



УДК 597.553.1:577.73(262.5)

Г. В. Зуев¹, докт. биол. наук, зав. отд., Д. К. Гуцал², нач. отд. ихтиологии, К. Г. Горалевич² старш. ихтиолог,
В. А. Бондарев¹, вед. инж., Ю. Л. Мурзин¹, вед. инж., Ю. В. Новосёлова¹, вед. инж.

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

²Восточно-Черноморское управление Рыбоохраны, Севастополь, Украина

ВНУТРИВИДОВАЯ МОРФО-ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ И БИОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ АЗОВО-ЧЕРНОМОРСКОЙ ХАМСЫ *ENGRAULIS ENCRASICOLUS* (PISCES: ENGRAULIDAE), ЗИМУЮЩЕЙ У ПОБЕРЕЖЬЯ КРЫМА

На основе изучения изменчивости ряда морфо-экологических (строение и величина индекса отолитов, сезонная динамика численности и миграционное поведение) и биологических (размерно-возрастная и половая структура) показателей хамсы, зимовавшей у юго-западного побережья Крыма (район Севастополя – Балаклавы) в ноябре 2009 – марте 2010 гг., установлена её внутривидовая неоднородность. В соответствии с общим строением и величиной индекса отолитов выделены две статистически достоверно различающиеся ($P < 0.05$) формы. Особенности сезонной динамики численности и миграционного поведения этих форм дают основание предварительно идентифицировать их как представителей черноморской популяции и северо-западной прибрежной. Изучена динамика зимнего промысла хамсы, установлен внутривидовой состав и возрастная структура уловов.

Ключевые слова: хамса, отолиты, внутривидовая неоднородность, промысел, Чёрное море

Знание внутривидовой структуры черноморско-азовской хамсы, образующей зимовальные скопления на юго-западном и южном шельфе Крымского п-ова, представляет не только исключительно научный интерес, но является крайне важным фактором для организации рационального режима её промысла в условиях раздельного квотирования разных внутривидовых форм.

Относительно внутривидовой принадлежности зимующей у крымского побережья хамсы единого мнения нет [2, 3, 10, 14]. Согласно результатам последних исследований [4, 5], полученных на основе морфометрических (индекс отолитов l/d) и экологических (календарные сроки и места подхода к побережью осенью) данных, зимовавшая в период 1999 – 2008 гг. хамса была представлена черноморской формой и формой, морфологически близкой к азовской, но отличающейся от последней экологически. При этом количествен-

ные соотношения между ними изменялись год от года.

Данная работа является дальнейшим развитием наших исследований внутривидовой дифференциации азово-черноморской хамсы в северо-западной части Черного моря (юго-западный и западный шельф Крымского п-ова) на основе изучения изменчивости её эколого-морфологических и биологических характеристик, с целью выделения локальных форм и идентификации их популяционной принадлежности.

Материал и методы. Материалом для исследования служила хамса из траловых уловов промысловых судов, зимовавшая у юго-западного побережья Крыма (район м. Лукулл) в ноябре 2009 – апреле 2010 гг. Общее количество исследованных особей 5781 экз. Биологическому анализу подвергнуто 1200 экз. Для определения возраста и создания размерно-возрастного ключа использовано 796 экз.

Возраст рыб определяли по отолидам, согласно методикам [9, 16]. Во всех расчётах приводится стандартная длина (SL). Для изучения внутривидовой неоднородности хамсы использовали метод вероятностной бумаги [17, 18] и строение отолидов, включая их общую форму (конфигурацию), форму и степень развития рострума, характер вырезки между рострумом и ангиострумом, изрезанность вентрального края [1], величину индекса отолидов (отношение длины отолида к его ширине l/d) [12]. Изучено строение и выполнены измерения 879 экз. отолидов от рыб со стандартной длиной ≥ 7.5 см. Отолиды измеряли с помощью окуляр-микрометра под бинокулярным микроскопом МБС-9 в проходящем свете при увеличении 8x2.

Результаты и обсуждение. В 2009 г. у юго-западного побережья Крыма (р-н мыса Лукулл) хамса появилась в первой декаде ноября. Её размерный ряд был представлен особями длиной 5.8 – 11.6 см. Доминирующее положение (77.5 % численности) занимала размерная группа 8.5 – 10 см, около половины которой составляли экземпляры длиной от 9.0 до 10.0 см. Доля молоди (менее 7.5 см) не превышала 7.2 %, средняя длина хамсы 9.19 см. Вариационная кривая численности одновершинная, по форме близкая к осесимметричной (рис. 1, А). В декабре размерный состав оставался без видимого изменения, крайние значения длины особей варьировали от 5.5 до 12.5 см. В то же время произошли вполне определенные изменения в размерной структуре. Доминирующая размерная группа, оставаясь по-прежнему весьма многочисленной (50.8 %), была представлена особями длиной 8.0 – 9.0 см, в результате чего вариационная кривая численности, оставаясь одновершинной, приняла асимметричную форму (рис. 1, Б). Доля молоди ничтожно мала – всего 2.5 %. Средняя длина хамсы снизилась до 9.00 см. В январе произошло резкое изменение размерной структуры. В результате значительного увеличения количества мелких особей вариационная кривая из одновершинной превратилась в двух-

вершинную (рис. 1, В). Особи длиной 4.0 – 7.5 см (мода 5.5 – 6.0 см) составили 54.5 % общей численности, то есть их доля выросла более чем в 7.5 раз. В то же время относительная численность доминирующей в ноябре и декабре размерной группы, представленной особями длиной 8.0 – 9.0 см, составила лишь 26.7 %, то есть сократилась вдвое по сравнению с декабрем и почти втрое по сравнению с ноябрем. Средняя длина хамсы уменьшилась до 7.23 см. В феврале – марте относительное количество мелкой хамсы ещё более возросло, благодаря чему двухвершинная кривая фактически превратилась в одновершинную с модальным размерным классом 5.5 – 6.0 см, относительная численность которого составила около 40 % (рис. 1, Г). Всего же доля мелкой хамсы (< 7.5 см) достигла 84 % общей численности. Столь резкое увеличение её количества было обусловлено тем обстоятельством, что во второй половине марта крупная хамса переместилась из района м. Лукулл вдоль западного побережья Крыма в Каламитский залив, где её скопления продолжали наблюдаться вблизи м. Евпаторийский. Средняя длина хамсы составила 6.27 см. В апреле хамса полностью исчезла из траловых уловов на шельфе Крыма, лишь очень незначительная часть оставалась в прибрежной акватории, где эпизодически встречалась в ставных орудиях лова. Основу её численности составляли мелкие особи, среди которых доминировала размерная группа 5.5 – 6.5 см, составлявшая почти 2/3 общей численности. Всего же доля мелкой хамсы (меньше 7.5 см) превышала 93.3 % (рис. 1, Д). Средняя длина составляла 6.34 см. Таким образом, в период зимовки средняя длина хамсы снизилась почти в 1.5 раза.

Возрастной состав хамсы был представлен четырьмя возрастными (годовыми) классами – сеголетками, двух-, трёх- и четырёхлетками – поколениями 2009, 2008, 2007 и 2006 гг. рождения, соответственно. В результате изучения индивидуального возраста особей был составлен размерно-возрастной ключ.

