



НАУЧНІ СООБЩЕННЯ

УДК 597.587.1:597.08 (262.5)

ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ГИПОТЕЗА ПРОИСХОЖДЕНИЯ
КРУПНОЙ ЧЕРНОМОРСКОЙ СТАВРИДЫ (PISCES, CARANGIDAE)

© Г. В. Зуев, Е. Б. Мельникова

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

Поступила 12 ноября 2002 г.

На основе сведений о пространственных, структурно-функциональных и экологических характеристиках крупной ставриды (КС) и их изменчивости в связи с условиями среды обитания, предложена эколого-географическая гипотеза о происхождении КС и причинах ее массового появления в Черном море в конце 40-х годов XX в. Согласно данной версии, КС является результатом вторичного скрещивания между черноморским (*Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev) и средиземноморским (*T. mediterraneus mediterraneus* Steind) подвидами, которое имело место в Черном море, куда средиземноморская форма проникла в наиболее маловодном за более чем 60-и летний период 1943 г. Высокая жизнеспособность первых поколений КС, характеризующая поистине гигантскими (на фоне родительских форм) размерами особей, высокими темпами роста и огромной численностью, явилась результатом эффекта гетерозиса, проявившегося в наибольшей степени среди первого поколения гибридов (F₁). Последующее резкое сокращение численности КС, ее измельчание и «биологическое перерождение» в мелкую форму в начале 60-х годов связаны с затуханием гетерозисного эффекта среди гибридов более поздних поколений.

Ключевые слова: черноморская крупная ставрида, гибрид, промысел, улов, миграция, гетерозис, поколение

The ecological-geographical hypothesis about an origin of the large-sized scad (LSS) and reasons of its mass occurrence in the Black Sea at the end of 1940s on the basis of data on the spatial, structurally-functional and ecological characteristics of LSS is offered. According to this version, LSS origin is explained as the result of secondary crossing between Black Sea subspecies (*Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev) and Mediterranean subspecies (*T. mediterraneus mediterraneus* Steind.) in the Black Sea during 1943, that was the most dry year for more than 60 year period. The giant sizes of LSS first generations in comparison with parental forms, high growth rates and greater abundance were a result of the heterosis effect, which has the greatest degree in the first hybrid generation (F₁). The subsequent sharp decrease of LSS abundance and body sizes, "biological degeneration" at the beginning of 1960s are consequence of the heterosis effect reduction among hybrids of the latest generations.

Key words: large-sized Black Sea scad, hybrid, fishing industry, catch, migration, heterosis, generation

Феномен крупной ставриды (КС), внезапно появившейся в Черном море в массовом количестве в конце 40-х годов 20-го столетия и столь же внезапно исчезнувшей в начале 60-х годов, вызвал огромный интерес и привлек к себе пристальное внимание многих исследователей. За относительно короткий срок, не превышающий в общей сложности 10 - 15 лет, было опубликовано более полусотни работ, посвященных различным аспектам систематики, морфологии и биологии, физиологии и биохимии, особенностям поведения и миграций, оценкам запаса и перспектив ее промысла. Отдельные работы продолжают появляться и в настоящее время.

Столь бурному развитию исследований способствовали, по меньшей мере, два обстоятельства. Прежде всего, большое хозяйственное значение КС как ценного пищевого объекта, точные оценки абсолютной величины и структуры запаса которого должны были стать обязательным условием для разработки методов рациональной эксплуатации и прогнозирования. Специальный промысел КС начал развиваться в конце 1953 г., а уже в 1956 г. было выловлено около 150 тыс. ц (рис. 1, кривая 1). Для сравнения, максимальные уловы черноморского анчоуса (хамсы) – основного промыслового вида - в 50-60-х годах не превышали 110 – 160 тыс. ц (рис. 1, кривая 2).

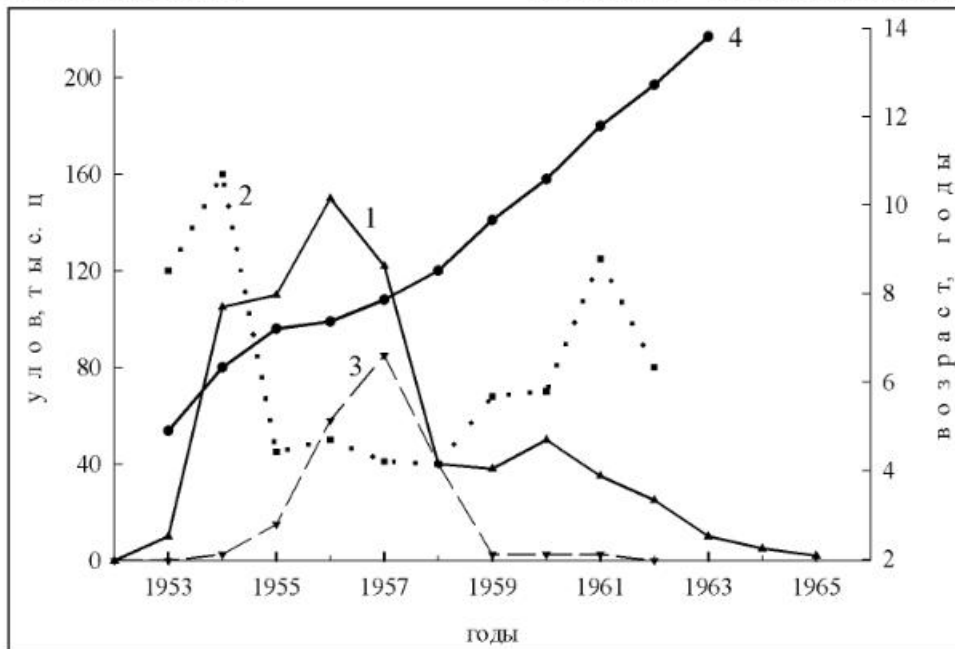


Рис. 1. Многолетняя динамика уловов крупной ставриды (1), анчоуса (2), пеламиды (3) и изменение среднего промыслового возраста крупной ставриды (4)

