Каспийских районов (рис.7).

При распределении 17 выборок по 21 пластическим признакам относительно к длине тела по Смитту выявлено в кластерном анализе (рис.8) по географической расположенности в Западной части Среднего Каспия: обособились выборки Сулакско-Каспийского района, Крайновско-Каспийского района, акватории о. Чечень - образуют отдельную группу; в другой группе - Терско-Каспийского района, акватории п-ва Лопатин, Аграханского залива. Обособленно стоит выборка Самурско-Каспийского района в западной части Среднего Каспия, также обособилась выборка акватории о. Тюлень в северной части Каспия. Выборки о. Корнилова-Павлова и банки Калмычкова образуют группу в западной части Южного Каспия. Выборки района Казахского залива, м. Ракушечный, м. Песчаный образуют другую группу в восточной части Среднего Каспия. Выборки района Красноводского и Туркменского заливов, банки Жданова образуют группу в восточной части Южного Каспия.

Кластерный анализ 17 выборок по пластическим признакам и вместе по пластическим и счетным признакам показывает сходную картину (рис. 9).

По географической расположенности распределяются по пластическим признакам относительно к длине головы (рис.10) и образуют 4 отдельные совокупности: 1) западная часть Среднего Каспия; 2) западная часть Южного Каспия; 3) восточная часть Среднего Каспия; 4) восточная часть Южного Каспия.

Согласно результатам кластерного анализа 17 выборок атерины по пластическим признакам относительно к длине головы образуют отдельные совокупности:

1) выборки Сулакско-Каспийского района, акватории о. Тюлений, акватории о. Чечень, Терско-Каспийского района, акватории о. п-ва Лопатин, Аграханского залива – западной части Среднего Каспия и 1 выборка Северного Каспия;

2) выборки из банки Калмычкова, о. Корнилова-Павлова, банки Борисова – западной части Южного Каспия;

3) выборки из района Казахского залива, м. Ракушечного, м. Песчаный - восточной части Среднего Каспия;

4) выборки района Красноводского и Туркменского заливов, банки Жданова – восточной части Южного Каспия;

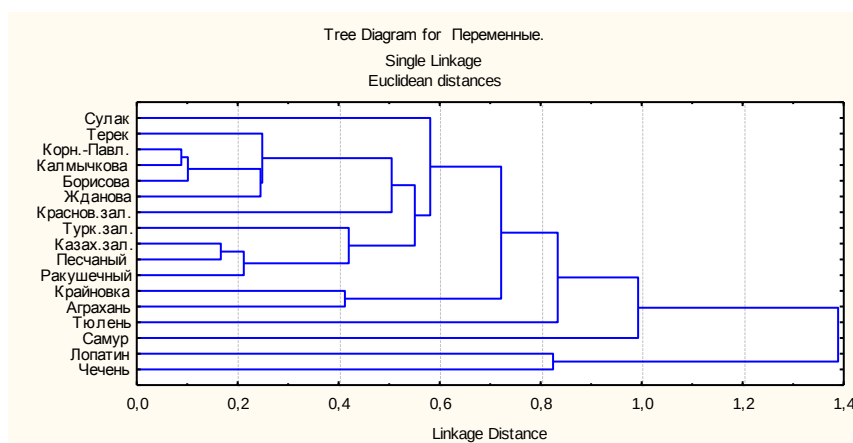


Рис.7. Дендрограмма сходства 17 выборок атерины по 4 счетным признакам

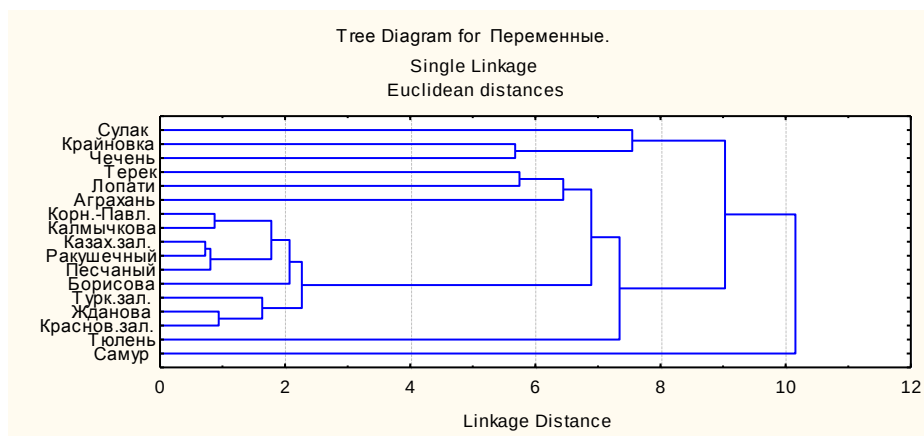


Рис.8. Дендрограмма сходства 17 выборок атерины по 21 пластическим признакам выраженных в % от длины тела по Смитту

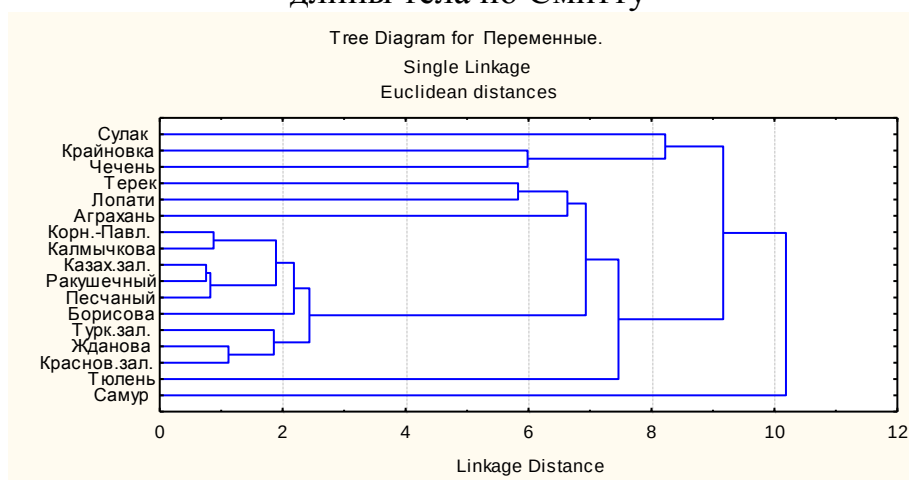


Рис.9. Дендрограмма сходства 17 выборок атерины по счетным и пластическим признакам выраженных в % от длины тела по Смитту

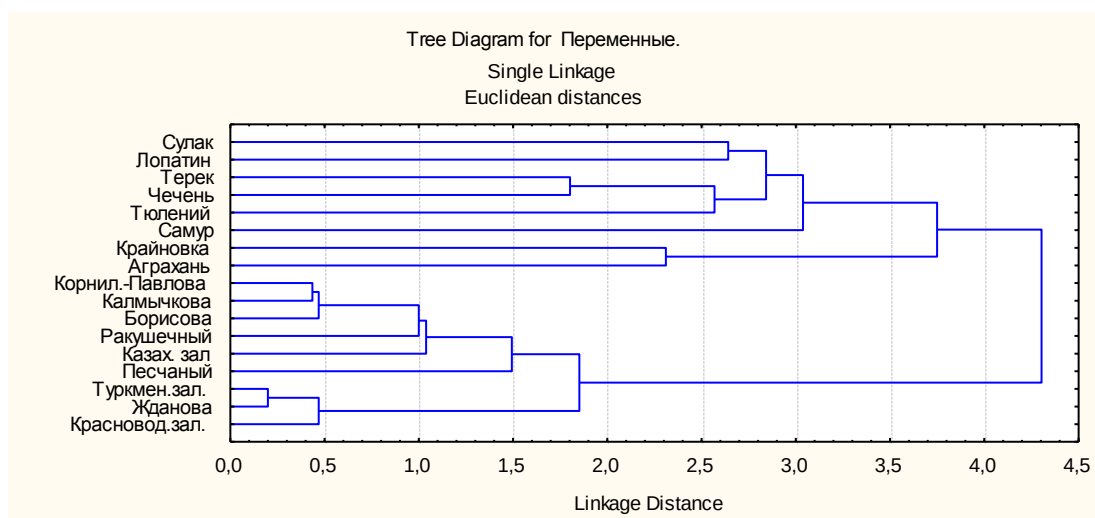


Рис.10. Дендрограмма сходства 17 выборок атерины по пластическим признакам выраженных в % от длины головы

В кластерном анализе по количеству позвонков по отделам позвоночника и их индексов относительно к длине позвоночного столба 17 выборок атерины Каспийского моря (рис.11) выявлено, что выборки Сулакско-Каспийского района и акватории о. Тюлень, о. Корнилова-Павлова и банки Борисова, Крайновско-Каспийского и акватории о. Чечень с примыкающим Терско-Каспийским районом, банки Жданова и района Красноводского залива, района Казахского залива и м. Песчаный образуют самостоятельные группировки.

При кластерном анализе отмечено распределение по географической расположенности две совокупности восточной части Среднего Каспия и восточной части Южного Каспия. 17 выборок по 9 краниологическим признакам относительно к длине основания черепа (рис.12).

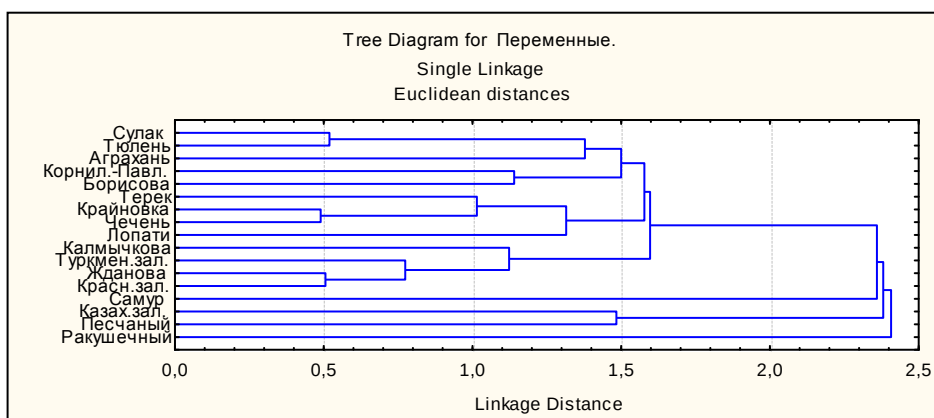


Рис.11. Дендрограмма сходства количества позвонков у 17 выборок атерины Каспийского моря в различных отделах позвоночника и их индексов относительно к длине позвоночника

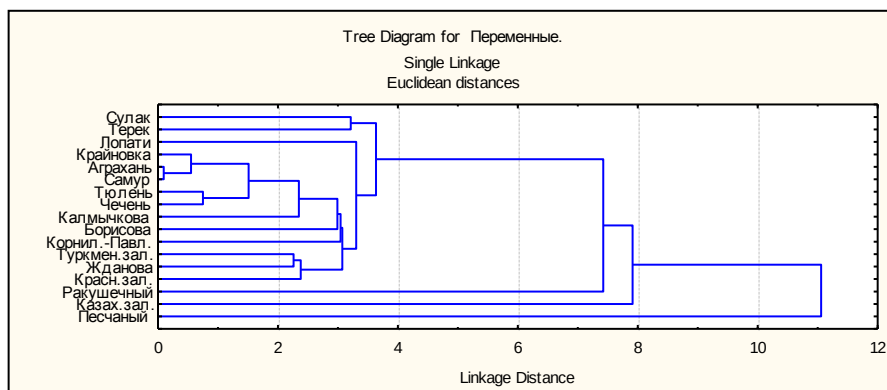


Рис.12. Дендрограмма сходства 17 выборок атерины Каспийского моря по 9 краниологическим признакам отнесенных к длине основания черепа

В одну группу объединяются выборки (рис.13) Сулакско-Каспийского и Терско-Каспийского районов, другую группу образуют выборки Аграханского залива, Самурско-Каспийского и Крайновско-Каспийского районов, расположенных в западной части Среднего Каспия, объединяются с Северного Каспия. В одной группе оказались выборки района Туркменского залива, банки Жданова и района Красноводского залива расположенных в восточной части среднего Каспия, другую группу образуют выборки Корнилова-Павлова и банки Калмычкова, расположенных в западной части Южного Каспия. Отдельные обособления образуют выборки м. Ракушечный, района Казахского залива, м. Песчаный, расположенных в восточной части Среднего Каспия и отдельно обособилась выборка акватории п-ва Лопатин.

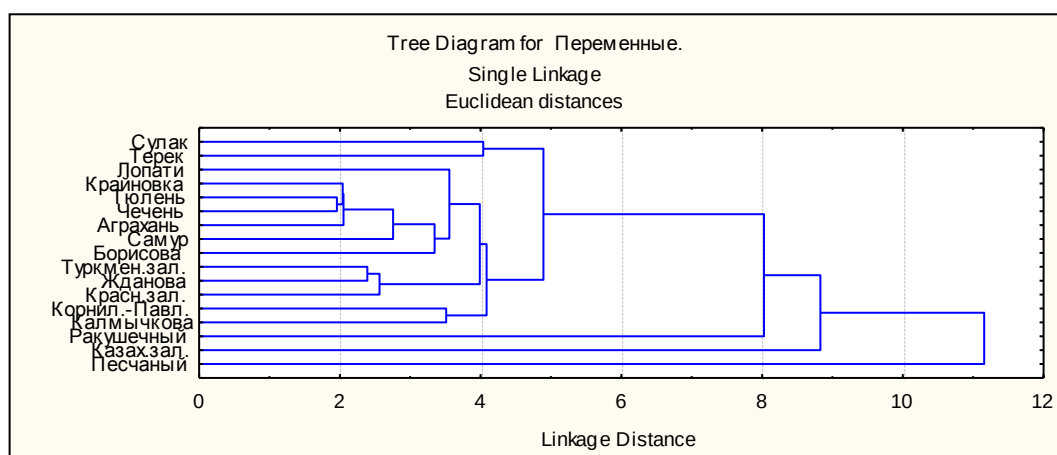


Рис.13. Дендрограмма сходства количества позвонков у 17 выборок атерины Каспийского моря в различных отделах позвоночника и их индексов относительно к длине позвоночного столба и по краниологическим признакам отнесенных к длине основания черепа.

При распределении выборок на плоскости 2 главных компонент по 4 счетным признакам (рис.14) по географической расположенности объединяются выборки акваторий о. Тюлень, о. Чечень, в другой группе выборки Сулакско-Каспийского района и акватории п-ва Лопатин, нет четкого распределения, есть смешение выборок западного и восточного районов. Наиболее информативные признаки по первой компоненте

количество лучей на втором спинном плавнике и число тычинок на первой жаберной дуге, по второй компоненте количество лучей на первом спинном плавнике и количество ветвистых лучей в анальном плавнике (табл.15). По выборкам наибольший вклад вносят по первой компоненте выборки акватории о. Чечень, Самурско-Каспийского района и Аграханского залива, по второй компоненте выборки Сулакско-Каспийского района и акватории п-ва Лопатин (табл.17).

При распределении выборок на плоскости 2 главных компонент по 21 пластическим признакам (рис.16) в одну большую группу выделяются выборки атерины западной части Среднего Каспия. Наиболее информативные признаки по первой компоненте (табл.18) высота второго спинного плавника, заглазничный отдел головы, длина верхнечелюстной и нижнечелюстной кости, по второй компоненте – ширина лба, длина основания второго спинного плавника и длина основания анального плавника. По выборкам (табл.20), наибольший вклад вносят выборки акватории о. Тюлень и б. Борисова, по второй компоненте Терско-Каспийского района, Крайновско-Каспийского района и акватории п-ва Лопатин.

При распределении выборок на плоскости 2 главных компонент по пластическим признакам относительно к длине головы (рис.18) в одну большую группу выделяются выборки атерины западной части Среднего Каспия, остальные выборки образуют одну смешанную группу. Наиболее информативные признаки по первой компоненте диаметр глаза, заглазничный отдел (табл.21). По второй компоненте длина рыла и высота головы у затылка. Наибольший вклад вносят по первой компоненте выборки акватории о. Тюлень (табл.22), Самурско-Каспийского района, м. Песочный, по второй компоненте выборки Крайновско-Каспийского района, Сулакско-Каспийского района, Аграханского залива и акватории о. Чечень.

При распределении выборок на плоскости 2 главных компонент по количеству позвонков по отделам позвоночника (рис.20) в одну большую

группу выделяются морские выборки и отдельную группу образуют выборки атерины устьев рек западной части Среднего Каспия. Отдельно обособливаются выборки побережий Азербайджана, Туркмении и Казахстана, т.е. выборки районов более повышенным термическим режимом. Наиболее информативные признаки по первой компоненте количество переходных общее число позвонков (табл.24), по второй компоненте количество туловищного отдела и хвостового отдела позвонков. Наибольший вклад вносят по первой компоненте выборки Самурско-Каспийского района (табл. 26) и м. Песчаный, по второй компоненте Крайновско-Каспийского района и акваторий о. Чечень и о.Тюлень.

При распределении выборок на плоскости 2 главных компонент по индексам отделов позвоночника (рис.22) (табл.27-29) нет четкого распределения выборок по географической расположенности.

При распределении выборок на плоскости 2 главных компонент по количеству позвонков и по индексам отделов позвоночника. Отдельно выделяются выборки западной части Среднего Каспия и в одной группе выборки западной части южного Каспия и восточной части Каспия, т.е. выборки районов с повышенным термическим режимом (рис. 24) (табл.30-32).

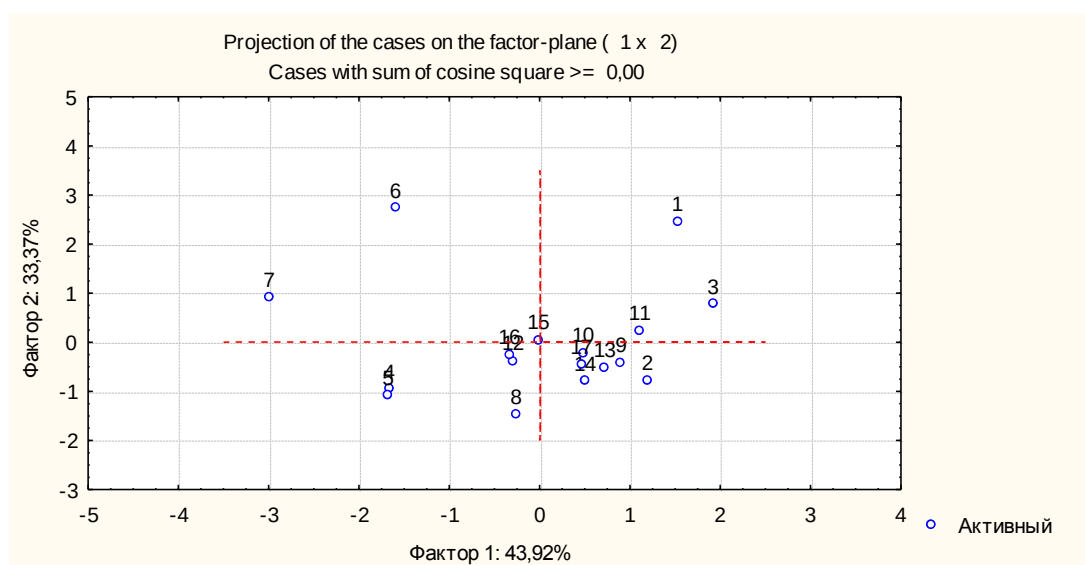


Рис. 14. Распределение выборок на плоскости двух главных компонент по 4 счетным признакам

При распределении выборок на плоскости 2 главных компонент по 9 краниологическим признакам (рис.26) (табл.33-35) нет четкого распределения выборок по географической расположенности.

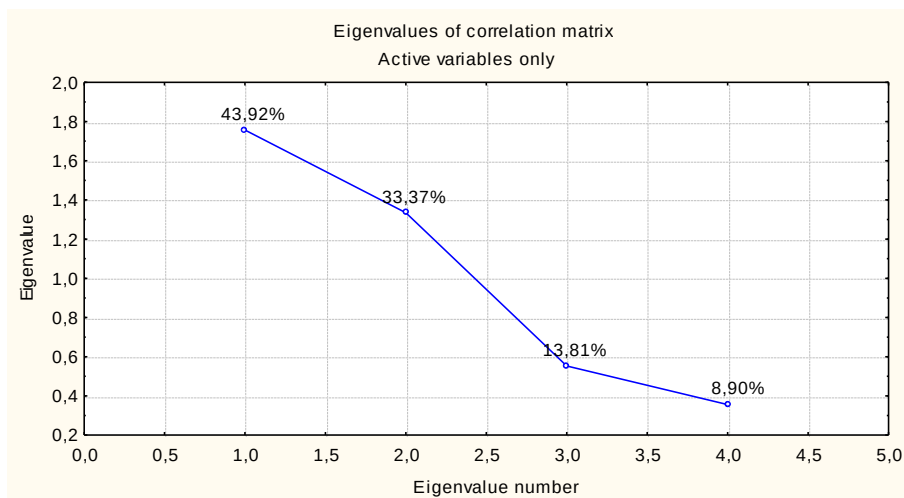


Рис. 15. График собственных значений главных компонент счетных признаков атерины

Таблица 15

Доля вклада всех счетных признаков атерины в общую дисперсию

Признаки	Фактор 1	Фактор 2
D1	0,052	0,582
D2	0,352	0,036
A	0,209	0,293
Br	0,386	0,089

Примечание: D1 – число ветвистых лучей в 1 спинном плавнике; D2 – число ветвистых лучей в 2 спинном плавнике; A – число ветвистых лучей в анальном плавнике; br – число тычинок на внутренней стороне первой жаберной дуги.

