

БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ,
БИОТЕХНОЛОГИЯ И АКВАКУЛЬТУРА

УДК 597.541-113.331”32”

DOI: [10.21072/eco.2024.09.4.07](https://doi.org/10.21072/eco.2024.09.4.07)

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЖИРНОСТИ ЧЕРНОМОРСКОГО ШПРОТА
SPRATTUS SPRATTUS PHALERICUS (RISSO, 1827)
(ПО ДАННЫМ МНОГОЛЕТНЕГО МОНИТОРИНГА) *

Никольский В. Н.

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,

г. Севастополь, Российская Федерация,

e-mail: vnikols@ibss.su

Аннотация: По данным многолетнего мониторинга (1960–2024 гг.) проанализирована изменчивость жирности черноморского шпрота на протяжении годового цикла. Минимум жирности шпрота (2,0–3,8 % сырой массы тела) приходится на январь — февраль, а максимум (7,8–13,3 %) — на июнь — июль. Уровень накопленных энергетических (жировых) запасов, запасаемых шпротом к завершению нагула летом, варьирует в широких пределах в зависимости от возраста рыб и условий нагула. Установлена статистически значимая линейная зависимость жирности шпрота от размеров: если жирность мелких рыб, длиной 5–6 см, обычно не больше 6–9 %, то у самых крупных, длиной более 10 см, она превышает 12–15 %. В последние десятилетия отмечается значительное сокращение размерного состава и жирности шпрота из промысловых уловов, что указывает на ухудшение условий питания шпрота у берегов Крыма.

Ключевые слова: Чёрное море, шпрот *Sprattus sprattus phalericus*, резервные липиды, сезонная изменчивость

Введение

Массовый вид мелких пелагических рыб Чёрного моря — шпрот *Sprattus sprattus phalericus* (Risso, 1827) занимает одно из ключевых мест в трофической структуре пелагиали моря. Обитая в водной толще с температурой 7–16 °С, питается преимущественно холодноводными копеподами, а также эвритермными и тепловодными представителями мезопланктона [Чаянова, 1958; Липская, 1960; Глуценко, 2011]. Потребляется хищными рыбами и дельфинами [Голенченко, 1940; Световидов, 1964; Бушуев, 2000]. Поэтому состояние этого многочисленного вида отражает как продуктивность зоопланктонного сообщества, так и уровень развития кормовой базы хищных рыб и млекопитающих. Является объектом морского рыболовства, по объёму добычи среди черноморских рыб занимая второе место после азово-черноморской хамсы [Шляхов и др., 2023].

Одной из поразительных особенностей биологии сельдевых является их способность запасать большое количество жира в течение сезона нагула, чтобы использовать его в качестве источника энергии, когда продукция зоопланктона находится на минимуме. В результате этого в течение одного года жизни регистрируются большие колебания содержания жира. Этот сезонный цикл

*Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Функциональные, метаболические и молекулярно-генетические механизмы адаптации морских организмов к условиям экстремальных экотопов Чёрного и Азовского морей и других акваторий Мирового океана» (№ гос. регистрации №124030100137-6).

изменения жирности был предметом изучения с начала прошлого столетия как из-за первостепенной важности жира в определении диетической ценности рыб, так и из-за важности цикла жира как физиологической характеристики [Ples, Wood, 1965].

Резервные липиды (жир, триацилглицерины) служат основным источником пластического материала и энергии, используемых при формировании гонад и нересте, а также для обеспечения метаболических процессов в те периоды годового цикла, когда поступление пищи в организм ограничено [Шульман, 1972]. Жир, запасаемый в организме рыбы, — наиболее лабильный компонент её химического состава [Лисовская, 1968]. Содержание жира в теле рыб подвержено значительным колебаниям в зависимости от периодов годового цикла, возраста и физиологического состояния, уровня развития кормовой базы. Установлено, что содержание резервных липидов в теле рыб во время нереста находится на низком уровне, а к окончанию периода нагула достигает максимальной величины [Шульман, 1972; Blaxter, Hunter, 1982]. Поэтому уровень энергетических (жировых) запасов, накапливаемых к завершению посленерестового нагула, является одной из характеристик состояния популяций рыб, отражающей обеспеченность рыб пищей. Определение содержания жира широко применяется для оценки состояния рыб [обзоры: Шульман, 1960; Лав, 1976; Шатуновский, 1980; Сидоров, 1983; Минюк и др., 1997].

Нерестовый период черноморского шпрота сильно растянут, но массовый нерест приходится на зимние месяцы [Асланова, 1954; Гусар, Гетманцев, 1985; Гирагосов, Зуев, Репетин, 2006]. В период нереста у шпрота минимальная жирность — не более 2–5 % [Минюк и др., 1997], хотя питаться в это время он не прекращает, активно потребляя преимущественно организмы холодноводного комплекса, которые в это время преобладают в планктоне [Чаянова, 1958; Гапишко, Малышев, 1990]. После завершения нереста, весной, начинается нагул, который длится до начала осени. Нагуливается в прибрежной зоне Чёрного моря, распределяясь под слоем термоклина и образуя в это время придонные концентрации промышленного значения [Глуценко, Сороколит, Негода, 2005]. В период нагула состав пищевых организмов расширяется за счёт эвритермных и тепловодных копепоид, туникат, личинок Decapoda [Сиротенко, Сороколит, 1979; Глуценко, 2011] — шпрот растёт и интенсивно накапливает резервные липиды [Лисовская, 1967]. Во второй половине лета, после достижения максимума, начинается сокращение липидных запасов, которое связано с подготовкой рыб к нересту и последующим нерестом зимой. Таким образом, в отличие от тепловодных рыб накопление жира у холодноводного шпрота происходит в весенне-летний период, максимальная жирность отмечается летом, минимальная — зимой [Миндер, 1955; Шульман, 1972; Гусар, Гетманцев, 1985; Шульман, Урденко, 1989; Shulman et al., 2008].

Цель настоящей работы — на основе данных многолетних наблюдений количественно описать динамику жирности шпрота и её изменчивость на протяжении годового цикла, а также проанализировать изменения, произошедшие за последние десятилетия.