Fig. 1. Long-term dynamics in catches of large-sized scad (1), anchovy (2), bonito (3) and change of average commercial age of large-sized scad (4)

Таким образом, КС претендовала на ведущую роль в черноморском рыболовстве. Общая величина запаса КС, согласно нашим ретроспективным оценкам, полученным на

основании анализа литературных сведений [25], в начале 50-х годов могла составлять не менее 2 - 3 млн. ц. Наряду с большим хозяйственным значением, исследования КС сулили,

по мнению специалистов, много нового для познания процессов и путей адаптации организмов, проблем микроэволюции и видообразования.

Основные этапы непродолжительного, но весьма запоминающегося периода пребывания КС в Черном море, вкратце таковы. Весной 1948 г. с борта самолета, проводившего авиаразведку морских биоресурсов – рыб и дельфинов, недалеко от побережья Грузии были обнаружены скопления крупной рыбы, занимающие акваторию около 800 кв. миль [25]. Вначале она была принята за пелагиду, но позднее оказалось, что это - крупная форма ставриды, отдельные экземпляры которой достигали длины 50 см и веса более одного килограмма. Уже в следующем году КС регулярно появляется у кавказского побережья в уловах ставных неводов и жаберных сетей, а также вылавливается на удочку. По одним сведениям [24, 27], летом 1950 г., по другим [1], год спустя КС вдоль кавказского побережья и южного берега Крыма распространилась до м. Херсонес и вошла в Азовское море. Часть популяции при этом впервые осталась на зимовку у южного берега Крыма. В том же году КС была обнаружена у анатолийского побережья в районе Синопа. Летом 1952 г. в небольшом количестве КС появилась в северо-западной части Черного моря (СЗЧМ), у берегов Румынии и Болгарии, в Каркинитском заливе. За пределами Черного моря (ЧМ) единичные экземпляры КС встречались в 1954 - 1955 гг. в проливе Босфор, Мраморном море и Дарданеллах [39].

Последовательное расширение ареала КС в результате летних миграций, сопровождавшееся экспансией в открытые глубоководные районы моря, удаленные более чем на 80 - 100 миль от берегов, где она интенсивно

питалась и размножалась, происходило до 1954 г. Однако, начиная с 1955 г., наблюдается сокращение летнего ареала КС. Постепенно она перестает появляться в СЗЧМ и Азовском море, оставаясь, тем не менее, все еще относительно многочисленной у побережья Кавказа и в юго-восточной части ЧМ. В 1957 г. массовая миграция КС на север вдоль кавказского побережья была ограничена районом Новороссийска, а в водах Крыма в уловах встречались только отдельные экземпляры. Сокращение ареала сопровождалось уменьшением численности КС в результате естественной и промысловой смертности, с одной стороны, и отсутствия урожайных поколений, с другой. По [21], промысловый запас КС в 1963 г. сократился, по сравнению с 1956 г., не менее чем в 20 - 25 раз. Начиная с 1965 г., официальная статистика уловов черноморской ставриды не предусматривает ее разделения на мелкую и крупную формы ввиду крайней малочисленности последней.

Появление КС в Черном море с самого начала вызвало противоречивые, вплоть до взаимоисключающих, мнения относительно ее таксономической принадлежности и происхождения. Ю. Г. Алеев [1] на основании сходства формы тела и темпов роста КС и ставриды из Средиземного моря высказал суждение о том, что КС является выходцем из Средиземноморского бассейна, предложив именовать ее «средиземноморской ставридой». Однако в дальнейшем на основе детальных исследований ставрид рода *Trachurus* он пришел к выводу, что КС представляет собой локальное, географически обособленное стадо черноморского подвида ставриды *T. mediterraneus ponticus*, наряду с остальными тремя (северным, восточным и юго-западным), выделенными им ранее, которые отличаются от КС лишь свои-

ми более мелкими размерами [2]. Это стадо он назвал «южным». Причины быстрого роста ставриды южного стада он предположительно связывал с более благоприятными температурными условиями вод у анатолийского побережья и лучшими кормовыми условиями этого региона. Заметим, что его последний довод является далеко не бесспорным.

