



Г. В. Зуев, докт. биол. наук, зав. отд., Е. Б. Мельникова, м.н.с.

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

ВНУТРИВИДОВАЯ НЕОДНОРОДНОСТЬ ШПРОТА *SPRATTUS SPRATTUS PHALERICUS* (RISSO) (PISCES: CLUPEIDAE) В ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЧЁРНОГО МОРЯ

Изучали внутривидовую дифференциацию шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) в западной части Черного моря с помощью эколого-географического подхода. На основе полученных результатов о пространственном распределении икры, личинок, молоди и взрослых рыб, миграционном поведении, биологической специфичности, наличии природных изолирующих механизмов и т.д. выделены внутривидовые образования разного ранга. Два из них отвечают требованиям, предъявляемым к популяции как элементарной эволюционной единице – «румынское» и «крымское». Дана оценка их экологического состояния, рассмотрены факторы формирования.

Ключевые слова: шпрот, популяция, внутривидовая дифференциация, эколого-географический подход, Чёрное море

В соответствии с биологической концепцией вида Добжанского-Майра, реальной формой его существования является популяция [18, 25, 29]. Отсюда следует, что в качестве объекта любой формы природопользования следует рассматривать именно популяцию, а не вид в целом. Исследования внутривидовой дифференциации, имеющие своей целью выделение и идентификацию популяций, рассматриваются как одно из наиболее актуальных направлений, тесно связанных с решением таких фундаментальных проблем как формообразование, микроэволюция, систематика, а также как ключ к пониманию механизмов сохранения и поддержания биоразнообразия природных сообществ и экосистем. Вместе с тем, изучение внутривидовой структуры лежит в основе прикладных, биоресурсных (в частности, морских рыбохозяйственных) исследований, задачей которых является выделение так называемых «элементарных единиц запаса» в качестве самостоятельных объектов эксплуатации и управления, которые по своей биологической

сущности – репродуктивной самостоятельности, обеспечивающей длительное и устойчивое самовоспроизведение, - являются эквивалентом популяции [1].

Для изучения внутривидовой структуры используются разные методы. Основополагающие среди них – молекулярно-генетические и биохимические, в частности, электрофоретический, чаще всего сложные и дорогостоящие, а потому остающиеся недоступными в отношении подавляющего большинства видов.

Для предварительного выделения популяций, учитывая их биологическую (эколого-физиологическую) специфичность [26], с успехом применяются более доступные частные методы и подходы, основанные на самых общих сведениях, касающихся особенностей пространственной организации вида, морфологических признаков, биологической структуры, физиологических показателей, отношения к факторам среды, наличия возможных интегрирующих и дифференцирующих механизмов и т.д. [31]. В ряде случаев для предварительной

дифференциации популяций достаточно наличия у исследуемых группировок функционально-полноценных ареалов с соответствующими репродуктивной и нагульной областями и всех фаз жизненного цикла [1]. В рыбохозяйственных исследованиях, наряду с использованием вышеперечисленных параметров, предлагается рассматривать также различные показатели локального перелова, например, снижение улова на усилие, уменьшение средних промысловых размеров и возраста особей и др. Использование частных методов оправдано тем, что нередко даже самая предварительная схема популяционной структуры может оказаться исключительно полезной (информативной) для организации дальнейшего комплексного изучения и использования вида [20].

Черноморский шпрот является одним из основных промысловых объектов, устойчиво занимая в последнее десятилетие второе место по объему вылова после анчоуса (хамсы): его доля в общем улове всех черноморских государств в разные годы составляла 7.4 – 15.8 %. В составе черноморских уловов Украины шпрот занимает первое место: его доля достигает 69.9 – 87.7 % [30]. Отсюда можно понять, насколько важным для разработки оптимальной стратегии управления промысловым запасом данного вида является изучение его внутривидовой структуры, выделение самостоятельных «единиц запаса», определение их величины и динамики, условий формирования.

Специальные исследования внутривидовой структуры черноморского шпрота до настоящего времени, насколько нам известно, не проводились. Принято считать [28], что в пределах своего ареала вид представлен единым образованием (суперпопуляцией), т.е. является биологически однородным. Вместе с тем, имеются сведения как о региональных (географических), так и локальных (экологических) различиях шпрота по различным признакам и свойствам, которые вызывают серьёзные основания для сомнений в биологической од-

нородности вида. Так, у побережья Болгарии по ряду морфо-экологических и биохимических признаков выделены две формы – прибрежная мелководная и глубоководная [5, 24]. На юго-западном шельфе Крыма обнаружен ряд локальных группировок, различающихся по размерно-возрастной и половой структуре, а также степени заражённости гельминтами [6]. Существование различий в средних размерах тела установлено у шпрота из района Болгарии, о. Змеиный, южного побережья Крыма и кавказского побережья [22]. По результатам многолетних физиолого-биохимических исследований, по уровню жиронакопления выделены три региональные группировки этого вида – западная, крымская и кавказская [21].

В 1980-х годах была предпринята попытка популяционно-генетического анализа черноморского шпрота с помощью метода электрофореза [16]. Авторам тогда не удалось выявить каких-либо постоянных, генетически различающихся пространственно обособленных группировок, что, по их мнению, вовсе не означало отсутствие таковых, а, скорее всего, было связано с рядом методических погрешностей. К числу последних они отнесли, с одной стороны, недостаточную репрезентативность материала, собранного в нагульный период, когда степень смешения разнородных группировок наибольшая, а с другой – возможность селективной значимости локуса малатдегидрогеназы, подверженного в силу этого действию отбора. К сожалению, последующего развития эти исследования не получили.