Материал и методы

Материалом для настоящей работы послужил массив данных мониторинга изменчивости жирности черноморского шпрота, начатого в 1960-е гг. Г. Е. Шульманом и выполняемого в отделе физиологии животных и биохимии ИнБЮМ по настоящее время [Шульман и др., 1994]. Значительная часть материала была собрана в экспедициях Академии наук УССР на НИС «Академик Ковалевский» (1977–1978, 1985, 1987–1990 гг.) и НИС «Профессор Водяницкий» (1991–1992 гг.), в научно-поисковых рейсах НПС «Дивный» Севастопольского экспериментального конструкторского бюро подводных исследований (СЭКБПИ) ВРПО «АзЧеррыба» (1981–1984 гг.). Экспедиционными исследованиями, помимо вод, омывающих Крымский полуостров, были охвачены также основные районы обитания черноморского

шпрота вдоль западного побережья Чёрного моря от пролива Босфор до Констанцы, обширного района северо-западного шельфа (включая глубоководные участки), а также вдоль восточного побережья моря от Анапы до Батуми [Минюк и др., 1997]. Впоследствии рыб для анализа брали преимущественно из траловых уловов отечественных промысловых судов. Традиционно шпрота ловят в основном с конца весны до начала осени у западного (от м. Лукулл до м. Тарханкут) и южного (от м. Сарыч до м. Меганом) участков побережья Крыма с глубинами от 40 до 70–90 м. В массив данных включены также материалы из немногочисленных опубликованных источников [Петров, 1949; Миндер, 1955; Лисовская, 1968; Доброволов, 1975; Юрьев, 1978; Долбиш, Козюбра, Христоферзен, 1980; Butu, 1995; Бугаев и др., 2018; Дахно, 2012].

Методика мониторинга предусматривает определение содержания липидов групповым методом для разных размерных групп, для чего выборку рыб (100–300 экз.) сортируют по размерным классам с интервалом 0,5 см [Минюк и др., 1997]. Длину рыб измеряют по Смиту (fork length) — от рыла до развилки хвостового плавника. Определяют количество и массу рыб каждой размерной группы. Размерные группы перемалывают целиком до гомогенной массы, отбирают навески по 10 г и высушивают в сушильном шкафу при температуре 105 °С до постоянного веса. По разнице между массами сырой и сухой навесок определяют содержание сухого вещества в процентах от сырой массы. Для анализа содержания липидов берут размерные группы, насчитывающие не менее 20 экз.

На первых этапах исследования (с 1960 по 1984 г.) содержание жира в теле шпрота определяли путём эфирной экстракции в аппаратах Сокслета из обезвоженных навесок фарша рыб по методу Рушковского [Лазаревский, 1955]. Потребность в проведении массовых анализов при ограниченных возможностях промысловых судов побудили исследователей перейти к более простому расчётному методу, основанному на давно установленной прямой пропорциональной зависимости содержания жира от содержания сухого вещества в теле рыб [Шульман, 1961]. Для эфирной экстракции эта зависимость была описана уравнением линейной регрессии в виде [Шульман, Щепкин, Минюк, 1989; Минюк и др., 1997]:

$$Y = 0,84X - 13,28, \quad (1)$$

где Y — содержание жира (в % от сырой массы);

X — содержание сухого вещества (в % от сырой массы).

Поэтому более половины массива данных представляют собой результаты определения содержания сухого вещества, пересчитанные на содержание жира.

Впоследствии (начиная с 2005 г.) жирность рыб стали определять путём экстракции суммарных липидов смесью хлороформа и метанола (в пропорции 2 : 1 по объёму) из навесок сырого фарша рыб по методу Фолча [Folch, Lees, Sloani Stanley, 1957; Кейтс, 1975]. Изменился также характер биоматериала. Если на ранних этапах пробы отбирались в основном из свежельвовленных рыб, добываемых в научных и научно-поисковых экспедициях, то впоследствии — преимущественно из замороженных уловов промысловых судов. Для оценки жирности рыб по содержанию сухого вещества стали применять зависимость, рассчитанную по результатам хлороформ-метанольной экстракции, которая в окончательном виде выражается уравнением:

$$Y = 0,84X - 14,27, \quad (2)$$

где Y — содержание суммарных липидов (в % от сырой массы).

Поскольку способы оценки жирности шпрота различались, в массив данных мониторинга включены оригинальные данные авторов с указанием метода оценки жирности и характера материала (свежая рыба или размороженная).

Для статистической обработки данных применялась программа PAST (ver. 4.17), последние версии которой и руководство пользователя доступны на сайте Музея естественной истории Университета Осло [Past : version ...]. Для каждого месяца определялись среднее арифметическое, стандартное отклонение и медиана; вместо доверительных интервалов средних в качестве размаха изменчивости применялись 25-й и 75-й перцентили, поскольку распределение вариантов почти во всех анализируемых выборках значимо отличалось от нормального распределения. Проверка данных на нормальность распределения выполнялась по критерию Шапиро — Уилка. Парное сравнение выборок по месяцам выполнялось по непараметрическому критерию Манна — Уитни [Hammer, Harper, Ryan, 2001].

Результаты и обсуждение

К настоящему времени массив содержит 4705 записей по определению жирности шпрота разных размерных групп. Количество записей по месяцам распределено неравномерно, наибольшее их количество приходится на период с мая по август (табл. 1), что обусловлено основной целью мониторинга — оценкой успешности нагула, а также отражает сезонность специализированного промысла шпрота. Зимой шпрот обычно попадает в траловых пробах как прилов на промысле хамсы.

Таблица 1

Количество определений, среднемноголетние оценки жирности (% сырой массы) черноморского шпрота и показатели изменчивости жирности по месяцам, по данным наблюдений за 1960–2024 гг.