Последовательным сторонником черноморского происхождения КС оставался В. Н. Тихонов [24, 25, 26, 27]. Свою позицию он определял, исходя, в первую очередь, из данных В. Ньюмана [39], согласно которым КС была ранее известна турецким рыбакам, промышлявшим у берегов Болгарии, Крыма и Аджарии. Следующим его аргументом в пользу черноморского происхождения КС служило то обстоятельство, что все этапы ее жизненного цикла – размножение, рост молоди, нагул и зимовка взрослого населения – проходят в пределах ЧМ. И, наконец, третье обстоятельство – это отсутствие КС в Средиземном море. По мнению В. Н. Тихонова, КС – постоянный обитатель Черного моря, который, ввиду своей малочисленности, оставался за пределами внимания специалистов. Для убедительности он ссылается на работу С. А. Зернова [16], в которой упоминается о ставриде длиной 40 см, выловленной у берегов Кавказа, и на информацию Н. Е. Максимова [20] о постоянном присутствии у берегов Болгарии крупной ставриды, известной под местным названием «сафриди едри» (в отличие от мелкой – «сафриди дребни», или «граца») и даже, якобы, имеющей небольшое промысловое значение. К сожалению, в отношении ссылки на последнюю работу вкралась досадная неточность, которая продолжала тиражироваться в дальнейшем [3, 31]. В действительности, у побережья Болгарии никогда прежде, по крайней

мере, до 1952 г., не ловили ставриду крупнее 25 см [12]. Местные же названия «сафриди едри» и «сафриди дребни» здесь традиционно употребляются по отношению к экземплярам длиной 12 - 25 и менее 12 см соответственно. По мнению В. Н. Тихонова, КС следует рассматривать как особую форму черноморской ставриды, имеющую таксономическую категорию более высокого ранга, чем стада мелкой ставриды, выделенные Ю. Г. Алеевым. Данную точку зрения разделяли и другие авторы [22].

Выяснению систематического положения КС, установлению степени родственных взаимоотношений между ней и мелкой черноморской ставридой (МС) посвящена серия работ Ю. П. Алтухова и его соавторов [4, 5, 6, 7, 8, 9, 10]. Для этой цели были использованы цитофизиологический (изучение теплоустойчивости изолированных мышц) и биохимический (серологический анализ тканевых белков) методы. По этим показателям между КС и МС были обнаружены четкие различия. На основе сопоставления значений полученных различий с результатами изучения систематически близких видов ставрид, в частности, *T. trachurus* L. из северо-восточной Атлантики и *T. trecae* Cadenat из юго-восточной, Ю. П. Алтуховым [4, 5, 6] был сделан вывод о видовом уровне различий мелкой и крупной форм, т. е. КС и МС были признаны им в качестве двух самостоятельных видов.

Возможно, в подобной интерпретации полученных автором результатов немаловажную роль сыграла концепция Б.П. Ушакова [29], согласно которой теплоустойчивость тканей пойкилотермных организмов рассматривалась в качестве цитофизиологического критерия вида. Однако, благодаря многочисленным, более поздним исследованиям, были

установлены различия в теплоустойчивости не только отдельных популяций, но и более мелких группировок среди представителей разных таксономических групп, в том числе и у рыб [34]. Следы происхождения КС Ю. П. Алтухов пытался искать в Средиземном море и даже в Атлантическом океане, а причину ее массового появления в Черном море объяснить внезапным расширением ареала в результате резкого увеличения численности видового населения.

Р. С. Шавердов [30, 31] на основании изучения ряда морфологических признаков, особенностей экологии и поведения черноморской ставриды пришел к заключению, что МС и КС - это разные формы существования (экоотипы) подвида *T. mediterraneus ponticus*, различия между которыми определяются исключительно условиями питания, т. е. фактически разделил точку зрения Ю. Г. Алеева. По его мнению, являясь факультативным хищником, ставрида в годы увеличения численности черноморского анчоуса – своего основного кормового объекта - превращается в активного мигранта, быстрее растет и в результате достигает более крупных размеров, при недостатке же пищи темп ее роста соответственно замедляется и она остается мелкой. Для убедительности своей версии он оперирует многолетними (1947 - 1962) данными о динамике уловов черноморского анчоуса, КС и пелагиды, последняя из которых является не только хищником по отношению к младшим возрастным группам КС, но и ее пищевым конкурентом в ЧМ (рис. 1). Однако, выявленные Р. С. Шавердовым взаимосвязи между этими тремя видами не столь очевидны. Так, в период наиболее высоких уловов КС уловы анчоуса оставались минимальными по сравнению с предыдущими и последующими года-

ми, тогда как уловы пелагиды достигали максимальных значений. Похоже, что трофический фактор в данном случае не являлся определяющим. Что это действительно так, можно судить по увеличению объема вылова хамсы в последующие годы почти на порядок, что явилось прямым результатом интенсификации методов промысла, а вовсе не определялось величиной ее запаса.

Н. И. Куликова [18] на основе изучения методом электрофореза особенностей белкового состава крови 6 видов ставриды родов *Trachurus* и *Decapterus* из Черного, Средиземного и Красного морей пришла к выводу о принадлежности крупной и мелкой форм черноморской ставриды к одному виду.

Довольно оригинальная версия появления КС в Черном море была высказана Н. И. Ревинной и Т. Е. Сафьяновой [22]. Опираясь на данные о существенных физиолого-биохимических различиях между КС и МС [5, 6], отсутствии в течение ряда лет полноценного пополнения промыслового стада КС, несмотря на интенсивное размножение в отдельные годы, а также на сходство темпов роста КС в первые годы ее жизни с темпами роста средиземноморской ставриды, они высказали предположение, что массовое появление КС могло явиться результатом вспышки ее численности за пределами ЧМ. Возможной причиной такой вспышки численности предположительно могли послужить, по их мнению, глобальные изменения климатических процессов, периодически происходящие под воздействием космических факторов. Для убедительности они ссылаются на Г. К. Ижевского (1964), который отмечает интенсификацию в 50-е годы океанологических процессов в Северо-Атлантической системе, граница которой проходит через Средиземное море. По

их мнению, вполне возможно, что КС могла быть средиземноморским (а возможно, даже атлантическим) мигрантом, который проник в Черное море, но не смог в нем адаптироваться. Версию о средиземноморском происхождении КС не исключал и Г. Е. Шульман [32, 33] на основании обнаруженных им различий в особенностях жирового обмена у КС и ряда черноморских видов рыб.