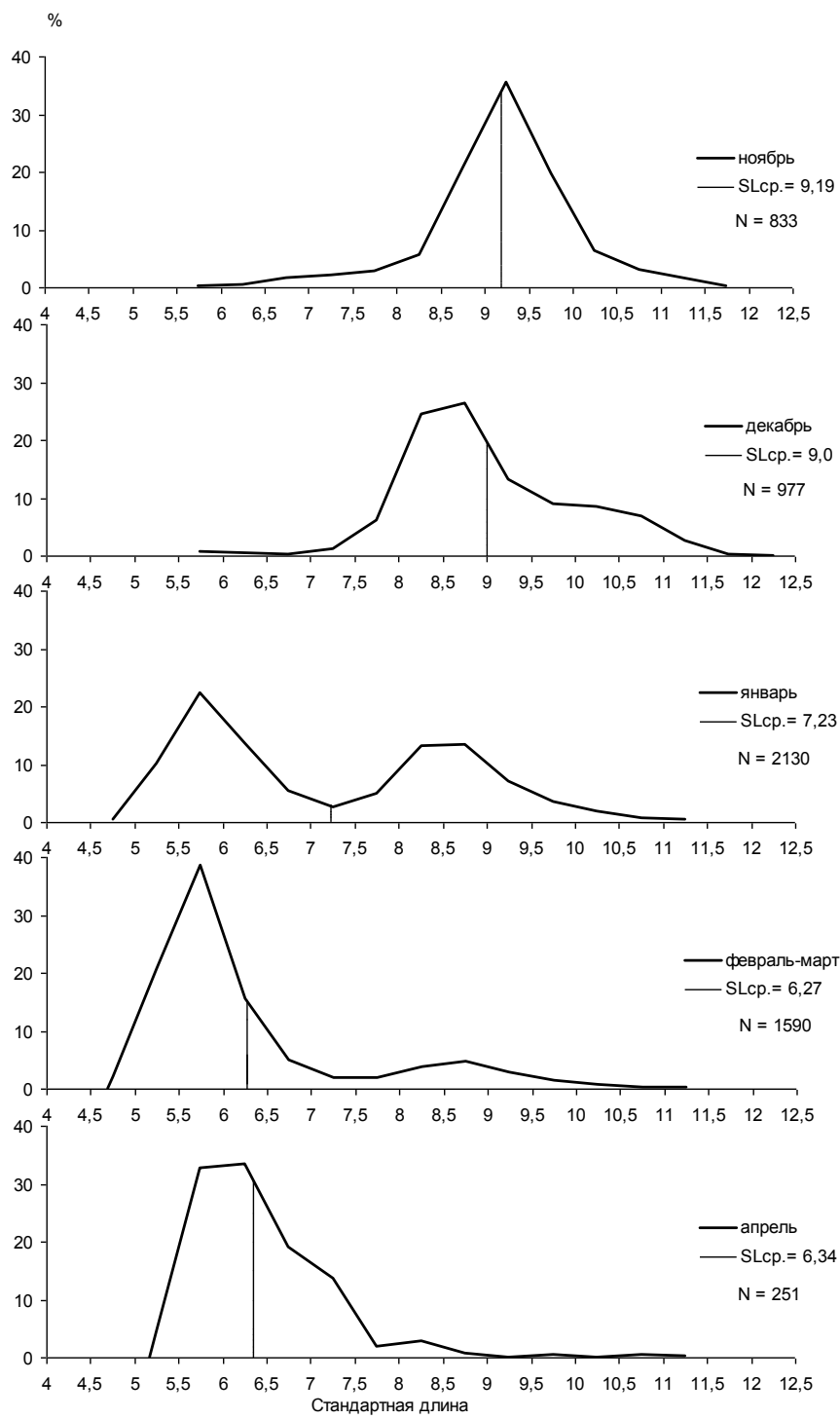


Рис .1 Динамика размерной структуры хамсы в осенне-зимний сезон в 2009/2010 гг.
Fig.1 Dynamics of size structure of anchovy in 2009/2010 winter

В основу его разработки положено условие нормального распределения по длине представителей одного поколения, т.е. одно-возрастных особей. Степень соответствия рас-

пределения эмпирических значений длины особей теоретически ожидаемому по нормальному закону оценивали с помощью критерия соответствия хи-квадрат (χ^2) [11]:

$$\chi^2 = \sum \frac{(O - E)^2}{E}$$

где O – фактически наблюдаемая длина тела; E – теоретически ожидаемая длина.

Для определения теоретически ожидаемых значений длины представителей каждого возрастного класса выполнены расчёты их средней арифметической величины (\bar{x}), среднего квадратического отклонения (σ) и теоретических частот вариационного ряда (p') с использованием следующих формул:

$$\bar{x} = \frac{\sum fx}{n}$$

где \bar{x} – средняя арифметическая; f - частота; n – число вариантов.

$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum fx^2 - \frac{(\sum fx)^2}{n}}{n}}$$

где σ – среднее квадратическое отклонение.

$$p' = \frac{n \cdot i}{\sigma} \cdot f(t)$$

где p' – теоретическая (ожидаемая) частота вариационного ряда; n – число вариантов; i – классовый интервал (в данном случае 0.5); $f(t)$ – значение функции нормального отклонения (ордината нормальной кривой), которая находится по табл. II [7].

Результаты сопоставления эмпирического распределения представителей разных возрастных классов хамсы по длине с теоретически ожидаемым по нормальному закону с помощью критерия χ^2 приведены в табл. 1.

Табл. 1 Сравнение фактического распределения представителей разных возрастных классов хамсы по длине с теоретически ожидаемым при нормальном распределении с помощью критерия соответствия χ^2 .

Table 1 Comparison of actual distribution of the different anchovy age classes on length with in theory expected at normal distribution by means of criterion χ^2

| В о з р а с т н ы е к л а с с ы | | | | | | | | | | | |
|--------------------------------------|---------------------|---------------------|--------------------------------------|---------------------|---------------------|--------------------------------------|---------------------|---------------------|--------------------------------------|---------------------|---------------------|
| сеголетки (0+) | | | двухлетки (1+) | | | трехлетки (2+) | | | четырёхлетки (3+) | | |
| Центр. значения размерн. классов, см | Факт. частоты, экз. | Теор. частоты, экз. | Центр. значения размерн. классов, см | Факт. частоты, экз. | Теор. частоты, экз. | Центр. значения размерн. классов, см | Факт. частоты, экз. | Теор. частоты, экз. | Центр. значения размерн. классов, см | Факт. частоты, экз. | Теор. частоты, экз. |
| 4.75 | 3 | 6.0 | 6.75 | 1 | 0.5 | 8.75 | 8 | 7 | 9.75 | 1 | 1.0 |
| 5.25 | 21 | 16.5 | 7.25 | 7 | 7.5 | 9.25 | 27 | 25 | 10.25 | 8 | 7.5 |
| 5.75 | 45 | 30.0 | 7.75 | 47 | 49.0 | 9.75 | 51 | 53 | 10.75 | 16 | 17.0 |
| 6.25 | 30 | 37.5 | 8.25 | 153 | 145.0 | 10.25 | 53 | 53 | 11.25 | 18 | 16.0 |
| 6.75 | 25 | 32.5 | 8.75 | 139 | 150.0 | 10.75 | 25 | 25 | 11.75 | 4 | 5.0 |
| 7.25 | 15 | 20.0 | 9.25 | 63 | 60.0 | 11.25 | 6 | 7 | 12.25 | 1 | 0.5 |
| 7.75 | 10 | 9.0 | 9.75 | 14 | 12.0 | - | - | - | - | - | - |
| 8.25 | 5 | 2.5 | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| $n = 154$ | | | $n = 424$ | | | $n = 170$ | | | $n = 48$ | | |
| $\bar{x} = 6.28$ | | | $\bar{x} = 8.54$ | | | $\bar{x} = 9.98$ | | | $\bar{x} = 10.97$ | | |
| $\sigma = 0.82$ | | | $\sigma = 0.52$ | | | $\sigma = 0.58$ | | | $\sigma = 0.49$ | | |
| $\chi^2 = 14.69$ | | | $\chi^2 = 1.80$ | | | $\chi^2 = 0.52$ | | | $\chi^2 = 0.38$ | | |
| $(d.f. = 4)$ | | | $(d.f. = 3)$ | | | $(d.f. = 3)$ | | | $(d.f. = 1)$ | | |
| $\chi^2_{0.05} = 9.49$ | | | $\chi^2_{0.05} = 7.81$ | | | $\chi^2_{0.05} = 7.81$ | | | $\chi^2_{0.05} = 3.84$ | | |