Месяцы	Количество определений	Средняя жирность	Стандартное отклонение	Медиана	Размах изменчивости
Январь	68	2,9	1,2	2,9	2,1–3,5
Февраль	200	3,3	2,2	2,5	2,0–3,8
Март	223	4,5	2,0	4,1	3,3–5,2
Апрель	367	5,7	2,4	5,5	4,3–6,6
Май	700	9,1	3,6	8,6	6,9–10,0
Июнь	757	10,4	3,6	10,4	7,8–12,6
Июль	1047	10,7	3,8	10,3	7,8–13,3
Август	613	9,2	3,4	8,5	6,6–11,7
Сентябрь	322	9,1	3,3	8,6	6,6–11,6
Октябрь	200	8,0	2,2	7,4	6,7–8,8
Ноябрь	155	7,0	1,7	6,9	6,0–8,1
Декабрь	53	5,1	1,7	4,8	3,8–5,8

Примечание: в качестве размаха изменчивости жирности приведён интерквартильный размах, то есть величины, соответствующие I и III квартилям (25-й и 75-й перцентили).

Как следует из таблицы 1, минимум жирности шпрота приходится на январь — февраль, а максимум — на июнь — июль. По среднемноголетним оценкам, от зимы к лету жирность шпрота увеличивается в 3,2–4,2 раза, также в 3–4 раза возрастает размах её изменчивости. В зависимости от условий нагула средняя жирность шпрота может меняться в довольно широких пределах. Среднемесячные величины, приведённые в таблице, служат нам ориентиром для оценки характера динамики жирности в конкретный год наблюдений — изменчивость жирности в пределах I и III квартилей считается нормой, и наоборот.

Распределение данных по всем месяцам отличается от нормального (тест Шапиро — Уилка, $p < 0,01$). Поэтому в качестве характеристики среднего положения использовались не среднеарифметические, а медианные значения. Большой размах изменчивости данных в пределах каждого месяца, которая значительно превышает методические погрешности оценок, полученных разными методами, обусловлен размерной, пространственной и межгодовой изменчивостью жирности шпрота.

Возрастная (размерная) изменчивость жирности. Известно, что с возрастом у животных происходит затухание интенсивности энергетического и белкового обмена и сдвиг в сторону накопления жира [Шульман, 1960]. В результате этого, как правило, содержание жира в теле рыбы повышается с возрастом — в большинстве работ по динамике химического состава рыб отмечается увеличение жирности с возрастом (или размерами) рыбы. Справедливость этого правила подтверждает зависимость между размером и жирностью черноморского шпрота, рассчитанная по всем данным мониторинга (рис. 1). Зимой жирность рыб находится на минимальном уровне (2–4 %) и практически не зависит от их размеров. Но по завершении периода нагула, летом, старшие рыбы накапливают примерно в 2 раза больше липидов, чем молодь. По среднемноголетним данным обнаруживается статистически значимая линейная зависимость жирности от размеров рыб: если жирность рыб длиной 5–6 см не больше 6–9 %, то у самых крупных, длиной более 10 см, она превышает 12–15 %.

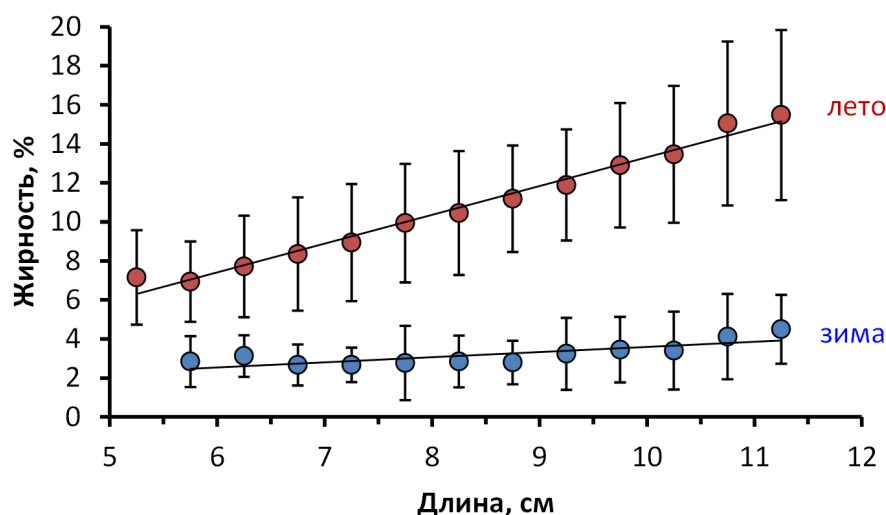


Рис. 1. Зависимость жирности черноморского шпрота от размеров рыб, по данным многолетних наблюдений, зимой (январь — февраль) и летом (июнь — июль) (средние значения, среднеквадратичные отклонения для разных размерных классов и линейные тренды)

Однако установленная закономерность проявляется не всегда, иногда она отсутствует или даже обнаруживается обратная зависимость между жирностью и возрастом [Шульман, 1960]. Было установлено, что характер зависимости между содержанием жира и размером шпрота может быть различным как у рыб, выловленных в разных районах в один и тот же сезон, так и у рыб из одного района в различные годы, что связано в первую очередь с неодинаковой обеспеченностью рыб пищей. Поэтому изучение возрастных особенностей жиронакопления у шпрота в летнее время даёт важную дополнительную информацию об условиях нагула [Минюк, 1991].

Пространственная (региональная) изменчивость жирности. Поскольку шпрот не совершает протяжённых миграций и известно, что нерестовые миграции шпрота от берега в открытое море и обратно для нагула регионально ограничены, условия питания шпрота в разных участках ареала неодинаковы. В период проведения морских экспедиций была возможность

сравнить жирность шпрота из разных районов Чёрного моря. И хотя явных, повторяющихся из года в год различий в жирности локальных стад шпрота не было обнаружено, отдельные районы Чёрного моря характеризуются своими специфическими особенностями условий нагула и динамики жирности шпрота [Минюк и др., 1997]. Так, содержание жира в теле шпрота, вылавливаемого в районе о. Змеиный, было обычно всегда выше, чем у шпрота, обитающего в соседствующих районах моря — у м. Тарханкут и западного побережья Румынии [Шульман и др., 1994]. Исключительно высокая жирность шпрота, значительно отличающаяся от жирности рыб с соседних участков побережья Болгарии (до 20–22 % против обычных 10–15 %), регистрировалась И. С. Доброволовым в локальном районе Варненского залива в 1990–1991 гг. В отдельные годы жирность шпрота у берегов Кавказа была на 1,5–3,0 % выше, чем у м. Тарханкут, но в 1982 г. у побережья Северного Кавказа была зарегистрирована максимальная жирность шпрота за всю историю его изучения (25 %), что указывало на очень высокую кормность этого района [Минюк, 1991]. В текущем столетии, по данным коллектива сотрудников АзНИИРХ (август — сентябрь 2017 г.), содержание липидов в теле шпрота из скоплений вдоль черноморского побережья от Евпатории до Сочи варьировало от 5,4 до 9,2 %, но в районе Анапы отмечена чрезвычайно высокая для этих лет жирность — 15,8 % [Бугаев и др., 2018].