И. Доброволов [14, 15, 37] в результате сравнительного изучения электрофоретических спектров неспецифических мышечных эстераз черноморской ставриды (*T. mediterraneus ponticus*), средиземноморской (*T. mediterraneus mediterraneus*) и КС выдвинул гипотезу о гибридном происхождении последней.* Согласно этой гипотезе, крупная ставрида представляет собой результат внутривидового скрещивания между средиземноморским и черноморским подвидами, которое могло иметь место как в Мраморном, так и в ЧМ. Своими гигантскими размерами, более быстрыми темпами роста, огромной численностью и прочими экологическими преимуществами перед мелкой черноморской ставридой, по его мнению, она обязана эффекту гетерозиса, который наиболее ярко проявился среди гибридов первого поколения, и очень быстро затух в последующих. Кроме вышеперечисленных, предлагались и другие версии, которые, однако, не нашли сколь-нибудь широкого распространения. В частности, одна из них – это предположение о полиплоидном происхождении КС [12].

* Начиная работу над статьей, авторы, к сожалению, не были знакомы с работами И. Доброволова [14, 15, 37], в которых на основании биохимических и популяционно-генетических исследований впервые выдвигается гипотеза о гибридном происхождении крупной ставриды

Для выяснения таксономического положения КС, ее происхождения, причин внезапного массового появления в ЧМ и скорого исчезновения, а также степени ее родственных отношений с мелкой черноморской ставридой нами использован эколого-географический подход, включающий совокупность сведений о пространственных (географических), структурно-функциональных (морфо-биологических) и экологических (взаимоотношения с факторами среды) характеристиках КС.

В соответствии с особенностями пространственной и функциональной структуры ареала КС следует рассматривать как черноморскую форму, поскольку все стадии ее онтогенетического развития происходят в ЧМ. За его пределами КС встречалась только в годы максимального увеличения своей численности и лишь на отдельных этапах жизненного цикла. В Азовском море это были летние нагульные скопления, в Босфоре, Мраморном море и Дарданеллах – единичные крупные экзепляры (см. выше). В пользу черноморского происхождения КС может свидетельствовать и тот факт, что в Средиземном море, единственно, откуда она могла бы проникнуть в Черноморский бассейн, КС отсутствует. Населяющие же моря Средиземноморского бассейна представители подвида *T. mediterraneus mediterraneus* по своим размерам и темпам роста незначительно отличаются от черноморской ставриды.

Итак, если КС по своему происхождению является черноморской формой, то важно знать, когда она появилась в Черном море. Другими словами, относится ли она к числу аборигенных представителей черноморской ихтиофауны, населяющей этот бассейн с ис-

торически незапамятных времен, но остававшейся до последнего времени неизвестной ввиду своей исключительной редкости, либо это совершенно новая, возникшая по неизвестным пока причинам форма?

Ответом на этот вопрос, казалось бы, могли послужить имеющиеся в литературе указания на факты обнаружения в разное время крупных (до 40 см длины) экземпляров ставриды в разных районах ЧМ [15, 34, 35, 38]. Однако этот ответ, к сожалению, не может быть признан достаточно убедительным по той причине, что ни в одном из этих случаев таксономическая принадлежность ставриды не была установлена. Нельзя полностью исключать, что это могли быть представители вида *T. trachurus*, которые нередко достигают столь крупных размеров. С другой стороны, версия внезапного появления КС также весьма сомнительна, поскольку представляет, по сути, признание концепции видообразования (формообразования) путем макрогенеза, т. е. скачкообразного происхождения видов [38], несостоятельность генетических и экологических основ которой была подвергнута справедливой критике [19]. Итак, обе версии кажутся недостаточно убедительными.

В поисках возможных причин появления КС нами рассмотрена общая экологическая ситуация в регионе, сложившаяся в начале 40-х годов. Были привлечены данные многолетних (1923 - 1985 гг.) наблюдений изменений гидрологического режима ЧМ, в частности, изменений величины суммарного стока рек [13]. Как известно, речной сток является главной составляющей баланса пресных вод ЧМ, определяющий интенсивность его водообмена с Мраморным морем через пролив Босфор посредством двух разнонаправленных течений, - верхнего, с которым происходит

отток относительно малосоленных вод из ЧМ, и нижнего, несущего соленые средиземноморские воды в ЧМ. Увеличение поступления материковых речных вод в ЧМ в многоводные годы приводит к увеличению толщины верхнего опресненного слоя и, соответственно, ослаблению нижнего босфорского течения, тогда как снижение поступления материковых вод в маловодные годы сопровождается ослаблением верхнего черноморского течения и усилением нижнего, босфорского. В маловодные годы в ЧМ с нижнебосфорским течением вносится обычно в 2 - 2,5 раза больше средиземноморских вод, по сравнению со среднемноголетним значением [11]. Именно такие годы наиболее благоприятны для проникновения в ЧМ средиземноморских представителей флоры и фауны, т. н. «средиземноморских вселенцев».