В настоящей статье приведены результаты многолетних (1998 – 2006 гг.) исследований внутривидовой неоднородности шпрота *S. sprattus phalericus* в западной части Чёрного моря, полученные с помощью комплексного эколого-географического подхода, имеющие целью выделение «элементарных единиц» его запаса в качестве самостоятельных объектов эксплуатации и управления [7, 8, 9, 10, 11, 12].

Материал и методы. В основу эколого-географического подхода как метода изучения внутривидовой дифференциации черноморского шпрота был заложен ряд обязательных требований, которым должна соответствовать популяция как элементарная эволюционная единица [29]. Основные среди них: пространственная (территориальная) обособленность; функциональная полноценность ареала (наличие собственной репродуктивной и нагульной областей); наличие всех фаз жизненного цикла (онтогенетических стадий развития); биологическая (физиолого-экологическая) специфичность. Исходя из этого, нами проанализированы: особенности пространственной организации вида; размерно-возрастной состав и структура населения; межгодовая динамика численности; миграционное поведение; наличие географических и экологических изолирующих факторов.

Материалом для исследований, наряду с собственными данными, послужили все имеющиеся в нашем распоряжении сведения, полученные в разное время разными авторами,

ссылки на которые приводятся в тексте. В общей сложности за 1998 – 2006 гг. проанализировано 17765 экз. шпрота из траловых уловов промысловых судов. Для определения индивидуального возраста использовали отолиды. Для оценки степени достоверности обнаруженных различий применялись соответствующие методы вариационной статистики [17, 23].

Результаты и обсуждение. Согласно результатам многолетних (1974 – 1983 гг.) исследований [4], известно, что в западной и северо-западной части Чёрного моря шпрот распределяется весьма неравномерно. На относительно однородном фоне резко выделяются несколько крупномасштабных скоплений («пятен» плотности) с биомассой, в среднем на порядок превышающей фоновые значения, сохраняющие свою устойчивость на протяжении всего года. Основные из них (названия условные): «болгарское» – к юго-востоку от м. Калиакра; «румынское» – южнее и юго-восточнее о. Змеиный; «западнокрымское» – в Каламитском заливе; «южнокрымское» – у южного побережья Крыма (рис. 1).

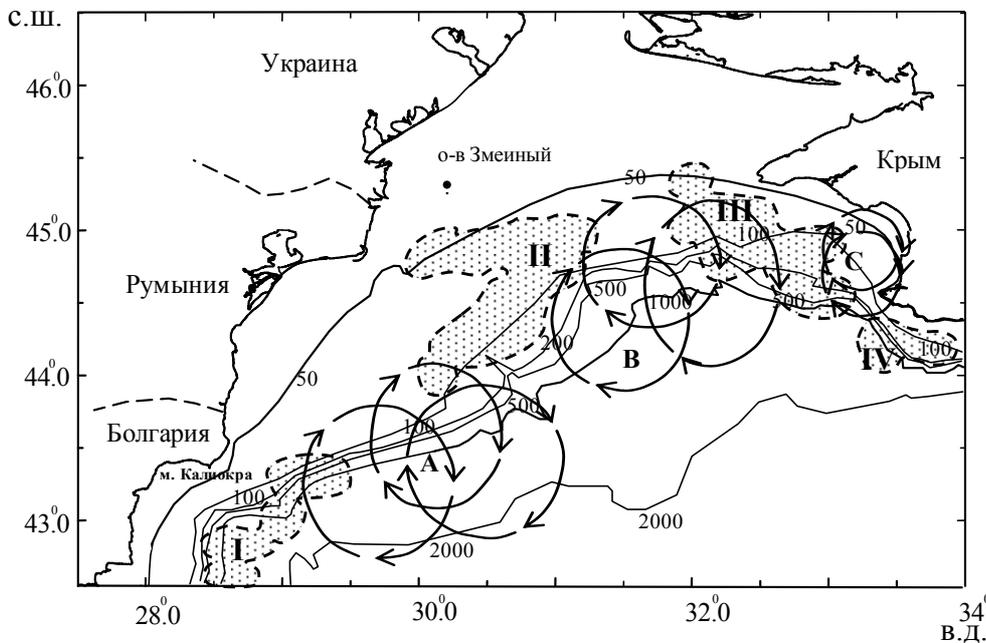


Рис. 1 Крупномасштабные скопления шпрота: I – «болгарское»; II – «румынское»; III – «западнокрымское»; IV – «южнокрымское» [4]; А, В и С – квазистационарные антициклонические круговороты [14, 15, 32]

Fig. 1 Large-scale aggregations of sprat: I – «Bulgarian», II – «Roumanian», III – «West Crimean», IV – «South Crimean» [4]; A, B и C – Quasistationary anticyclonic eddies [14, 15, 32]

В период размножения (октябрь – март) выделенные районы скоплений являются местами нереста, т.е. с позиции функциональной структурированности ареала их следует рассматривать в качестве основы репродуктивной части видовой ареала, который занимает фактически всю акваторию моря, за исключением прибрежных участков с температурой воды в зимнее время ниже 6°C. В нагульный период (апрель – сентябрь) общая картина распределения шпрота не претерпевает принципиальных изменений. Отчётливо выделяются две крупномасштабные пространственно обособленные области высоких концентраций его численности и биомассы: одна – у западного побережья моря, другая – у побережья Крыма.

В зимний период шпрот распространяется на большей акватории, повсеместно приближаясь к берегу, что напрямую связано с более высокой кормностью прибрежных мелководных районов.

Согласно схеме сезонных миграций [4], шпрот, отнерестившийся у западного побережья Крыма, мигрирует в Каркинитский залив, к Тендровской косе и в Одесский залив, а также в сторону открытого моря. В западной части моря сезонные миграции шпрота имеют несколько иной характер – из районов нереста, прилегающих к Румынии, он перемещается в район междуречья Днестр-Дунай, а также к побережью Болгарии (рис. 2).