Межгодовая изменчивость жирности. Если в период зимнего нереста жирность шпрота ежегодно снижается до минимального уровня (не более 2–4 %), то величина запасаемых резервных липидов в период весенне-летнего нагула в разные годы может варьировать в широких пределах. Поэтому уровень накопленных энергетических (жировых) запасов к завершению нагула (показатель жирности) представляет собой наиболее информативный интегральный индикатор обеспеченности пищей пелагических рыб [Lloret, Shulman, Love, 2014]. Уже первые обобщения данных многолетнего мониторинга динамики жирности черноморского шпрота, проведённого с 1960 по 1992 г., выявили значительную межгодовую изменчивость этого показателя [Шульман и др., 1994] и указывали на то, что кормовая база шпрота в Чёрном море подвержена значительным колебаниям, которые обусловлены изменчивостью климата и гидрологического режима, общей биологической продуктивности водоёма, а также антропогенного воздействия на черноморскую экосистему [Shulman et al., 2005]. Среднепопуляционная жирность шпрота по завершении нагула изменялась в разные годы в диапазоне от 8 до 15–16 %. При этом отчётливо прослеживается тенденция падения показателя жирности с уровня 12–13 % до менее 9 % в 1965–1972 гг., затем — возрастание до максимальных величин 14–15 % в начале 1980-х гг. и последующие колебания относительно среднемноголетнего значения, а после очередного возрастания в начале 1990-х — неуклонное снижение до уровня менее 8 % в 2009 г. [Шульман и др., 2007; Никольский и др., 2011]. Как показали последующие исследования, наметившееся к концу 1990-х годов снижение показателя жирности шпрота затянулось до 2012–2018 гг. И только в 2021–2024 гг. наметилась тенденция его возрастания; в 2023 г. он впервые за последние десятилетия превысил среднемноголетний уровень — более 11 %. Очевидно, что заметное улучшение обеспеченности пищей черноморского шпрота связано с наблюдаемой стабилизацией планктонного сообщества и увеличением биомассы кормового зоопланктона в последнее десятилетие после кризиса 1990-х годов [Загородняя и др., 2023]. Однако в целом показатель жирности шпрота, за исключением 2023 г., оставался ниже среднемноголетней величины. В таблице 2 представлены сравнительные характеристики динамики жирности шпрота на протяжении годового цикла в текущем столетии в сравнении с прошлым. С учётом существенной региональной изменчивости жирности шпрота, для этой таблицы из массива данных мониторинга были отобраны материалы только по уловам из акватории, прилегающей к западному и южному берегам Крыма.

Таблица 2

Количество определений (n), медианное значение (М) и размах изменчивости жирности (% сырой массы) черноморского шпрота по месяцам за периоды наблюдений 1960–2000 и 2001–2024 гг. и вероятность отсутствия различий по критерию Манна — Уитни (Р)

Месяцы	1960–2000 гг.			2001–2024 гг.			Р
	п	М	размах	п	М	размах	
Январь	17	2,48	1,2–3,1	46	3,10	2,6–3,6	0,010
Февраль	58	2,30	2,0–4,3	75	2,60	2,2–3,3	0,978
Март	43	4,70	3,4–6,5	149	3,90	3,1–4,6	0,002
Апрель	61	6,50	5,7–7,2	262	4,90	3,8–5,9	< 0,001
Май	216	9,40	8,3–11,4	237	6,50	5,0–7,9	< 0,001
Июнь	122	11,15	9,8–12,7	288	7,00	5,7–9,1	< 0,001
Июль	204	12,58	10,4–14,0	499	8,20	6,5–9,9	< 0,001
Август	49	11,60	9,8–12,7	437	7,40	6,1–9,1	< 0,001
Сентябрь	100	11,87	10,7–13,1	165	7,00	5,8–8,2	< 0,001
Октябрь	46	7,35	6,8–8,8	78	7,30	6,2–8,1	0,131
Ноябрь	27	7,10	5,7–8,3	38	6,30	5,6–7,0	0,047
Декабрь	–	–	–	33	4,30	3,7–4,8	–
Всего:	943			2307			

Характер сезонной динамики жиронакопления шпрота в последние годы изменился. Наряду со снижением общего уровня накопленных липидов ранее явно выраженный летний максимум, более чем в 5 раз превосходящий зимний минимум, теперь сменился менее определённым куполом (с мая по ноябрь), разница между зимним минимумом и летним максимумом сократилась до 3 раз, что указывает на ухудшение условий питания шпрота у берегов Крыма (рис. 2). Зачастую летний максимум стал смещаться на более поздние сроки: возрастание жирности нередко затягивается до сентября, это также отмечали и другие исследователи [Бугаев и др., 2018].