Как видно, распределение двух-, трёх- и четырёхлеток соответствует теоретически ожидаемому с вероятностью, превышающей 8

95%. Однако это не распространяется на сеголеток, что объективно связано с селективностью промысловых тралов, недолавливающих

самых мелких особей, с тем чтобы не подорвать воспроизводительную способность популяции. Размерно-возрастной ключ для хамсы

по выровненным по нормальному закону эмпирическим вариационным кривым приводится в табл. 2.

Табл. 2 Размерно-возрастной ключ хамсы по выровненным эмпирическим кривым по нормальному закону (n=796 экз.)

Table 2 The size-and-age-related key of anchovy on the equalized empiric curves on a normal law (n=796)

| Размерный класс, см | Возрастные классы, % | | | |
|---------------------|----------------------|------|------|-------|
| | 0+ | 1+ | 2+ | 3+ |
| 6.0 – 6.4 | 100 | - | - | - |
| 6.5 – 6.9 | 98.4 | 1.6 | - | - |
| 7.0 – 7.4 | 72.7 | 27.3 | - | - |
| 7.5 – 7.9 | 14.8 | 85.2 | - | - |
| 8.0 – 8.4 | 1.7 | 98.3 | - | - |
| 8.5 – 8.9 | - | 95.5 | 4.5 | - |
| 9.0 – 9.4 | - | 70.6 | 29.4 | - |
| 9.5 – 9.9 | - | 18.2 | 80.3 | 1.5 |
| 10.0 – 10.4 | - | - | 87.6 | 12.4 |
| 10.5 – 10.9 | - | - | 59.5 | 40.5 |
| 11.0 – 11.4 | - | - | 30.4 | 69.6 |
| 11.5 – 11.9 | - | - | - | 98.5 |
| 12.0 – 12.4 | - | - | - | 100.0 |

Возрастная структура хамсы и её динамика, восстановленная с помощью размерно-возрастного ключа, представлены в табл. 3. Как видно, с момента появления у побережья в начале ноября в составе популяции присутствовали все четыре возрастных класса, среди

которых явно преобладали двухлетки (поколение 2008 г.) – 57.0 % и трёхлетки (поколение 2007-го) – 35 %. Четырёхлетки и сеголетки были крайне малочисленными, их доля не достигала 10%. Средний возраст хамсы 1.88 года.

Табл.3 Размерно-возрастная и половая структура хамсы в осенне-зимний сезон 2009/2010 гг.

Table 3 Age, size and sexual structure of anchovy in the winter 2009/2010

| Месяц, год | Кол-во, экз. | Стандартная длина SL, см | Возрастные классы, % | | | | Ср. возраст, год | ♂/♀ |
|-------------|--------------|----------------------------------|----------------------|------|------|-----|------------------|----------------------------|
| | | | 0+ | 1+ | 2+ | 3+ | | |
| XI.2009 | 833 | $\frac{5.8 - 11.6^*}{9.19^{**}}$ | 4.2 | 57.0 | 35.0 | 3.8 | 1.88 | $\frac{1.37:1}{340^{***}}$ |
| XII.2009 | 977 | $\frac{5.5 - 12.5}{9.01}$ | 3.8 | 64.2 | 25.6 | 6.5 | 1.85 | $\frac{1.03:1}{379}$ |
| I.2010 | 2130 | $\frac{4.0 - 12.3}{7.23}$ | 52.1 | 38.4 | 8.6 | 0.9 | 1.08 | $\frac{0.83:1}{189}$ |
| II-III.2010 | 1590 | $\frac{4.5 - 11.4}{6.27}$ | 71.2 | 21.7 | 6.0 | 1.1 | 0.87 | $\frac{0.74:1}{202}$ |
| IV.2010 | 251 | $\frac{5.2 - 11.3}{6.34}$ | 92.6 | 6.6 | 0.5 | 0.3 | 0.58 | $\frac{0.92:1}{129}$ |

* - в числителе: min-max, ** - в знаменателе: среднее значение, *** - количество особей

В декабре возрастная структура оставалась практически неизменной. Суммарная доля двух- и трёхлеток составляла около 90 % общей численности, а средний возраст 1.85 года. Морський екологічний журнал, № 1, Т. X. 2011

Существенное изменение возрастной структуры произошло в январе. Оно явилось следствием резкого (более чем 10-кратного) увеличения доли сеголеток, которые заняли доминирующую

щее положение – 52.1%. В свою очередь, доля двух- и трёхлеток сократилась почти в 2 раза (с 92.0 – 89.8 до 47.0%). Соответственно, заметно снизился и средний возраст хамсы – до 1.08 года.

В последующие месяцы (февраль – апрель) доля сеголеток продолжала увеличиваться, достигнув в апреле 92.6 % общей численности, тогда как доли двух-, трёх- и четырёхлеток последовательно сокращались. Соответственно снижался и средний возраст хамсы, достигнув своего минимального значения – 0.58 года. К концу зимовки средний возраст хамсы снизился более чем в 2.5 раза.

Что касается половой структуры хамсы, то для начала зимовки (ноябрь) было характерно заметное преобладание самцов. Отношение самцов и самок составляло 1.37:1 (см. табл. 3). Однако в последующие месяцы величина данного соотношения закономерно изменялась в сторону снижения доли самцов, так что к концу зимовки (в марте) она составляла 0.74:1, демонстрируя тем самым численное преобладание самок. Подобный ход динамики соотношения полов свидетельствует о разных темпах убыли самцов и самок, а именно, о более высокой (почти в два раза) смертности мужских особей.

Итак, в период зимовки биологическая структура хамсы претерпела весьма заметные изменения, которые наиболее наглядно проявились в уменьшении средней длины (измельчании) и среднего возраста (омоложении) особей, а также сокращении доли самцов в результате их более высокой смертности по сравнению с самками. Аналогичная картина наблюдалась в осенне-зимний сезон 2007/2008 гг. [5].