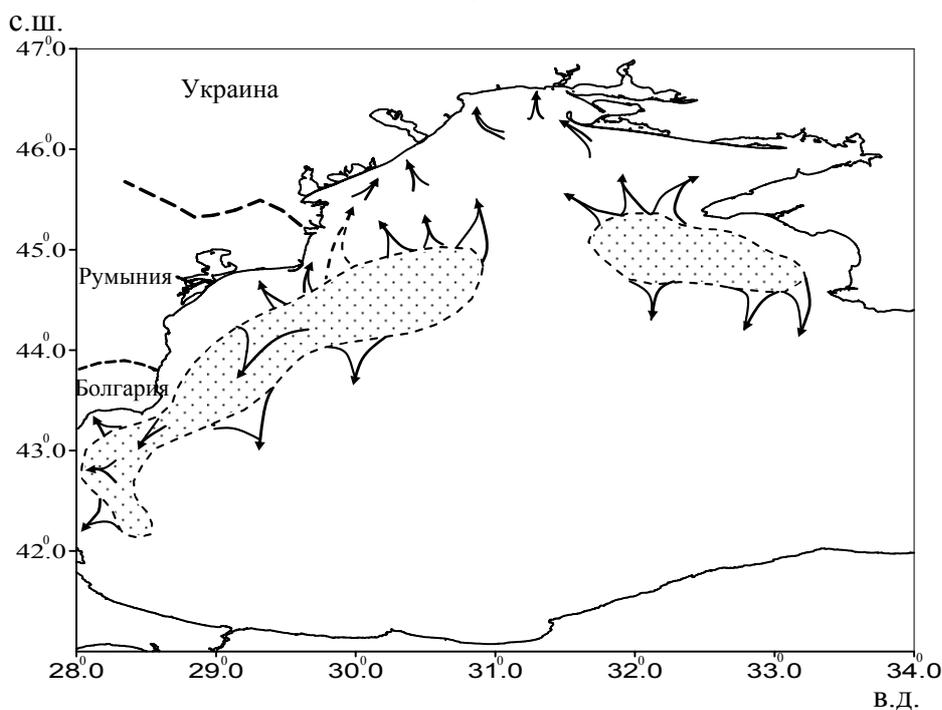


Рис. 2 Схема весенних миграций шпрота [4]
Fig. 2 Scheme of sprat's spring migration [4]

Пространственная структурированность населения, сохраняющаяся в течение всего года, явно противоречит мнению о том, что шпрот в Чёрном море представлен единой суперпопуляцией, мигрирующей в пределах всего ареала.

Характер пространственного распределения икры, личинок и ранней молоди шпрота, наблюдаемый на протяжении многих лет [4,

19], демонстрирует черты близкого сходства с таковым взрослых особей. Отчётливо прослеживаются два «пятна» их максимальных концентраций, которые территориально соотносятся с положением «румынского» и «западно-крымского» нерестовых скоплений (рис. 3 А, Б). Отсюда следует, что состав населения в каждом из этих скоплений представлен всеми стадиями жизненного цикла, что свидетельст-

вует о большой вероятности их самовоспроизводства, т.е. репродуктивной самостоятельности.