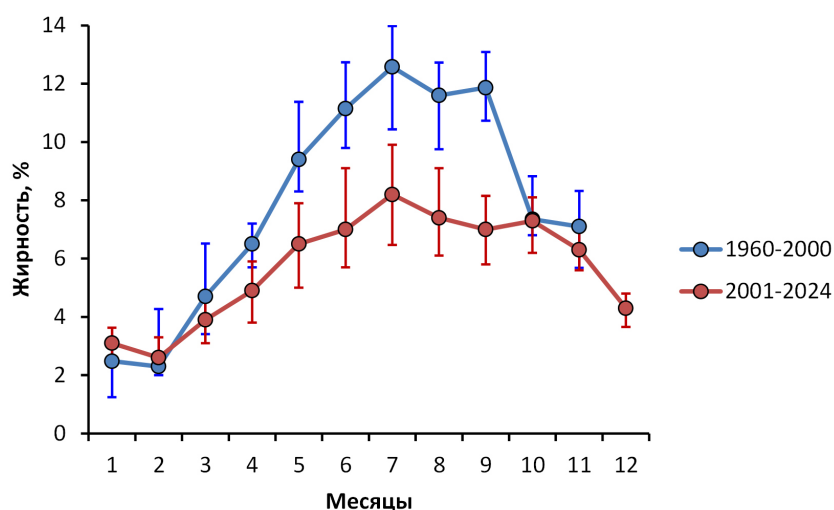


Рис. 2. Изменчивость жирности (% сырой массы) черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* у побережья Крыма по месяцам, по данным 1960–2000 и 2001–2024 гг. Кружками указаны медианные значения, вертикальными отрезками — интерквартильный размах (25-й и 75-й перцентили)

Уменьшение жирности шпрота в последние десятилетия отчасти связано с изменением размерно-возрастной структуры популяции, которое проявлялось в последовательном сокращении размерного диапазона рыб в промысловых уловах, смещении модальных размерных классов в сторону уменьшения, увеличении доли младших возрастных групп и исчезновении рыб старших возрастов [Шляхов, Шляхова, 2011; Дахно, Перевалов, 2013; Зуев и др., 2013; Зуев, 2019]. По нашим наблюдениям, также отмечается существенное изменение размерного состава шпрота из промысловых уловов у берегов Крыма (рис. 3). По обобщённым данным многолетнего мониторинга, в период 1960–2000 гг. мода размерного распределения рыб в уловах приходилась на размерный класс 9–10 см при средней длине 9,04 см, за период 2001–2024 гг. мода сместилась в диапазон 7–8 см, а средняя длина рыб в уловах составила 7,44 см.

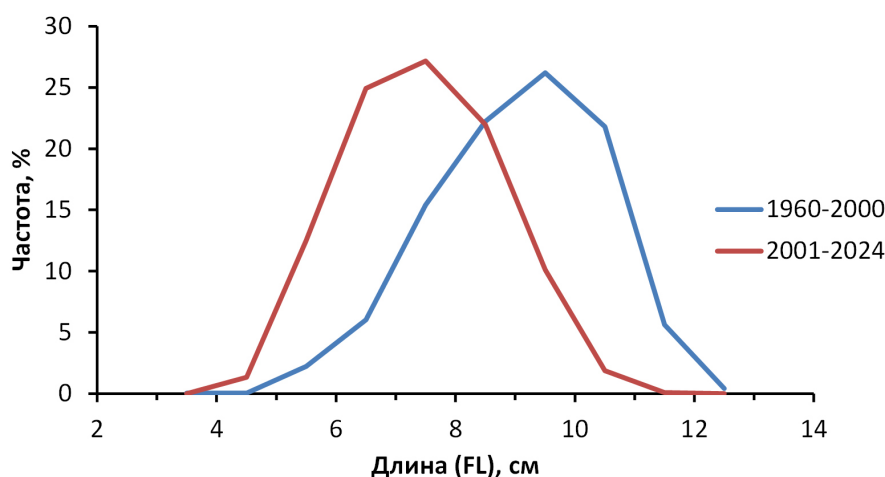


Рис. 3. Изменение размерного состава уловов шпрота в последние десятилетия: 1 — по данным 2001–2024 гг.; 2 — по данным 1960–2000 гг.

Кроме омоложения популяции в результате изменений возрастного состава, отмечается уменьшение средней длины и массы одновозрастных рыб, снижение показателей роста, что связывают с повышением температуры моря, которое негативно отразилось на развитии холодноводного шпрота [Перевалов, Мартынюк, Лутынская, 2020; Mel'nikova, Melnikov, 2024]. Интенсивное глобальное потепление климата во второй половине XX века оказало влияние на температуру воды прибрежной зоны Чёрного моря [Репетин, 2012]. Начало XXI столетия характеризуется значительным увеличением среднегодовой температуры поверхности Чёрного моря, по сравнению со средней многолетней, за период мониторинга жирности шпрота [Никольский и др., 2007]. И именно на эти годы приходится ухудшение обеспеченности шпрота пищей. Влияние климатического фактора на шпрота может быть разнонаправленным. С одной стороны, суровые, холодные зимы сопряжены с более интенсивной циркуляцией водных масс, что положительно сказывается на продукции фитопланктона с последующим развитием компонентов кормовой базы шпрота — холодноводных копепод, но отрицательно сказывается на выживании икры и личинок рыб; с другой — мягкие зимы с большим количеством атмосферных осадков благоприятно сказываются на выживании черноморского шпрота ранних стадий развития и появлении урожайных поколений [Старушенко, 1965; Зуев и др., 2004], то есть увеличении количества потребителей мезопланктона. Следствием этого и может являться наблюдаемое нами в последние годы ухудшение обеспеченности пищей шпрота при изменении теплового режима Чёрного моря в сторону аномально высоких температур.

Успешность нагула шпрота определяется не только количеством, но и качественным составом корма. Пищей для шпрота служат прежде всего копеподы холодноводного комплекса — калянус *Calanus euxinus* и псевдокалянус *Pseudocalanus elongatus*, а также эвритермные планктёры — акарции *Acartia spp.* и другие Copepoda, Cladocera и меропланктон [Чаянова, 1958; Сиротенко, Сороколит, 1979; Глущенко, Чашин, 2008; Глущенко, 2011]. Ухудшение состояния популяции черноморского шпрота у берегов Крыма в последние десятилетия обусловлено низким содержанием в пище липидов вследствие изменения качественного состава потребляемого мезопланктона: уменьшением доли высококалорийных крупных холодноводных калянусов по сравнению с мелкими эвритермными и тепловодными планктонными организмами [Глущенко, Сороколит, 2009; Юнева и др., 2016].