Для изучения внутривидовой неоднородности хамсы в качестве диагностического (различительного) признака, вслед за Е. П. Сказкиной [12], принята величина индекса отолигов (отношение длины отолига к его ширине, l/d). При этом использовали отолиги рыб длиной не менее 7.5 см, у которых отношение

l/d сохраняется постоянным с вероятностью более 95% [5]. Согласно результатам 879 измерений отношения l/d , его крайние значения варьировали в пределах 1.81 – 2.58 (среднее 2.14). Кривая распределения двухвершинная, с модальными классами 2.00 – 2.05 и 2.15 – 2.20 (рис. 2). При условии нормального распределения признаков в биологически однородных совокупностях [13], подобная форма вариационной кривой предполагает смешанный характер данной совокупности, т.е. наличие в её составе разнородных элементов. Проверка данного распределения l/d с помощью метода вероятностной бумаги [17, 18] подтвердила это предположение. По её результатам выделены две соответствующие нормальному закону совокупности с показателями l/d , σ , n , равными 2.00; 0.09; 214 и 2.17; 0.11. 665, соответственно.

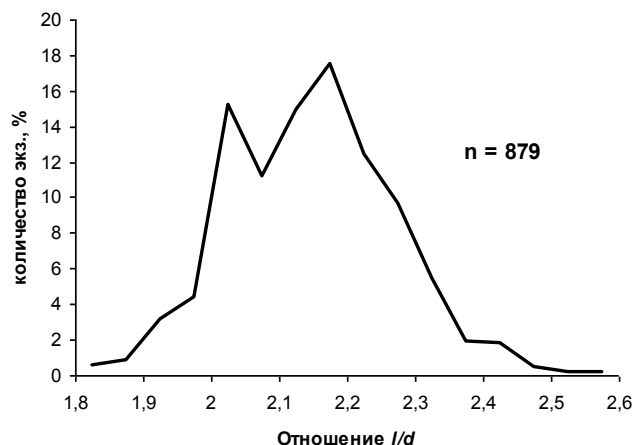


Рис. 2 Вариационная кривая индексов отолигов (отношение l/d) хамсы зимой 2009/2010 гг.
Fig. 2 Variation curve of indexes of anchovy otoliths (relation of l/d) in the winter of 2009/2010

Одновременно обнаружены заметные различия в морфологическом строении отолигов, включая их общую форму, строение рострума, характер вырезки между рострумом и антирострумом, изрезанность вентрального края. В соответствии с ними, выделены два типа отолигов, получившие условные названия «эллипсоидных» и «веретеновидных». К первому типу относятся утолщённые, относительно широкие, овальной формы отолиги со слабо

выраженным, тупо закругленным рострумом; вырезка между рострумом и антирострумом отсутствует; задний конец отолига тупой, на вентральной стороне тупые, довольно крупные зубцы. Значения l/d варьируют от 1.81 до 2.26 (рис. 3, А).

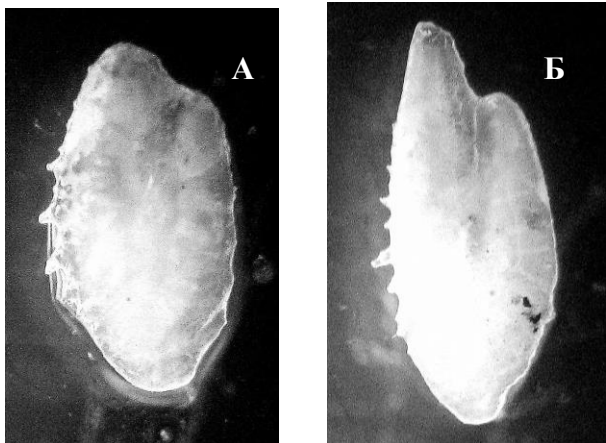


Рис. 3 Строение отолигов хамсы: А – «эллипсовидные», стандартная длина рыб SL = 9.2 см., l/d = 1.85; В – «веретеновидные», SL = 10.2 см., l/d = 2.40

Fig. 3 The anchovy otoliths. А – "ellipse form" otoliths, standard length of fish SL = 9.2 см., l/d = 1.85; В – "fusiform" otoliths, SL = 10.2 см., l/d = 2.40

Ко второму типу относятся более уплощённые, относительно узкие, удлинённой формы отолиги с длинным заострённым рострумом; вырезка между рострумом и антирострумом отчетливо выражена; задний конец отолига заострён, на вентральной стороне мелкие заострённые зубцы. Значения l/d варьируют от 1.96 до 2.58 (рис. 3, Б). В общей сложности почти 90 % исследованных особей были дифференцированы по данным признакам. Обращает на себя внимание, что по своей общей форме, а также величине отношения l/d отолиги первого типа («эллипсовидные») очень похожи на отолиги азовской хамсы, а отолиги второго типа («веретеновидные») – черноморской, фотографии которых приведены в [12].

Результаты морфологического анализа отолигов дают основание предполагать внутривидовую неоднородность хамсы, наличие в ее составе не менее двух разных форм. Руководствуясь принципом нормального распреде-

ления признаков в биологически однородных совокупностях [13], для оценки внутренней однородности каждой из этих форм изучали распределение отношения l/d их отолигов. Вариационная кривая l/d хамсы с «эллипсовидными» отолигами одновершинная, близкая по форме к осесимметричной, с резко выраженным пиком (рис. 4. А). Крайние значения l/d ограничены пределами 1.81 и 2.26; среднее значение 2.04. С помощью критерия χ^2 установлено соответствие фактических значений l/d закону нормального распределения ($P < 0.05$), что свидетельствует о биологической однородности данной совокупности (табл. 4).

Вариационная кривая значений l/d хамсы с «веретеновидными» отолигами также одновершинная, несколько более асимметричная в отличие от предыдущей (рис. 4. Б). Крайние значения l/d ограничены пределами 1.96 и 2.58; среднее значение 2.19. Результат оценки её соответствия закону нормального распределения с помощью критерия χ^2 также оказался положительным ($P < 0.05$). Вместе с тем, несмотря на полученный результат, заключение относительно однородности данной формы, по нашему мнению, оставляет определенные сомнения. Дело в том, что в период 1999 - 2008 гг. нам встречались отдельные выборки хамсы, внутри которых с помощью метода вероятностной бумаги выделялись статистически достоверно различавшиеся ($P < 0.05$) совокупности со средними значениями l/d 1.94 – 2.01; 2.11 – 2.16 и 2.39 – 2.42, соответственно.

Примечательно, что первое обнаружение в пробе относительно большого количества особей с индексами отолигов, превышающими значения 2.30 – 2.35, было настолько неожиданным, что рассматривалось как артефакт. Не исключено, что наличие третьей формы хамсы в данном случае не удалось выявить ввиду её немногочисленности. Для ответа на этот вопрос необходимы дополнительные исследования.