Таблица 16

Собственные значения векторов

Признаки	Фактор 1	Фактор 2
D2	-0,593	-0,188
A	-0,458	-0,542
br	-0,622	0,299

Доля каждого фактора в %
по каждой выборке

Выборки	Фактор 1	Фактор 2
Сулак	8,277	28,545
Терек	4,3911	0,289
Лопатин	9,079	35,128
Крайновка	9,883	4,229
Аграхань	10,013	5,373
Тюлень	0,244	9,917
Чечень	31,953	3,955
Самур	13,137	2,849
Корнилова-Павлова	2,898	0,767
Калмычкова	1,858	1,214
Борисова	5,067	2,798
Туркмен. зал.	0,388	0,271
Жданова	0,829	0,201
Красновод. Зал.	0,912	2,909
Казахский зал.	0,0003	0,013
Ракушечный	0,299	0,639
Песчаный	0,771	0,903

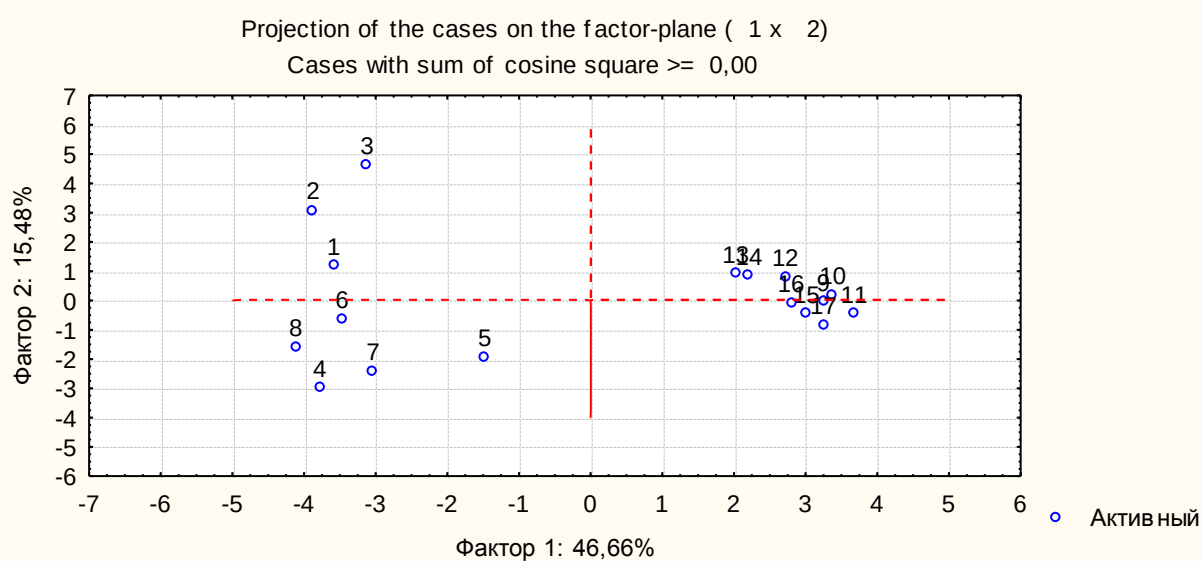


Рис.16 . Распределение выборок на плоскости
двух главных компонент по 23 пластическим признакам

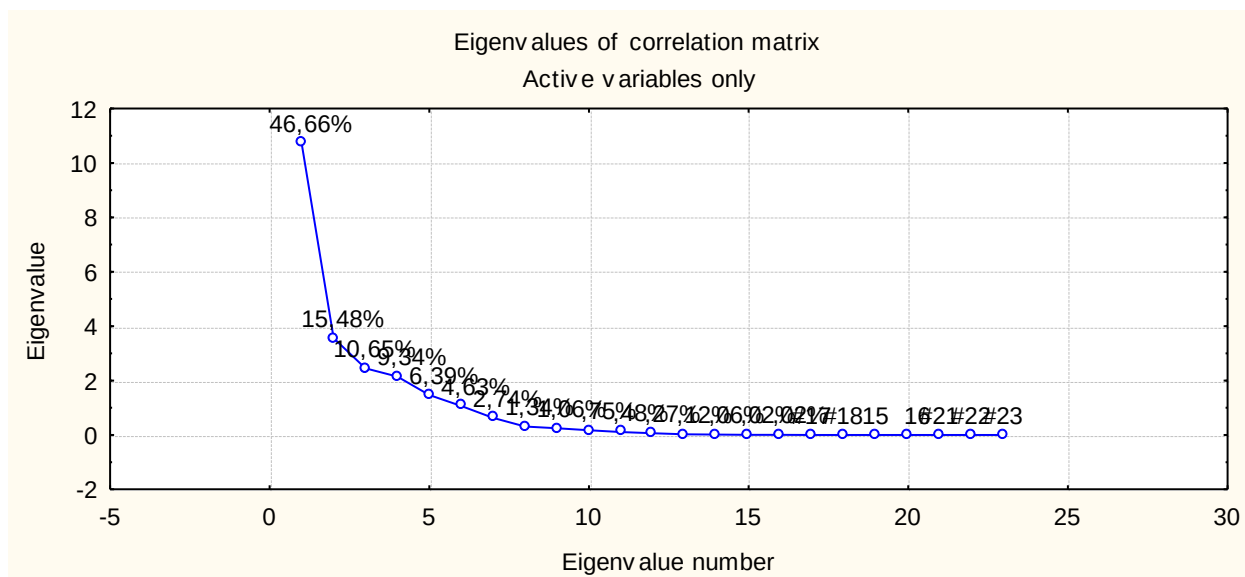


Рис. 17. График собственных значений главных компонент
пластических признаков атерины

Таблица 18

Доля вклада всех пластических
признаков атерины в общую дисперсию

Признаки	Фактор 1	Фактор 2
R	0,04	0,01
O	0,07	0,01
Po	0,08	0,03
C	0,01	0,00
Hc	0,02	0,12
Io	0,00	0,13
H	0,04	0,11
h	0,05	0,02
AD	0,04	0,06
PD	0,04	0,00
Pl	0,00	0,06
ID ₁	0,00	0,06
ID ₂	0,04	0,11
hD ₂	0,09	0,00
hA	0,03	0,03
IP	0,05	0,00
IV	0,05	0,00
PV	0,06	0,02
VA	0,07	0,01
LM	0,09	0,00
Lm	0,09	0,00

Собственные значения векторов

Признаки	Фактор 1	Фактор 2
R	-0,21	0,09
O	-0,27	-0,09
Po	-0,28	0,18
C	0,08	-0,04
Hc	0,16	0,35
Io	-0,06	0,36
H	0,20	0,33
h	-0,22	-0,14
AD	-0,19	0,25
PD	-0,19	-0,04
Pl	0,05	0,25
lD ₁	0,04	0,24
hD ₁	-0,09	0,20
lD ₂	-0,19	0,33
hD ₂	-0,30	-0,07
lA	-0,11	-0,40
hA	-0,18	0,18
lP	-0,23	0,04
IV	-0,23	0,06
PV	-0,25	0,16
VA	-0,26	-0,09
LM	-0,30	-0,03
Lm	-0,30	-0,05

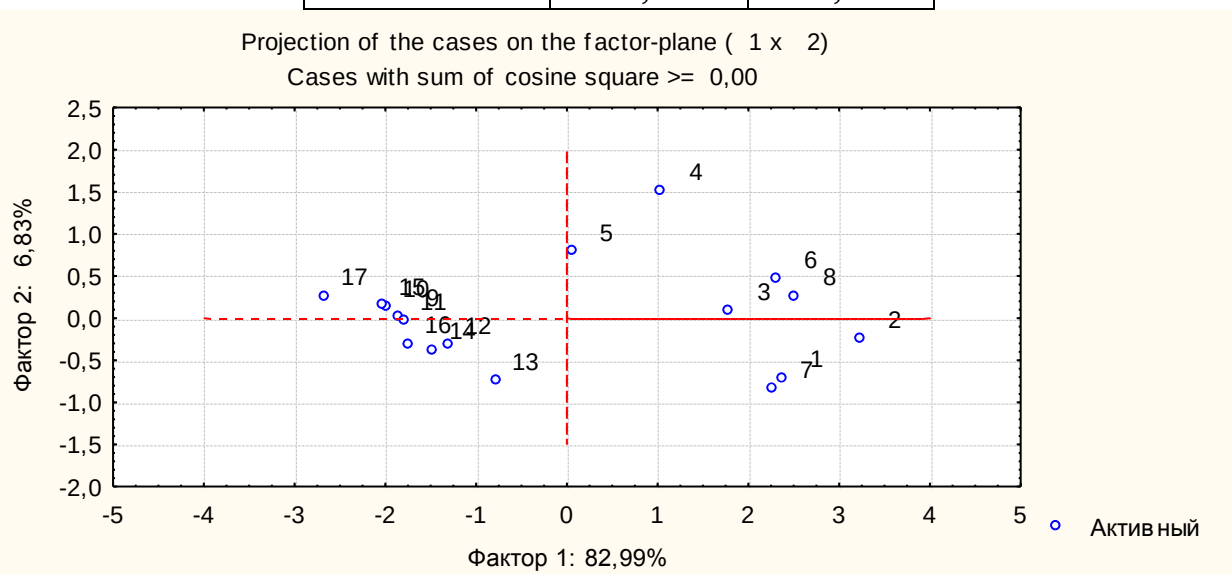


Рис.18 . Распределение выборок на плоскости двух главных компонент по пластическим признакам относительно к длине головы.

Таблица 20

Доля каждого фактора в %
по каждой выборке

Выборки	Фактор 1	Фактор 2
Сулак	6,80	5,58
Терек	12,02	26,74
Лопатин	4,47	18,50
Крайновка	8,80	17,09
Аграхань	1,81	8,62
Тюлень	8,12	2,61
Чечень	4,70	8,06
Самур	6,65	4,22
Корнилова-Павлова	5,96	0,03
Калмычкова	6,47	0,32
Борисова	7,47	0,13
Турк.зал.	3,99	1,80
Жданова	2,20	1,75
Красн.зал.	2,50	1,46
Казах.зал.	6,45	0,61
Ракшечн.	4,41	0,03
Песчаный	7,17	2,47

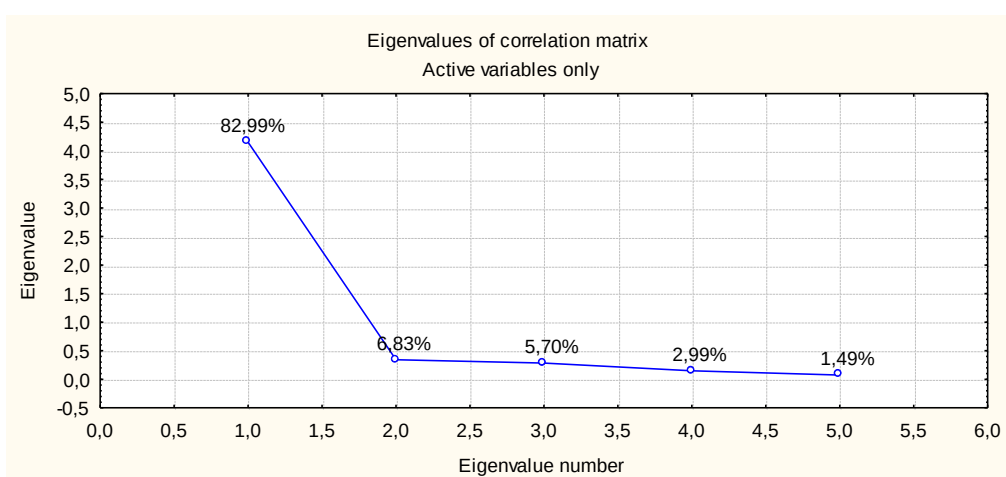


Рис.19. График собственных значений выборок атерины по пластическим признакам относительно к длине головы

Таблица 21

Доля вклада пластических признаков относительно к длине головы атерины в общую дисперсию

Признаки	Фактор 1	Фактор 2
R	0,198	0,311
O	0,226	0,002
Po	0,209	0,146
Hc	0,184	0,202
Io	0,182	0,340

Таблица 22

Собственные значения векторов

Признаки	Фактор 1	Фактор 2
R	0,445	-0,557
O	0,476	-0,041
Po	0,457	-0,382
Hc	-0,429	-0,449
Io	-0,427	-0,583

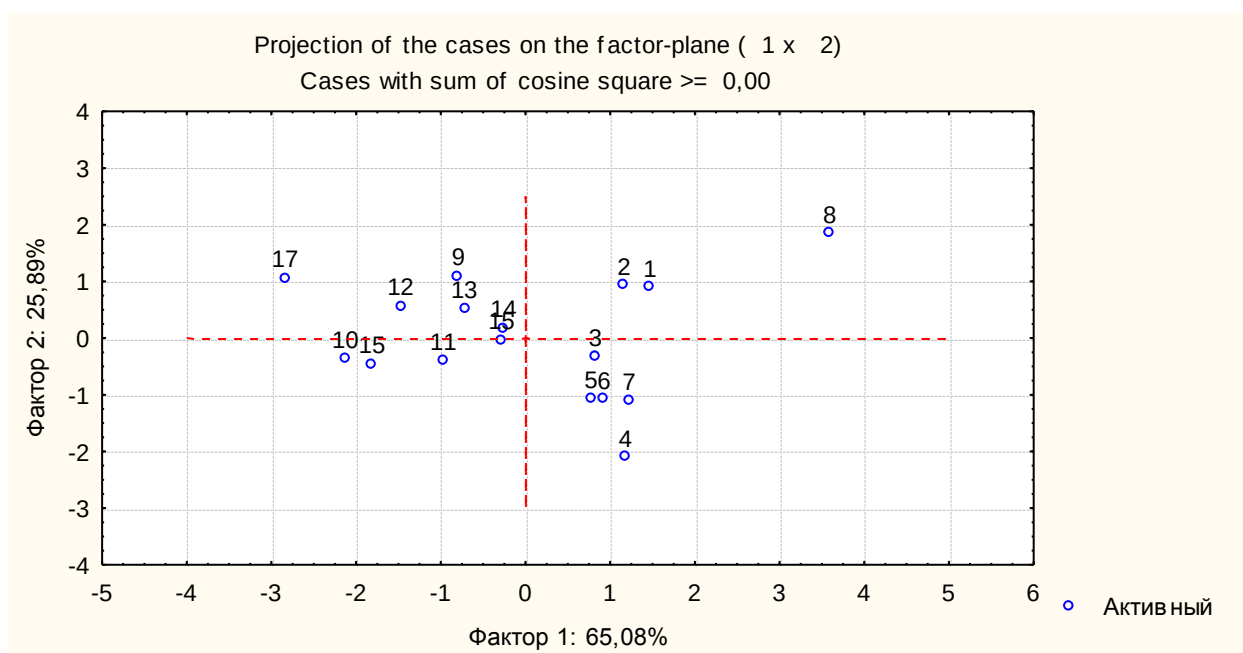


Рис. 20. Распределение выборок на плоскости двух главных компонент по количеству позвонков по отделам позвоночника

Таблица 23

Доля каждого фактора в % о каждой выборке

Выборки	Фактор 1	Фактор 2
Сулак	8,480	9,472
Терек	15,746	1,112
Лопатин	4,845	0,107
Крайновка	1,646	41,343
Аграхань	0,005	11,324
Тюлень	8,018	3,831
Чечень	7,730	12,891
Самур	9,536	1,230
Корнилова-Павлова	5,203	0,001
Калмычкова	5,907	0,269
Борисова	4,820	0,019
Турк.зал.	2,542	1,837
Жданова	0,904	10,423
Красн.зал.	3,244	2,733
Казах.зал.	6,175	0,384
Ракшечн.	4,549	1,819
Песчаный	10,647	1,203

Примечание: Относительно длины тела по Смитту: г – длина рыла; о – диаметр глаза; ро – заглазничный отдел головы; с – длина головы; hc – высота головы у затылка; io – ширина лба; Н – наибольшая высота тела; h – наименьшая высота тела; AD – антедорсальное расстояние; PD – постдорсальное расстояние; pl – длина хвостового стебля; lD1 – длина основания D 1 спинного плавника; lD2 – длина основания D 2 спинного плавника; hD2 – высота 2 спинного плавника; hA – высота анального плавника; lP – длина грудного плавника; lV – длина брюшного плавника; P-V – расстояние между грудным и брюшным плавниками; V-A – расстояние между брюшным и анальным плавником; LM – длина верхнечелюстной кости; Lm – длина нижнечелюстной кости. Относительно к длине головы: г – длина рыла; о – диаметр глаза; ро – заглазничный отдел головы; hc – высота головы у затылка; io – ширина лба.

Примечание 2 к табл. 23: здесь и далее: 1 – Сулакско-Каспийский район; 2– Терско-Каспийский район; 3 – Крайновско-Каспийский район; 4 – акватория п-ва Лопатин; 5 – акватория о. Тюлень; 6 - Аграханский залив; 7– Самурско-Каспийский район; 8 – акватория о. Чечень; 9- о. Корнилова-Павлова; 10 - банка Калмычкова; 11 - банка Борисова; 12 - район Туркменского залива район; 13 - банка Жданова; 14 – район Красноводского залива; 15 - район Казахского залива; 16 - м. Ракушечный; 17 - м. Песчаный

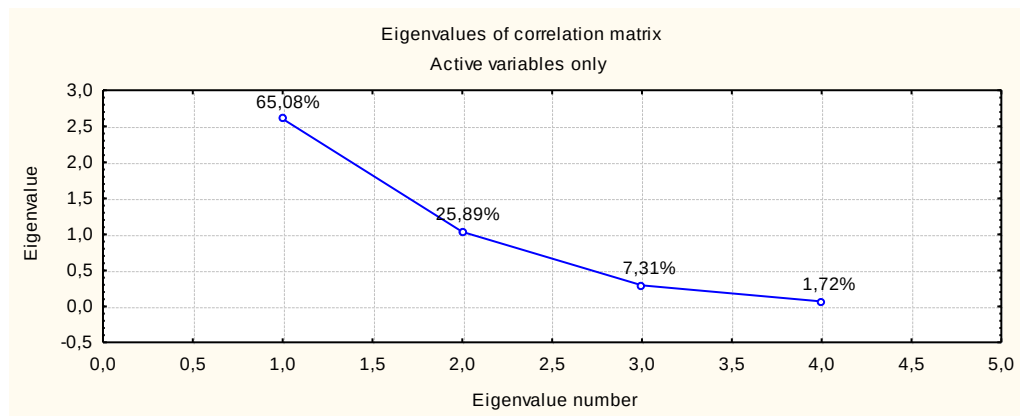


Рис.21. График собственных значений выборок атерины по количеству позвонков по отделам позвоночного столба

Таблица 24

Доля вклада количество позвонков по отделам в общую дисперсию

Признаки	Фактор 1	Фактор 2
V_A	0,052	0,582
V_i	0,352	0,035
V_C	0,209	0,293
V_O	0,386	0,089

Таблица 25

Собственные значения векторов

Признаки	Фактор 1	Фактор 2
V_A	-0,598	0,101
V_i	-0,079	-0,969
V_C	-0,547	0,179
V_O	-0,582	-0,139

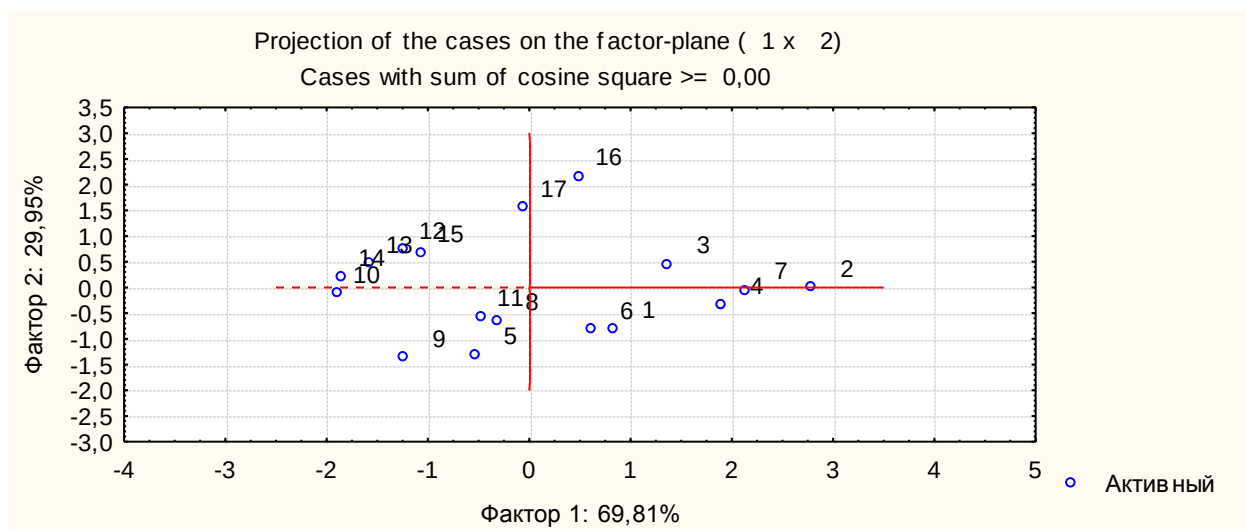


Рис.22. Распределение выборок на плоскости двух главных компонент по индексам длин отделов позвоночника

Таблица 26

Доля каждого фактора в % по каждой выборке

Выборки	Фактор 1	Фактор 2
Сулак	5,223	4,743
Терек	3,294	5,119
Лопатин	1,658	0,666
Крайновка	3,369	26,970
Аграхань	1,458	6,935
Тюлень	2,082	7,160
Чечень	3,637	7,409
Самур	31,067	20,415
Корнилова-Павлова	1,486	7,073
Калмычкова	10,787	0,879
Борисова	2,208	1,025
Турк.зал.	5,159	1,860
Жданова	1,227	1,511
Красн.зал.	0,149	0,168
Казах.зал.	7,806	1,295
Ракшечн.	0,179	0,008
Песчаный	19,209	6,757

Примечание: V_A - количество позвонков в туловищном отделе позвоночника;
 V_i - количество позвонков в переходном отделе позвоночника;
 V_C - количество позвонков в хвостовом отделе позвоночника;
 V_O - общее количество позвонков;
 V_{LO} - общая длина позвоночника;
 V_{LA} - длина туловищного отдела позвоночника;
 V_{Li} - длина переходного отдела позвоночника;
 V_{LC} - длина хвостового отдела позвоночника.