Выводы

Выполнен анализ изменения жирности черноморского шпрота на протяжении годового цикла по данным многолетнего мониторинга. Установлено, что характер сезонной динамики жиронакопления шпрота в последние десятилетия изменился (снижение уровня запасаемых резервных липидов, отсутствие ярко выраженного летнего максимума). Приведены показатели, указывающие на ухудшение условий питания шпрота у берегов Крыма.

Благодарности. Автор считает своим долгом выразить искреннюю признательность сотрудникам, внесшим основной вклад в создание массива данных по мониторингу жирности черноморского шпрота, начатого Г. Е. Шульманом в 1960 г. В разное время это были И. С. Доброволов (Институт рыбных ресурсов, Варна), Г. С. Юрьев, обобщивший материалы коллектива исследователей АзЧерНИРО, сотрудники ИнБЮМ К. К. Яковлева, Л. В. Ракицкая, В. Я. Щепкин, Г. С. Минюк, Е. В. Ивлева, А. М. Щепкина, Т. В. Юнева, собиравшие материал в морских экспедициях и выполнявшие определение жирности рыб.

Список литературы

1. Асланова Н. Е. Шпрот Чёрного моря // Труды / Всесоюз. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. — Москва : Пищепромиздат, 1954. — Т. 28. — С. 75–101.
2. Бугаев Л. А., Войкина А. В., Цема Н. И., Ружинская Л. П., Сергеева С. Г., Цыбульская М. А. Исследование физиологического состояния шпрота по показателям накопления резервных веществ летом 2017 г. // Актуальные вопросы рыболовства, рыбоводства (аквакультуры) и экологического мониторинга водных экосистем : материалы междунар. науч.-практ. конф., Ростов-на-Дону, 11–12 дек. 2018 г. / редкол.: Богачев А. Н. [и др.]. — Ростов-на-Дону : АзНИИРХ, 2018. — С. 106–109.
3. Бушнев С. Г. Истощение кормовой базы как фактор, лимитирующий численность черноморских дельфинов // Экологическая безопасность прибрежных и шельфовых зон и комплексное использование ресурсов шельфа : сб. науч. тр. / НАН Украины, Мор. гидрофиз. ин-т. — Севастополь : ЭКОСИ – Гидрофизика, 2000. — С. 437–452.
4. Гапшико А. И., Мальшиев В. И. Оценка суточных рационов шпрота в естественных условиях в период нереста и нагула // Биологические ресурсы Чёрного моря : сб. науч. тр. / Всесоюз. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии ; отв. ред. В. А. Шляхов. — Москва : ВНИРО, 1990. — С. 39–45.
5. Гиригосов В. Е., Зуев Г. В., Пенетин Л. Н. Изменчивость репродуктивного потенциала черноморского шпрота (*Sprattus sprattus phalericus*) в связи с температурными условиями среды // Морской экологический журнал. — 2006. — Т. 5, № 4. — С. 5–22. — <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/879>

6. Глуценко Т. И. Питание и оценка рациона черноморского шпрота в 2009–2010 гг. // Труды Южного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии. – Керчь : ЮгНИРО, 2011. – Т. 49. – С. 34–39.
7. Глуценко Т. И., Сороколит Л. К. Многолетняя динамика питания черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) // Труды Южного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии. – Керчь : ЮгНИРО, 2009. – Т. 47. – С. 94–98.
8. Глуценко Т. И., Сороколит Л. К., Незода С. А. Условия нагула черноморского шпрота в основных районах летнего промысла в современный период // Рыбное хозяйство Украины. – 2005. – № 3/4. – С. 6–8.
9. Глуценко Т. И., Чащин А. К. Особенности питания черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) (Pisces: Clupeidae) и формирование его нагульных скоплений // Морской экологический журнал. – 2008. – Т. 7, № 3. – С. 5–14. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/969>
10. Голенченко А. П. Шпрот в Чёрном море // Рыбное хозяйство. – 1940. – № 6. – С. 14–16.
11. Гусар А. Г., Гетманцев В. А. Черноморский шпрот (распределение, поведение, биологические основы светолова). – Москва : ИЭМЭЖ АН СССР, 1985. – 229 с.
12. Дахно В. Д. Современное состояние стада черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso), обитающего в территориальном море Российской Федерации // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна : сб. науч. тр. (2010-2011 гг.) / Федер. агентство по рыболовству, Азов. НИИ рыб. хоз-ва. – Ростов-на-Дону : АзНИИРХ, 2012. – С. 88–101.
13. Дахно В. Д., Перевалов О. А. Современное состояние стада черноморского шпрота, обитающего в российской части Чёрного моря // Вопросы рыболовства. – 2013. – Т. 14, № 4. – С. 644–650.
14. Доброволов И. С. Динамика на химический состав, миогенови, хемоглобинови и изоэнзимни електрофоренични структури на сафрида, хамсията и шпрота по българското крайбрежие : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – София, 1975. – 39 с. (Болг.).
15. Долбиш В. С., Козюбра Л. П., Христоферсен Г. С. Технохимическая характеристика мерланга и кильки Чёрного моря // Рыбное хозяйство. – 1980. – № 11. – С. 67–70.
16. Загородняя Ю. А., Драпун И. Е., Галаговец Е. А., Гарбазей О. А., Губанов В. В., Кудякова А. С., Литвинюк Д. А., Попова Е. В. Сезонные изменения численности, биомассы и видового разнообразия зоопланктона в открытом море у берегов Крыма (Чёрное и Азовское моря) // Океанология. – 2023. – Т. 63, № 2. – С. 255–265. – <https://doi.org/10.31857/S0030157423010173>
17. Зуев Г. В. Современное состояние репродуктивного потенциала черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso, 1826) (Pisces: Clupeidae) в Крымском регионе и условия его формирования // Морской биологический журнал. – 2019. – Т. 4, № 4. – С. 3–14. – <https://doi.org/10.21072/mbj.2019.04.4.01>
18. Зуев Г. В., Бондарев В. А., Завьялов А. В., Самотой Ю. В. Многолетняя динамика промысла и возрастной структуры черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) (Pisces, Clupeidae) в водах Украины (Крымский регион) // Морской экологический журнал. – 2013. – Т. 12, № 3. – С. 39–47. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1294>
19. Зуев Г. В., Репетин Л. Н., Гуцал Д. К., Мельникова Е. Б., Пустоварова Н. И. Влияние температуры воды на выживание молоди и формирование промыслового запаса черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) (Pisces: Clupeidae) // Морской экологический журнал. – 2004. – Т. 3, № 2. – С. 45–53. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/746>
20. Кейтс М. Техника липидологии. Выделение, анализ и идентификация липидов. – Москва : Мир, 1975. – 322 с.
21. Лав Р. М. Химическая биология рыб. – Москва : Пищ. пром-сть, 1976. – 350 с.