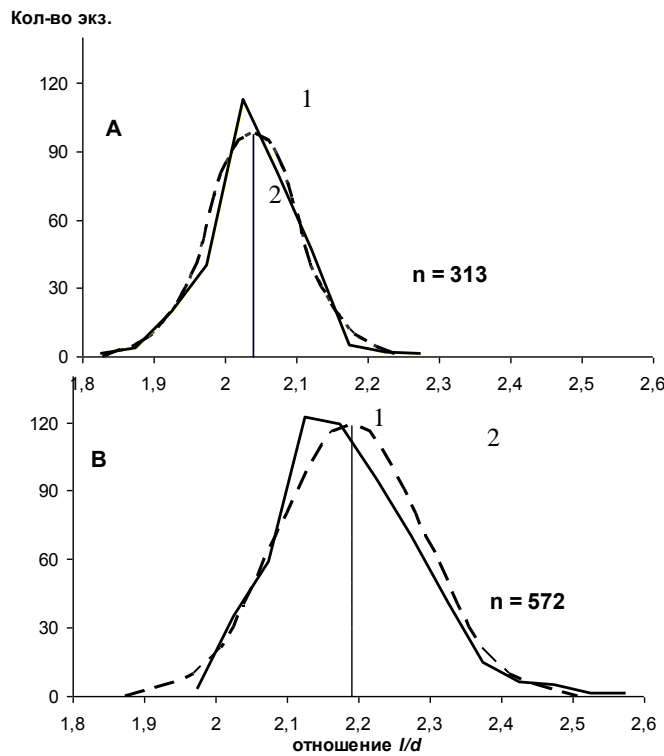


Рис. 4 Эмпирические вариационные кривые отношения l/d хамсы с разными типами отолитов и теоретически ожидаемые при нормальном распределении. А – хамса с «эллипсоидными» отолитами; В – хамса с «веретеновидными» отолитами: 1 – фактическое распределение; 2 – теоретическое распределение

Fig. 4 Empiric variation curves of relation l/d anchovy with the different types of otoliths and in theory expected at normal distribution. A- anchovy with "ellipse form" otoliths; B - anchovy with "fusiform" otoliths: 1 - actual distribution; 2 - theoretical distribution

Табл. 4 Сравнение фактического распределения отношения l/d разных форм хамсы с теоретически ожидаемым при нормальном распределении с помощью критерия соответствия χ^2

Table 4 Comparing of actual distribution of relation of l/d of different forms of anchovy to in theory expected at normal distribution by means of criterion χ^2

| Хамса с «эллипсоидными» отолитами | | | Хамса с «веретеновидными» отолитами | | |
|--|-------------------------|---------------------------|--|-------------------------|---------------------------|
| Центральные значения раз-мерных клас-сов, см | Фактические частоты l/d | Теоретические частоты l/d | Центральные значения раз-мерных клас-сов, см | Фактические частоты l/d | Теоретические частоты l/d |
| 1.825 | 1 | 0.5 | 1.975 | 3 | 11.0 |
| 1.875 | 4 | 4.5 | 2.025 | 35 | 30.0 |
| 1.925 | 20 | 20.5 | 2.075 | 59 | 62.0 |
| 1.975 | 40 | 56.0 | 2.125 | 122 | 97.0 |
| 2.025 | 113 | 96.0 | 2.175 | 119 | 118.0 |
| 2.075 | 80 | 85.0 | 2.225 | 95 | 109.0 |
| 2.125 | 47 | 41.5 | 2.275 | 70 | 78.0 |
| 2.175 | 5 | 6.5 | 2.325 | 41 | 35.0 |
| 2.225 | 2 | 2.0 | 2.375 | 15 | 16.0 |
| 2.275 | 1 | 0.5 | 2.425 | 6 | 5.5 |
| - | - | - | 2.475 | 5 | 1.5 |
| - | - | - | 2.525 | 1 | - |
| - | - | - | 2.575 | 1 | - |
| $n = 313$ | | | $n = 572$ | | |
| $\bar{x} = 2.04$ | | | $\bar{x} = 2.19$ | | |
| $\sigma = 0.06$ | | | $\sigma = 0.10$ | | |
| $\chi^2 = 8.64$ | | | $\chi^2 = 10.71$ | | |
| (d.f. = 4) | | | (d.f. = 6) | | |
| $\chi^2_{0.05} = 9.49$ | | | $\chi^2_{0.05} = 12.59$ | | |

Мы изучили динамику численности хамсы с «эллипсовидными» и «веретенновидными» отолидами, а также ряд характеристик размерно-возрастной и половой структуры этих форм. Обе формы появились в уловах од-

новременно в первой декаде ноября. При этом относительная численность особей с «эллипсовидными» отолидами составляла около 1/3 (37.6 %), а особей с «веретенновидными» отолидами – почти 2/3 (62.4 %) (табл. 5).

Табл. 5 Размерно-возрастная и половая структура хамсы с разными типами отолидов
Table 5 Age, size and sexual structure of anchovy with the different types of otoliths

| Дата | Доля, % | Ср.длина, см | Возраст, % | | | Ср.возраст, год | ♂/♀ |
|--------------------------------------|---------|---------------------|-------------|-------------|-------------|---------------------|----------------------|
| | | | 1+ | 2+ | 3+ | | |
| Хамса с «веретенновидными» отолидами | | | | | | | |
| XI.2009 | 62.4 | <u>9.44</u> 209* | <u>58.2</u> | <u>38.2</u> | <u>3.6</u> | <u>1.95</u> 209* | <u>2.05:1</u> 61* |
| XII.2009 | 62.4 | <u>9.25</u> 237 | <u>61.7</u> | <u>29.9</u> | <u>8.4</u> | <u>1.97</u> 372 | <u>0.95:1</u> 238 |
| I.2010 | 69.0 | <u>8.82</u> 127 | <u>82.1</u> | <u>15.1</u> | <u>2.8</u> | <u>1.71</u> 127 | <u>0.82:1</u> 133 |
| II-III.2010 | 73.0 | <u>8.92</u> 146 | <u>75.2</u> | <u>20.7</u> | <u>4.1</u> | <u>1.79</u> 146 | <u>0.72:1</u> 148 |
| IV.2010 | 40.4 | <u>9.34</u> 20 | <u>53.5</u> | <u>36.3</u> | <u>10.2</u> | <u>2.07</u> 20 | <u>0.31:1</u> 21 |
| Хамса с «эллипсовидными» отолидами | | | | | | | |
| XI.2009 | 37.6 | <u>9.31</u> 144 | <u>59.5</u> | <u>34.6</u> | <u>5.9</u> | <u>1.96</u> 144 | <u>2.30:1</u> 33 |
| XII.2009 | 37.6 | <u>9.14</u> 142 | <u>62.2</u> | <u>29.8</u> | <u>8.0</u> | <u>1.96</u> 142 | <u>1.17:1</u> 141 |
| I.2010 | 31.0 | <u>8.87</u> 65 | <u>72.6</u> | <u>23.9</u> | <u>3.5</u> | <u>1.81</u> 64 | <u>0.87:1</u> 56 |
| II-III.2010 | 27.0 | <u>8.74</u> 56 | <u>76.1</u> | <u>22.2</u> | <u>1.7</u> | <u>1.76</u> 56 | <u>0.80:1</u> 54 |
| IV- 2010 | 59.6 | <u>8.70</u> 27 | <u>76.2</u> | <u>20.1</u> | <u>3.7</u> | <u>1.77</u> 27 | <u>0.50:1</u> 33 |

* - в знаменателе: количество особей

В течение ноября – марта происходило постепенное снижение доли представителей первой формы до 27.0 % и увеличение второй до 73.0 %. Однако в апреле ситуация резко изменилась. После того, как основная масса хамсы покинула юго-западный шельф, оставшаяся часть на 59.6 % оказалась представленной хамсой с «эллипсовидными» отолидами. Аналогичная картина наблюдалась в сезон 2008/2009, когда доля хамсы с «эллипсовидными» отолидами в конце зимовки сократилась с 65 до 35 %, а доля хамсы с «веретенновидными» отолидами увеличилась с 30 до 70 %. Из этого следует, что между двумя формами, кроме морфологических, имеются вполне определённые экологические различия. В соответствии с Морський екологічний журнал, № 1, Т. X. 2011

ними хамсу с «веретенновидными» отолидами можно определить как мигрирующую, в отличие от более оседлой хамсы с «эллипсовидными» отолидами. Изучение ряда показателей размерно-возрастной и половой структуры этих форм не выявило статистически достоверных (с вероятностью 0.95) различий между ними (табл. 5, 6).