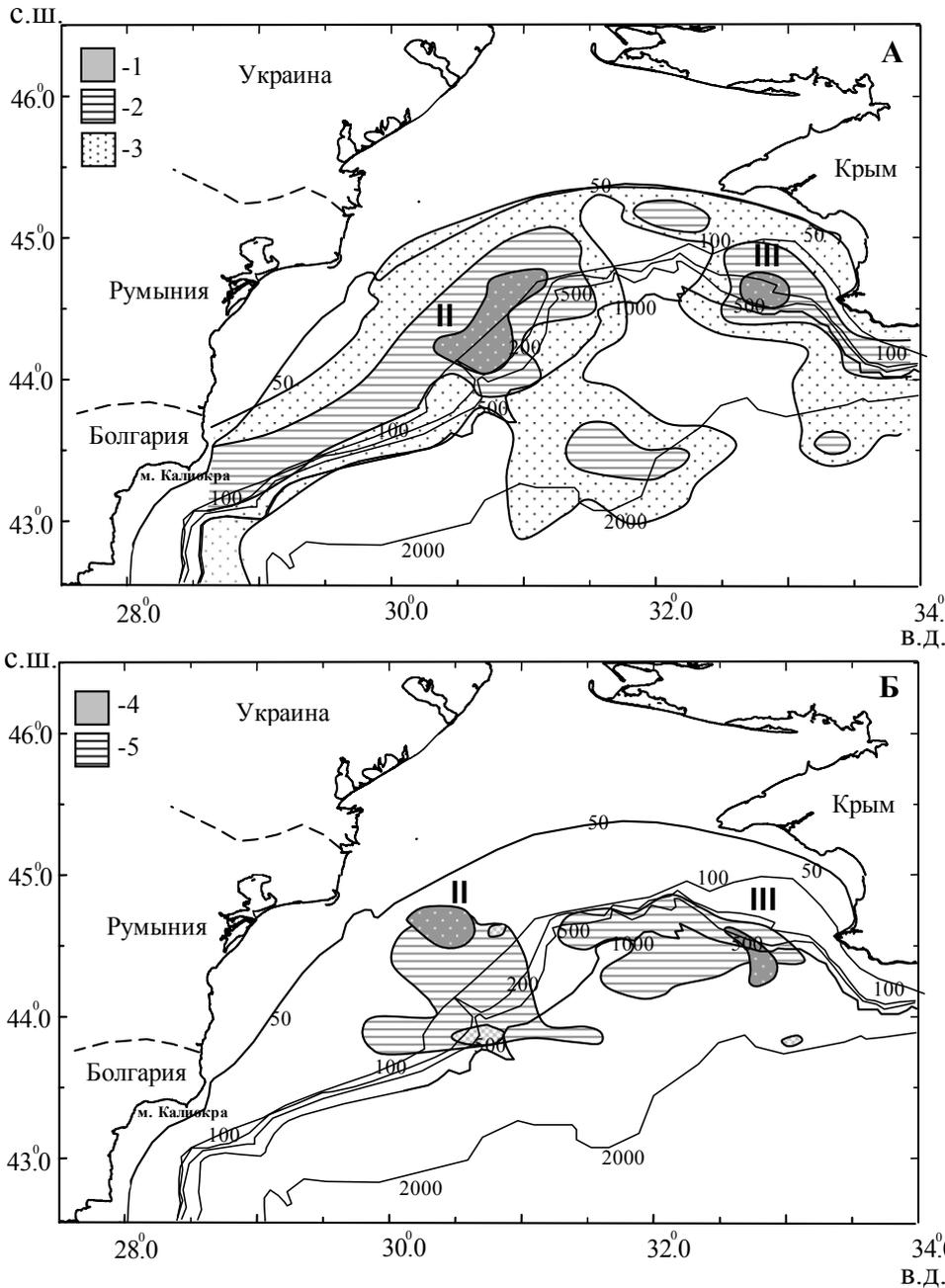


Рис. 3 Распределение икры (А), личинок и мальков (Б) шпрота: 1 - 3 – концентрация икры, экз./10 м³: 1 - 20 - 30; 2 - 10 - 20; 3 - 5 - 10 [4]. 4 - 5 – концентрация личинок и мальков, экз./лов: 1 - > 10 тыс.; 2 - > 1 тыс. [19]

Fig. 3 The sprat eggs (А), larvae and fry (Б) distribution. 1 - 3 - Concentrations of the eggs, number /10 m³: 1 - 20 - 30; 2 - 10 - 20; 3 - 5 - 10 [4]. 4 - 5 - concentrations of the larvae and fry number / catch: 1 - > 10 thousand; 2 - > 1 thousand. [19]

Возникает вопрос, какие природные механизмы обеспечивают это явление. Как известно [2], применительно к пелагическим видам гидробионтов, при формировании биотопических условий их существования определяющим фактором является динамика водных масс. В подвижной водной среде для длительного и устойчивого существования пелагического населения обязательным является на-

личие круговоротов, т.е. замкнутой системы циркуляции вод. Только в этом случае можно сохранить постоянными границы ареала. Согласно [14, 15, 32], в Чёрном море вдоль правого края Основного Черноморского течения образуется антициклоническая завихренность, представленная системой квазистационарных

вихрей (КАВ). Наибольшего развития эти вихри достигают в северо-западной части моря (СЗЧМ). Основные, наиболее крупные из них: Севастопольский, развивающийся к юго-западу от Крымского п-ова, и вихрь Калиакра, в западной части моря, напротив болгарского побережья. Каждый из них может состоять из нескольких ядер (рис. 1).

При сопоставлении распределения разных онтогенетических стадий развития шпрота со схемой мезомасштабной циркуляции вод в СЗЧМ отчётливо видно, что места его массовых скоплений располагаются на периферии и за пределами вод, занятых КАВ. Участки вод с антициклонической завихренностью служат как бы естественными барьерами, разделяющими разные группировки шпрота. Так, граница между «болгарским» и «румынским» скоплениями совпадает с положением вихря Калиакра, а между «румынским» и «западнокрым-

ским» - с положением западного ядра Севастопольского вихря.

Рассмотрим возможные причины этого явления. Принимая во внимание приоритетность трофических отношений в сообществах, была прослежена связь между количественным распределением кормового зоопланктона и положением КАВ в СЗЧМ. Согласно данным о распределении численности кормового зоопланктона в зимний период 1979 - 1984 гг. [4] и результатам спутниковых наблюдений антициклонических вихрей у свала глубин в зимне-весенний период 1993 и 1994 гг. [32], прослеживается вполне определенная зависимость: большинство наиболее плотных концентраций (пятен) зоопланктона находятся в основном за пределами или на периферийных участках вод, занятых квазистационарными антициклоническими вихрями, и это, несмотря на сопоставление результатов разных лет (рис. 4).