22. Лазаревский А. А. Технохимический контроль в рыбообрабатывающей промышленности. – Москва : Пищепромиздат, 1955. – 519 с.
23. Липская Н. Я. Суточный и сезонный ход питания черноморского шпрота (*Sprattus sprattus phalericus* (Risso)) // Труды Севастопольской биологической станции / АН УССР, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. – Киев : Наук. думка, 1960. – Т. 13. – С. 190–203. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5471>
24. Лисовская В. И. Динамика индивидуальных колебаний жирности мышц планктоноядных рыб Чёрного моря // Гидробиологический журнал. – 1968. – Т. 4, № 5. – С. 62–67. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/14018>
25. Лисовская В. И. Жировой запас и некоторые показатели жира у планктоноядных рыб северо-западной части Чёрного моря // Обмен веществ и биохимия рыб : сб. ст. / отв. ред. Г. С. Карзинкин. – Москва : Наука, 1967. – С. 121–124.
26. Миндер Л. П. Технологическая характеристика некоторых рыб Чёрного моря // Труды / Азово-Черномор. НИИ мор. рыб. хоз-ва и океанографии. – Москва : Пищепромиздат, 1955. – Вып. 16. – С. 401–416.
27. Минюк Г. С. Зависимость между жирностью и возрастом черноморского шпрота // Экология моря / НАН Украины, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. – Киев : Наук. думка, 1991. – Вып. 37. – С. 76–79. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/4008>
28. Минюк Г. С., Шульман Г. Е., Щепкин В. Я., Юнева Т. В. Черноморский шпрот (связь динамики липидов с биологией и промыслом). – Севастополь : ЭКОСИ – Гидрофизика, 1997. – 138 с.
29. Никольский В. Н., Шульман Г. Е., Юнева Т. В., Щепкина А. М., Ивлева Е. В., Бат Л., Кидейш А. О современном состоянии обеспеченности пищей черноморского шпрота // Доповіді НАН України. – 2007. – № 5. – С. 194–198.
30. Никольский В. Н., Щепкина А. М., Юнева Т. В., Шульман Г. Е. Межгодовая изменчивость содержания липидов у шпрота и хамсы как показателя обеспеченности пищей мелких пелагических рыб Чёрного моря // Промысловые биоресурсы Чёрного и Азовского морей / под ред. В. Н. Еремеева [и др.]. – Севастополь : ЭКОСИ – Гидрофизика, 2011. – С. 293–303.
31. Перевалов О. А., Мартынюк М. Л., Лутынская Л. А. Современное состояние популяции черноморского шпрота (*Sprattus sprattus phalericus*) в период нагула в условиях повышения температуры воды // Биологическое разнообразие: изучение, сохранение, восстановление, рациональное использование : материалы II Междунар. науч.-практ. конф., Керчь, 27–30 мая 2020 г. / Керчен. гос. мор. технол. ун-т [и др.]. – Симферополь : АРИАЛ, 2020. – С. 397–405.
32. Петров К. П. Черноморский шпрот и перспективы его технологии // Рыбное хозяйство. – 1949. – № 4. – С. 22–25.
33. Репетин Л. Н. Пространственная и временная изменчивость температурного режима прибрежной зоны Чёрного моря // Экологическая безопасность прибрежных и шельфовых зон и комплексное использование ресурсов шельфа : сб. науч. тр. / НАН Украины, Мор. гидрофиз. ин-т. – Севастополь : ЭКОСИ – Гидрофизика, 2012. – Вып. 26, ч. 1. – С. 99–116. – EDN: VUYXHN
34. Световидов А. Н. Рыбы Чёрного моря. – Москва : Наука, 1964. – 551 с.
35. Сидоров В. С. Экологическая биохимия рыб. Липиды. – Ленинград : Наука, 1983. – 240 с.
36. Сиротенко М. Д., Сороколит Л. К. Сезонные изменения в питании шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) Чёрного моря // Вопросы ихтиологии. – 1979. – Т. 19, № 5. – С. 813–828.
37. Старушенко Л. И. О возрастном составе промыслового стада черноморского шпрота и причинах колебаний его численности // Рыбное хозяйство. – 1965. – № 5. – С. 18–21.
38. Чаянова Л. А. Питание черноморского шпрота // Труды / Всесоюз. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. – Москва : Пищепромиздат, 1958. – Т. 36. – С. 106–127.