Принимая во внимание сходство в общем строении и величине отношения l/d «веретенновидных» отолидов с отолидами черноморской хамсы, с одной стороны, и сходство «эллипсовидных» с отолидами азовской, с другой (см. выше), можно предположить, что хамса с «веретенновидными» отолидами принадлежит к черноморской популяции [19], которая

нагуливается и размножается в открытых, удалённых от берега участках моря; хамса с «эллипсоидными» отолидами относится, повидимому, к прибрежной форме, которую И.И. Пузанов [10] выделил в качестве так называемой

«севастопольской популяции», сходной по ряду морфологических признаков с азовской хамсой, хамсой из Одесского залива и батумской хамсой А.А. Майоровой [8].

Табл. 6 Средняя длина двух-, трех- и четырехлеток хамсы с разными типами отолидов

Table 6 Middle length of two yearling, three yearling and four yearling of anchovy with the different types of otoliths

| Возраст, годы | Хамса с «эллипсоидными» отолидами | | Хамса с «веретеновидными» отолидами | |
|---------------|-----------------------------------|---------------------------|-------------------------------------|---------------------------|
| | Средняя длина, см. M ± m | Стандартное отклонение, σ | Средняя длина, см. M ± m | Стандартное отклонение, σ |
| 0 + | - | - | - | - |
| 1 + | <u>8.561 ± 0.049</u> 90* | 0.463 | <u>8.657 ± 0.025</u> 367 | 0.477 |
| 2 + | <u>9.818 ± 0.082</u> 51 | 0.585 | <u>9.954 ± 0.052</u> 132 | 0.593 |
| 3 + | <u>10.50 ± 0.133</u> 16 | 0.530 | <u>10.957 ± 0.108</u> 29 | 0.580 |

* - в знаменателе: количество особей

Данная версия не противоречит результатам исследований Н.Н. Данилевского и Г. Г. Камбурова [2], которые, оперируя данными о заражённости гельминтами, жирности, а также особенностях распределения, выделили в Азово-Черноморском бассейне четыре стада хамсы: западное и восточное солонководные, населяющие открытые районы Чёрного моря, а также азовское стадо и стадо, обитающее в прибрежных опреснённых районах северо-западной части Чёрного моря. Особого внимания заслуживает их вывод о том, что представители последнего (прибрежного северо-западного) стада зимовали у южного побережья Крыма и не заходили в Азовское море. Сопоставляя наши данные с данными этих авторов и учитывая морфологическое строение отолидов и особенности миграционного поведения разных форм, мы считаем, что в случае хамсы с «веретеновидными» отолидами речь идёт о черноморской хамсе, тогда как в случае хамсы с «эллипсоидными» отолидами – о прибрежной северо-западной форме.

В свою очередь, в результате популяционно-генетических исследований хамсы азовской расы, кроме Азовского моря, обнаружена также в северо-западном и юго-восточ-

ном прибрежных районах Чёрного моря [6]. При этом хамса из северо-западной части моря оказалась «более азовской», чем её представители из Азовского моря. Реликтовый характер северо-западной группировки связывают с меньшими по масштабам экологическими изменениями этого региона в сравнении с таковыми в Азовском море, произошедшими после 1970-х годов в результате зарегулирования стока рек Дон и Кубань.

В осенне-зимний сезон 2009/2010 зарегистрирован наибольший за последнее десятилетие вылов хамсы у юго-западного и южного побережья Крыма – 8426.5 т. Промысел осуществлялся разноглубинными тралами с ноября по март в акватории шельфа от Евпатории до м. Меганом. Почти половина всего улова (47.7 %) взята в первые два месяца, ещё почти 40 % – в январе. В марте доля вылова сократилась до 1.8 % (рис. 5, табл. 7). Согласно официальным данным Восточно-Черноморского управления Госрыбоохраны, около 80 % вылова приходилось на долю черноморской хамсы, 20 % – на долю азовской. Вместе с тем, согласно нашим данным, хамса в уловах была представлена двумя внутривидовыми формами – хамсой черноморской популяции и сходной по строе-

нию и величине индекса отолигов с азовской, но пространственно обособленной от неё северо-западной прибрежной формой. Объём вылова прибрежной хамсы, рассчитанный на основе использования её размерно-возрастных характеристик и относительной численности, составил 2835.1 т (33.6 %), черноморской хам-

сы – 5591.4 т (66.4 %). Зависимость между длиной тела и массой рыб рассчитывали с помощью уравнения [15]:

$$W = 0.0097 L^{2.9978},$$

где W – масса тела, г; L – стандартная длина, см.

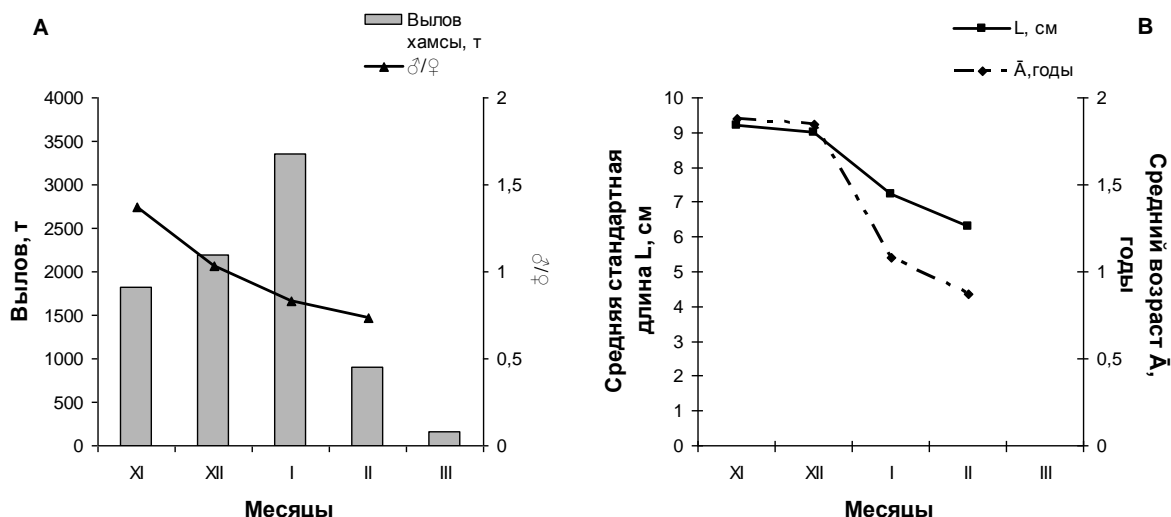


Рис. 5 Динамика вылова и показатели половой (А), размерной и возрастной (В) структуры уловов хамсы в осенне-зимний сезон 2009/2010 гг.