Анализ среднегодовых значений величины суммарного стока рек в Черноморский бассейн за более чем 60-летний период показал, что самым маловодным за все это время был 1943-й год. Суммарная величина речного стока в этот год составила лишь 69,5 % от среднемноголетней и 46,6 % - от максимальной, имевшей место в 1941 г. (рис. 2).

В свою очередь, согласно результатам исследований разных авторов возрастного состава уловов КС, ее появление в ЧМ датируется 1943-м годом. Среди нескольких тысяч исследованных особей обнаружен лишь единственный экземпляр, родившийся в 1942 г., что, скорее всего, следует считать артефактом. В последующие два десятилетия происходило с разной степенью интенсивности воспроизводство КС в результате ежегодного размножения.

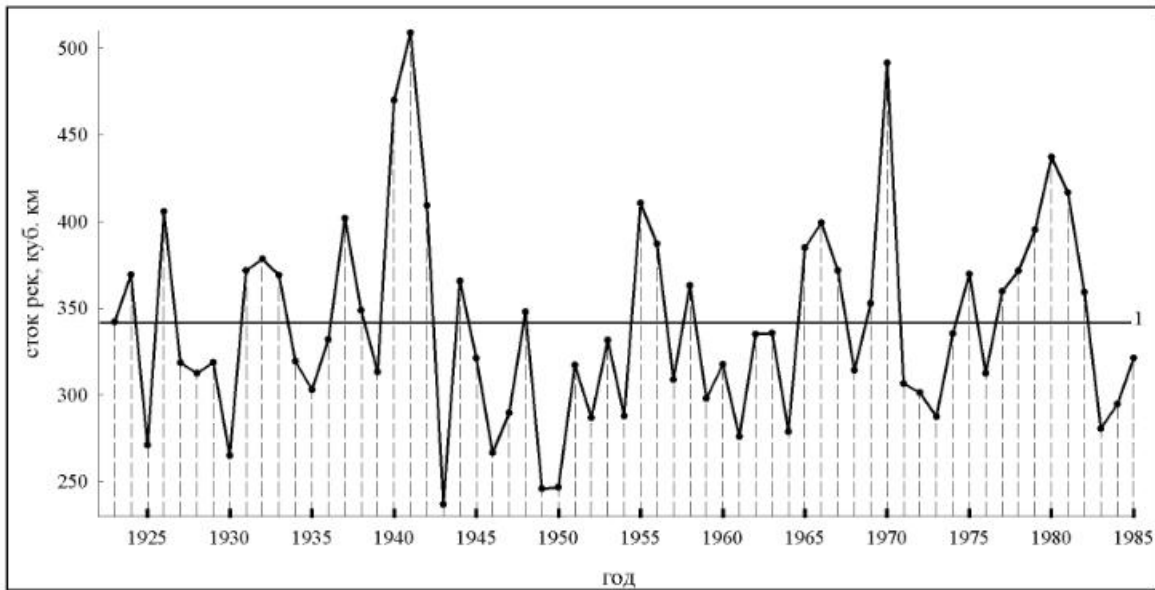


Рис. 2. Многолетняя динамика величины речного стока Черноморского бассейна. (1 – среднемноголетнее значение величины стока [13])

Fig. 2. Long-term dynamics of the river drain into the Black Sea basin (1 - average annual flow [13])

Появление КС в Черном море в год, характеризующийся за более, чем 60-летний период минимальной величиной речного стока, можно рассматривать либо как результат случайного стечения обстоятельств, либо как показатель вполне определенной связи между этими двумя природными явлениями. Если действительно такая связь существует, то происхождение КС не является бесспорно черноморским, а каким-то образом может быть связано со средиземноморским бассейном.

Возможны, по меньшей мере, два варианта. Согласно одному из них, КС – это, предположительно, средиземноморский подвид ставриды *T. mediterraneus mediterraneus*, который в результате резкого усиления нижнебосфорского течения проник со средиземноморскими водами в ЧМ, где обрел более комфортные условия, которые и обеспечили, в конечном счете, быстрый рост и крупные раз-

меры особей (прежде всего, – это лучшая обеспеченность пищей, благодаря более высокой биологической продуктивности вод черноморского бассейна). Согласно второму варианту, КС – это гибридная форма, которая представляет собой результат внутривидового скрещивания средиземноморского (*T. mediterraneus mediterraneus*) и черноморского (*T. mediterraneus ponticus*) подвидов, которое произошло в 1943 г. в Черном море. В этом случае быстрый рост, крупные размеры и высокая численность КС есть не что иное, как проявление эффекта гетерозиса, или гибридной мощности, – явления, довольно широко известного в растительном и животном мире.

В справедливости предлагаемых версий мы попытались разобраться, используя для этого различные структурно-функциональные характеристики КС и их временную (многолетнюю) изменчивость, а также некоторые экологические особенности.

В случае гибридного происхождения КС, представители первого поколения гибридов (F_1), следуя правилу максимального проявления эффекта гетерозиса, по своей жизнеспособности, выносливости и продуктивности должны заметно превосходить гибридов следующих поколений. Из этого следует, что для проверки справедливости гипотезы гибридного происхождения КС достаточно провести сравнительный анализ показателей жизнеспособности представителей разных поколений гибридов.