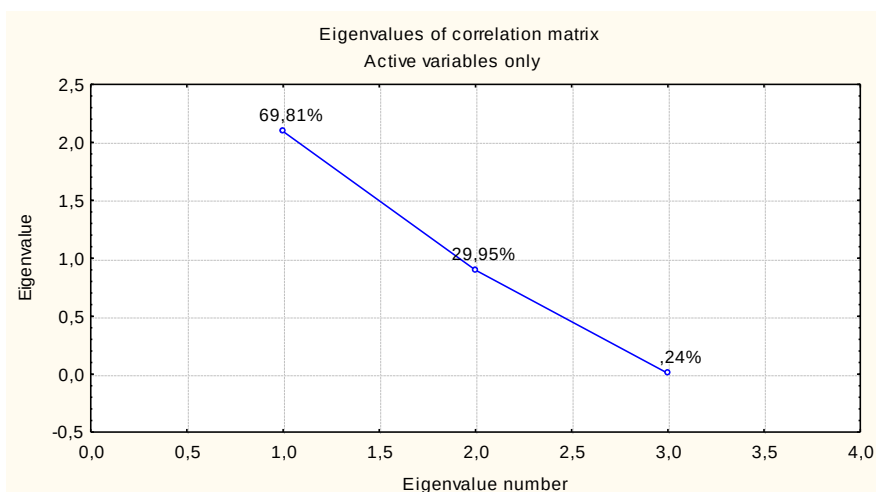


Рис.23. График собственных значений выборок атерины по индексам длин отделов позвоночника

Таблица 27

Доля вклада индексов отделов позвоночника в общую дисперсию

Признаки	Фактор 1	Фактор 2
V_{LA}	0,234	0,567
V_{Li}	0,291	0,433
V_{LC}	0,476	0,001

Таблица 28

Собственные значения векторов

Признаки	Фактор 1	Фактор 2
V_{LA}	0,483	0,753
V_{Li}	0,539	-0,658
V_{LC}	-0,689	0,013

Доля каждого фактора в % по каждой выборке

Признаки	Фактор 1	Фактор 2
Сулак	2,101	4,604
Терек	23,379	0,002
Лопатин	5,674	1,350
Крайновка	10,835	0,885
Аграхань	0,825	12,259
Тюлень	1,151	4,796
Чечень	13,727	0,031
Самур	0,288	3,069
Корнилова-Павлова	4,521	13,187
Калмычкова	10,670	0,125
Борисова	0,661	2,428
Турк.зал.	4,591	3,649
Жданова	7,322	1,451
Красн.зал.	10,121	0,246
Казах.зал.	3,3869	3,138
Ракшечн.	0,741	32,199
Песчаный	0,006	16,580

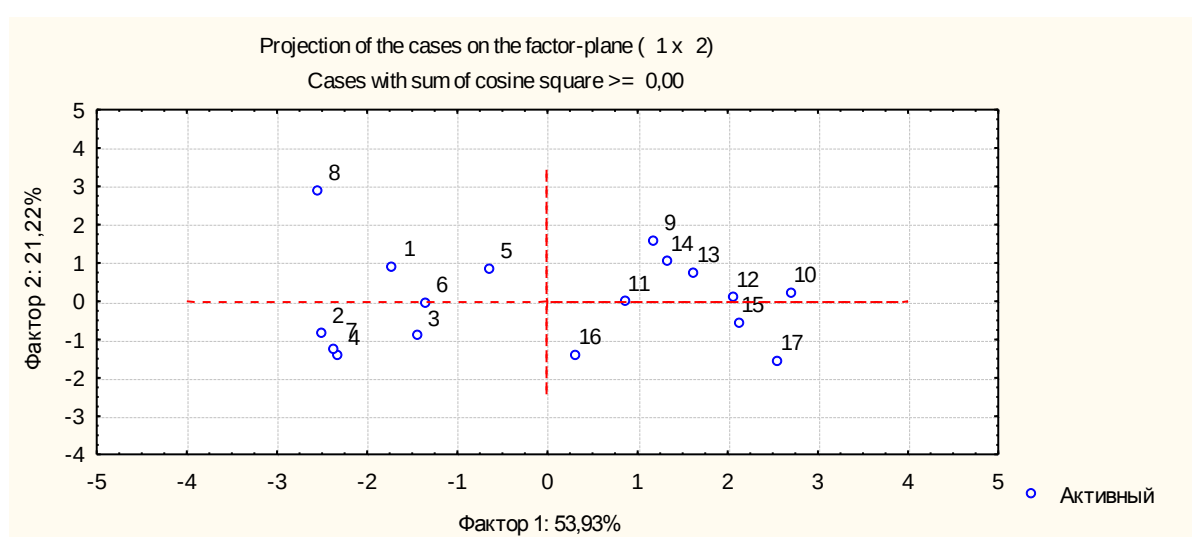


Рис.24. Распределение выборок на плоскости двух главных компонент по количеству позвонков и по индексам длин отделов позвоночника

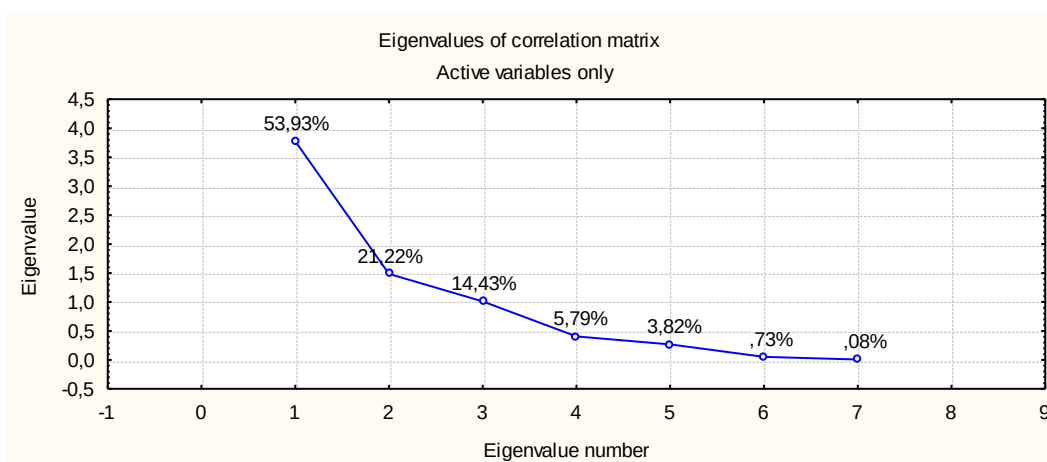


Рис.25. График собственных значений выборок атерины по количеству позвонков и по индексам длин отделов позвоночника

Таблица 30

Доля вклада количество позвонков и индексов длин отделов позвоночника в общую дисперсию

Признаки	Фактор 1	Фактор 2
V _A	0,221	0,064
V _i	0,001	0,215
V _C	0,177	0,042
V _O	0,200	0,058
V _{LA}	0,021	0,428
V _{L i}	0,201	0,002
V _{LC}	0,178	0,191

Таблица 31

Собственные значения векторов

Признаки	Фактор 1	Фактор 2
V _A	0,469	-0,252
V _i	-0,031	-0,464
V _C	0,421	-0,206
V _O	0,448	-0,242
V _{LA}	-0,146	-0,653
V _{L i}	-0,449	-0,042
V _{LC}	0,422	0,438

Доля каждого фактора в %
по каждой выборке

Выборки	Фактор 1	Фактор 2
Сулак	4,821	3,221
Терек	10,371	3,144
Лопатин	3,434	3,639
Крайновка	8,936	8,693
Аграхань	0,662	2,956
Тюлень	3,001	0,017
Чечень	9,160	6,782
Самур	10,701	34,367
Корнилова-Павлова	2,318	10,213
Калмычкова	12,186	0,182
Борисова	1,251	0,001
Турк.зал.	7,126	0,033
Жданова	4,446	2,193
Красн.зал.	2,997	4,262
Казах.зал.	7,507	1,410
Ракшечн.	0,175	8,415
Песчаный	10,904	10,469

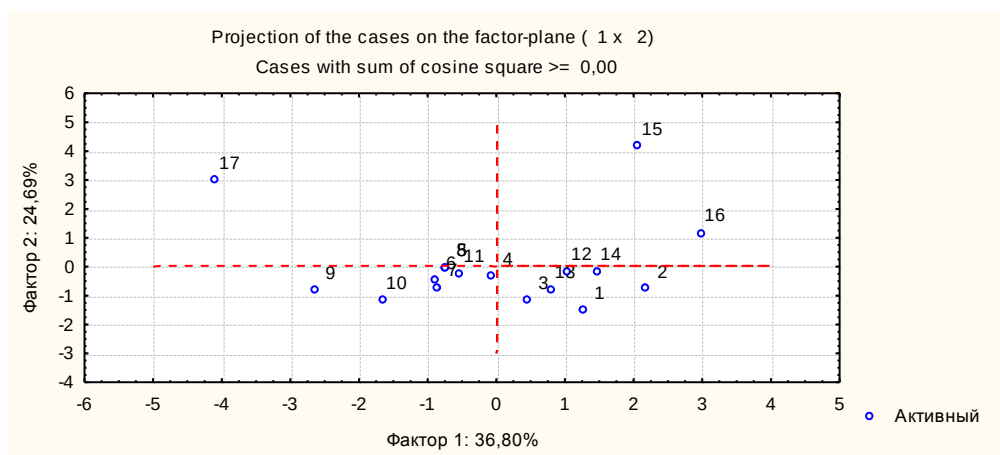


Рис. 26. Распределение выборок на плоскости двух главных компонент по 9 краниологическим признакам

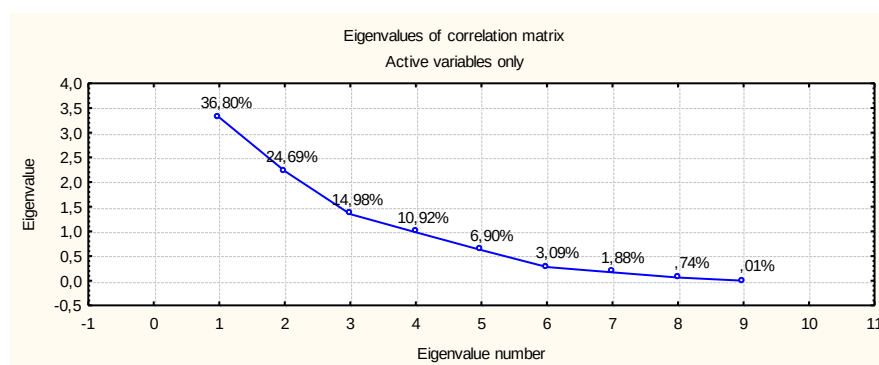


Рис. 27. График собственных значений главных компонент краниологических признаков атерины

Таблица 33

Доля вклада краниологических признаков атерины в общую дисперсию

Признаки	Фактор 1	Фактор 2
H	0,177	0,061
h	0,090	0,063
r ₁	0,233	0,011
r ₂	0,227	0,023
r ₃	0,100	0,003
L op	0,036	0,046
r op	0,127	0,196
L por	0,006	0,283
r por	0,004	0,314

Таблица 34

Собственные значения векторов

Признаки	Фактор 1	Фактор 2
H	-0,421	-0,247
h	-0,299	-0,251
r ₁	-0,483	0,107
r ₂	-0,476	0,150
r ₃	-0,316	0,058
L op	0,189	0,214
r op	-0,356	0,44
L por	-0,079	-0,532
r por	0,067	0,561

Таблица 35

Доля каждого фактора в %
по каждой выборке

Выборки	Фактор 1	Фактор 2
Сулак	3,028	6,475
Терек	8,986	1,661
Лопатин	0,383	3,911
Крайновка	0,009	0,287
Аграхань	1,011	0,002
Тюлень	1,506	0,612
Чечень	1,433	1,384
Самур	1,039	0,001
Корнилова-Павлова	13,253	1,865
Калмычкова	5,195	3,874
Борисова	0,529	0,154
Турк.зал.	2,018	0,072
Жданова	1,198	1,749
Красн.зал.	4,045	0,082
Казах.зал.	8,044	48,843
Ракшечн.	16,738	3,878
Песчаный	31,584	25,151

Примечание 1: L – длина основания черепа, H - максимальная высота черепа, h -высота черепа на уровне парасфеноида, r_1 - ширина черепа на уровне ethmoidalia lateralia, r_2 -ширина черепа на уровне Sphenotica, r_3 -ширина черепа на уровне pterotica, l - operculum. - наибольшая длина operculum, r- оперс. - ширина operculum, l – praeoperculum -длина praeoperculum, r- praeoperculum - ширина praeoperculum

Таким образом, при рассмотрении 17 выборок атерины в кластерном анализе по счетным и пластическим признакам, по счетным и пластическим признакам позвоночника, и по краниологическим признакам сохраняют относительную стабильность по географической расположенности две

совокупности восточной части Среднего (района Казахского залива, м. Ракушечный и м. Песчаный) и Южного Каспия (районов Туркменского, Красноводского заливов и банки Жданова). Ближе по географической расположенности стоят при распределении выборок по пластическим признакам относительно к длине головы и образуют 4 совокупности.

При распределении выборок на плоскости 2 главных компонент по пластическим признакам относительно к длине тела и к длине головы; количеству позвонков; количеству позвонков и по индексам отделов позвоночника отдельно выделяются выборки западной части Среднего Каспия и в одной группе выборки западной части южного Каспия и восточной части Каспия, т.е. выборки районов с повышенным термическим режимом.

ГЛАВА IV. ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ АТЕРИНЫ

IV.1. Численность, размерно-возрастной состав и распределение

Ряд видов Каспийского моря: атерина, килька, бычки вплоть до середины прошлого века относились к сорным и не являлись промысловыми видами. В последние годы отношение к этим рыбам изменилось в связи с резким снижением уловов ценных промысловых видов рыб.

Не затрагиваемые в прошлом промыслом, так называемые сорные виды рыб стали привлекать внимание, как промысловиков, так и ученых-исследователей.

В настоящее время специальный промысел атерины не производится, численность и запасы этого вида учитываются в уловах килек в качестве прилова. В уловах обыкновенной кильки в 2007 году атерины составляли 5-7%, в 2008-2009 гг. - оставляли 20-40 %. В 2010 -2011гг. произошло резкое сокращение ее приловов до 2-5%, в 1912 г. - 7-10%, в 2013 г. – 1-2 %. Весна 2013 года выдалась неустойчивая с резкими колебаниями температуры воды в море (от 4-6 градусов в марте, 6-7 в апреле и до 15 градусов в мае). Период массового весеннего хода кильки и атерины вдоль западной части Среднего Каспия пришелся на 3 декаду апреля. Низкие температурные показатели воды в море сказались на объемах приловов атерины, которые по сравнению с предыдущими годами уменьшились от 2 до 10 раз. Таким образом, изменение температурного режима Каспия оказывает решающее влияние на численность атерины в уловах обыкновенной кильки

По сведениям Н.А. Азизовой (1965) в Северном Каспии в летний период доля атерины в траловых уловах достигала 17,5% всех рыб. Атерина широко распространена в Каспийском море, ее массовые концентрации ежегодно отмечаются почти на всем дагестанском побережье, она распространена повсеместно от предустьевых зон рек до всей акватории

Северного, Среднего и Южного Каспия до 30 метровой глубины. В траловых уловах от 30 до 50 м глубин встречаемость их была незначительной.

При определении принадлежности к той или иной возрастной группе с точностью до 1-2 месяцев мы пользовались такими регистрирующими структурами, как отолиты (Мина, 1973, Дгебуадзе, 2001) и позвонки из туловищного отдела. Опишем ход определения возраста, к примеру, младших (2 года) и старших возрастных групп рыб по отолитам и поперечному срезу грудного позвонка.

Атерин, весеннего улова 2011 года Терско-Каспийского района в апреле 2011 года, мы распределили на 3 группы. 1-я группа наиболее многочисленная – это 2-х летки. У них на отолитах имеется 1 полное гиалиновое кольцо, и кроме этого есть еще небольшой прирост опакового слоя, образовавшийся в текущем году. 2-я группа рыб – это рыбы, у которых кроме одного гиалинового кольца есть еще довольно широкий прирост этого года. 3-я группа рыб по размеру практически не отличается от предыдущей группы, но на отолитах имеются два гиалиновых кольца и разные по величине приросты. В июле 2011 года в уловах обнаруживаются особи, относящиеся: 1) к сеголеткам; 2) двухлеткам; 3) трехлеткам. На отолитах сеголеток гиалинового кольца еще нет. Оно будет заложено осенью-зимой и весной 2012–2013 гг. У двухлеток и трехлеток годовые кольца текущего года уже заложены, и кроме того имеется опаковый прирост (рис.28).

В то время, как у двухлеток годовое кольцо уже в июле четко видно и после него имеется прирост, то у трехлеток эти структуры менее заметны. Видимо это связано с более ранним началом процесса нереста у трехлетних рыб, чем у двухлетних и это вызывает расходование больших затрат энергетического материала на созревание гонад и нерест, а у 2-х деток энергия затрачивается только на рост тела, поэтому у них на отолитах образуется большой прирост. К осени гиалиновые кольца текущего года образовались практически у всех групп рыб. Зимой (декабрь) у трехлеток начинает формироваться годовое кольцо будущего года. Таким образом,

ушные косточки позволяют более точно (с точностью до 2–3 месяцев) определить возраст конкретной рыб, в то время как сделать это по чешуе невозможно. Это связано с тем, что закладка годовых колец на чешуе (по сравнению с отолитами) происходит с запаздыванием на 3–4 месяца, т.е. на отолитах закладка гиалинового кольца происходит в зимний период, а на чешуе - весной.

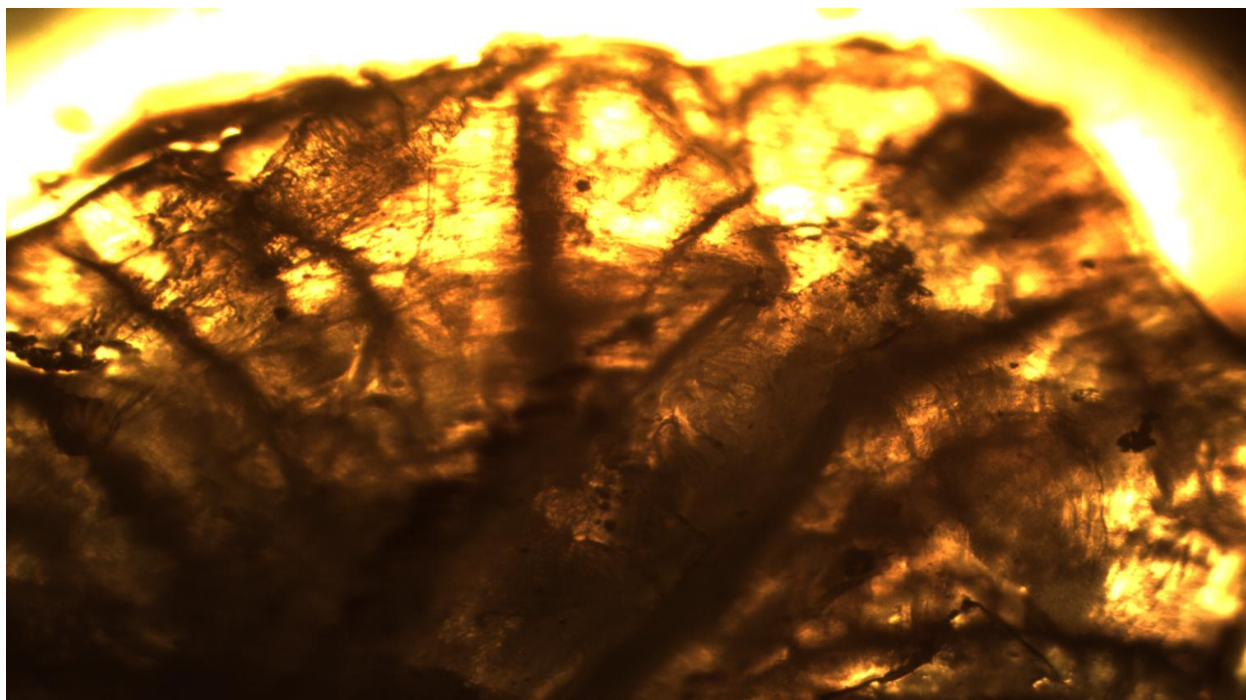


Рис 28. Отолит атерины, возраст 2+

Подобные же рассуждения мы применяли при контрольном определении возраста тех же особей по шлифу позвонка из туловищного отдела (рис.29). Вокруг спинномозгового канала заложен толстый костный остов тела позвонка. Вплотную к нему примыкает темный opakовый слой первого года жизни. Затем, чередуясь, следуют темные и светлые зоны. В данном случае по внешнему периметру расположился темный opakовый слой, соответствующий зимнему периоду жизни. Закладка гиалинового слоя начнется в конце зимы – в начале весны, когда рыба начинает усиленно

питаться. В рассматриваемом случае возраст рыбы соответствует 3-м полным годам и началу 4 года.