Fig. 5 Dynamics of yield and indexes of sexual (A), size and age (B) structure of anchovy catches in the winter of 2009/2010

В состав уловов входили представители четырёх поколений: сеголетки, двух-, трёх- и четырёхлетки (табл. 7). Преобладали двух- и трёхлетки, – в сумме 76.8 % общего объёма вылова. Доля четырёхлеток не превышала 5.8%, но доля сеголеток была довольно заметной – 17.4 %. В течение ноября – марта происходило последовательное сокращение доли

двух-, трёх- и четырёхлеток и резкое увеличение доли сеголеток. В феврале – марте из 1052.5 т добытой хамсы почти половина (45.5 %) были сеголетки. Всего за эти два месяца выловили 32.9 % (482.0 т) сеголеток, т. е. их третью часть. В численном выражении это превышает 200 млн. экз.

Табл. 7 Динамика промысла и возрастной структуры хамсы в осенне-зимний сезон 2009/2010 гг.

Table 7 Fishery dynamics and age structure of anchovy in the winter season of 2009/2010

| Дата | Вылов, т | | | | |
|-------------|------------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|----------------------|
| | общий | 0 + | 1 + | 2 + | 3 + |
| XI. 2009 | <u>1826.0</u> 21.7* | <u>25.6</u> 1.4* | <u>849.1</u> 46.5* | <u>832.7</u> 45.6* | <u>118.6</u> 6.5* |
| XII.2009 | <u>2187.7</u> 26.0 | <u>28.4</u> 1.3 | <u>1168.3</u> 53.4 | <u>743.8</u> 34.0 | <u>247.2</u> 11.3 |
| I.2010 | <u>3360.3</u> 39.9 | <u>930.8</u> 27.7 | <u>1727.2</u> 51.4 | <u>618.3</u> 18.4 | <u>84.0</u> 2.5 |
| II-III.2010 | <u>1052.5</u> 12.4 | <u>482.0</u> 45.8 | <u>368.4</u> 35.0 | <u>163.2</u> 15.5 | <u>38.9</u> 3.7 |
| Всего | <u>8426.5</u> 100.0 | <u>1466.8</u> 17.4 | <u>4113.0</u> 48.8 | <u>2358.0</u> 28.0 | <u>488.7</u> 5.8 |

* - в знаменателе: проценты

В связи с этим возникает вопрос относительно целесообразности промысла хамсы в этот период: чего больше он приносит – пользы или вреда? Оценивая его экономическую составляющую, необходимо подчеркнуть, что пищевая ценность сеголеток существенно уступает таковой взрослых рыб, что, соответственно, снижает рыночную стоимость уловов. К тому же, к концу зимовки ухудшаются и гастрономические качества хамсы в результате снижения упитанности. К примеру, в зимний сезон 2007/2008 гг. её упитанность (коэффициент Фультон) снизилась почти в 1.5 раза. В то же время, именно сеголеткам принадлежит ключевая роль в формировании репродуктив-

ного потенциала популяции и поддержании её численности, в связи с чем их интенсивный вылов в конце зимовки представляется как явно неблагоприятный фактор.

Анализ динамики зимнего промысла хамсы у крымского побережья за последние 10 лет, с учётом вылова по месяцам, показал, что в среднем 80.5 % вылова в этот период приходилось на ноябрь – январь и только 19.5 % – на последующий период (табл. 8). К сожалению, мы не располагаем сведениями о возрастной структуре уловов за эти годы с тем чтобы получить более точный ответ на поставленный выше вопрос.

Таблица 8 Меж- и внутрисезонная изменчивость вылова хамсы у побережья Крыма в 2000 – 2010 гг.
Table 8 Inter- and intraseasonal variability of yield of anchovy at the Crimean coast in 2000 – 2010

| Год | Вылов, т | |
|-----------|----------|-------------------------|
| | общий | февраль – март (апрель) |
| 2000/2001 | 993.8 | 96.4 / 9.7* |
| 2001/2002 | 1017.3 | 150.6 / 14.8 |
| 2002/2003 | 4346.9 | 1286.7 / 29.6 |
| 2003/2004 | 881.8 | 34.4 / 3.9 |
| 2004/2005 | 1673.8 | 6.7 / 0.4 |
| 2005/2006 | 4369.0 | 1585.9 / 36.3 |
| 2006/2007 | 833.2 | 27.7 / 2.6 |
| 2007/2008 | 5485.3 | 1515.0 / 26.3 |
| 2008/2009 | 2396.0 | 177.3 / 7.4 |
| 2009/2010 | 8426.5 | 1052.5 / 12.4 |
| Всего | 30423.6 | 5927.2 / 19.5 |

* - в знаменателе: проценты общего вылова

Вместе с тем, могут возникнуть сомнения относительно необходимости разработки мер по оптимизации режима зимнего промысла хамсы у побережья Крыма с целью регулирования её численности по следующим соображениям. Во-первых, массовая зимовка здесь наблюдается не ежегодно и является непрогнозируемой. Во-вторых, черноморская форма (популяция), составляющая основную часть промыслового запаса, зимует у анатолийского побережья, где интенсивно эксплуатируется турецким флотом, то есть не является нашим национальным ресурсом, а потому бесперспективно предпринимать какие-либо меры по его регулированию.

Однако, по нашему мнению, было бы неправильно согласиться с такой позицией, хотя бы потому, что в среднем 1/3, а в отдельные годы до половины промыслового запаса составляет прибрежная форма [4], весь жизненный цикл которой связан с северо-западным регионом Чёрного моря. Исходя из этого, очевидно, что назрела необходимость регулирования зимнего промысла хамсы на основе разработки и введения новых правил рыболовства, в полной мере отвечающих биологическим требованиям в отношении охраны и рационального использования её запаса. В их основу должны быть заложены следующие основные принципы:

- единый режим промысла в отношении разных внутривидовых форм;
- отсутствие лимита на вылов;
- оперативный мониторинг возрастной структуры уловов;
- единая промысловая мера длины для разных внутривидовых форм и др.

Относительно конкретных мер регулирования (полного или частичного запрета промысла, сроков введения различного рода ограничительных мер и пр.) можно будет говорить более определённо лишь после восстановления возрастной структуры и динамики уловов за последние 10 лет, что составляет предмет наших дальнейших исследований.

Выводы. 1. На основе изучения изменчивости ряда морфо-экологических (строение отолигов, сезонная динамика численности и миграционное поведение) и биологических (размерно-возрастная и половая структура) показателей хамсы, зимовавшей у юго-западного побережья Крыма в ноябре 2009 – марте 2010 гг., установлена её внутривидовая неоднородность. **2.** В соответствии с общим строением и величиной индекса отолигов, принятого в качестве межпопуляционного различительного

признака, выделены две статистически достоверно различающиеся ($P < 0.05$) формы – с «веретеновидными» ($l/d=2.18$) и «эллипсовидными» ($l/d=2.04$) отолигами. **3.** Особенности сезонной динамики численности и миграционного поведения этих форм дают основание предварительно идентифицировать их как представителей черноморской популяции и северо-западной прибрежной, соответственно. **4.** На основе концепции нормального распределения по длине тела представителей одновозрастных классов (поколений) разработан размерно-возрастной ключ для сеголетов, двух-, трёх- и четырёхлеток хамсы. **5.** Изучена динамика промысла, установлен внутривидовой состав и возрастная структура зимних уловов хамсы в 2009/2010 гг. Их основу составили представители двух возрастных классов – двухлетки (48.8 %) и трёхлетки (28.0 %); доля черноморской хамсы в уловах составляла 66.4 %, северо-западной прибрежной – 33.6 %.