Исходя из общебиологических представлений, в качестве показателей жизнеспособности КС, обеспечивающих ей преимущества в борьбе за выживание, были приняты темп роста и предельные размеры особей, урожайность поколений, величина занимаемого ареала и др. Особую сложность в данном случае представляет дифференциация разных поколений гибридов. Для этой цели использовали экологический подход, в основу которого были положены следующие условия:

- средиземноморская ставрида проникла в Черное море в 1943 г.;
- ее популяция в тот момент была представлена всеми возрастными группами (классами).

Поскольку максимальная продолжительность жизни средиземноморской ставриды составляет 7 – 8 лет, а половой зрелости она достигает уже на втором году жизни [2], появление гибридов F_1 предположительно можно ожидать ежегодно на протяжении 6 – 7 лет (с 1943 по 1949 – 1950 гг.). При продолжительности жизни КС в 17 – 18 лет [22], F_1 могли встречаться вплоть до 1967 – 1968 гг. В свою очередь, появление гибридов второго поколения (F_2), при условии достижения гиб-

ридами F_1 половой зрелости в возрасте 4 года [25], следует ожидать не ранее 1947 г. Таким образом, только первые четыре поколения КС (1943 – 1946 гг.) - это гибриды F_1 . Начиная со следующего поколения, КС представляет смесь F_1 и F_2 , а с начала 50-х годов, возможно, включает в свой состав представителей более чем двух генетически разных поколений гибридов, среди которых доли F_1 и F_2 последовательно убывают.

В соответствии с правилом затухания гетерозиса в результате смешения генетически разных поколений гибридов должно наблюдаться снижение жизнеспособности КС в ряду поколений. Именно с таким явлением и столкнулся Р. С. Шавердов [31] при изучении роста КС, принадлежащей к поколениям 50-х годов, и сделавший заключение о том, что по темпам роста крупная и мелкая ставрида между собой не различаются. Дело в том, что к этому времени КС представляла собой совокупность генетически разных поколений гибридов, существенно различающихся между собой по абсолютным значениям показателей их жизнеспособности, в частности, по темпу роста. Именно такое объяснение имеет, по нашему мнению, т.н. «парадокс Шавердова».

Если гибридная версия происхождения КС справедлива, то в соответствии с правилом затухания гетерозиса внутри возрастных классов (поколений) КС, начиная с поколения 1947 г., т. е. с момента появления в ее составе F_2 , должна наблюдаться биологическая дифференциация особей по признакам, характеризующим их жизнеспособность.

В этой связи особого внимания заслуживает факт обнаружения внутри КС «средней», или промежуточной формы, которая от типичной «крупной» формы отличалась более низким темпом роста особей и меньшими

предельными размерами, более низкой урожайностью поколений, особым типом динамики численности и даже формой тела (рис. 3). Но самое главное при этом то, что проме-

жуточная форма впервые появилась в 1947 г., что, согласно гибридной гипотезе происхождения КС, соответствует времени появления гибридов F_2

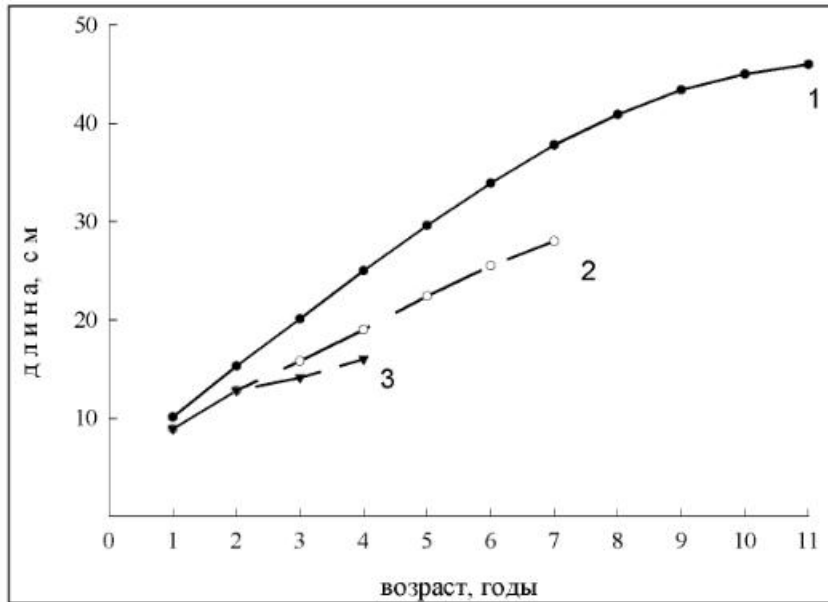


Рис. 3. Рост черноморской ставриды. 1 – «крупная» форма; 2 – «средняя»; 3 – мелкая [25]
 Fig. 3. Growth of Black Sea sea bass: 1 – “large-sized” form; 2 – “middle-sized” form; 3 – “small-sized” form [25]

Можно ли данное событие рассматривать как случайное совпадение? По нашему мнению, нет, поскольку подобная биологическая дифференциация позднее была обнаружена на примере поколений КС 1957, 1958, 1962 и 1963 гг. [22]. Внутри каждого из них были выделены две группы особей, которые не только различались между собой по темпу роста, предельным размерам, продолжительности жизни и возрасту полового созревания, но и, в отличие от более ранних поколений, значительно уступали им по своим размерам и численности, тем самым полностью соответствуя правилу затухания гетерозиса (рис.4). К сожалению, всем этим интересным и чрезвычайно важным фактам до настоящего времени не придавали значения. Между тем, с позиций гибридной гипотезы происхождения КС находят свое объяснение и многие другие явления,