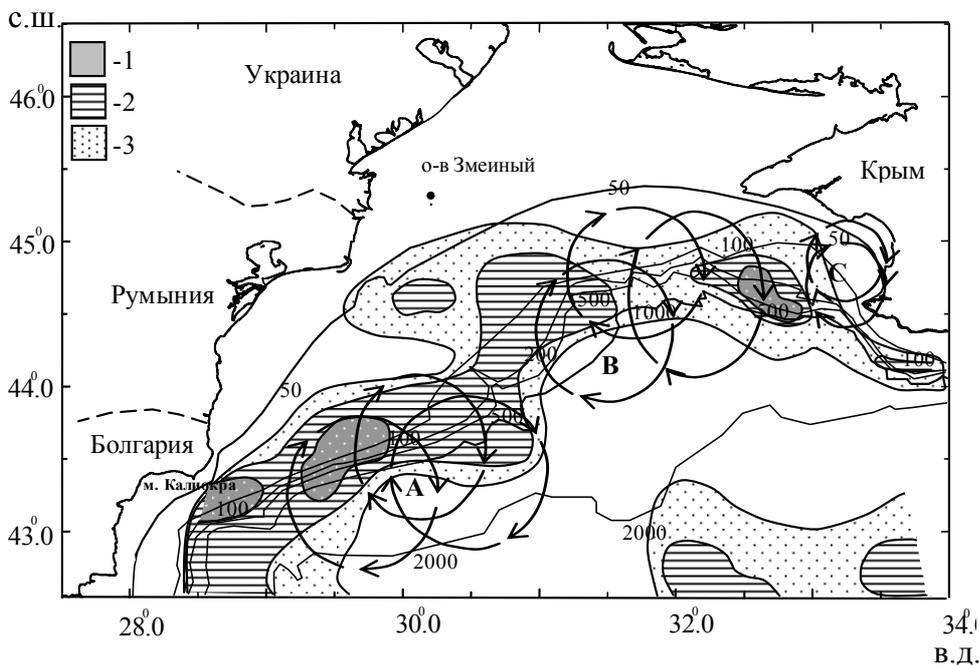


Рис. 4 Распределение численности кормового зоопланктона и положение антициклонических вихрей. 1 - 3 - численность зоопланктона, экз./м³: 1 - > 200; 2 - 100 - 200; 3 - 50 - 100 [4]. А - вихрь Калиакра; В - западное ядро Севастопольского вихря; С - восточное ядро Севастопольского вихря [14, 15, 32]

Fig. 4 The fodder zooplankton distribution and location of anticyclonic eddies. 1 - 3 - number of the zooplankton, number /m³.: 1 - > 200; 2 - 100 - 200; 3 - 50 - 100 [4]. А - Caliakra vortex; В - Sevastopol vortex (Western part); С - Sevastopol vortex (shelf part) [14, 15, 32]

В соответствии с классической схемой гидродинамической модели формирования биологической продуктивности вод, механизм влияния циркуляционных процессов на распределение шпрота можно объяснить следующим образом. В центрах антициклонических круговоротов, являющихся конвергентными образованиями, происходят процессы накопления поверхностных, как правило, малопродуктивных вод и их последующее опускание на глубину, в то время как на периферии этих круговоротов и прилегающих участках развивается компенсационный подъём обогащенных биогенами глубинных вод, сопровождающийся развитием фито- и зоопланктонных организмов и их потребителей – рыб-планктофагов. Как известно [26], в местах подъёма вод пищевая ценность зоопланктонных организмов, характеризующая уровнем накопления в их теле жировых включений, более высока, по сравнению с районами с антициклонической завихренностью, что делает условия питания шпрота здесь более благоприятными. Таким образом, непосредственной причиной, определяющей количественное распределение шпрота на северо-западном шельфе, и, в частности, образование промысловых скоплений, следует считать биотические условия его существования, а именно, обеспеченность пищей. Влияние же циркуляции вод на условия распределения вида осуществляются лишь опосредованно [7].

Для оценки биологической специфичности шпрота была проанализирована его размерно-возрастная структура из «румынского»,

«западнокрымского» и «южнокрымского» нерестовых скоплений [12], в том числе: возрастной состав, т.е. общее количество поколений (годовых классов); соотношение численности разных поколений; средний возраст населения; средние размеры (стандартная длина тела) представителей одновозрастных классов. Во избежание возможного искажения результатов, связанных с проявлением временной (межгодовой, сезонной) изменчивости возрастной структуры в разных районах, соблюдался принцип одновременности сбора данных (февраль – март 2004 г.). Для оценки степени достоверности различий по каждому из показателей использовали соответствующие экспресс-метод ФЛАМЕНКО, t – критерий, среднюю ошибку [12, 17, 23].

В отношении первого показателя – возрастного состава населения, - установлено, что во всех исследованных районах шпрот представлен тремя возрастными классами – одно-, двух- и трёхгодовиками (без учёта икры и личинок), т.е. различий между разными районам установить не удалось. В отношении остальных показателей обнаружены статистически достоверные по каждому из них ($p < 0.05$) различия между шпротом из «румынского» скопления, с одной стороны, и шпротом из «западно-» и «южнокрымского», - с другой. Так, в «румынском» скоплении основу численности населения составляли двухгодовики (70 %), тогда как у побережья Крыма их доля варьировала от 26.4 до 31%, а основу численности составляли одногодовики (табл. 1).

Табл. 1 Возрастная структура и средний возраст шпрота из разных скоплений (февраль – март 2004 г.)
Table 1 Age structure and mean age of sprat from different aggregations (February – March 2004)

Скопление	Доля разных возрастных классов, %			Средний возраст, годы	Количество, экз.
	годовики	двухгодовики	трёхгодовики		
«Румынское»	28.5	70.5	1.0	1.73	190
«Западнокрымское»	68.0	31.0	1.0	1.33	381
«Южнокрымское»	71.2	26.4	2.4	1.31	1425

Обнаруженные различия свидетельствуют о разном уровне смертности представителей одного и того же поколения в этих регионах.

Соответственно, и средний возраст шпрота из западного и восточного районов моря оказался различным: 1.73 года в западной части моря и 1.31 – 1.33 года у Крымского побережья (вероятность различий между ними

> 0,95). Достоверные различия обнаружены также в размерах между годовиками и двухгодовиками шпрота из западной части моря и от крымского побережья, что указывает на разную скорость их роста. Шпрот из «румынского» скопления растёт быстрее и достигает более крупных размеров по сравнению с более мелким «крымским» шпротом (табл. 2).

Скопление	Стандартная длина, см (M ± m)		
	Годовики	Двухгодовики	Трехгодовики
«Румынское»	7.06 ± 0.059 54*	8.30 ± 0.039 134	9.25 ± 0.177 2
«Западнокрымское»	6.35 ± 0.031 259	7.66 ± 0.061 118	9.00 ± 0.125 4
«Южнокрымское»	6.29 ± 0.014 1015	7.57 ± 0.038 377	9.13 ± 0.071 33

Табл. 2 Средняя стандартная длина представителей одновозрастных классов шпрота из разных скоплений

Table 2 Mean length of one-ages classes of sprat from different areas

* – количество исследованных особей

В свою очередь, отсутствие различий по всем вышеуказанным показателям у шпрота из «западнокрымского» и «южнокрымского» скоплений указывает на его биологическую однородность. Отсюда вывод: эти скопления, несмотря на пространственную обособленность, составляют единую совокупность.