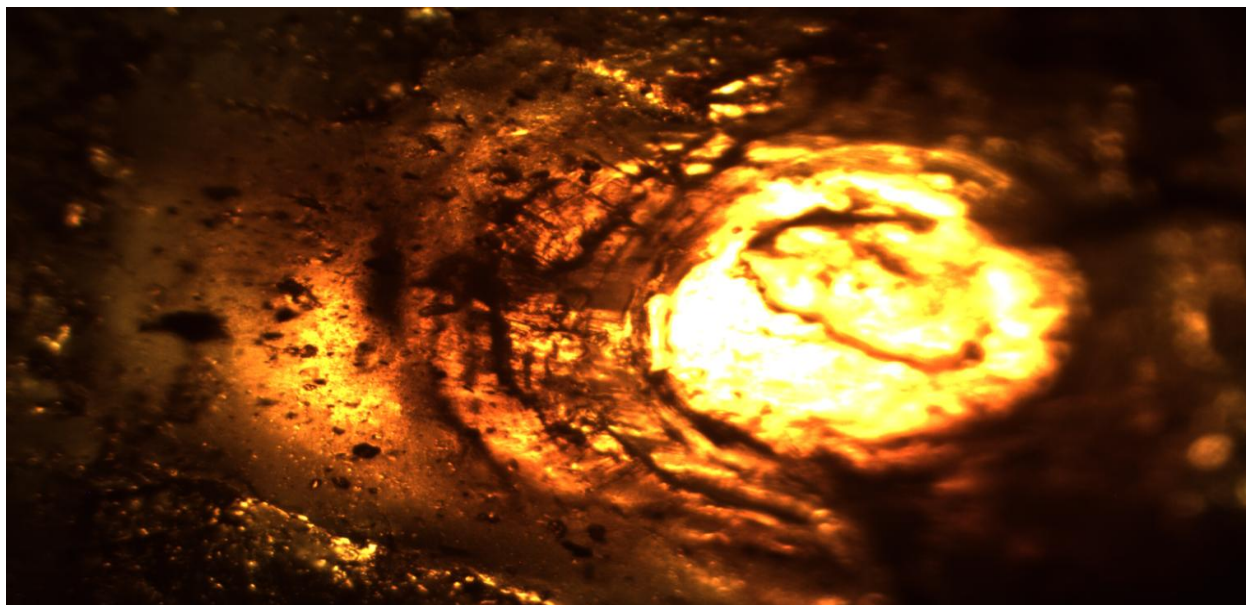


Рис.29. Шлиф грудного позвонка атерины в возрасте 3+

При определении возраста рыбы старшей возрастной группы применим ту же схему рассуждений (длина тела по Смитту 90 мм, масса тела 4,8г.). Отолиты образованы опаковыми и гиалиновыми кольцами. По мере роста рыбы в первые месяцы (весенне–летний период) сформировалось темное опаковое пространство в середине части отолита. На фотографии центральное опаковое пространство расположено сверху, занимает 0,5 площади фотографии. Оно соответствует первому весенне-летнему полугодью жизни рыбы. За этим кольцом следует более светлая зона, сформировавшаяся летом - осенью это светлое гиалиновое кольцо, формировавшееся, когда питание рыб было слабое, и, соответственно, минерализация отолита была замедленной. Описанные выше оба кольца соответствуют одному году жизни рыбы. На фотографии за этими кольцами следуют светлые и темные полосы, каждая пара которых образовывались весной - летом и осенью – зимой следующего года. Таких пар на отолите (после одного года) видно 4. Кроме них на краю косточки начало формироваться еще одно кольцо. Таким образом, атерина прожила 5 полных лет и вступила в шестой (5+) (рис.30)

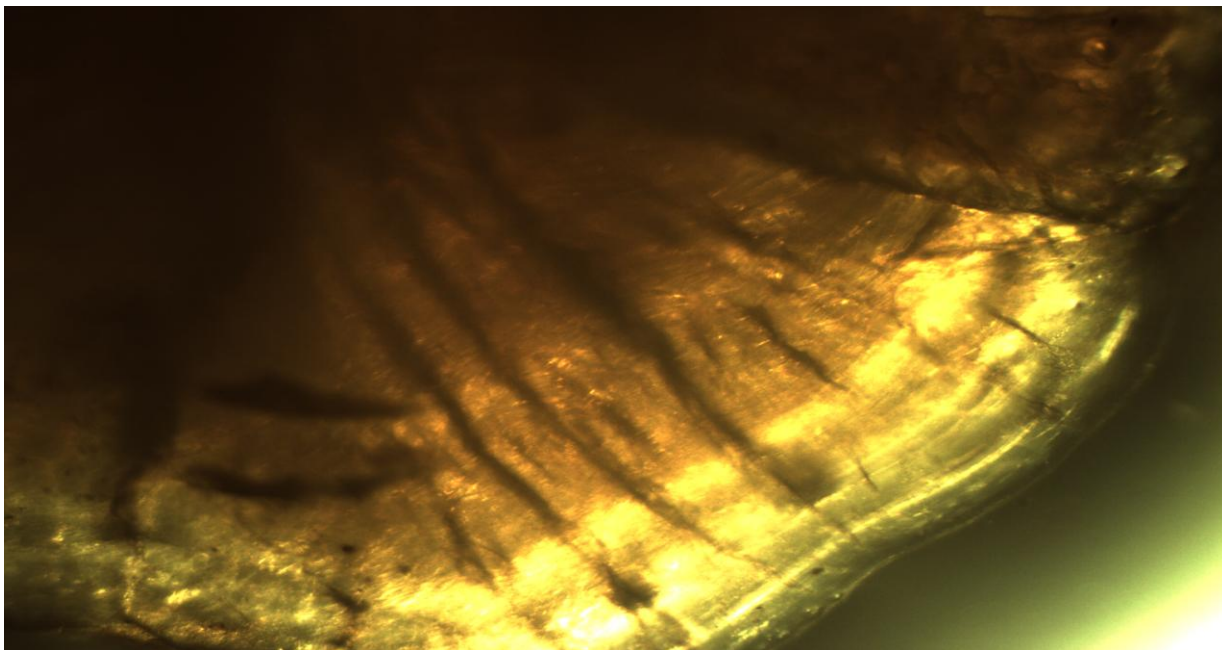


Рис. 30. Отолит атерины 5+

Промысловые уловы атерины Среднего Каспия состояли из рыб всех возрастов (1-6 лет). В береговых пробах преобладали трехлетки и двухлетки. Возрастные группы рыб представлены следующим образом: сеголетки и годовики 10-15% , двухлетки 37-45%, а на долю остальных возрастных групп приходилось 34- 40%.

О состоянии запасов рыб можно судить по соотношению возрастных групп рыб (табл. 36). Молодь (30-40 мм) и взрослых (80-100 мм) в наших исследованиях оказалось примерно в одинаковых соотношениях. Наличие в уловах в равных количествах старших возрастов указывает на благополучное состояние запасов (Правдин, 1966). При подсчете соотношения количества рыб разных возрастов, по нашим исследованиям за 2005-2010 гг. оказалось, что наиболее многочисленными являются рыбы с размерами тела 50-70 мм, их на 27% больше, чем младшие и старшие возрастные группы. Количество атерины у дагестанского побережья Каспия в летние месяцы в улове других видов рыб составляло от 5,7 до 9,8% (табл.37). В летние месяцы при отлове 25 м. мальковой волокушей количество атерин в южных районах на 2,3% больше, чем в северных районах Среднего Каспия. В разных районах Среднего Каспия количество среднемесячных уловов 25 метровой

волокушей за осенний период 2006 года было в 3,45 раза больше, чем за такой же период лета, а в 2009 году этот показатель составил 1,48. По количеству атерин было отмечено, что численность их в 2005-2007 гг в 1,17 раза больше, чем в 2008-2010 гг.

Таблица 36

Численность атерин у дагестанского побережья Каспия при экспериментальном отлове 25 метровой мальковой волокушей (экз.)

Годы			2005-2007					2008-2010				
Количество рыб	Место	Размер рыбы мм	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь
	Терско- Касп. р-он	30-40	7	23	25	29	27	22	16	30	17	33
		50-70	-	11	16	13	83	42	19	19	26	40
		80-100	15		12	19	64	21	13	-	18	27
	Самурско- Касп. р-он	30-40	-	12	25	30	41	17	22	-	14	8
		50-70	10	16	24	-	35	16	37	33	17	10
		80-100	27	-	34	27	27	14	14	21	28	18

Модальный ряд сеголетков популяции атерины в западной части Среднего Каспия представлен особями 3-4 см длиной, двухлетки – 7-8 см, трехлетки 8-9 см, четырехлетки 10-12 см длиной. В научно-исследовательских уловах отмечены рыбы от О+ до 5-лет. Из них 80% составляли 3-4 летки, двухлеток было меньше – 17,4%, и всего 2,4% - рыбы старше 5 лет. Для сравнения - по данным Маркевич (1970) в районе Красноводска преобладали 2-3 летки, а в Аральском море – сеголетки и двухлетки. Средняя длина взрослых атерин из средней части западного Каспия составило 6-7 см, а по Маркевич (1970) в Красноводском районе моря

она составила 7,4 см, однако, средняя масса их меньше, чем у рыб из западной части Среднего Каспия (3,2 г.) (табл.38).

Таблица 37

Соотношение количества атерины (в %) и других видов рыб в различных районах дагестанского побережья Каспия при отлове 25 метровой мальковой волокушей в 2010 г.

Месяцы	Самурско-Касп. р-н		Сулакско-Касп. р-н		Терско-Касп. р-н	
	% атерины	Общее к-во рыб	% атерины	Общее К-во рыб	% атерины	Общее к-во рыб
Июнь	8,5	320	7,8	470	5,7	256
Июль	9,8	306	9,5	230	7,6	503
Август	8,2	217	6,7	187	6,3	380
Среднее	8,83	281	8,0	190	6,53	379,6

Соотношение общего количества особей летом и осенью равнялось 1: 1,45, а соотношение молоди и взрослых рыб – как 1:1,15.

Приросты длины и массы тела атерины (выровненные по трех годовым скользящим средним) показывает, что приросты длины с возрастом резко снижаются, а приросты массы увеличиваются.

В последнее время делаются попытки описать характер роста рыб с помощью математического аппарата, что бывает необходимым при оценке запасов и разработке рациональных режимов их эксплуатации. Рост атерины хорошо аппроксимируется моделью Берталанфи

$$L_t = L_{\infty} [1 - e^{-k(t - t_0)}], \text{ где}$$

L_{∞} - предельная длина рыбы, которой она не достигает, а лишь асимптотически приближается к ней; k – константа, характеризующая скорость роста рыбы при достижении L_{∞} ; t_0 – параметр, не имеющий

определенного физиологического смысла и показывающий, при каком теоретическом возрасте длина рыбы равна 0.

В окончательном виде уравнение Берталанфи представлено ниже:

$$L_t = 13,62 [1 - e^{-0,30 (t-1,27)}]$$

Параметры уравнения Берталанфи позволяют подойти к определению теоретического предельного возраста. Поскольку рыбы никогда не достигают предельных размеров, а лишь асимптотически приближаются к ним для определения предельного возраста t_λ использована длина l_λ , составляющая 0,95 L_∞ (Винберг, 1966). Так как $l_\lambda = 0,95 L_\infty$, то исходя из уравнения Берталанфи имеем

$$t_\lambda = \frac{l_\lambda - l_0}{k} + t_0 = \frac{0,05}{0,30} + 1,27 = 11,3$$

Резюмируя изложенное отметим, что основу уловов атерины в дагестанском районе Каспия составляют особи длиной от 7 до 10 см. Средняя длина атерины 6,7 см, средняя масса 5,9 г. Возраст атерины варьирует от 0+ до 5+, причем модальной группой в популяции являются трех-четырёхлетки, на долю которых приходится около 80% (табл.39). Размерный ряд атерины по возрастам растянут, что связано с ее порционным нерестом. Приросты длины с возрастом уменьшаются, а приросты массы увеличиваются. Характер роста атерины хорошо аппроксимируется моделью Берталанфи, в которой $L_\infty = 13,62$ см, $k = 0,30$ и $t_0 = 1,27$. Теоретический предельный возраст атерины – 11,3 г.

Таблица 38

Размерное распределение атерины из Каспийского и Аральского морей

Длина, см												Источник
1 -	2 -	3 -	4 -	5 -	6 -	7 -	8 -	9 -	10 -	11 -	12	
Каспийское море (дагестанский район)												Наши данные n = 538
-	-	16	10	16	10	72	208	150	46	10	-	
		2,9	1,9	2,9	1,9	13,4	38,7	27,9	8,5	1,9		
Каспийское море (р-н Красноводска)												Н.Б.Марке- вич,1970 n= 279
-	6	3	10	31	46	83	72	24	3	-	1	
	1,2	1,1	3,6	11,1	16,5	29,7	25,8	8,6	1,1		0,7	
Аральское море												Он же, N=2364
8	472	254	682	649	351	242	113	23	-	-	-	
0,31	1,9	10,7	28,9	27,0	14,9	10,4	4,9	1,0				

- Над чертой – число экз., под чертой - %.

Таблица 39

Размерно-возрастные показатели атерины дагестанского района Каспия

	Возраст, гг						
	0+	1+	2+	3+	4+	5+	В среднем
Длина, См	3,1-6,77	4,1-9,0	6,4-10,0	8,0-11,0	10,9-11,5	-	3,1-11,5
	3,8	6,9	8,4	9,5	11,1	11,4	6,7
Масса, Г	0,3-2,9	0,6-7,8	2,2-12,0	4,3-13,8	7,5-13,3	-	0,3-13,8
	0,6	3,3	5,4	7,4	10,1	12,5	5,98
Упитанность По Фультону	0,64-1,10	0,74-1,17	0,50-1,58	0,68-1,32	0,58-0,90	-	0,50-1,51
	0,93	0,90	0,88	0,85	0,73	0,84	0,87
Упитанность По Кларку	0,52-0,92	0,64-1,00	0,41-1,36	0,55-1,10	0,46-0,79	-	0,41-1,36
	0,84	0,814	0,78	0,77	0,65	0,76	0,78
К-во, шт.	18	76	204	224	14	2	538
%	3,3	14,1	37,9	41,7	2,6	0,4	

IV.2. Размножение атерины

В 2009 – 2012гг. нерест атерины в Среднем Каспии начался в апреле при температуре 8-12 градусов и длился почти все лето. Об этом свидетельствует встречаемость крупных атерин (90-120 мм) со зрелыми половыми продуктами вплоть до августа.

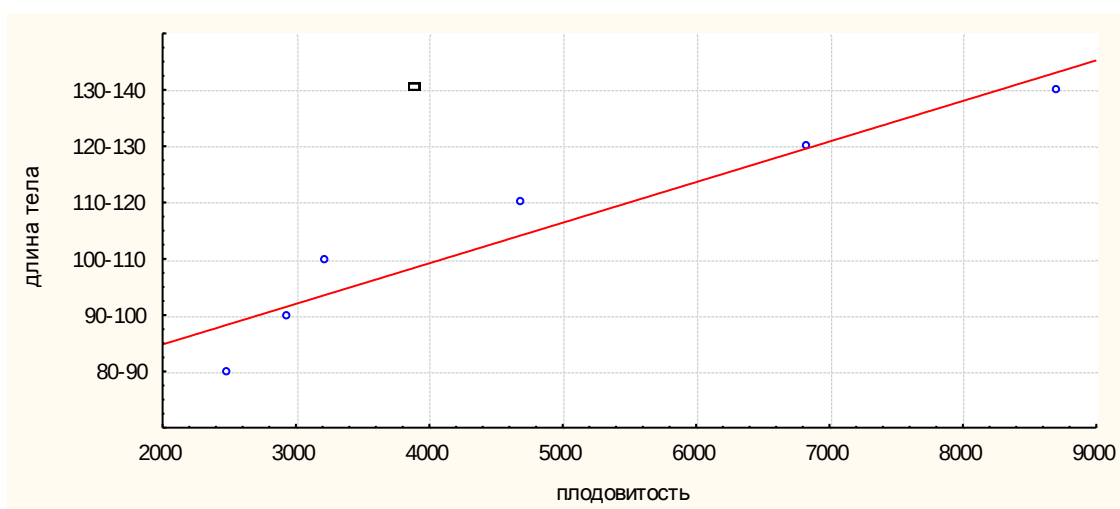
Первая порция икры нерестящихся самок вытекает из генитального отверстия вместе с овариальной жидкостью. Икра округлой формы. Вторая порция икры вытекает порциями (комьями). Третья выходит с трудом вместе с кровью.

В апреле атерина подходит к мелководью. В этот 3-4-х летки имеют гонады IV-V стадий зрелости готовые к нересту. Нерест проходит на глубине 1,5-2 м на песчанике, там, где произрастает *Zostera*, при температуре воды до 12 градусов С. В начале периода нереста в ястыках различают ооциты 4 размерных групп: от 1 до 1,75 мм; 0,7-1 мм незрелые и 2 группы недоразвитые от 0,2 до 0,7 мм и 0,1 мм в диаметре. Проведен регрессионный анализ. Выявлена корреляция между плодовитостью - длиной и массой тела. Анализ корреляции показывает высокую степень достоверности связи между плодовитостью и длиной - $R=0,954$. и массой тела - $R=0,914$ (рис.31-32). Средняя плодовитость 115 проанализированных самок составила от 2000 до 9000 икринок (среднее значение - 4500). Соотношение размеров, массы тела и абсолютной плодовитости атерины приведено в таблице 40. При сравнении абсолютной плодовитости атерины по результатам наших исследований с данными других исследователей (Юсуфова, 1964; Казанчеев, 1981), не отмечается резких изменений.

Таблица 40

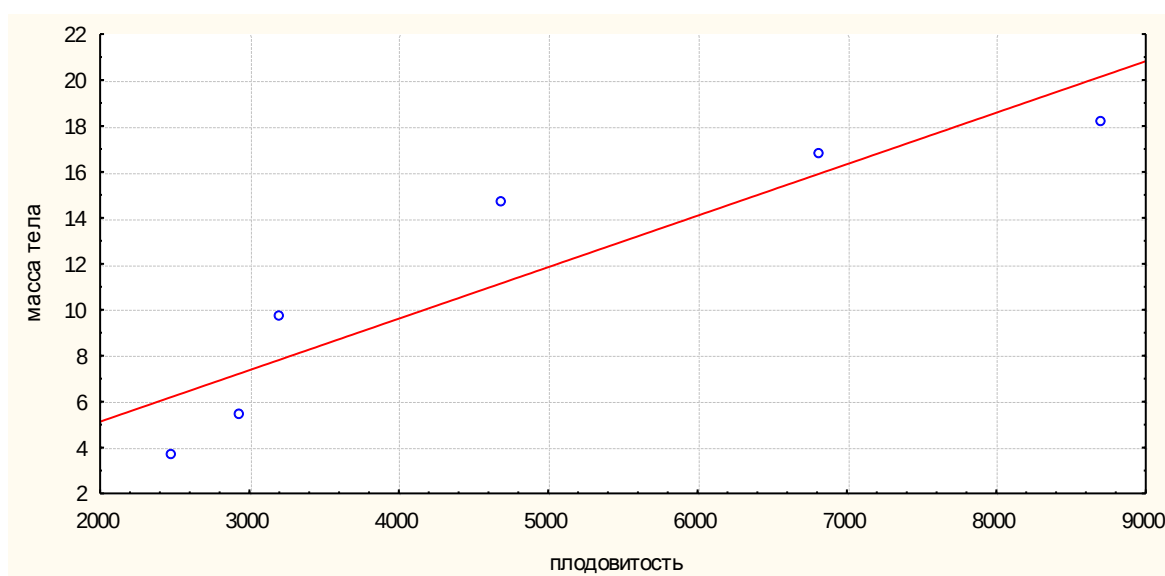
Величина абсолютной плодовитости атерины в зависимости от длины и массы тела

Длина тела по Смитту, мм	Масса тела, г	Абсолютная плодовитость	N
80-90	3,7	2483	17
90-100	5,4	2934	19
100-110	9,7	3209	27
110-120	14,7	4685	25
120-130	16,8	6820	15
130-140	18,2	8700	12
Среднее	11,0	4500 (2000-9000)	



$r = 0,9541$, $p = 0,0031$

Рис. 31. Корреляция между плодовитостью и длиной тела.



$r = 0,9143$, $p = 0,0107$

Рис. 32. Корреляция между плодовитостью и массой тела.

IV.3. Питание атерины

Характер питания атерины определялся у размерных групп: 35-50 мм, 50-80 мм, 80-120 мм, 130-150 мм (табл.41). Пищевой комок атерины состоял из остатков планктона, нектобентических, донных форм, растительности и молоди различных видов рыб. В начале лета (июнь, июль) молодь атерины питалась планктонными организмами, доля которых доходила до 60,8% от массы съеденного корма. Нектобентические (мизиды) организмы поедались до 20% от всего количества корма.

Таблица 41

Возрастные и сезонные изменения состава питания атерины в западной части Среднего Каспия (% от массы съеденного корма)

Месяц	Размерные группы атерины, мм	Состав пищи атерины										
		Планктонные					<i>Cypridies</i>	Нектобентические	<i>Мизиды</i>	<i>Lammaridae</i>	Донные	<i>Policheta</i>
		<i>Copepoda</i>	<i>Ostracoda</i>	<i>Cirripedia</i>	<i>Balanus</i>	Всего						
VI	35-50	12,2	10,2	15,5	22,5	60,8	8,0	19,5	-	19,0	-	-
VII	50-80	13,2	7,7	3,2	8,0	40,0	5,1	23,6	17,2	5,2	0,2	-
VIII	80-100	0,8	3,2	2,7	4,1	10,8	1,0	18,4	9,7	8,7	5,2	1,7
IX	100-120	5,3	3,4	6,3	11,6	26,0	-	54,7	28,0	2,6	0,02	-
X	130-150	-	-	-	15,7	15,7	-	16,6	7,8	8,8	5,7	0,6

У второй возрастной группы в рацион питания также входили преимущественно планктон (40,05%) причем, основную массу составляли

Copepoda, *Balanus*, *Ostracoda*, к.т. много поедалось мизид (17%), остальная часть пищевого комка была представлена полупереваренной массой.

Атерина длиной 80-100 мм потребляла самую разнообразную пищу (нектобентические организмы – 18,4%, планктонные – 10,8%, личинки насекомых, черви и т.д.).

У самых крупных особей в пище наблюдалось достаточно большое разнообразие видов корма (полихеты, олигохеты, донные и др.). Однако по общему объему преобладали нектобентические организмы.

Таким образом, состав пищи рыб всех размерных групп характеризует их как эврифагов, которые в зависимости от обилия того или иного вида корма могут переключаться на различные объекты. Так, в открытой части моря рыба всех размерных групп поедает много донных организмов (балянус, nereis), тогда, как в прибрежных водах они в пище атерины не встречаются.

Изучая кормовую базу и состав пищи атерины можно заметить, что массовые виды беспозвоночных определяют характер питания этой рыбы. Рыбы средних размеров (50-70 мм) в открытом море в ноябре полностью переходит на питание nereisом и баянусом у которых в это время наблюдается массовое развитие.

По материалам 2012-2013 гг. в рационе атерины преобладали веслоногие раки и их личинки. В частности, вид-вселенец *Acartia tonsa* составлял 40% пищевого комка. Личинки баянуса составили 30-40%, личинки моллюсков и других донных организмов колебались в пределах 15-25%, кумацей - 2-5%, гаммариды - 3-7 %, личинки краба - 1-2% от общей массы пищевого комка. В рационе атерины нами выявлено 10 компонентов, по данным З.А. Юсуфовой (1963) состав объектов питания насчитывал более 20 видов. В наших исследованиях в рационе атерин не фигурируют многочисленные в прошлом *Eurytemora grimmeri*, *Calanypoda aquae dulcis* (Copepoda), ветвистоусые раки (Cladocera). По среднему и Южному Каспию по данным З.А. Юсуфовой (1963) индекс наполнения кишечного тракта

атерины составил $81,2-148^{0}_{000}$, по Северному Каспию этот показатель в 2000 г. составил $30-80^{0}_{000}$ (Елизаренко, Матвеева, 2001). По результатам наших наблюдений динамика среднего индекса наполнения кишечника атерины в южном Каспии (5 районов), в Среднем Каспии (6 районов) и в Северном Каспии (1 район) выглядела следующим образом: 2006-2007 гг. - $107,4^{0}_{000}$ - $211,4^{0}_{000}$, 2008-2009 гг. - $93,4-263,4^{0}_{000}$, 2010-2012 гг. - $91,8-175,4^{0}_{000}$. Эти показатели свидетельствуют о том, что кормовая база для атерины находится в благоприятном состоянии, возможно, это связано с уменьшением численности других планктофагов, распределение которых в большей степени связано с распространением чужеродного вида гребневика (*Mnemiopsis leidyi*).

Таким образом, атерина является широко распространенным в Каспии видом, обитающим как в осолоненных, так и в сильно опресненных участках Каспия. На распределение атерины по Каспию оказывают влияние температура воды и состояние кормовой базы.