39. Шатуновский М. И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. – Москва : Наука, 1980. – 283 с.
40. Шляхов В. А., Негода С. А., Пятинский М. М., Шляхова О. В. Оценка состояния запасов хамсы и шпрота в российских водах Чёрного моря в 2022–2023 гг. // Труды АзНИИРХ. – Ростов-на-Дону : АзНИИРХ, 2023. – Т. 4. – С. 9–27.
41. Шляхов В. А., Шляхова О. В. Динамика структуры траловых уловов шпрота на украинском шельфе Чёрного моря и воздействие на нее природных факторов и рыболовства // Труды Южного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии. – Керчь : ЮгНИРО, 2011. – Т. 49. – С. 12–33.
42. Шульман Г. Е. Динамика содержания жира в теле рыб // Успехи современной биологии. – 1960. – Т. 49, № 2. – С. 225–239. – <https://repository.marine-research.ru/handle/123456789/12275>
43. Шульман Г. Е. Соотношение между содержанием жира и воды в теле рыб и методика вычисления жирности в полевых условиях // Труды / Азово-Черномор. НИИ мор. рыб. хоз-ва и океанографии. – Москва : Пищепромиздат, 1961. – Вып. 19. – С. 36–44. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/12786>
44. Шульман Г. Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. – Москва : Пищ. пром-сть, 1972. – 368 с. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/7526>
45. Шульман Г. Е., Никольский В. Н., Юнева Т. В., Щепкина А. М., Бат Л., Кидейш А. Е. Воздействие глобальных климатических и региональных факторов на мелких пелагических рыб Чёрного моря // Морской экологический журнал. – 2007. – Т. 6, № 4. – С. 18–30. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/927>
46. Шульман Г. Е., Чащин А. К., Минюк Г. С., Щепкин В. Я., Никольский В. Н., Доброволов И. С., Доброволова С. Г., Жигуненко А. С. Многолетний мониторинг состояния черноморского шпрота // Доклады Академии наук. – 1994. – Т. 335, № 1. – С. 124–126. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/10898>
47. Шульман Г. Е., Щепкин В. Я., Минюк Г. С. Определение содержания жира и липидов у черноморского шпрота // Рыбное хозяйство. – 1989. – № 12. – С. 86–87. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/12303>
48. Шульман Г. Е., Урденко С. Ю. Продуктивность рыб Чёрного моря / отв. ред. В. Н. Грезе. – Киев : Наук. думка, 1989. – 188 с. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/8619>
49. Юнева Т. В., Забелинский С. А., Дацык Н. А., Щепкина А. М., Никольский В. Н., Шульман Г. Е. Влияние качественного состава пищи на содержание липидов и незаменимых жирных кислот в теле черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Clupeidae) // Вопросы ихтиологии. – 2016. – Т. 56, № 3. – С. 304–313. – <https://doi.org/10.7868/S0042875216030218>
50. Юрьев Г. С. Биология, оценка запасов и перспективы промысла черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) : дис. ... канд. биол. наук. – Керчь, 1978. – 134 с.
51. Blaxter J. H. S., Hunter J. R. The biology of the clupeoid fishes // Advances in Marine Biology. – 1982. – Vol. 20. – P. 1–223. – [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(08\)60140-6](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)60140-6)
52. Butu A. Seasonal variability of the lipid content in the meat of the main commercial small-sized marine fish caught at the Romanian Black Sea coast in 1992–1994 // Cercetări Marine. – 1995. – Vol. 25, no. 27/28. – P. 307–311.
53. Folch J., Lees M., Sloani Stanley G. H. A simple method for the isolation and purification of total lipid from animal tissues // Journal of Biological Chemistry. – 1957. – Vol. 226, iss. 1. – P. 497–509. – [https://doi.org/10.1016/S0021-9258\(18\)64849-5](https://doi.org/10.1016/S0021-9258(18)64849-5)
54. Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. – 2001. – Vol. 4, iss. 1. – Art. 4. – https://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm

55. Iles T. D., Wood R. J. The fat/water relationship in North Sea herring (*Clupea harengus*) and its possible significance // Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom. – 1965. – Vol. 45, iss. 2. – P. 353–366. – <https://doi.org/10.1017/S0025315400054886>
56. Lloret J., Shulman G., Love M. R. Condition and Health Indicators of Exploited Marine Fishes. – Chichester : Willey Blackwell, 2014. – 247 p. – <https://doi.org/10.1002/9781118752777>
57. Mel'nikova E. B., Melnikov A. V. Influence of sea surface temperature changes on the development of sprat (*Sprattus sprattus phalericus* (Risso)) (Pisces: Clupeidae) living on the southwestern shelf of Crimea // Inland Water Biology. – 2024. – Vol. 17, iss. 3. – P. 457–465. – <https://doi.org/10.1134/S1995082924700093>
58. Past : version 4.17 // Natural History Museum / Univ. of Oslo. – [202?]. – <https://www.nhm.uio.no/english/research/resources/past> (accessed: 10.09.2024).
59. Shulman G. E., Nikolsky V. N., Yuneva T. V., Minyuk G. S., Shchepkin V. Ya., Shchepkina A. M., Ivleva E. V., Yunev O. A., Dobrovolov I. S., Bingel F., Kideys A. E. Fat content of Black Sea sprat as an indicator of fish and ecosystem condition // Marine Ecology Progress Series. – 2005. – Vol. 293. – P. 201–212. – <https://doi.org/10.3354/meps293201>
60. Shulman G. E., Nikolsky V. N., Yuneva T. V., Shchepkina A. M., Bat L., Kideys A. Significance of physiological and biochemical approaches for Black Sea fishery investigations // International Journal of Natural and Engineering Sciences. – 2008. – Vol. 2, no. 1. – P. 107–112.

**SEASONAL DYNAMICS OF FAT CONTENT IN BLACK SEA SPRAT,
SPRATTUS SPRATTUS PHALERICUS (RISSO, 1827)
(BASED ON LONG-TERM MONITORING DATA)**

Nikolsky V. N.

*A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation,
e-mail: vnikols@ibss.su*

Abstract: The variability of the fat content in Black Sea sprat throughout the annual cycle were analyzed basing on long-term monitoring data (1960–2024). The minimum fat content in sprat (2.0–3.8 % of wet body weight) occurred in January — February, and the maximum (7.8–13.3 %) reached in June — July. The level of energy (fat) reserves accumulated by sprat to the end of feeding period in summer varies widely, depending on the fish age and feeding conditions. A statistically significant linear relationship between fat content in sprat and its size has been established: the fat content of small fish (with 5–6 cm length) is usually no more than 6–9 % but in the largest fish (over 10 cm long) it exceeds 12–15 %. In recent decades, there has been a significant decrease in the size composition and fat content of sprat from commercial catches, which indicates a deterioration in the feeding conditions of sprats off the coast of Crimea.

Keywords: the Black Sea, sprat *Sprattus sprattus phalericus*, reserve lipids, seasonal variability

Сведения об авторе

Никольский Виктор Николаевич	научный сотрудник, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова, 2, Севастополь, 299011, Российская Федерация, vnikols@ibss.su .
------------------------------------	--

*Поступила в редакцию 04.02.2025 г.
Принята к публикации 12.02.2025 г.*