Исследования межгодовой (1998 – 2001) динамики численности возрастного состава шпрота из Каламитского залива (западнокрымское скопление) и от южного побережья Крыма (южнокрымское скопление) также не выявили различий между ними. Согласно [13], относительная численность двухгодовиков из этих районов в период исследований испытывала синхронные колебания (табл. 3),

подчиняясь общей закономерности. Данный факт служит дополнительным аргументом в пользу существования у южного и западного побережья Крыма единой, биологически однородной группировки шпрота. В свою очередь, согласно [6], шпрот из западной части моря (румынское скопление), также как и у побережья Крыма, неоднороден по размерно-возрастному составу. Так, в районе Дунайского гирла он достигает более крупных размеров и растёт быстрее, чем на Ильичевской и Днестровской банках. С учётом пространственных масштабов данного явления и общей схемы циркуляции течений в регионе, предположительно, эти скопления имеют внутривидовой ранг.

Табл. 3 Межгодовая динамика относительной численности двухгодовиков шпрота «западнокрымского» и «южнокрымского» скоплений

Table 3 Inter-annual dynamics of share of two-year old sprat from «Western Crimean» and «South Crimean» aggregations

Нерестовый сезон	Доля двухгодовиков, %	
	«Западнокрымское»	«Южнокрымское»
1998 – 1999	58.0 (3298)*	56.2 (777)
1999 – 2000	67.4 (2077)	65.0 (882)
2000 – 2001	83.5 (1763)	71.0 (643)
2001 – 2002	76.0 (3520)	63.0 (1809)

* - в скобках количество исследованных особей

В соответствии с выявленным характером региональных различий в размерно-возрастной структуре, можно сделать вывод, что «крымский» шпрот, в отличие от «румынского», в нерестовый сезон 2003/2004 гг. находился в менее благоприятных условиях (рис. 5).

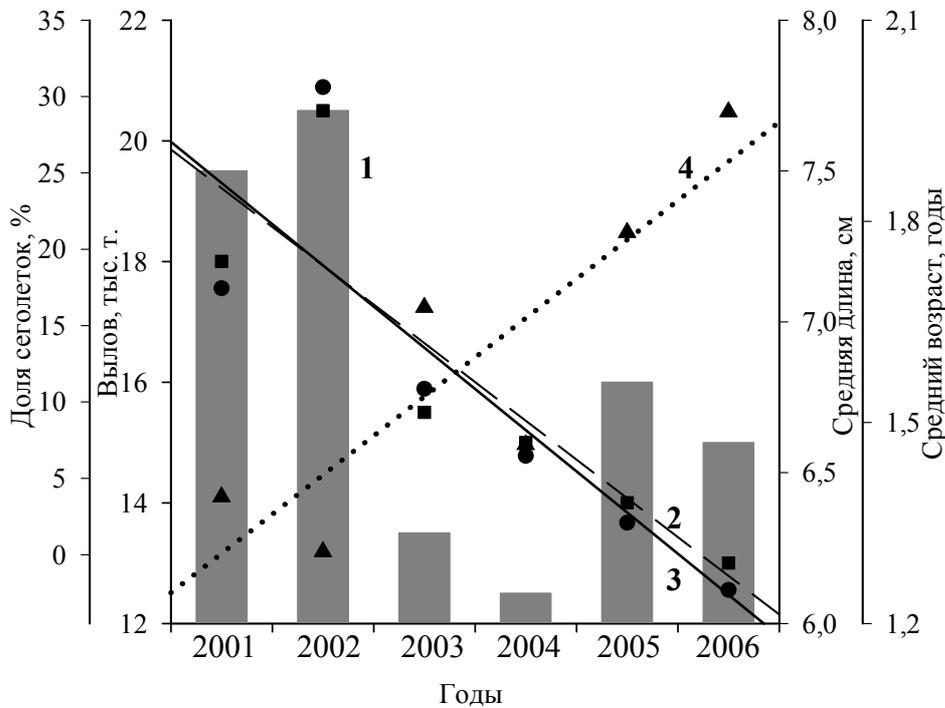


Рис. 5 Межгодовая изменчивость популяционных характеристик шпрота (2001 – 2006) на юго-западном шельфе Крыма: 1 – вылов, тыс. т; 2 – средняя стандартная длина, см; 3 – средний возраст, годы; 4 – доля сеголеток, %.

Fig. 5 Inter-annual variability of the sprat population characteristics (2001 – 2006) in the Crimean South Western shelf: 1 – catches, ths, t; 2 – mean sizes (standard length) cm; 3 – mean age, year; 4 – share of the fingerlings, %

Доказательства тому - заметно более низкие значения среднего размера особей (6.71 см против 7.96) и среднего возраста (1.31 - 1.33 года против 1.73) на фоне сокращения общего улова и улова на усилие, по сравнению с предыдущими годами [12]. Главной причиной этого, по нашему мнению, является слишком интенсивный промысел. Данная версия находит убедительное подтверждение в изменении промысловой ситуации в Крымском регионе [10]. Однако продолжает существовать мнение [33], что черноморский шпрот, как короткоциклический вид, обладающий высокой скоростью смены поколений, в принципе не может быть переловлен. Данное заблуждение, на наш взгляд, во многом базируется на игнорировании его внутривидовой неоднородности.