Атерина обладает большой пищевой пластичностью, питание ее зависит от обилия того или иного вида корма. Большие запасы и широкое распространение этой рыбы может составить серьезную конкуренцию другим видам рыб, в том числе и промысловым, нанося ущерб кормовой базе.

IV.4. Микроструктура пищеварительной системы атерины

Рот у атерины выдвижной, передний, немного сдвинутый кверху. Разрез рта направлен косо вниз, нижняя губа выходит вперед за край верхней. Передние края верхней и нижней челюстей усажены мелкими коническими зубами, направленными вертикально относительно челюсти. Рот продолжается в глотку, образованную жаберными дугами. На внутренних поверхностях последних располагается по 1 ряду зубов, более мелких, чем на скулах. Рот и глотка не разделены перегородкой. На

дорзальной стороне глотки располагается округлый жерновок, к которому сходятся сравнительно ровными рядами тонкие папиллы.

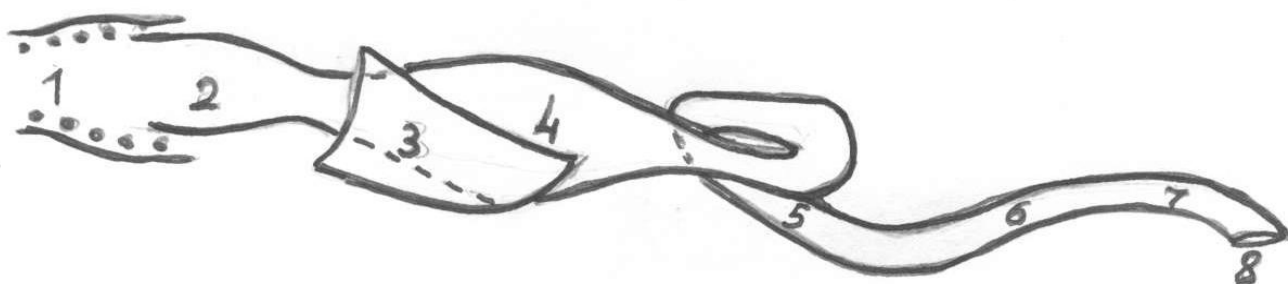


Рис. 33. Общий вид пищеварительной системы атерины

1-ротовая полость; 2 - пищевод; 3 - печень; 4 - желудок; 5,6,7- передний, средний и задний отделы кишечника; 8 - анальное отверстие

Процентные отношения длин отдельных отделов кишечника атерины к общей длине тела составили: пищевод – 9,8, ветви желудка – 17,3, тонкий кишечник – 30,43. Общая длина пищеварительного тракта по отношению к длине тела составила 57,5% (рис.33).

Пищевод представляет из себя трубку, расширяющуюся в куадальном направлении (рис.33). Снаружи он окружен двумя слоями мышечных волокон, а внутренний – многослойным эпителием. 2–3 внутренних слоя стенки пищевода образованы плоским эпителием, более глубокие слои – кубическим эпителием, а большей частью - бесформенными клетками в 5–8 мкм в поперечнике. Мышечные волокна пищевода развиты довольно хорошо. Часть этих волокон проходят в складки слизистой, обуславливая их гибкость и устойчивость при прохождении грубой пищи.

У ранней молоди и части годовиков поперечный слой мышечных волокон на 22–25% толще, чем слой продольных волокон. У 3-х годовиков толщина этих слоев становится примерно одинаковой.

Желудок атерины состоит из двух ветвей: кардиальной, направленной куадально и пилорической ветви, направленной краниально. Кардиальная ветвь образована тонкой стенкой, способной легко растягиваться, а

пилорический отдел окружен более толстой стенкой. По длине обе ветви одинаковы. Поперечный мышечный слой в пилорической части желудка на 35–42%, толще продольного, чем и объясняется устойчивость этого отдела к механическим нагрузкам. Такое соотношение толщины мышечных слоев сохраняется и до взрослого состояния. Под мышечными слоями расположен слой слизистых клеток толщиной 7 мкм (у 1+) и 9 мкм (у 3–леток). В пограничных слоях мышечных и слизистых клеток в различных направлениях проходят капилляры кровеносной системы. Диаметр их (7–8 мкм) зависит от возраста рыбы. Внутренняя поверхность желудка атерины выстлана ажурным сплетением выростов слизистой, образующей множество полостей желез. Они окружены 1–2 слоями кубического эпителия. У взрослых рыб 2–3 полости изливают свой секрет одним общим протоком в полость желудка, а у молоди (сеголетки и 1+) в большинстве случаев каждая полость самостоятельно изливает свой секрет в желудок по своему протоку. На поперечных срезах желудка количество желез по периметру органа насчитывает от 30 до 34 шт (рис.34).

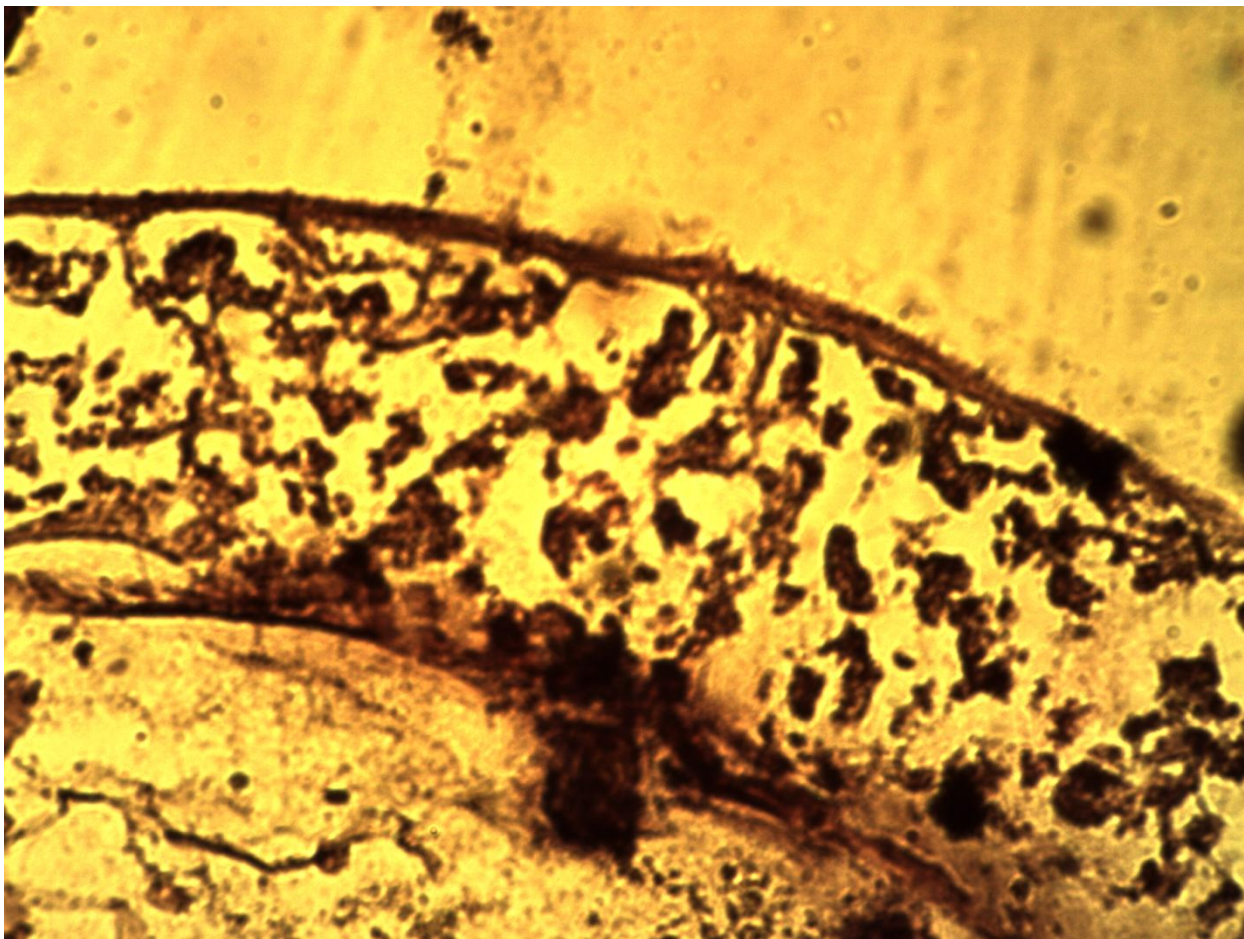


Рис. 34. Железы в стенке желудка. Гематоксилин – эозин. Ув. 10х40

Отделы кишечника сохраняют общий план строения, характерный пищеварительному тракту позвоночных животных. Со стороны внутреннего просвета стенка кишечника образует многочисленные складки, каркасом которых является основная мембрана из коллагеновых и соединительнотканых волокон. На них располагаются 1-2 слоя клеток цилиндрического или кубического эпителия с ядрами, достигающим 2-4 мкм. Среди них расположены более светлоокрашенные бокаловидные клетки высотой от 7 до 12 мкм, апикальная часть которых выступает за каемку микроворсинок энтероцитов (рис.35).

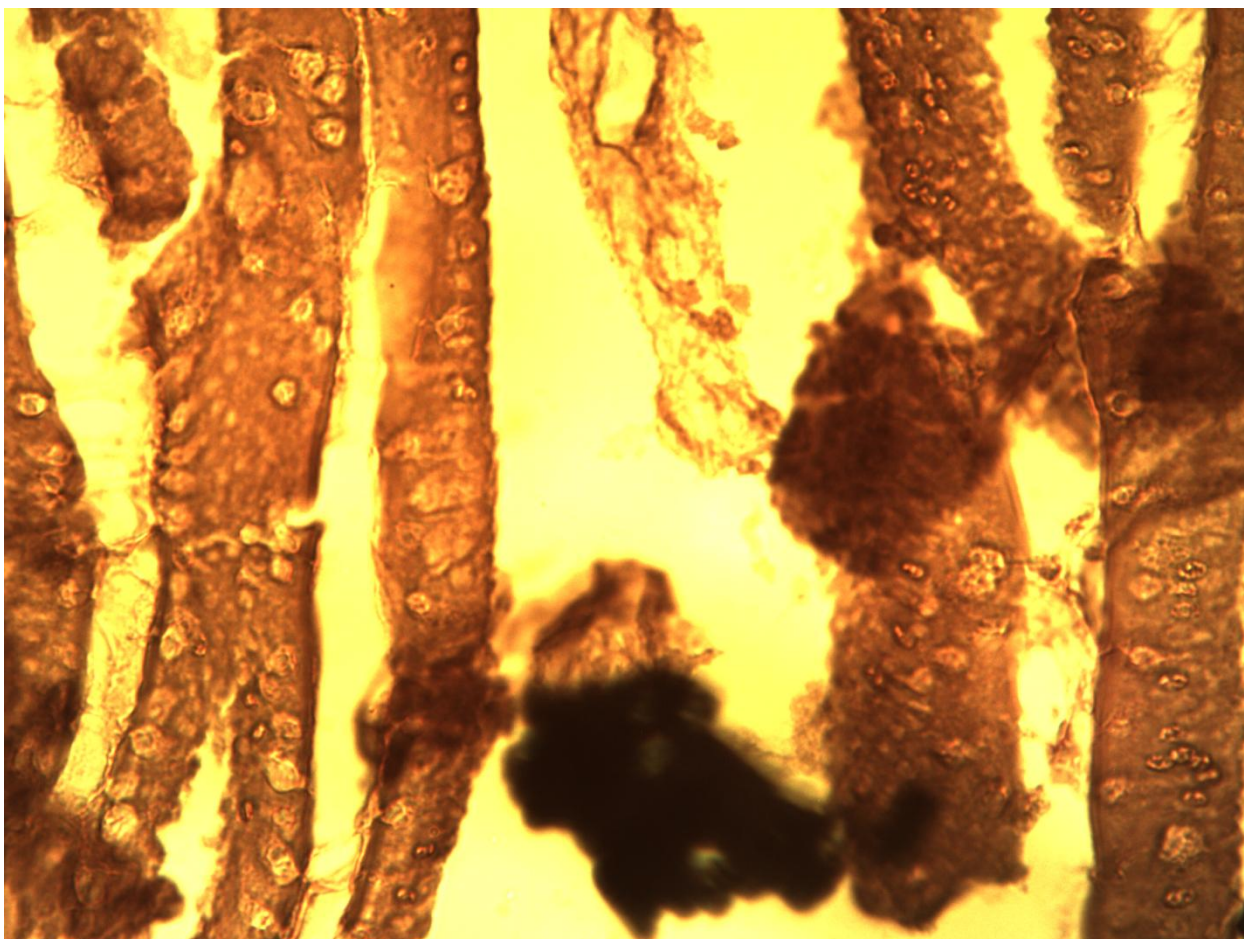


Рис.35. Эпителий в складках кишечника атерины. Гематоксилин – эозин. Ув. 10х40

Пучки коллагена и соединительнотканых волокон являются продолжением механических структур выходящих из основания крипт. В этой области стенки кишечника выделяется *Stratum compactum*. От него отходят пучки коллагеновых волокон параллельно стенке кишечника, препятствующие растягиванию кишечника при ее переполнении пищей. Толщина этого слоя достигает 6-9 мкм. Среди пучков коллагена расположены группы клеток размером 7-8 мкм с гранулярными включениями в цитоплазме, интенсивно окрашивающиеся кислыми красителями. Совокупность этих клеток называют *Stratum granulosus*. Толщина этого слоя колеблется от 17 до 33 мкм. Этот слой непосредственно граничит с мышечным слоем, общая толщина которого составляет 55-60 % всей толщины стенки (табл.42).

Толщина различных слоев стенки пищеварительного тракта атерины
разных возрастов

	Кольцевой Слой		Продольный Слой		Кишечная стенка в области крипт		Сероза		Высота складок	
Возраст	1+	3+	1+	3+	1+	3+	1+	3+	1+	3+
Желудок	101,9	116,3	55,8	56,3	54,5	67,0	11,6	22,5	227,5	245,1
Передний отдел кишечника	76,5	62,2	42,3	53,9	41,0	46,6	10,3	12,0	173,4	186,4
Средний отдел кишечника	69,1	78,9	53,5	63,6	42,9	53,0 5	11,3	14,9	141,4	165,7
Задний отдел кишечника	42,7	43,9	35,0	44,1	31,3	30,6	11,2	11,3	110,7	116,3

Отличия в строении переднего, среднего и заднего отделов кишечника сводится к тому, что складчатость более четко выражена в переднем отделе, чем в среднем отделе (рис.37-39). Количество складок слизистой в переднем отделе на 22% больше, чем в среднем. В заднем отделе средней кишки в полость вдается спиральный клапан.

Эпителий этой области содержит мало бокаловидных клеток. Видимо, основная функция его - это всасывание. Высота спирального выроста по мере продвижения в каудальном направлении уменьшается с 52 мкм в средней кишке до 34 мкм в задней кишке.

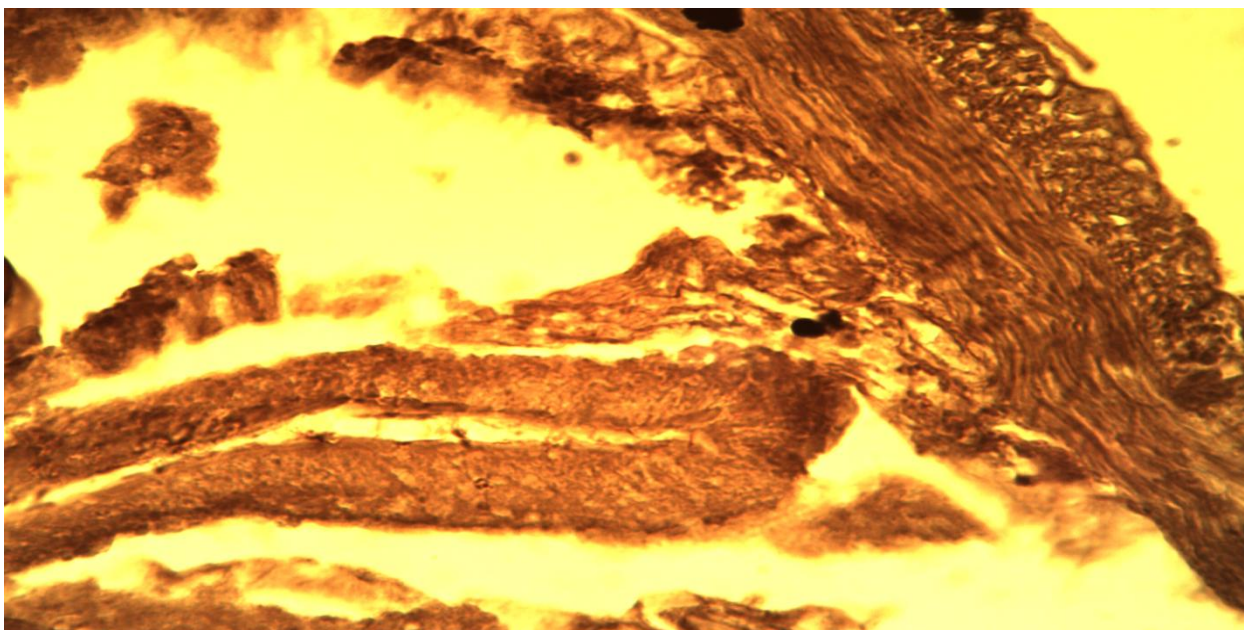


Рис.37. Стенка переднего отдела кишечника. Гематоксилин – эозин. Ув. 10х40



Рис 37. Складки в переднем отделе кишечника. Гематоксилин – эозин. Ув. 10х40

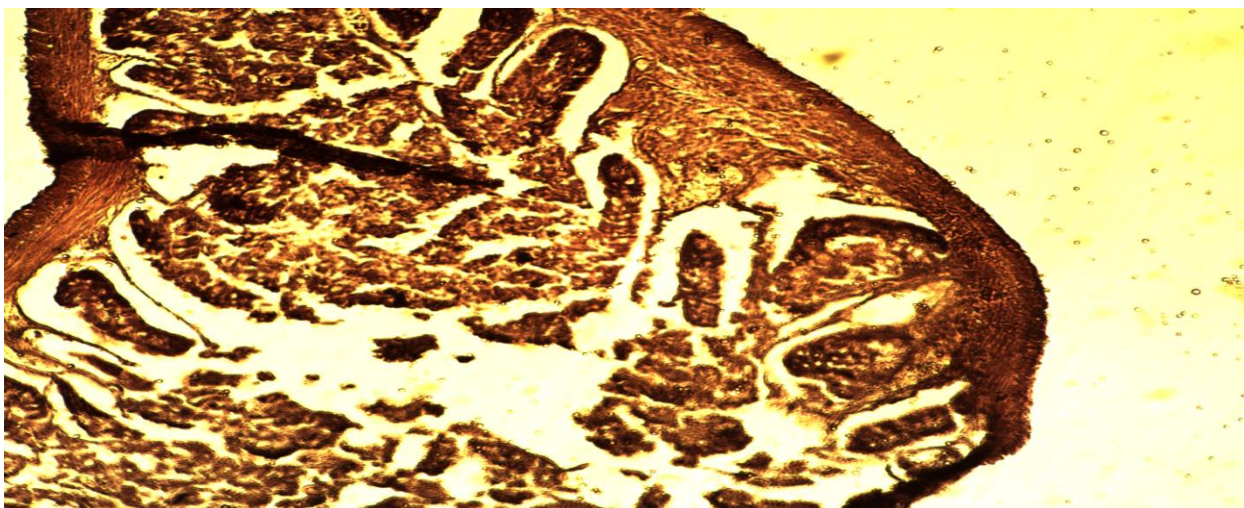


Рис.38. Средний отдел кишечника. Гематоксилин – эозин. Ув. 10х40

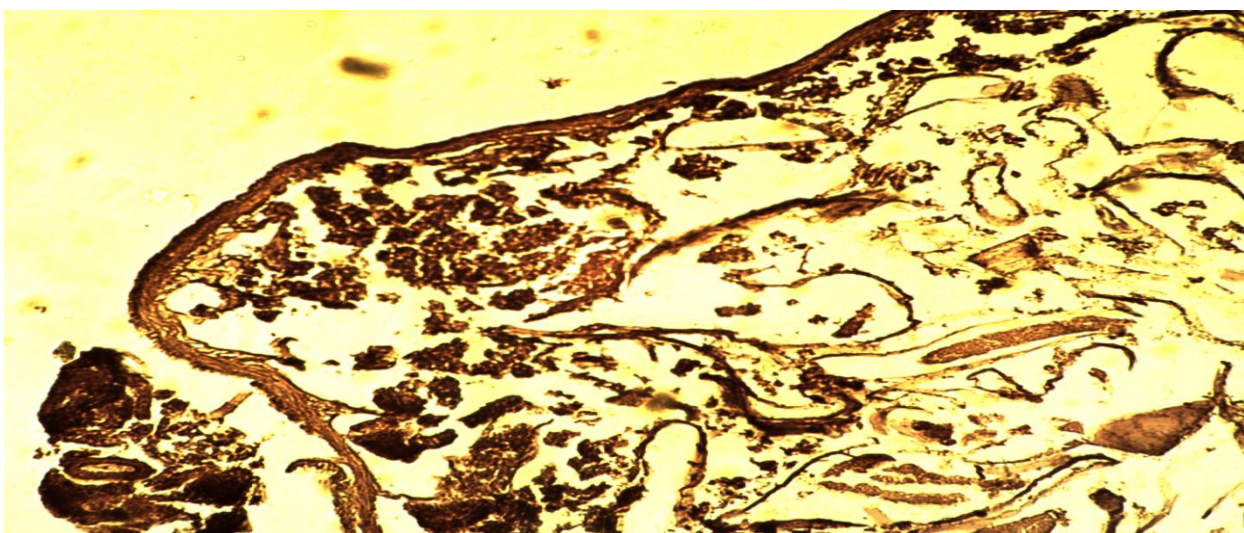


Рис 39. Задний отдел кишечника. Гематоксилин – эозин. Ув. 10х40

IV.5. Микроструктура печени атерины

Печень атерины. В Каспии постоянно присутствуют загрязняющие вещества, концентрация которых превышает в несколько раз предельно допустимые нормы (Кукса, 1994). Хотя за последние годы произошло снижение токсикозов среди ихтиофауны благодаря спаду гигантомании в промышленном производстве, довольно часто наблюдаются хронические заболевания рыб, вызванные небольшими, но постоянно действующими канцерогенами, отравляющими не только воду, но и кормовые объекты. Поедание недоброкачественных кормов и длительное действие стресс – факторов отражаются, в первую очередь, на печени при этом патогенез

органа обусловлен функциональным перенапряжением ультраструктур гепатоцитов - обоих видов эндоплазматического ретикулума и митохондрий (Крючков, 2004).