например, закономерное снижение урожайности в ряду поколений; произошедшее в короткие сроки катастрофическое снижение промысловых уловов; измельчание и «биологическое перерождение» КС в мелкую форму и др. Все они являются следствиями затухания гетерозиса. Так, наиболее высокоурожайные поколения 1945 – 1949 гг. – это преимущественно представители гибридов F_1 , с очень незначительной примесью F_2 , среди которых эффект гетерозиса проявился с наибольшей силой. Снижение урожайности КС в 50-х годах непосредственно отражает уменьшение доли быстрорастущих и более крупных, имеющих более высокую абсолютную плодовитость гибридов F_1 и замещение их более мелкими и, соответственно, менее плодовитыми представителями F_2 , среди которых гетерозисный эффект выражен в меньшей степени.

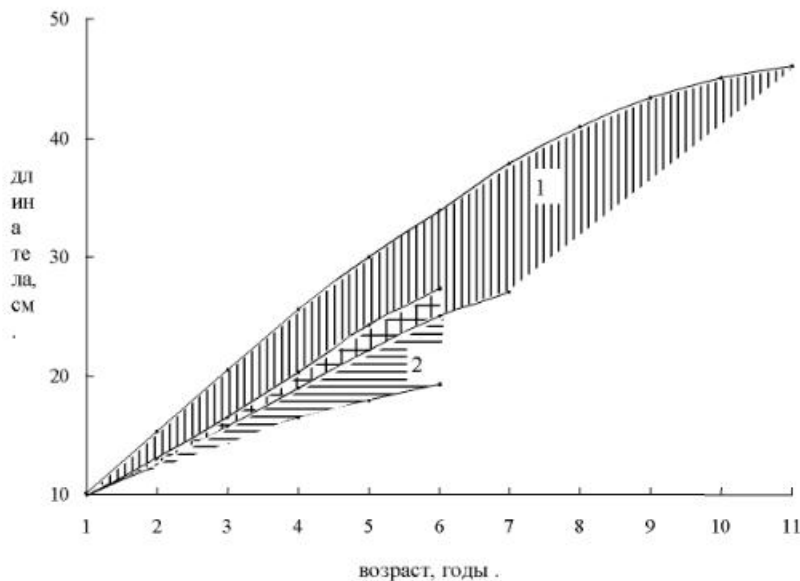


Рис. 4. Размеры тела и темпы роста разных поколений крупной ставриды (1 – поколения 40-х годов; 2 – поколения 60-х годов)

Fig. 4. Body sizes and growth rates of different generations of large-sized scad (1 - generations of 1940th years; 2 - generations of 1960th years)

В совокупности сокращение общей численности F_1 , снижение плодовитости и более медленные темпы роста гибридов F_2 не могли не привести к резкому сокращению пополнения промыслового стада. В результате произошло быстрое увеличение среднего возраста промысловой части популяции КС. На протяжении 1953 – 1963 гг. средний промысловый возраст особей последовательно и закономерно увеличивался от 4.7 до 12.9 лет. В конечном счете, все это привело к катастрофическому сокращению уловов КС. Уже в 1957 г. ее улов по сравнению с предыдущим годом, сократился более, чем втрое (рис. 1, кривая 1).

Тем не менее, снижение урожайности в последовательном ряду поколений – это не единственная причина сокращения промыслового пополнения КС, поскольку в разные годы, в частности в 1955 – 1956 гг. [23], отмечалась очень высокая интенсивность ее нереста

и многочисленность молодежи, что, однако, не привело к восстановлению промыслового стада в последующие годы, вопреки некоторым прогнозам. Другая причина исчезновения КС – это существенные изменения в ее биологии, выразившиеся не только в замедлении темпов роста и уменьшении общих размеров особей, но также в сокращении продолжительности жизни и возраста полового созревания, т. е. полное «биологическое перерождение» КС (идентифицированной по физиологическим показателям) в мелкую родительскую форму.

Естественно возникает вопрос, повторялись ли в истории Средиземноморско-Черноморского бассейна в последние 5 - 10 тыс. лет (с момента последнего прорыва Босфора) заходы в ЧМ средиземноморской ставриды, сопровождавшиеся ее скрещиванием с черноморской, или же это случилось лишь однажды, - в 1943 г. Окончательного и однозначного ответа на этот вопрос нет. Тем не

менее, учитывая факты обнаружения крупных экземпляров в разных районах моря и в разное время, можно предполагать, что процессы гибридизации вполне могли иметь место в прошлом, однако их масштабы, очевидно, были не столь значительными. С полной уверенностью на этот вопрос можно было бы ответить, если бы была установлена таксономическая принадлежность этих экземпляров. Однако, принадлежность крупных особей к виду *T. trachurus*, уже аргументом кажется весьма сомнительной, поскольку в ЧМ этот вид практически отсутствует, встречаясь крайне редко лишь в прилегающих к Босфору районах, случаи же нахождения его у побережья Румынии и Крыма остаются под большим сомнением [24]. В то же время, крупные экземпляры ставриды, относительно которых имеются конкретные упоминания в литературе, известны из самых разных районов моря – крымского и кавказского побережий, Аджарии, Турции, Румынии.