Что касается обнаруженных различий в скорости роста шпрота из «румынского» скопления и на крымском шельфе, наиболее веро-

ятная причина этого – разница в уровне продуктивности кормового зоопланктона в этих районах. Известно [3], что северо-западная часть Чёрного моря, в акватории которой находится «румынское» скопление, относится к числу наиболее высокопродуктивных районов, обязанных поступлению сюда большого количества биогенных веществ, выносимых Дунаем, Днепром и Днестром. По уровню развития кормового зоопланктона СЗЧМ примерно в полтора раза превышает неритическую зону у Севастополя и южного побережья Крыма. Таким образом, различия в возрастной структуре между западным и восточным шпротом связаны с разницей в характере и степени воздействия как природных, так и антропогенных факторов, основными среди которых являются продукционные характеристики и интенсивность промысла, соответственно.

Заключение. 1. В соответствии с основными требованиями, предъявляемыми к популяции как элементарной эволюционной единице, в северо-западной части Чёрного моря полностью отвечают таковым только «румынское» скопление у западного побережья и «крымское» из акватории моря, прилегающей к западному и южному побережью Крыма. Пространственно обособленные «западнокрымскую» и «южнокрымскую» группировки следует рассматривать как внутривидовые образования, входящие в состав единой «крымской» популяции. Внутривидовой статус (ранг) «болгарского» скопления из-за недостатка сведений требует дальнейшего уточнения.

2. Предлагаемая схема внутривидовой дифференциации черноморского шпрота носит предварительный характер. По мере поступления новых знаний и использования новых методов анализа она может видоизменяться и уточняться. Тем не менее, на данном этапе

предлагается рассматривать ее в качестве основы при разработке плана организации любых природоохранных действий в отношении данного вида. **3.** Что касается конкретных природоохранных действий, то, в соответствии с данной схемой, следует изменить существующий режим промысла черноморского шпрота. Для избежания дальнейшей деградации «крымской» популяции необходимо ослабить на нее промысловую нагрузку путем передислокации части добывающего флота на использование «румынской» популяции, биологическое состояние которой, судя по показателям возрастной структуры, следует оценивать на данный момент как более благополучное.

Благодарности: Авторы выражают благодарность вед. инж. Н.И. Пустоваровой, вед. инж. В.А. Бондареву и инж. И.Б. Банниковой, принявшим участие в сборе и обработке полевого материала.

1. Алексеев Ф. Е. О теоретических предпосылках и методиках рыбохозяйственных популяционных исследований // Внутривидовая дифференциация морских промысловых рыб и беспозвоночных: Тр. АтлантНИРО. – Калининград, 1984. – С. 5 – 19.
2. Беклемишев К. В. Экология и биогеография пелагиали. – М.: Наука, 1969. – 291 с.
3. Грезе В. Н., Федорина А. И. Численность и биомасса зоопланктона / Основы биологической продуктивности Черного моря (под общ. ред. В. Н. Грезе). – Киев: Наук. думка, 1979 - 392 с.
4. Гусар А. Г., Гетманцев В. А. Черноморский шпрот. – М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1985. – 229 с.
5. Доброволов И. Ст. Биохимични и популяционно-генетични изследвания на промишлени видове риби от водите на България и Световния океан: автореф. дисс. ... докт. биол. наук. – София, Институт по Зоология при БАН, 1988. – 63 с.
6. Заморев В.В., Снугирев С.М., Сердюк О.В. Распределение и размерно-возрастной состав промысловых скоплений шпрота черноморского. *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) (Clupeiformes, Clupeidae) в районе Дунай – Днестровского междуречья в 1998-2002 гг. // Вест. Одесского нац. ун-та. – 2003. – 8, вып. 1. – С.110 – 116.
7. Зуев Г. В. О структуре и динамике промыслового запаса шпрота (*Sprattus sprattus phalericus* Risso) в северо-западной части Чёрного моря // Экология моря. – 2000. – Вып. 53. – С. 11 – 14.
8. Зуев Г. В., Болтачев А. Р., Гуцал Д. К. Эколого-географический подход к изучению внутривидовой структуры шпрота (*Sprattus sprattus phalericus*) в северо-западной части Черного моря // Экология моря. – 2000. – Вып. 50. – С. 8 – 14.
9. Зуев Г. В., Гаевская А. В., Корнийчук Ю. М., Болтачев А. Р. О внутривидовой дифференциации черноморского шпрота (*Sprattus sprattus phalericus*) у побережья Крыма (предварительное сообщение) // Экология моря. – 1999. – Вып. 49. – С. 10 – 16.
10. Зуев Г. В., Гуцал Д. К., Мельникова Е. Б. Черноморский шпрот: мифы и реальность // Рыбное хозяйство Украины. – 2004. – 2(31). – С. 12 – 14.
11. Зуев Г. В., Мельникова Е. Б. Экологическое (внутривидовое) разнообразие ихтиофауны. Ихтиофауна черноморского побережья Крыма / Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор) / Под ред. В.Н. Еремеева, А.В. Гаевской. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 380 – 424.