Печень атерины при рассмотрении сбоку по форме напоминает у молодых особей треугольник, а у взрослых – трапецию. Топографически она располагается на уровне V-образного желудка, прикрывая его сверху и с боков (рис.34). Гепатосоматический индекс у атерины в возрасте 1–3-лет составляет 0,07–0,1, причем, у 3-х летних рыб он ниже, чем у 1–2-летних (табл.20). Структура печени атерины первого, второго и третьего годов жизни отличается между собой. Паренхима печени у них пронизана синусоидами с большим количеством клеток крови, а также тяжами из гепатоцитов, образующих трабекулы и выполняющих наряду со множеством других функций, роль механического каркаса (рис.40).

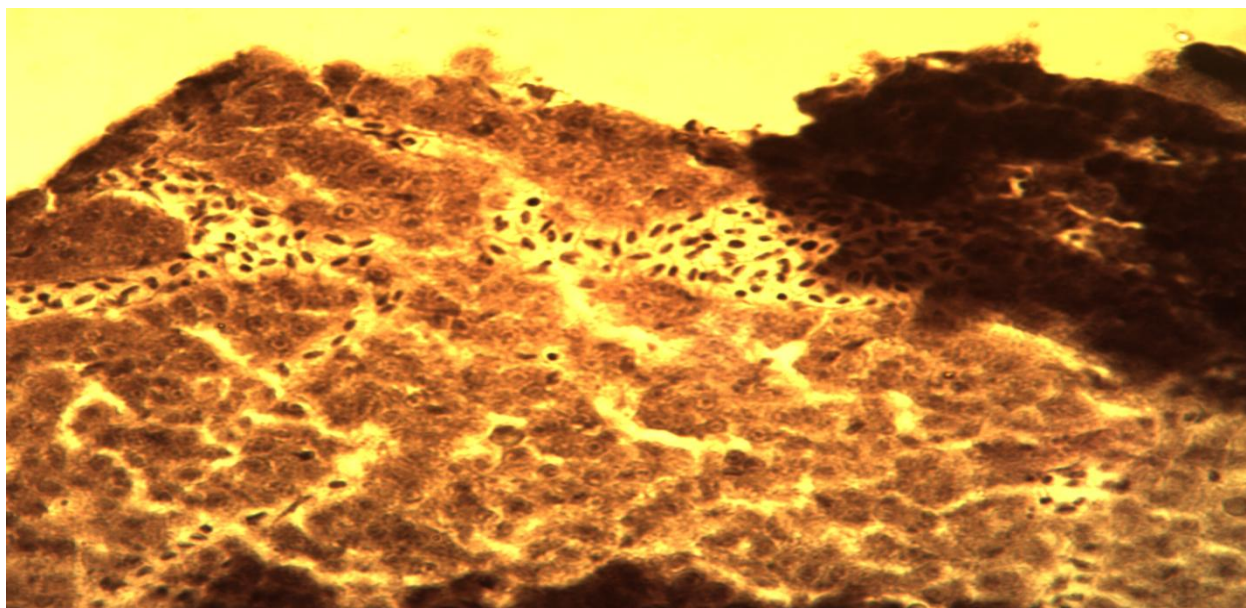


Рис. 40. Печень атерины: кровеносные сосуды с форменными элементами крови, гепатоциты, синусоиды, трабекулы. Гематоксилин-эозин. Ув.10х90

Количество гепатоцитов на единице площади (6000 мкм^2) находится в обратной зависимости от ее упитанности и не зависит от возраста. Чем больше наполненность желудка, тем меньше просвет синусоидов, больше

диаметры ядер гепатоцитов. Чем старше рыба, тем чаще встречаются особи, у которых наблюдается жировое перерождение паренхимы печени. Последнее напоминает депо по накоплению запасных питательных веществ.

У 2-х летних атерин наблюдались расширение сосудов, увеличение размеров гепатоцитов и их ядер, что мы связываем с усилением обменных процессов и активным ростом рыбы.

Таблица 43

Возрастные изменения морфологических показателей атерины из Терско – Каспийского района

Возраст	№ п/п	Длина тела, (см)	Вес тела, (г)	Длина желудка, (см)	Длина кишечника, (см)	Длина печени, (см)	Вес печени, (г)	ГПСИ
1+	1	5	2,6	2,1	2,6	0,49	0,20	
	2	4,5	2,2	1,4	2,5	0,47	0,19	
	3	5,3	2,5	1,8	2,7	0,52	0,18	
	4	4,8	2,1	1,5	2,4	0,50	0,23	
	5	5,7	2,0	1,7	2,5	0,45	0,21	
	6	4,3	2,7	2,0	2,1	0,57	0,27	
	M+m	4,93±0,21	2,35±0,11	1,75±0,11	2,46±0,08	0,5±0,02	0,25±0,01	0,1
2+	1	7,9	4,3	2,1	3,0	0,65	0,43	
	2	8,0	4,7	2,5	3,2	0,78	0,48	
	3	7,5	3,5	2,0	2,9	0,75	0,4	
	4	8,3	4,5	2,2	3,0	0,82	0,53	
	5	8,1	4,4	2,4	3,1	0,82	0,5	
	6	8,5	4,6	2,3	3,3	0,81	0,38	
	7	7,0	3,0	2,1	2,9	0,80	0,41	
	M+m	7,9±0,19	4,14±0,24	2,2±0,06	3,07±0,06	0,77±0,02	0,44±0,02	0,1
3+	1	10,2	7,0	3,8	3,5	1,2	0,57	
	2	10,0	6,1	3,5	3,6	1,0	0,49	
	3	9,8	6,0	3,1	3,4	1,0	0,49	
	4	11,5	6,1	3,0	4,0	1,45	0,54	
	5	12,1	7,0	4,2	4,2	1,5	0,61	
	6	11,5	7,3	4,0	4,2	1,41	0,5	
	7	11,0	7,6	4,0	4,0	1,32	0,12	
	8	10,9	6,3	3,6	4,0	1,21	0,51	
	M+m	10,85±0,29	6,67±0,22	3,76±0,15	3,86±0,11	1,26±0,06	0,5±0,05	0,07

Гепатосоматический индекс у них составляет от 0,05 до 0,1. Причем, у более старших возрастов этот показатель ниже, чем у младших групп (табл.44).

Таблица 44

Гепатосоматический индекс и кариометрические показатели печени атерины
разных возрастов

	1+	2+	3+
Диаметр ядер Гепатоцитов	3,7-5,3	4,2-6,3	3,8-4,9
Число ядер на контрольной площади	38,4	32,0	30,7
Гепатосоматический индекс	0,16	0,1	0,07

Наряду со множеством других функций (по Хэм и Кормак их у печени более 500) трабекулы выполняют роль механического каркаса, поддерживающий форму и тургорное состояние органа.

Возрастные изменения в структуре печени выразились в том, что у сеголеток балочная система более четко выражена, ядра гепатоцитов (с 1-2 ядрышками) достигают 3,7-5,3 мкм (рис.41). Они занимают, как правило, центральное положение. Количество ядер на контрольной площади достигают в среднем 34,8.

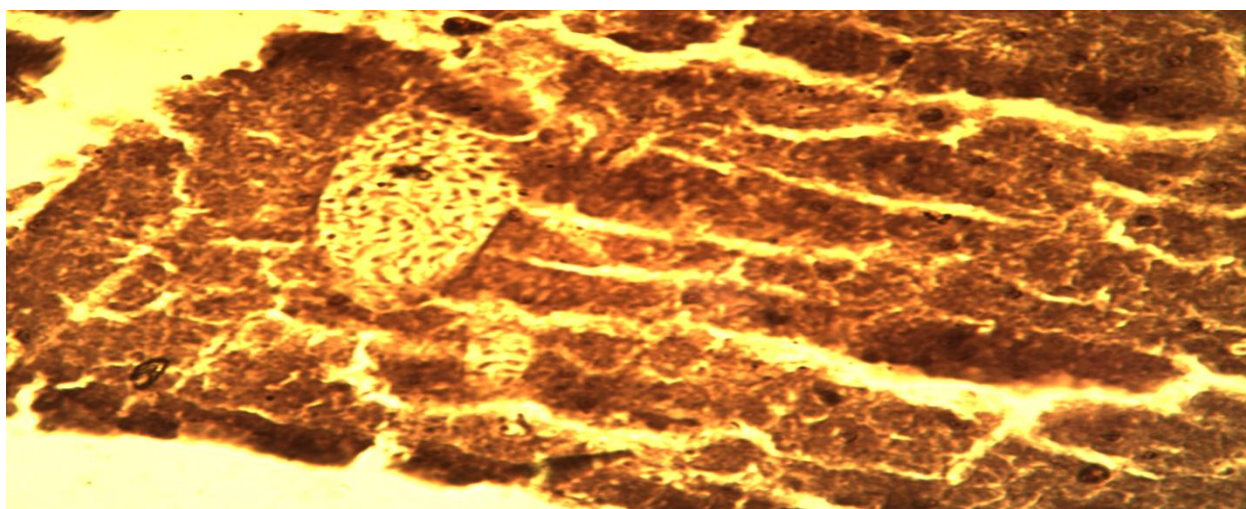


Рис 41. Паренхима печени сеголетки атерины. Гематоксилин-эозин. Ув.10х90

У двухлеток обнаруживались скопления безъядерных клеток и клеток с пикнотическими ядрами. Гепатоциты и их ядра крупнее, чем у сеголетков. У

трехлеток, особенно в период нагула происходило жировое перерождение до 43 – 48 % ткани печени. Это, видимо, связано с тем, что рост рыбы в это время замедлен и поступающий энергетический материал откладывался в печени. Клетки (5,4 – 6,1 мкм) с ядрами от 2,8 до 5,0 мкм расположены рыхло – на контрольной площади насчитывалось в среднем 30,7 ядер. На гистологических препаратах отмечаются пустоты, ажурно извивающиеся между клетками – это результат растворения жировых прослоек спиртами во время приготовления постоянных гистологических препаратов.

Сезонная динамика микроструктуры печени атерины была прослежена нами на половозрелых самках длиной тела от 10,0 до 11,4 см. Нерест атерины начинается в первых числах апреля. Весной печень их представляет собой упругое образование темно-коричневого цвета, средний вес которого составил 0,5 грамма. Гепатосоматический индекс равнялся 0,095. Гепатоциты достигали 8,4 мкм с ядрами в 3,3 мкм. Количество клеток на контрольной площади было минимальное за все время наших наблюдений. К концу мая – началу июня гонады атерин, закончивших нерест, стали дряблыми, масса в среднем составил 0,215 грамма. Гонадосоматический индекс равнялся 0,035. Печень из упругого образования превратилась в рыхлое, сероватого цвета структуру со средним весом 0,39 грамма. Размеры ядер гепатоцитов с 3,3 снизились до 2,9 мкм (на 12 %). Активная цитоплазма их сосредоточена вокруг ядра, оптических пустот немного. Признаков активного синтеза белка проследить не удалось. Количество ядер на контрольной площади (в 6000 мкм) увеличилось на 8,75 %. Осенью температура воды в море понизилось до 15-17⁰С. Началась осенняя миграция рыб к местам зимовки. В гонадах атерин происходит вакуолизация цитоплазмы ооцитов и отложение желтка. Этой стадии развития гонад соответствует период небольшого понижения массы печени (гепатосоматический индекс равнялся 0,068) и увеличения размеров ядер гепатоцитов (табл. 45).

Таблица 45

Сезонные изменения морфологических показателей печени и гонад атерин в процессе их физиологической регенерации

	Апрель	Май	Июнь	Июль-август	Октябрь-ноябрь
Диаметр ядер гепатоцитов, мкм	3,3	3,2	3,1	2,9	5,1
Размеры клеток, мкм	8,4	7,7	7,4	7,9	8,3
Число ядер на контрольной площади, шт	30,7	35,2	38,4	33,4	30,7
Гонадосоматический индекс	0,06	0,025	0,02	0,035	0,045
Гепатосоматический индекс	0,095	0,081	0,073	0,071	0,068

Ядрышко отчетливо видно, в кариоплазме вблизи кариолеммы просматриваются интенсивно окрашенные глыбки хроматина. Число ядер на контрольной площади стало таким же, как в весенний период (30,7). Осенью, когда у самок атерин происходит накопление желтка и весной во время трофоплазматического роста яйцеклеток наблюдается усиление функциональной активности печени. Следовательно процессы физиологической регенерации печени находятся под влиянием стероидных гормонов яичника.

Таким образом, в питании атерин прослеживается определенная сезонность, которая зависит от количества, доступности, цикличности и массовости размножения объектов питания. Возрастные изменения состава питания вызывают изменения в микроструктурной организации пищеварительного тракта атерин. В анатомо-гистологическом строении последнего прослеживается общий план, характерный для позвоночных животных. Морфогенез пищеварительного тракта обусловлен различными абиотическими и биотическими факторами: температурой составом пищи, интенсивностью питания и т.д. Так, например, голодание вызывает деструктивные изменения в строении слизистой оболочки, высоте

энтероцитов и атрофию кишечного эпителия, причем задние отделы поражаются сильнее, чем передние. Пищеварительный тракт у животных орган мягкий, эластичный, поэтому его длина и толщина могут варьировать в зависимости от наполненности пищей. Процентное отношение длины кишечника к длине тела у атерин небольшое – 57,5%. Стенка кишечника атерины имеет сложное гистологическое строение. Основу ее составляет кишечный эпителий, обеспечивающий основные функциональные отправления. Он составляет 7-9 % толщины стенки. В ней сильно развиты мезенхимные образования- коллагеновые волокна, которые в составе компактного слоя выполняют функции механического каркаса кишечной стенки. Слизистая оболочка- это одна из наиболее вариабельных структур, которая в зависимости от сезона года и потребляемой пищи может изменять свой рельеф. Она образует складки по всей внутренней поверхности кишечной трубки. Складки имеют внутренний каркас из соединительнотканых, коллагеновых волокон и слой энтероцитов и бокаловидных клеток с каемкой из микроворсинок. Для кишечника атерин характерно наличие гранулярного слоя (названного так из-за оксифильных гранул в цитоплазме клеток) и расположенного между компактным и мышечным слоями. Последний хорошо развит и составляет 53-64% толщины кишечной стенки. Передние отделы имеют более сильно развитую мышечную стенку, чем задние. Спиральный клапан развит слабо и делает всего 1-1,5 оборота по ходу средней и задней части тонкого кишечника. Подлинность спирального клапана у атерин – под вопросом так, как компактный слой из стенки кишечника в спиральный клапан не заходит, хотя коллагеновые волокна и проникают туда.

Возрастные изменения в структуре печени выразились в том, что у сеголеток балочная система более четко выражена, ядра гепатоцитов (с 1-2 ядрышками) достигают 3,7-5,3 мкм. Они занимают, как правило, центральное положение. Количество ядер на контрольной площади достигают в среднем 34,8.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Будучи широко распространенным в Каспии видом, атерина обитает как в солёных, так и в сильно опресненных участках моря, а также в пресных водоемах, прилегающих к Каспию. На распределение атерины в акватории Каспия оказывают влияние температура и состояние кормовой базы. При сравнении выборок разных лет обнаруживаются определённые изменения морфологических признаков атерины, что, видимо, связано с климатическими и гидрологическими переменами на Каспии в последние десятилетия XX и в первые десятилетия XXI веков.

Промысловые уловы атерины Среднего Каспия представлены особями всех возрастов. Процентное соотношение особей разного возраста имеет следующий вид: сеголетки и годовики - 10-15% , двухлетки - 37-45%, на долю остальных возрастных групп приходилось 34- 40%. В береговых пробах преобладают трехлетки и двухлетки.

Выявлена высокая степень достоверной связи между плодовитостью и длиной ($R=0,954$), а также между плодовитостью и массой тела ($R=0,914$).

Видовой состав объектов питания атерин за последние 50 лет сузился более чем в два раза. В рационе не отмечены многочисленные в прошлом *Eurytemora grimmi*, *Calanypeda aquae dulcis* (Copepoda), ряд видов ветвистоусых (*Cladocera*). Преобладает в питании атерины вид-вселенец *Acartia tonsa*. Индексы наполнения пищеварительного тракта свидетельствуют о том, что кормовая база атерины находится в благоприятном состоянии, возможно, это связано с уменьшением численности планктофагов, в связи с появлением гребневика *Mnemiopsis leidyi*.

Атерина, являясь эврифагом, в зависимости от количества и доступности отдельных видов пищевых объектов, меняет свои пищевые пристрастия. Изменения состава питания вызывают изменения микроструктурной организации пищеварительного тракта рыбы. Голодание приводит к деструктивным изменениям в строении слизистой оболочки

кишечника, уменьшению высоты энтероцитов и атрофии кишечного эпителия, при этом, задние отделы поражаются сильнее, чем передние. Печень атерины, являясь биологическим фильтром, служит зеркалом, отражающим объективное экологическое состояние водной среды. Поедание недоброкачественной пищи и длительное воздействие стресс-факторов сопровождается функциональным перенапряжением гепатоцитов, приводящим к деструктивным изменениям во всем органе.

Многомерный анализ структуры фенетического разнообразия позволяет говорить о четырех в разной степени обособленных группировках, приуроченных, соответственно, к западной части Среднего Каспия, к западной части Южного Каспия, к восточной части Среднего Каспия и к восточной части Южного Каспия.

ВЫВОДЫ

1. Сравнительное морфологическое исследование показало, что на протяжении последних 50 лет у каспийской атерины наблюдается тенденция роста средней величины числа ветвистых лучей в анальном плавнике и уменьшения среднего количества тычинок на 1-ой жаберной дуге.

2. В результате исследования 28 пластических признаков атерины выявлен половой диморфизм по относительным величинам высоты первого спинного плавника и в длине основания анального плавника.

3. Установлена зависимость статистических характеристик ряда пластических и меристических признаков (длины рыла, диаметра глаза, ширины лба, длины головы, наименьшей высоты тела, антедорсального и постдорсального расстояний, длины челюстных костей, числа ветвистых лучей в анальном плавнике и числа тычинок на 1 жаберной дуге) от размера рыбы.

4. Сравнение 17 выборок атерины по 30 меристическим и пластическим признакам выявило достоверные различия более чем в 50 % рассматриваемых признаков.

5. Многомерный кластерный анализ в сочетании с анализом главных компонент разных групп рассмотренных признаков выявил морфологическую обособленность 4 группировок атерины, приуроченных к разным районам Каспия. В наибольшей степени обособлены выборки юго-восточного района; несколько меньше обособленность выборок юго-западного района Каспия и восточной части среднего Каспия. Наименее обособленную и наименее компактную совокупность образуют 8 выборок западной части среднего Каспия. Показано, что, при использовании признаков одной группы, кластеризация дендрограммы и распределение выборок на плоскости главных компонент практически одинаково характеризуют морфологические отношения рассматриваемых выборок.

6. Выявлены изменения строения стенки желудка и тонкого кишечника атерины в результате сезонного перехода к питанию крупными и жесткими объектами, выразившиеся в увеличении слоя кольцевых мышечных волокон и развитии соединительнотканых компонентов основной мембраны; а также, в увеличении количества бокаловидных клеток в слизистом слое и в расширении протоков пищеварительных желез в стенке желудка на 7-11%.

7. На основе гистологического анализа выявлены изменения в печени атерины в онтогенезе: у сеголеток вся железа имеет четкое балочное строение; у 2-х леток обнаруживаются пикнотические ядра и безъядерные клетки; у 3-х леток в период нагула обнаруживается жировое перерождение печени вследствие избыточного поступления питательных веществ.

ЛИТЕРАТУРА

Абдурахманов Ю.А. Рыбы пресных вод Азербайджана. Баку: Изд-во АН Аз. ССР, 1962. 472 с.

Абдурахманов Г.М., Карнюк М.И., Морозов Б.Н., Пузаченко Ю.Г. Современное состояние и факторы, определяющие биологическое и ландшафтное разнообразие Волжско-Каспийского региона России. М., 2002. 416 с.

Абдурахманов Г.М., Волкова И.В., Ершова Т.С., Зайцева В.Ф., Шипулин С.В. Морфологические особенности развития пищеварительной системы некоторых лососевых рыб. М.: Наука, 2006. 215 с.

Абрикосов Г.Г. Новый вселенец в Каспийском море // Зоол. Ж., 1959. Т. 38. Вып. 11. С. 1745-1746.

Азизова Н.А. Возможности промысла каспийских бычков // Рыбн. хоз., 1962. № 3. С. 14-20.

Азизова Н.А. Бычки Каспийского моря. Автореф. канд. дисс. ... М., 1965. 24 с.

Андрияшев А.П. Роль органов чувств в отыскании пищи у рыб // Тр. совещ. по методике изучения кормовой базы и питания рыб. Изд-во АН СССР. М., 1955. Вып. 6. С.25-32.

Андреев В.Л. Классификационные построения в экологии и систематике. М.: Наука, 1980. 140 с.

Андреев В.Л., Решетников Ю.С. Исследование внутривидовой морфологической изменчивости сига *Coregonus lavaretus* (L.) методами многомерного статистического анализа // Вопр. ихтиологии, 1977. Т. 17. Вып. 5 (106). С. 862-878.

Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. М.: Наука, 1998. 219 с.

Алеев Ю.Г. Функциональные основы внешнего строения рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 247 с.

Алигаджиев Г.А. Расселение *sindestmya ovata* в дагестанских водах Каспийского моря // ДАН СССР, 1963. Т. 149. № 3. С. 707-710.

Алигаджиев Г.А. Азово-Черноморские вселенцы в водах дагестанского района Каспийского моря и их значение для рыб. Автореф. канд. дисс. ...М., 1965. 24 с.

Ардабьева А.Г., Тиненкова Д.Х., Татаринцева Т.А., Тарасова Л.И. Современное состояние планктона Каспийского моря // VII съезд гидробиологического общества РАН (14-20 октября 1996 г.). Материалы съезда, 1996. Т. I. С. 97-99.

Атлас беспозвоночных Каспийского моря // М.: Пищевая промышленность, 1968. 416 с.

Атлас основных кормовых организмов рыб нижней Волги и Каспийского моря. Астрахань, 2002. 394 с.

Атлас пресноводных рыб России. В двух томах. Под. ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука, 2002. Т.1. 379 с., Т.2. 253 с.

Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Л.: Всесоюз. ИОРХ, 1932. 3-е изд. Ч. 1. 544 с.

Берг Л.С. Система рыбообразных и рыб ныне живущих и ископаемых. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1940. Т. 5. Вып. 2. 517 с.

Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. АН СССР, 1949. Т. 3. Изд.4. С.1001-1004.

Белова Л.Н. Роль средиземноморских вселенцев в питании воблы. Виды вселенцы в европейских морях России. Тез. докл. науч. семинара. Мурманск, 2000. С. 17-18.

Бириштейн Я.А. Заметки о географическом распространении понто-каспийских бокоплавов. Бюлл. МОИП отд. Биол., 1946. № 51. Вып. 3. С. 39-53.

Бириштейн Я.А. К вопросу о происхождении морских ракообразных в реках Понто-Каспийского бассейна // Зоол. жур., 1935. Т. 14. Вып. 4. С. 749-762.

Бириштейн Я.А. Питание бентосоядных рыб Каспия (кроме осетровых) в 1948-1949 гг. и использовании ими *Nereis succinea* // Акклиматизация нереис в Каспийском море. М.: МОИП, 1952. Вып. 33. С. 115-144.

Бокова Е.Н. Методика изучения питания рыб в естественных условиях на разных этапах развития // Тр. совещ. по методике изучения кормовой базы и питания рыб. Изд-во АН СССР, 1955. С.143-149.

Борисов П.Г., Овсянников Н.С. Определитель промысловых рыб СССР. Пищепромиздат, 1954. 250 с.

Бухарина З.П. Оценка эффективности размножения рыб в Малом-Кызыл-Агачском заливе. Баку, 1956. С.14-17.

Бухарина З.П. Распределение молоди рыб у западного побережья Каспия // Мат. науч. сессии, посвящ. итогам и перспективам развития зоол. исследований в Азербайджане. Баку, 1961.С. 14-18.

Васильева Е.Д. Популяционный анализ остеологических признаков у голец рода *Salvelinus*. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 1977. 22 с.

Васильева Е.Д., Мина М.В., Павлинов И.Я. К анализу фенетического разнообразия ельцов (подрод *leuciscus*, *Ciprinidae*). Положение *Leuciscus Danilewskii* // Вопр. Ихтиологии, 1993.Т.33. Вып. 4. С.475-485.

Васильева Е.Д. Изменчивость черепа костных рыб: эволюционные и таксономические аспекты. Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. М., 1999. 46 с.

Васильева Е.Д. Морфология черепа атерин Черного, Азовского и Каспийского морей и некоторые проблемы систематики рода *Atherina* (*Atherinidae*) // Вопр. ихтиологии, 1994.Т.34. Вып. 5. С.611-621.

Васильева Е.Д. Рыбы Черного моря. М.: Изд-во ВНИРО, 2007. 238 с.

Васильева Е.Д., Устарбеков А.К. Изменчивость черепа леща *Abramis brama* в бассейнах Каспийского и Аральского морей // Вопр. ихтиологии, 1991. Т. 31. Вып. 1. С. 9-23.

Васильева Е.Д., Устарбеков А.К. Морфология черепа шемаи *Chalcalburnus chalcoides* (*Cyprinidae*) // Вопр. ихтиологии, 1991.Т. 31. Вып. 4. С. 556-564.

Великанов А.Я.. Годовые зоны и формирование структуры отолитов дальневосточной мойвы *Mallotus vilosus* // Вопр. ихтиологии, 1991.Т. 31. Вып. 3. С. 415 – 422.

Веригина И.А., Медани Ю.И. Строение пищеварительного тракта *Distichodus viloticus* (L.) и *Distichodus rostratus* (Guivth.) в зависимости от характера питания // Вопр. ихтиологии, 1968. Т. 8. Вып. 4 (51) . С. 710-720.

Веригина И.А., Ланге Н.О., Тимейко В.Н. Методы исследования пищеварительной системы рыб в онтогенезе. Методическое пособие. М., 1981. С. 99-110.

Вернидуб М.Ф., Русанова Д.И. Особенности развития пищеварительной системы семги и балтийского лосося // Тез. докл. симпоз. по вопр. атлантического лосося. Л., 1966. С.44-47.

Вернье Ж.М. Гистологические исследования ранних стадий развития форели *Salmo gairdneri* Rich // Онтогенез, 1976. Т. 1. №3 . С. 35-46.

Ветищева М.Я. Питание молоди основных промысловых рыб на нерестилищах севера Аральского моря. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата, 1966. 20 с.

Винберг Г.Г. Скорость роста и интенсивность обмена у животных // Успехи современной биологии, 1966. Вып. 6. С. 274-293.

Виноградов К.А. Список рыб Черного моря, встречающихся в районе Карадагской биологической станции с замечаниями об их биологии и экологии // Тр. Карадагской биол. станции, 1949. Т.7. С.76-106.

Виноградов М.Е., Шукишина Э.А., Мусаева Э.И., Сорокин П.Ю. Новый вселенец в Черное море – гребневик *Mnemiopsis leidyi* (A.Agassiz) (*Ctenophora: Lobata*) // Океанология, 1989. Т. 29. № 2. С. 293-299.

Виноградов М.Е., Сапожников В.В., Шукишина Э.А. // Экосистема Черного моря. М.: Наука, 1992. 112 с.

Виноградов М.Е., Шукишина Э.А. Нашествие чужеродца // Природа, 1993. Вып. 9. С. 3-10.

Воловик С.П., Луц Г.И., Мирзоян З.А. и др. Вселение гребневика мнемииопсиса в Азовское море: предварительная оценка последствий // Рыбное хозяйство, 1991, №1. С. 47-49.

Гасанов Н.Г., Ахундов М.М., Зарбалиева Т.С., Гаджиев Р.В. Распространение гребневика *Mnemiopsis leidyi* по районам и глубинам азербайджанского побережья Каспийского моря // Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Результаты НИР за 2005 г. Астрахань, 2006. С. 114-117.

Гребневик *Mnemiopsis leidyi* (А. Agassiz) в Азовском и Черном морях: биология и последствия вселения. Под научн. ред. д.б.н., проф. С.П. Воловика. Ростов-на-Дону: БКИ, 2000. 500 с.

Гримм О.А. Каспийско-Волжское рыболовство. СПб., 1896. С.46.

Гримм О.А. Каспийское море и его фауна // Тр. Арало-Каспийской экспедиции. Вып.2. Изд. С-Пб. Общество естествоиспытателей, 1877. 105 с.

Дгебуадзе Ю.Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М., 2001. 276 с.

Дарибаев А.К. Гидрологический режим Муйнакского нерестилища Аральского моря и роль гидробионтов в питании молоди. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата, 1965. 24 с.

Данилова М.М. Питание молоди атерины *Atherina boyeri* Черного моря // Вопр. ихтиологии, 1991. Т. 31. Вып. 1. С. 123-129.

Дворников П.И. Питание осетра и севрюги в западной части Среднего Каспия // Биологические ресурсы Каспийского моря. Махачкала: Даг. ФАН СССР, 1989. С. 68-82.

Державин А.И. Очерк истории фауны Каспия и пресных водоемов Азербайджана. Животный мир Азербайджана. Изд-во АН АзССР. Баку, 1951. С. 207-209.

Державин А.И. Новый вселенец в Каспийское море морской желудь // Докл. АН АзССР. Баку, 1956. С. 43-47.

Джабраилов Ю.М., Устарбеков А.К., Джамалутдинова Т.Д. Современное состояние *Atherina mochon pontica nation Caspia* (Eichwald, 1838) в западной части Среднего Каспия // X съезд Гидробиологического общества при РАН. Владивосток, 2009. С. 120-121.

Джабраилов Ю.М., Устарбеков А.К., Курбанов З.М. Некоторые особенности биологии атерины (*Atherina mochon pontica nation Caspia*) в западной части Среднего Каспия. Современные проблемы биологии и экологии животных // Мат. межд. науч.-прак. конф., посвящ. 70-летию со дня рождения профессора Ш.И. Исмаилова. Махачкала, 2011. С.27-28.

Джабраилов Ю.М., Устарбекова Д.А., Зурхаева У.Д. Изменчивость морфологических признаков атерины *Atherina boyeri Caspia* (Eichwald, 1838) // Мат. рег. науч.- прак. конференции «Биоразнообразие флоры и фауны Дагестана». Махачкала, 2012. С.106-108.

Джабраилов Ю.М., Устарбекова Д.А., Махмудова Н.Н. Особенности биологии атерины *Atherina boyeri Caspia* (Eichwald, 1838) в западной части Среднего Каспия // Мат. рег. науч.- прак. конференции «Биоразнообразие флоры и фауны Дагестана». Махачкала, 2012. С. 108-110.

Джабраилов Ю.М., Устарбекова Д.А., Махмудова Н.Н. Атерины *Atherina boyeri Caspia* (Eichwald, 1838) Каспийского моря // Мат. III международной науч.- прак. конференции молодых ученых «Комплексные исследования биологических ресурсов южных морей и рек». Астрахань, 2012. С. 37-39.

Джабраилов Ю.М., Устарбекова Д.А. Некоторые особенности биологии атерины *Atherina boyeri Caspia* (Eichwald, 1838) Каспийского моря // XV Международная конференция «Биологическое разнообразие Кавказа и юга России». Махачкала, 2013. С.347-349.

Джабраилов Ю.М., Курбанов З.М. Структурные особенности строения пищеварительной системы и печени Каспийской атерины *Atherina boyeri Caspia* (Eichwald, 1838) в зависимости от сезона, возраста и экологических условий среды обитания // XV Международная конференция

«Биологическое разнообразие Кавказа и юга России». Махачкала, 2013. С. 344-347.

Драпкин Е.И. Краткий определитель атерин (Pisces, Atherinidae) Черного и Азовского морей //Тр. Новорос. биол. станции, 1961. С. 143 - 145.

Душкина Л.А. Биология морских сельдей в раннем онтогенезе. М.: Наука, 1988. 192 с.

Дюран Д., Оделл Н. Кластерный анализ (пер. с англ.). М., 1977. 126 с.

Елизаренко М.М. Питание обыкновенной кильки Северного Каспия 1985 г. // Рыбхоз. исслед. планктона. Ч. II. Каспийское море. М.: ВНИРО, 1991. С. 28-37.

Елизаренко М.М., Матвеев Т.Ю. Питание атерины в Северном Каспии в июне 2001 г. // Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Результаты НИР за 2001 г. Астрахань, 2002. С. 152-156.

Желтенкова М.В. Питание и использование кормовой базы бентосоядными рыбами Каспийского моря // Тр. ЦНИОРХ, 1968. Т.1. С. 122-131.

Замахеев Д.Ф. К методике расчисления роста трески по отолидам // Зоол. журнал, 1941. Т. XX. Вып. 2. С. 258 – 266.

Зайцев В.Ф., Курапов А.А., Мелякина Э.И., Сокольский А.Ф. Экологические последствия вселения гребневика мнемнопсиса в моря Понто-Каспийского комплекса. Астрахань, 2001. 86 с.

Захарова Н.А., Хураскин Л.С. Каспийский тюлень как вершина трофических цепей экосистемы Каспийского моря. Проблемы изучения и рационального использования природных ресурсов морей. Астрахань, 2001. С. 55-60.

Зевина Г.Б. Новые организмы в Каспийском море // Природа, 1959. №7.С.79-80.

Зенкевич Л.А., Бириштейн Я.А., Карневич А.Ф. Первые успехи реконструкции Каспийского моря // Зоол. жур., 1945. Т. 24. Вып. 1. С.25-31.

Зенкевич Л.А. Фауна и биологическая продуктивность моря. М.: Сов. наука, 1947. Т. II. Моря СССР. 587 с.

Зенкевич Л.А. Биология морей СССР. Изд-во АН СССР, 1963. 739 с.

Иванов В.П., Комарова Г.В. Рыбы Каспийского моря. Астрахань, 2008. 190 с.

Иванов В.П., Мажник А.Ю. Рыбное хозяйство Каспийского бассейна (Белая книга). М.: ТОО «Журнал рыбное хозяйство», 1997. 40 с.

Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н. О наследственной обусловленности числа позвонков плотвы *Rutilus rutilus* // *Вопр. ихтиологии*, 1995. Т. 35. Вып. 5. С. 594-597.

Ильин Б.С. Бычки по материалам экспедиции АН СССР в Мертвый Култук и Кайдак (заливы Каспийского моря Комсомолец, Мертвый Култук и Кайдак). Рыбы и рыбный промысел, 1938. Вып. II. С. 139-145.

Казанчев Е.Н. Рыбы Каспийского моря (определитель). М.: Рыбное хозяйство, 1963. 180 с.

Казанчев Е.Н. Рыбы Каспийского моря (определитель). М.: Лег. и пищ. пром-ть, 1981. 167 с.

Казанский Б.Н. Особенности функции яичника и гипофиза у рыб с порционным икрометанием // *Тр. лаб. основ рыбоводства*, 1949. Т. 2. С. 64–120.

Каспийское море. Ихтиофауна и промысловые ресурсы. М.: Наука, 1989. 189 с.

Катунин Д.Н., Голубов Б.Н., Кашин Д.В. Импульс гидровулканизма в Дербентской котловине Среднего Каспия как возможный фактор гибели анчоусовидной и большеглазой килек весной 2001 г. // *Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Результаты НИР за 2001 г.* Астрахань, 2002. С. 41–55.

Катунин Д.Н., Егоров С.Н., Хрипунов И.А. и др. Основные черты гидролого-гидрохимического режима Каспийского моря в 2002 г. //

Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Результаты НИР за 2002 г. Астрахань, 2003. С. 14-36.

Катунин Д.Н., Егоров С.Н., Хрипунов И.А. и др. Основные особенности гидрологогидрохимического режима р. Волга и Каспийского моря в трансгрессивный период // Рыбное хозяйство, 2007. № 3. С. 75-77.

Карпинский М. Г. Экология бентоса Среднего и Южного Каспия. Изд-во ВНИРО. М., 2002. С.52-57.

Карпевич А. Ф. Потребление и усвоение корма рыбами // Рыбн. хоз-во, 1940. №2. С.31-33.

Карпевич А.Ф. Влияние изменяющегося стока рек и режима Азовского моря на его промысловую и кормовую фауну//Тр. АзНИИРХ, 1960. Т. 1. Вып. 1. С.111-113.

Карпевич А.Ф., Полякова Б.Г.. Акклиматизация сендесмии в Каспийском море// Рыбн. хоз-во, 1956. № 8. С. 66.

Карпевич А.Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов // М.: Пищ. пром-сть, 1975. 432 с.

Карпюк М.И., Катунин Д.Н., Абдусамадов А.С. и др. Оценка влияния *Mnemiopsis leidyi* на биоту Каспийского моря и разработка мер по сокращению его численности // Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Результаты НИР за 2004 г. Астрахань, 2005. С. 154- 174.

Касымов А.Г., Багиров Р.М. Биология современного Каспия. Баку, 1983. 154 с.

Кирпичников В.С. Генетика рыб. Л.: Наука, 1979. 397 с.

Кирпичников В.С. Генетика и селекция рыб. Л.: Наука, 1987. 520 с.

Коблицкая А.Ф. Определитель молоди пресноводных рыб. М.: 1981. Лег. и пищ. пром-сть. 208 с.

Кожара А.В., Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н. Общая и географическая изменчивость числа позвонков у некоторых пресноводных рыб // Вопр. ихтиологии, 1996. Т. 36. Вып.2. С. 179-194.

Коровина В.М., Васильева Н.В. Сравнительное гистологическое строение средней кишки некоторых лососевых (*Salmonidae*)// *Вопр. ихтиологии*, 1971. Т. 2. Вып 3 (68). С. 503-508.

Коровина В.М., Казаков Р.В., Бондаренко Е.П. Анатомогистологические особенности пищеварительного тракта годовиков атлантического лосося, выращенных на искусственных кормах в условиях повышенной температуры//*Тр. НИИ озерн. и речн. рыб. хоз-ва*, 1992. Вып. 297. С. 77-91.

Кесслер К.Ф. Описание рыб, принадлежащих к семействам общим Черному и Каспийскому морям // *Тр. СПб. Общ. Ест.*, 1874.Т. 5. С.191-324.

Киселевич К.Г. Экспедиция в залив Мертвый Култук // *Тр. Астраханской ихт. лаб.*, 1914. Т. 3. Вып. 5. С.35-104.

Кротов А.В. Новые данные по ихтиофауне Нижнего Днепра. *Природа*, 1933. 5-6. (60). С.122.

Крыжановский С.Г. Эколого-морфологические закономерности карповых, вьюновых и сомовых рыб (*Cyprinidae, Cobitidae, Siluridae*) // *Тр. ИМК АН СССР*, 1949. Вып. 1. С. 5-332.

Крыжановский С.Г., Троицкий С.К. Материалы по ихтиофауне рек Черноморского побережья // *Вопр. ихтиологии*, 1954. Вып.2.С.144-150.

Кудерская Р.А. Возраст и рост восточно-атлантической ставриды гор Жозефин и Ампер // *Тр. АтлантНИРО. Промыслово- биологические исследования АтлантНИРО в 2000-2001 гг.* Т. 1. Калининград, 2002. С. 170 – 175.

Кукса В.И. Южные моря (Аральское, Каспийское, Азовское и Черное) в условиях антропогенного стресса. Гидрометиздат. Санкт-Петербург, 1994. 317 с.

Кулиев З. М. Рыбы залива Кирова Каспийского моря (систематика, биология, промысел). Баку: Элм, 1989. С.137-141.

Кулиев З.М., Зарбалиева Т.С. Современное состояние запасов рыб у азербайджанского побережья Каспия //Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Результаты НИР за 2000 г. Астрахань, 2001. С. 236- 247.

Кулиев З.М., Зарбалиева Т.С., Джафаров Ф.М. и др. Состояние биоресурсов В Среднем и Южном Каспии //Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Результаты НИР за 2001 г. Астрахань, 2002. С. 331-335.

Кулиев З.М., Зарбалиева Т.С., Мурадова И.Т. Характеристика зообентоса в азербайджанских водах Каспийского моря в 2002-2003 гг.// Межд. конф. рыбохоз. Наука на Каспии: задачи и перспективы. Махачкала, 2003. С 96-98.

Курашова Е.К., Тиненкова Д.Х., Петренко Е.Л. и др. Состояние зоопланктона в Каспийском море в период интенсивного развития гребневика *Mnemiopsis sp.* // Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Результаты НИР за 2001. Астрахань, 2002. С. 86-96.

Курашова Е.К., Абдуллаева Н.М. *Acartia clausi* (Cladocera, Podonidae) в Каспийском море // Зоол. журн. 1984. Т. 63. Вып. 6. С. 931-933.

Курашова Е.К., Асейнова А.А. Зоопланктон Северного Каспия в 1980-1987 гг. и его влияние на урожайность обыкновенной кильки // Рыбхоз. исследования планктона. Ч. II. Каспийское море. М.: ВНИРО, 1991. С. 10-19.

Курбанов З.М., Зурхаева У.Д., Магомедов Т.А., Гусейнов А.Д., Курбанова З.С., Устарбеков Ю.А., Курбанов Ш.М., Гитинамагомедов Ю.М., Гаджикурбанов Т.Т., Зурхаев Д.А., Джабраилов Ю.М., Устарбекова Д.А., Гаджиева Н.Д., Махмудова Н.Н., Шихсаидова Н.П. Биология молоди основных промысловых рыб в западной части Среднего Каспия // Естественные и инвазийные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем. Тезисы докладов международной научной конференции. Ростов-на-Дону, 2007. С. 183-184.

Курбанов З.М., Джабраилов Ю.М. Возрастные особенности микроструктурной организации пищеварительной системы и печени

каспийской атерины *Atherina boyeri Caspia* (Eichwald, 1838) // Мат. рег. науч.- прак. конференции «Биоразнообразие флоры и фауны Дагестана». Махачкала, 2012. С.114-117.

Латыпов Ю. Я. Уровень Каспийского моря вновь изменяется // Вестник РАН, 1997. Т.67. №12. С. 1082-1087.

Логвиненко Б.М. Новые вселенцы в Каспийское море // Природа, 1959. №2. С.100-101.

Малиновская Л.В. Роль вселенцев в формировании донной фауны Северного Каспия // Виды - вселенцы в европейских морях России. Тез. Докл. научн. семинара. Мурманск, 2000. С. 57-59.

Майский В.Н. Влияние хищников на рыбное население Азовского моря // Зоол. Журн., 1939. Т.18. Вып. 2. С.143-153.

Майский В.Н. Питание и кормовая база судака в Азовском море //Тр. ВНИРО, 1955. Т. 31. Вып. 2. С. 25-31.

Майский В.Н. Закономерности динамики численности планктоноядных рыб Азовского моря // Тр. совещ. ихтиол. комиссии по динамике численности рыб. М., 1961. Вып. 13. С. 36-37.

Маркевич Н.Б. Сравнение размерно-возрастной структуры аральской и каспийской популяций атерины //Тр. всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. х-ва и океаногр., 1970. Т.76. С. 199-207.

Маркевич Н.Б. Биология атерины *Anherina mochon pontica* Eichwald в Аральском море. Автореф. дис. ... канд. биол.наук. Н., 1974. 26 с.

Маркевич Н.Б. Некоторые морфофизиологические показатели атерины *Anherina mochon pontica* Eichwald в Аральском море в связи с возрастной структурой ее популяции. Вопр. ихтиологии, 1977. Т. 17. Вып. 4 (105). С. 698-707.

Маркова Е.Л. Оценка современного состояния гидробионтов Аральского моря в условиях воздействия антропоических факторов //

Биол.основы рыбн. х-ва водоемов Средней Азии и Казахстана. Фрунзе: Илим, 1981. С. 330-332.

Матишов Г.Г., Денисов В.В. Экосистемы и промысловые биоресурсы европейских морей России на рубеже 20-21 веков // Современное развитие эстуарных экосистем на примере Азовского моря. Апатиты, 1999. С. 271-324.

Майорова А.А. Определение возраста и возрастного состава хамсы у берегов Грузии // Тр. научн. рыбохоз. ст. Грузии. Т. 2, Батуми – Тбилиси, 1939.С. 50 – 71.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.

Майр Э., Линсли Э., Юзингер Р. Методы и принципы зоологической систематики. М.: ИЛ, 1956. 352 с.

Майр Э. 1971. Принципы зоологической систематики: пер. с англ. М.: Мир. 454 с.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.

Мейен В.А. К вопросу о годовом цикле изменений яичников костистых рыб // Изв. АН СССР. Сер. биол., 1939. № 3. С. 389–420.

Мейен В.А. О причинах колебания размеров икринок костистых рыб. М.: ДАН СССР, 1940. Т. 28. № 7. С. 654–656

Мешков М.М. Морфологические черты каспийской атерины в различные фазы их развития // Уч. зап. ЛГУ, 1937. № 15. Вып. 5. Т. III. С. 319-332.