Благодарности: авторы выражают благодарность сотрудникам отдела ихтиологии ИнБЮМ НАН Украины Т. Г. Белоиваненко и И. Б. Банниковой за неоценимую помощь при подготовке и оформлении рукописи к печати.

1. *Анс Р. А.* Возраст и рост Балтийского шпрота: Автореф. дисс.... докт. биол. наук. – Рига, 1986. – 56 с.
2. *Данилевский Н. Н., Камбуров Г. Г.* К изучению распределения анчоусов Азово-Черноморского бассейна при помощи овоцито-паразитологического метода // *Вопр. ихтиологии.* – 1969. – 9, № 6. – С. 1118 – 1125.
3. *Данилевский Н. Н., Майорова А. А.* // Анчоус – *Engraulis encrasicolus ponticus* Alex Сырьевые ресурсы Черного моря. М.: Пищ. пром-сть, 1979. – С. 25 – 73.
4. *Зуев Г. В., Гуцал Д. К., Мельникова Е. Б., Бондарев В. А.* К вопросу о внутривидовой неоднородности зимующей у побережья Крыма хамсы // *Рыбн. хоз-во Украины.* – 2007. – 6 (53). – С. 2- 9.
5. *Зуев Г. В., Гуцал Д. К., Репетин Л. Н., Мельникова Е. Б., Бондарев В. А., Мурзин Ю. Л.* Популяционно-биологические и промысловые характеристики хамсы у побережья Крыма в осенне-зимний сезон 2007/2008 гг. // *Рыбн. хоз-во Украины.* – 2009. – 2 – 3 (61 – 62). – С. 21 – 25.
6. *Калнин В. В., Калнина О. В.* Генетическая дифференциация и репродуктивные взаимоотношения азовской и черноморской рас европейского анчоуса. Сообщение III. Интрогрессивная гибридизация рас и популяционная структура анчоуса Черного моря // *Генетика*, 1985. – 21, № 8. – С. 1350 – 1360.
7. *Лакин Г. Ф.* Биометрия. – М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.
8. *Майорова А. А.* Таксономическое положение хамсы, ловимой у берегов Грузии // *Тр. научн. рыбхоз. станции Грузии.* – 1934. – 1. – С. 1 – 15.
9. *Правдин И. Ф.* Руководство по изучению рыб. – М.: Пищ. пром-сть, 1966. – 375 с.
10. *Пузанов И. И.* О местных популяциях черноморского анчоуса // *Научн. ежегодн. Одесск. унта* (1956). – 1957. – С. 254 – 257.
11. *Рокицкий П. Ф.* Основы вариационной статистики для биологов. – Минск, 1961. – 221 с.

12. Сказкина Е. П. Различие азовской и черноморской хамсы по отолитам // Вопр. ихтиологии. – 1965. – 5, № 4 (37). – С. 600 – 605.
13. Урбах Ю. В. Биометрические методы. – М.: Наука, 1964. – 416 с.
14. Чащин А. К., Акселев О. И. Миграция скоплений и доступность черноморской хамсы для промысла в осенне-зимний период // Биол. ресурсы Черного моря. – М.: ВНИРО, 1990. – С. 80 – 93.
15. Чесалин М. В., Зуев Г. В., Царин С. А. Биологическое состояние хамсы (*Engraulis encrasicolus* L.) на юго-западном шельфе Крыма в зимний период 2000 – 2001 гг. // Экология моря. – 2001. – Вып. 56. – С. 13 – 17.
16. Чугунова Н. И. Руководство по изучению возраста и роста рыб (методическое пособие по биологии). – М.: АН СССР, 1959. – 125 с.
17. Cassie R. M. Some uses of probability paper in the analysis of size frequency distribution // Austr. J. Mar. Freshw. Res. – 1954. – 5, № 3. – P. 513 – 524.
18. Harding J. P. The use of the probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions // J. mar. biol. Ass. U. K., – 1949. – 28, № 1. – P. 141 – 153.
19. Ivanova P. P., Dobrovolov I. Population genetic structure on European anchovy (*Engraulis encrasicolus* Linnaeus, 1758) (Osteichthyes: Engraulidae) from Mediterranean Basin Atlantic Ocean // Acta Adriat. – 2006. – № 47 (1). – P. 13 – 22.

Поступила 16 июля 2010 г.

Внутрішньовидова морфо-екологічна і біологічна мінливість азово-чорноморської хамси *Engraulis encrasicolus* (Pisces: Engraulidae), яка зимує біля узбережжя Криму. Г. В. Зуєв, Д. К. Гуцал, Л. Г. Горалевич, В. О. Бондарев, Ю. Л. Мурзин, Ю. В. Новосьолова. На основі вивчення мінливості ряду морфо-екологічних (будова і величина індексу отолітів, сезонна динаміка чисельності та міграційна поведінка) і біологічних (розмірно-вікова і статевая структура) показників хамси, що зимувала у південно-західного узбережжя Криму (район Севастополя – Балаклави) в листопаді 2009 – березні 2010 рр., встановлена її внутрішньовидова неоднорідність. Відповідно до загальної будови і величини індексу отолітів виділено дві форми, що статистично достовірно відрізняються ($P < 0.05$). Особливості сезонної динаміки чисельності і міграційної поведінки цих форм дають підставу попередньо ідентифікувати їх як представників чорноморської та північно-західної прибережної популяції. Вивчено динаміку зимового промислу хамси, встановлено внутрішньовидовий склад і вікова структура вилову.

Ключові слова: хамса, отоліти, внутрішньовидова неоднорідність, промисел, Чорне море.

Intraspecific morphological, ecological and biological variability of Azov-Black Sea anchovy *Engraulis encrasicolus* (Pisces: Engraulidae) wintering at Crimea coastal waters. G. V. Zuev, D. K. Gutsal, K. G. Goralevich, V. A. Bondarev, U. L. Murzin, U. V. Novoselova. On the basis of study the variability of some morphological and ecological (structure and otolite indices, seasonal dynamics of number and migration behavior) and biological (size, age and sex composition) characteristics of anchovy, wintering at the south-western coastal waters of Crimea (region Sevastopol – Balaklava) from November 2009 to March 2010 its intraspecific heterogeneity was observed. According the general structure and otolite index two statistical different ($P < 0.05$) forms were indicated. Peculiarities of seasonal dynamics of number and migration behavior of these forms afford ground for to identify preliminary them as the representatives of Black Sea population and north-western coastal population. The dynamics of winter catches of anchovy were studied; the intraspecific composition and age structure of catches were considered.

Key words: anchovy, otoliths, intraspecific heterogeneity, fishery, the Black Sea.