12. Зуев Г. В., Мельникова Е. Б., Пустоварова Н. И. Биологическая дифференциация и структура запаса черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) (Pisces: Clupeidae) // Морск. экол. журн. – 2005. – 4, № 1. – С. 55 – 65.
13. Зуев Г. В., Салехова Л. П., Шевченко Н. Ф. и др. Новый подход к изучению возрастной структуры черноморского шпрота (*Sprattus sprattus phalericus*) (Pisces: Clupeidae) // Морск. экол. журн. – 2002. – 1, № 1. – С. 90 – 98.
14. Ильин Ю. П. Антициклонические вихри у свала глубин северо-западной части Черного моря: формирование поверхностных образований и спутниковые ИК-наблюдения в весенне-летний сезон // Исследования шельфовой зоны Азово-Черноморского бассейна: Сб. научн. тр. МГИ НАНУ. – Севастополь, 1995. – С. 22 – 31.
15. Ильин Ю. П., Белокопытов В. Н. Сезонная и межгодовая изменчивость параметров холодного промежуточного слоя в области Севастопольского антициклонического круговорота // Экол. Безопасность прибрежной и шельфовой зоны и комплексное использование ресурсов шельфа: Сб. научн. тр. МГИ, ИГН, ОФ НАНУ. – Севастополь, 2005. – Вып. 12. – С. 29 – 41.
16. Калнина О. В., Калнин В. В. Полиморфизм малатдегидрогеназы у черноморского шпрота (*Sprattus sprattus phalericus* Risso). Частоты аллелей на ареале // Генетика. – 2005. – 24, № 12. – С. 2187 – 2196.
17. Котов В. Н., Терентьева Н. Г. Классифицирование в биологии. Экспресс – метод ФЛАМЕНКО. – Киев: Наук. думка, 1993. – 68 с.
18. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. – М.: Мир, 1974. – 460 с.
19. Мальшев В. И., Елизаров Л. Г., Золотарев П. Н. и др. Часть II. Океанологические основы формирования биологической продуктивности / Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Чёрное море. – 1992. – 4, вып. 2. – С. 173 – 216.
20. Мина М. В., Савваитова К. А., Новиков Г. Г. Выявление специфики популяционной структуры при комплексном исследовании у рыб / Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. – Вильнюс, 1976. – ч. 2. – 142 с.
21. Минюк Г. С., Шульман Г. Е., Щепкин В. Я., Юнева Т. В. Черноморский шпрот. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 1997. – 137 с.
22. Овен Л. С., Шевченко Н. Ф., Гиригосов В. Е. Размерно-возрастной состав, питание и размножение шпрота (*Sprattus sprattus phalericus* (Clupeidae) в разных районах Чёрного моря // Вопр. ихтиологии. – 1997. – 37, № 6. – С. 806 – 815.
23. Рокицкий П. Ф. Основы вариационной статистики для биологов. – Минск, 1961. – 221 с.
24. Стоянов Ст. А. Състояние на запаса на черноморската трициона, ловена по българското крайбрежие през периодите 1945 – 1950 и 1955 – 1959 г // Тр. На централния научноизслед. Институт по рибовъдство и рибол. – Варна, 1960. – № 3. – С. 1 – 40.
25. Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. – М.: Наука, 1973. – 227 с.
26. Шварц С. С. Популяционная структура вида // Зоол. Журн. – 1967. – 46, вып. 10. – С. 1456 – 1469.
27. Юнева Т. В., Юнев О. А., Бингел Ф. и др. О связи между содержанием липидов у черноморского калянуса *Calanus euxinus* и динамической активностью водной среды его обитания // Докл. РАН. – 1999. – № 5. – С. 715 – 717.
28. Юрьев Г. С. Черноморский шпрот. Сырьевые ресурсы Чёрного моря. – М.: Пищ. Пром., 1979. – С. 73 – 92.
29. Яблоков А. В. Популяционная биология. – М.: Высшая школа, 1987. – 303 с.
30. FAO yearbook: Fishery statistics. Capture production, 2004. – 98/1. – 810 с.
31. Ihssen P. E., Book H. E., Casselman S. M. et al. Stock identification: materials and methods // Can. J. Fish. Aquatic Sci. – 1981. – 38, N 12. – P. 1838 – 1855.
32. Plyin Yu. P., Besiktepe S., Ivanov V. A. et al. Western Black Sea Currents by the Ship Measurements and Satellite Imagery // Ecosystem Modeling as a Management Tool for the Black Sea, 1998. – N 2. – С 119 – 129.
33. Shlyakhov V., Charova I. Scientific data on the state of the fisheries resources of Ukraine in the Black Sea in 1992 – 2005. Commission on the Protection of the Black Sea against Pollution, 1st Biannual Sci. Conf. Black Sea Ecosystem 2005 and Beyond 8-10 May 2006 Istanbul, Turkey. 2006. – P. 131 – 134.

Поступила 15 января 2007 г.

После доработки 12 апреля 2007 г.

Внутрішньовидова диференціація шпроту *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) (Pisces: Clupeidae) в західній частині Чорного моря. Г. В. Зуєв, О. Б. Мельникова. Вивчали внутрішньовидову диференціацію шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) в західній частині Чорного моря. На основі отриманих результатів про просторовий розподіл ікри, личинок, молоді і дорослих риб, міграційній поведінці, біологічній специфічності, наявності природних ізолюючих механізмів і т.д. був виділений ряд внутрішньовидових утворень різного рангу. Два з них - «румунське» і «кримське» відповідають вимогам, висунутим до популяції як елементарної еволюційної одиниці. Дана оцінка екологічного стану цих популяцій, розглянуті фактори їх формування і запропоновані міри керування (заходи управління).

Ключові слова: шпрот, популяція, внутрішньовидова диференціація, розподіл, еколого-географічний підхід, Чорне море.

Intraspecific differentiation of the sprat *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) (Pisces: Clupeidae) in the western part of the Black Sea. G. V. Zuyev, E. B. Melnikova. Intraspecific differentiation of the sprat *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) was studied in the western part of the Black Sea. The set of intraspecific formations of different rank was selected on the base of the spatial distribution of eggs, larvae, juveniles and adult fishes; migratory behavior, biological specificity, presence of natural isolating mechanisms, etc. Two forms - «Rumanian» and «Crimean», which corresponding to requirements for population as elementary evolution unit, were selected. The ecological condition of the populations was described and some factors of were selected. The ecological condition of the populations was described and some factors of their formation were considered, also some management measures were proposed.

Key words: sprat, population, intraspecific differentiation, distribution, ecological-geographical approach, Black Sea.