Мешков М.М. К систематике рыб семейства *Atherinidae* Черного и Каспийского морей. Изд-во АН СССР, серия биология, 1941. № 3. С.402.

Мина М.В. О разработке метода объективной оценки структуры зон на отолитах рыб // Вопр. ихтиологии, 1965. Т. 5. Вып. 4. С. 732 - 735.

Мина М.В. Способ объективизации и уточнения оценок возраста рыб в частности микижи *Salmo mykiss Walbaum* реки Камчатки // Вопр. ихтиологии, 1973. Т.13. Вып. 1. С. 109-118.

Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. Анализ на уровне организма. М., 1976. 291 с.

Мина М.В. Микроэволюция рыб. М.: Наука, 1986. 208 с.

Мирановский А.Н., Устарбеков А.К. Возрастная динамика изменчивости некоторых морфологических признаков густеры *Blicca bjorkna* низовий Терека: пример жесткого отбора? // *Вопр. ихтиологии*. 1997. Т.37. Вып..2. С.224-230.

Мовчан Ю.В. Фауна Украины. Рыбы. Киев: Наукова думка, 1988. Т.8. Вып.3. 368 с.

Надирадзе А.А. Развитие и размещение рыбной промышленности Дагестана в дореволюционный период. Махачкала, 1969. 196 с.

Небольсина Т.К. Краб в Каспийском море // *Природа*, 1959. № 6. С.116.

Никитина Т.А. Проблемы комплексного использования Кизилташских лиманов // *Природопользование и охрана окружающей среды*, 2006. №11. С.48-50.

Никольский Г.В. О закономерностях пищевых отношений у пресноводных рыб. Очерки по общим вопр. ихт. Изд-во АН СССР, 1953. С. 261-281.

Никольский Г.В. Частная ихтиология. Изд-во советская наука, 1954. 458с.

Никольский Г.В., Частная ихтиология. М.: Высшая школа, 1971. 471с.

Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб. М., 1965. 382 с.

Овен Л.С. Особенности оогенеза и характер нереста морских рыб. Киев: Наукова думка, 1976. 131 с.

Осадчих В.Ф. Роль вселенцев в бентосе Северного Каспия // *Зоол. журн.*, 1963. Т.42. Вып.7. С.900-1004.

Осадчих В.Ф. Изменение биомассы бентоса в Северном Каспии за последнее пятилетие // *Тр. КаспНИРХ*, 1968. Т. 24. С. 100-112.

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

Парин Н.В. Отряд Атериинообразные (*Atheriniformes*) // Жизнь животных. М.: Просвещение, 1983. Т.4. С. 305 - 308.

Переладов М.В. Некоторые наблюдения за изменением биоценозов Судакского залива Черного моря // Тез. III всесоюзн. конф. по морск. биологии. Севастополь, 1988. С. 237-238.

Персов Г. М. Дифференцировка пола и становление индивидуальной плодовитости у рыб. Автореф. дисс. док. биол. наук. Л.: ЛГУ, 1969. 50 с.

Персов Г. М. Дифференцировка пола у рыб. Л.: Изд. ЛГУ, 1975. 148 с.

Плохинский Н.А. Биометрия. М.: Изд – во МГУ, 1970. 367 с.

Полянинова А.А., Татаринцева Т.А., Тиненкова Д.Х. Значимость мониторинга биоразнообразия водных экосистем для Каспийского моря // X межд. конф. по промысловой океанологии. Тез. докл. М.: ВНИРО, 1997. С.103.

Полянинова А.А., Ардабьева А.Г., Татаринцева Т.А. и др. Гидробиологическая характеристика условий нагула промысловых рыб в Каспийском море в 2000 г. // Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Результаты НИР за 2000 г.. Астрахань, 2001. С. 110- 125.

Полянинова А.А., Елизаренко М.М., Белова Л.Н., Молодцова А.И. Кашенцева Л.Н., Кравченко Е.В. Роль Средиземноморских вселенцев в нагуле промысловых рыб Каспийского моря // Виды-вселенцы в европейских морях России. Сб. науч. тр. Апатиты: изд. КНЦ РАН, 2000б. С152-169.

Полянинова А.А., Татаринцева Т.А., Терлецкая О.В. и др. Гидробиологическая обстановка в Среднем и Южном Каспии при биологической инвазии водоема гребневиком *Mnemiopsis leidyi* // Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Результаты НИР за 2002 г. Астрахань, 2003. С. 121- 134.

Попова О.А., Андреев В.Л., Макарова Н.П., Решетников Ю.С. Изменчивость морфометрических показателей у речного окуня (*Perca fluviatilis* L.) в различных частях ареала // Биология речного окуня. М.: Наука, 1993. С. 4-55.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. ЛГУ, 1939. 245 с.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М., 1966. 375 с.

Расс Т.С. Ихтиофауна Каспийского моря и некоторые вопросы ее истории // Труды института океанологии, 1951. Т. 6. С.105-116.

Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 301 с.

Ромейс Б. Микроскопическая техника. М., 1953. 648 с.

Роскин Г.И., Левинсон Л.Б. Микроскопическая техника. М.: Высшая школа, 1957. 478 с.

Рыбы в заповедниках России. В двух томах. // Под. ред. Ю.С. Решетникова. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010.Т.1.627 с., 2013.Т.2. 673 с.

Саун О.Ф., Буцкая Н.А. Определение стадии зрелости и изучение половых циклов рыб. М., 1963. 47 с.

Сапожников В.В. Изменение экосистемы Каспийского моря за последние 70 лет. // Рыбное хозяйство, 2007. № 6. С. 39-43.

Саенкова А.К. Новое в фауне Каспийского моря // Зоол. журн., 1956. Т.35. Вып.5. С.678-680.

Световидов А.Н. Рыбы заливов Каспийского моря – Комсомолец, Мертвый Култук и Кайдак // Тр. комиссии по комплексному изучению Каспийского моря, 1937. Вып. 1. С. 183-212.

Световидов А.Н. Описание атерины заливов Каспия (Мервого Культака и Кайдака) // Тр. комиссии по комплексному изучению Каспийского моря, 1938. Вып. 2. С.133-138.

Световидов А.Н. О некоторых сходных особенностях фауны Каспийского и Черного морей и северных частей Тихого и Атлантического океанов // Докл. АН СССР, 1948. 62. 5. С. 721-724..

Световидов А.Н. Атерина *Atherina mochon pontica* Eichwald // Промысловые рыбы СССР: Описания рыб. М.: Пищепромиздат, 1949. С. 550-551.

Световидов А.Н. Рыбы Черного моря. М.-Л.: Наука, 1964. 550.

Седов С.И., Парицкий Ю.А., Асейнова А.А. и др. Биология и запасы морских рыб. //Рыбохозяйственные исследования на Каспии // Результаты НИР за 2002 г. Астрахань, 2003. С. 325- 335.

Соколов Л.И. Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. М.:Наука,1998. С.108.

Сокольский А.Ф., Шиганова Т.А., Зыков Л.А. Биологическое загрязнение Каспийского моря гребневиком *Mnemiopsis* и первые результаты его воздействия на пелагическую экосистему // Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Результаты НИР за 2000 г. Астрахань, 2001. С. 105-110.

Сокольский А.Ф., Камакин А.М. Распределение гребневика *Mnemiopsis* sp. в Каспийском море в 2001 г. //Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Результаты НИР за 2001 г. Астрахань, 2002. С. 100-106.

Сокольский А.Ф., Курашова Е.К., Степанова Т.Г. Атлас основных кормовых организмов рыб Нижней Волги и Каспийского моря Астрахань, 2002. 394 с.

Соколова Н.Ю. Питание осетровых рыб в Северном Каспии после вселения *Nereis succinea* // Акклиматизация нереис в Каспийском море. М.: МОИП, 1953. Вып. 33.С. 145-232.

Суворов Е. К. Восточный Каспий и Мертвый Култук в промысловом ихтиологическом отношении // Тр. 1 Всесоюз. геогр. съезда, 1934. Вып. 3. С.1-19.

Суворов Е. К. Основы ихтиологии часть 2 (дополненное). Изд-во Советская наука, 1948. 579с.

Таилов П.С., Ашумова С.Г., Дациева М.М., Меджидова А.К. Мофо-экологическая характеристика атерины *Atherina boyeri* Eichwald,1838 в Терско-Каспийском рыбохозяйственном подрайоне //Мат. III международной науч.- прак. конференции молодых ученых «Комплексные исследования биологических ресурсов южных морей и рек». Астрахань, 2012. С. 111-113.

Тарвердиева М.И. Роль акклиматизационных организмов в питании осетровых // Изменение биологических комплексов Каспийского моря за последние десятилетия. М.: Наука, 1965. С.234-256.

Татаринцева Т.А., Ардабьева А.Г., Терлецкая О.В., Тиненкова Д.Х., Малиновская Л.В., Тарасова Л.И., Петренко Е.Л. Средиземноморские в планктоне и донной фауне Каспийского моря // Виды вселенцы в европейских морях России. Сб. научн. тр. Апатиты: изд. КНЦ РАН, 2000. С.169-183.

Татарко К.И. Влияние температуры на меристические признаки рыб // Вопр. ихтиологии, 1968. Т. 8. Вып. 3 (50). С. 425-439.

Ткачева К.С. К биологии атерин Черного моря // Тр. Карадаг. Биол. станции. АН СССР, 1950. Вып. 9. С.81-94.

Ткачева К.С. Влияние температурного и солевого режима на строение и развитие некоторых рыб Черного моря // Тр. Азово-Черноморск. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз. и океаногр. (АзЧерНИРО), 1964. Вып.23.С.119-129.

Устарбеков А.К. Некоторые вопросы методики исследования популяционной структуры рыб // Вестник Дагестанского научного центра, №2. Махачкала, 1998. С. 53-58.

Устарбеков А.К., Дворников П.И., Курбанов З.М., Мохов Г.М., Османова Р.Р., Гаджиева Н.Д., Устарбекова Д.А. Питание судака *Stizostedion Lucioperca* (linnaeus, 1758) (Perciformes Percidae) западного района Среднего Каспия в морской период жизни // Сборник, посвященный 30-летию ПИБР ДНЦ РАН. Махачкала, 2004.С. 298-317.

Устарбеков А.К., Джабраилов Ю.М., Устарбекова Д.А. Биология анчоусовидной кильки и атерины в связи с массовым размножением в Каспийском море их основного пищевого конкурента – гребневика // Естественные и инвазийные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем. Тезисы докладов международной научной конференции (5-8 июня 2007 г., г. Азов). Ростов-на-Дону, 2007. С. 302-303.

Устарбеков А. К., Гусейнов А.Д., Курбанова З.С., Гитинамагомедов Ю.М., Гаджикурбанов Т.Т., Джабраилов Ю.М., Устарбекова Д.А., Зурхаева У.Д., Шихсаидова Н.П. Биологическая характеристика основных промысловых рыб и их молоди в западной части Среднего Каспия // Исследования по ихтиологии и смежным дисциплинам на внутренних водоемах в начале XXI века (к 80-летию профессора Л.А. Кудерского). Сборник научных трудов ФГНУ "ГосНИОРХ". Вып. 337. Санкт-Петербург - Москва, 2007. С. 286-194.

Устарбеков А.К., Курбанов З.М., Магомедов Т.А., Магомедов М.Н., Зурхаева У.Д., Зурхаев Д. А., Шихсаидова Н.П., Устарбекова Д. А., Джабраилов Ю.М., Махмудова Н.Н., Курбанов Ш. М., Гитинамагомедов Ю.М., Гаджикурбанов Т.Т. Экология молоди основных промысловых видов рыб в устьях рек Терек и Сулак. Современные проблемы биологии и экологии животных. Всероссийская научно-практическая конференция, посвященная памяти профессора Ш.И. Исмаилова. Махачкала, 2008. С. 156-158.

Устарбеков А.К., Джабраилов Ю.М., Устарбекова Д.,А., Махмудова Н.Н. Современное состояние анчоусовидной кильки *Clupeonella engrauliformis* (Borodin, 1904) и атерины *Atherina mochon pontica nation Caspia* (Eichwald, 1838) Каспийского моря. Всероссийская научно-практическая конференция, посвященная памяти профессора Ш.И. Исмаилова. Махачкала, 2008.С.148-151.

Устарбеков А.К., Курбанов З.М., Устарбекова Д.А., Зурхаева У.Д., Джабраилов Ю.М. , Шихсаидова Н.П. Экология молоди основных видов рыб в устьях рек западной части Среднего Каспия // Рыбное хозяйство, 2008. №5. С. 37-40.

Устарбеков А.К., Джабраилов Ю.М., Джамалдинова Т.М. Морфологическая характеристика атерины *Atherina mochon pontica nation Caspia* (Eichwald, 1838) в западной части Среднего Каспия // II

Всероссийская научно-практическая конференция, посвященная памяти профессора Ш.И. Исмаилова. Махачкала, 2009. С. 20-22.

Устарбекова Д.А., Джабраилов Ю.М. «Особенности биологии атерины *Atherina boyeri Caspia* (Eichwald, 1838) Каспийского моря // Извест. ДГПУ. №4. Махачкала, 2012. С. 39-44.

Фортулатова К.Р. О сезонной изменчивости питания у рыб // Природа, 1939. № 4. С. 60-69.

Фортулатова К.Р. Методика изучения питания хищных рыб// Руководство по изучению питания рыб в ест-х условиях. М, 1961.С. 137-187.

Фортулатова К.Р. Об индексах питания у рыб // Вопр. Ихтиологии, 1964. Т. 4. Вып. 1 (30). С.188-189.

Фортулатова К.Р., Попова О.А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб в дельте Волги. М.: Наука, 1973. 250 с.

Халдинова Н.А. Материалы по размножению и развитию рыб в осолоненных заливах Северного Каспия // Тр. ВНИИ мор. рыб. хоз-ва и океанографии . Т. 18. М., 1951. С . 99-126.

Хусаинова Н.З., Фаломеева А.П. К биологии каспийской атерины, акклиматизированной в Аральском море // Рыбные запасы Аральского моря и пути их рационального использования. Ташкент, Наука. 1964. с.124-127.

Чугунов Н.Л. Определение возраста и темпа роста рыб по костям // Сборник статей по методике определения возраста и роста рыб. Красноярск: Гос. типография им. Вейнбаума, 1926. С. 1 – 16.

Чугунова Н.И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд – во АН СССР, 1959. 164 с.

Шапиро Р.И., Исаков Л.С. Обратное расчисление темпа роста по отолитам салаки Вислинского залива // Тр. АтлантНИРО, 1971. Вып. 35. С. 156 - 163.

Шиганова Т. А., Булгакова Ю.В., Воловик С.П., Мирзоян З.А., Дудкин С.И. Новый вселенец *Beroe ovata* и его воздействие на экосистему Азово-Черноморского бассейна в августе-сентябре 1999 // Гребневик *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) в Азовском и Черном морях: биология и последствия вселения. Ростов-на-Дону, 2000. С. 432-449.

Шиганова Т. А., Камакин А.М., Жукова О. П. и др. Вселенец в Каспийское море- гребневик *Mnemiopsis leidyi* и первые результаты его воздействия на пелагическую экосистему // Океанология, 2001. Т.41. № 6. С. 542-549.

Шиганова Т.А. Чужеродные виды в экосистемах южных внутренних морей Евразии. Автореф. дисс. ... д-ра. биол. наук. М., 2009. 54 с.

Шихшабеков М.М., Карпюк М.И., Абдурахманов Г.М., Рабазанов Н.И. Биологические ресурсы дагестанской части Среднего Каспия. Астрахань, 2006. 355 с.

Шорыгин А.А. Питание, избирательная способность и пищевые взаимоотношения некоторых рыб Каспийского моря // Зоол. Журн., 1939. Т. XVIII. Вып. 1. С. 27-51.

Шорыгин А.А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М., 1952. 268 с.

Юсуфова З.А. Распределение и запасы атерины в Каспийском море. Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. Изд-во Наука. М., 1968. С. 80-82.

Юсуфова З.А. Питание атерины в Каспийском море. Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. Изд-во Наука. М., 1968. 82-86.

Юсуфова З.А. Значение атерины *Atherina mochon pontica natio Caspia* Eichwald в использовании кормовой базы Каспийского моря. Автореф. на соиск. уч. ст. к.б.н. Баку, 1969. 17 с.

Эланидзе Р.Ф. Ихтиофауна рек и озер Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 1982. 320 с.

Яковлев В.Н., Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н. Фенетический метод исследования популяций карповых рыб // Биол. науки, 1981. Т. 2. С. 78-101.

Ben-Tuvia A. Influence of temperature on the vertebral number of *Sardinella aurita* from the Eastern Mediterranean // Israel. J. Zool, 1963. V. 9. No 1-4.

Fowler J. A. Control of vertebral number in teleosts – an embryological problem // Quart. Rev. Biol, 1970. V. 45. № 2. P. 148-167.

Dannevig A. The Influence of the Environment on Number of Vertebrae in Plaice // Rep. on Norw. Fishery and Marine Invest., 1950. V. 9. No 9.

Deelder C.L., Willemse J.J. Doe het zelf. Zeer ook de leeftijd kennen van uw partner: De zoetwatervis. De sportvisser, 1966. Vol. 14. №5. P. 141-145.

Dixon W.I. BMDP: biomedical computer programs. Los Angeles: Univ. Calif. press, 1977. 880 p.

Dunn J. R. The utility of developmental osteology in taxonomic and systematic studies of teleost larvae a review // NOAA Techn. Rept. NMFS Circular 450, 1983. P. 1-19.

Gabriel M. L. Factors affecting the number and form of vertebrae in *Fundulus heteroclitus* // J. Exper. Zool., 1944. V. 95. No 1.

Eichwald E. Faunae Caspii maris primitia. Bull. So. Nat. Moscou, 1838. X1. P. 125-147.

Hayashi S. Growth of the Japanese Anchovy – II. Vertebral Counts of the Juveniles and Adults // Bull. Tokai Reg., Fish. Res. Lab., 1962. No 9.

Hempel G., Blaxter J. 1961. The experimental modification of meristic characters herring (*Clupea harengus* L.) // J. Cons. V. 26. No 3. 1961a. Einfluss von Temperatur und Salzgehalt auf Myomerenzahl und Körpergröße von Heringslarven // Z. Naturforsch., Bd. 16b. H. 3.

Howes G. J. The phylogenetic position of the Yugoslavian cyprinid fish genus *Aulopyge* Heckel, 1841, with an appraisal of the genus *Barbus* Cuvier et Cloquet, 1816 and the Subfamily Cyprininae // Bull. Brit. Museum (Natur. Hist.) Zool, 1987. V. 52. № 5. P. 165-196.

Hubbs C.L. 1922. Variation in the number of vertebrae and other meristic characters of fishes correlated with the temperature of water during development // Amer. Naturalist. V. 56. No 645. 1924. Seasonal variation in the number of vertebrae of fishes // Papers of Michigan Acad. Sci., Arts and Letters. V. 2. 1925. Racial and seasonal variation in the Pacific herring, California sardine and California anchovy // Bull. State Californ. Fish. And Game. No 5.

Itazava Y. Influence of temperature on the number of vertebrae in fish // Nature, 1959. V. 183. No 4672.

Jordan D. Relations of temperature to vertebrae among fishes // Proc. U.S. Nat. Mus, 1891. V. 14. P.23-29.

Krueger W. Meristic Variation in the Fourspine Stickleback, *Apeltes quadracus* // Copeia, 1961. No 4.

Kiener A., Spillmann C.J. 1969. Contributions a l'etude systematique et ecologique des atherines des cotes Frances // Mem. Mus. Hist. Nat. Nouv. Ser. A. Zool. V. P. 33 - 74. - 1972. Note complementaire a l'etude systematique et ecologique d'*Atherina boyeri* Risso (Poiss Atherinidae) dans sa zone de dispersion actuelle // B Mus. Nat. Hist. Nat. 3 ser. V. 55. P. 563 - 580. – 1973. Atherinidae // CLOFNAM. Paris: UNESCO. P. 576 – 578.

Lindsey C.C. 1953. Variation in anal fin ray count of the redbside shiner *Richardsonius balteatus* (Richardson) // Canad J. Zool. 1953. V. 31. No 3. 1954. Temperature-controlled meristic variation in the paradise fish *Macropodus opercularis* // Canad. J. Zool. V. 32. No 2. - 1962. Observation on meristic variation in ninespine sticklebacks *Pungitius pungitius*, reared at different temperatures // Ibid. V. 40. No 7.

Lindsey C.C. Pleomerism, the widespread tendency among related fish species for vertebral number to be correlated with maximum body length // J. Fich. Res. Board Can, 1975. V. 32. № 12. P. 2453-2469.

Minckley W.Z. Records of atherifishes at inland mid localities in Texas and northern Mexico Great Basin naturalist, 1925. 25. nomer 3-4. P. 73-76.

Mottley C. 1931. The effect of temperature on the number of scales in trout // *Science*. V. 74. No 1917. - 1934. The effect of temperature during development on the number of scales in the Kamloops trout, *Salmo kamloops* Jordan // *Contrib. Canad. Biol. and Ficher*. V. 8. No 20.

Raffaele F. Sullo spostamento postembryonall delle covita abdominale mi *Feleostel*. *Mitt. Zoolog. St. zu Neanol*, 1890. 1X. P. 305-329.

Rohlf F.J. NTSYS – ps: numerical taxonomy and multivariate analysis sistem. N. Y.: Appl. Biostatist. Inc; 1988. 163 p.

Schmidt J. 1917. Racial investigations. I. *Zoarces viviparus* L. and local races of the same // *Compt.-Rend. Travaux Labor. Carisberg*. V. 13. No 3. -1921. Racial investigations. IV. Laboratory Experiments with Comon Trout (*Salmo trutta* L.) // *Ibid*. V. 14. No 15. - 1930 The Atlantic Cod (*Gadus callarias* L.) and local races of the same // *Compt. rend. trav. Lab. De Carlsberg*. V. 18. No 6.

Tester A. Variation in the mean vertebral count of Herring (*Clupea pallasii*) with water temperature // *J. Cons*, 1938. V. 13. No 1.

Toning A.V. 1946. Stage of determination of vertebrae in teleostean fishes // *Nature*. V. 157. No 3992. -1950. Influence of the environment on number of vertebrae in teleostean fishes // *Nature*. No 7.- 1952. Experimental study of meristic characters in fishes // *Biol. Rev*. V. 27. No 2.

Weisel G. F. Variation in the number of fin rays of two Cyprinid fishes correlated with natural water temperatures // *Ecology*, 1955. V. 36. No 1.