Обнаруженный в 1979 г. 11-летний экземпляр ставриды длиной 44 см [15], к сожалению, также не внес ясности в этот вопрос, поскольку мог принадлежать как к числу быстрорастущих гибридов F_2 поколения 1968 г., так и к числу гипотетических гибридов F_1 , которые могли появиться в результате возможного проникновения средиземноморской ставриды в ЧМ в аномально маловодные 1949 и 1950 гг. (рис. 2).

Весьма любопытно в этой связи, что в демонстрационном аквариуме ИнБИОМ (Севастополь) в 90-х годах время от времени встречались отдельные, внешне неотличимые от остальных, экземпляры ставриды, которые быстро росли и достигали крупных (35 - 40 см.) размеров (уст. сообщ. С. Н. Бродского). Предположительно, это могли быть гибриды,

но, чтобы доказать или опровергнуть данную версию, необходимы специальные цитологические или иммунологические тесты.

По нашему убеждению, проникновение средиземноморской ставриды в ЧМ и ее скрещивание с черноморской не относится к числу случайных, одноразовых явлений, а является одним из проявлений более общего процесса «медитерранизации» и носит систематический характер. Что касается экологических предпосылок возможного проникновения средиземноморской ставриды в ЧМ в будущем, то их вероятность должна увеличиваться по мере все более возрастающего антропогенного воздействия на экосистему моря, дальнейшего нарушения баланса пресных вод в результате отъема и зарегулирования речного стока и осолонения водоема.

На данном этапе можно сформулировать следующие выводы:

1. Результаты изучения пространственных, структурно-функциональных и экологических характеристик крупной ставриды и их изменчивости дают основание рассматривать ее как гибридную форму, которая возникла в результате вторичного скрещивания черноморского (*Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev) и средиземноморского (*T. mediterraneus mediterraneus* Steind) подвидов, генетическая изоляция между которыми произошла около 30 - 50 тыс. лет назад [37]. Процесс скрещивания между подвидами происходил в пределах акватории Черного моря, на что указывает наличие в нем всех стадий онтогенетического развития КС.

2. Массовое появление крупной ставриды в Черном море, согласно изучению возрастного состава ее популяции, произошло в 1943 г., который по своим гидрологическим и гидрохимическим условиям следует рассмат-

ривать как наиболее благоприятный за период 1923 – 1985 гг. для миграции средиземноморской ставриды в Черное море в результате усиления нижнебосфорского течения.

3. Поистине гигантские (50 - 55 см), по сравнению с родительскими формами, размеры КС, высокие темпы ее роста и огромная численность первых (1945 - 1949 гг.) поколений явились результатом эффекта гетерозиса, который проявился в наибольшей степени среди гибридов F_1 . Заметное снижение ее численности в 50-е годы, сопровождавшееся измельчением и «биологическим перерождением» в мелкую форму, обусловлены затуханием гетерозиса по мере сокращения в составе КС доли гибридов F_1 .

4. Начавшийся в 1947 г. процесс дифференциации поколений КС по размерам особей и темпам их роста следует рассматривать как результат появления гибридов F_2 , отличающихся от гибридов F_1 более низкой жизнеспособностью вследствие затухания гетерозиса.

5. С учетом данных о встречаемости крупных экземпляров ставриды в разное вре-

мя в разных районах моря и при условии, что представители *T. trachurus* в ЧМ крайне редки и достоверно известны лишь из прилегающих к Босфору районов, КС, предположительно, обитает в Черном море постоянно (по крайней мере, на протяжении последних 5 - 10 тыс. лет), однако остается крайне малочисленной. Следовательно, массовое появление КС в начале 40-х годов не относится к числу случайных, одноразовых событий, а служит проявлением более общего процесса «медитерранизации» Черноморского бассейна и вполне может повториться.

6. В условиях нарастания антропогенного воздействия на черноморскую экосистему, дальнейшего нарушения баланса пресных вод в результате отъема и зарегулирования речного стока и осолонения моря, вероятность появления в Черном море крупной ставриды должна возрастать.

Авторы выражают благодарность Г. Е. Шульману за любезно предоставленные отписки статей И. Доброволова и постоянный интерес к данной работе, послуживший невольным стимулом к ее скорейшему завершению.

1. Алев Ю. Г. Ставрида Черного моря, // Симферополь: Крымиздат., 1952. – 24 с.
2. Алев Ю. Г. Ставриды (*Trachurus*) морей СССР. // Тр. Севастоп. биол. ст. – 1957. - 9. - С. 167 - 242.
3. Алев Ю. Г. О размножении черноморской ставриды южного стада в северных районах Черного моря // Тр. Севастоп. биол. ст. – 1959. - 12. - С. 271 - 284.
4. Алтухов Ю. П. Исследование теплоустойчивости изолированных мышц и серологический анализ «крупной» и «мелкой» ставриды Черного моря. // Тр. Карадаг. биол. ст. – 1962. - Вып. 18. - С. 3 - 17.
5. Алтухов Ю. П. Исследование теплоустойчивости изолированных мышц «крупной» и «мелкой» ставриды Черного моря // Цитология. – 1962. - 4., № 1. - С. 72 - 73.
6. Алтухов Ю. П. Цитологический анализ родственных взаимоотношений крупной и мелкой ставриды Черного моря // Аннотации к работам, выполненным АзЧерНИРО в 1961 – 1963. - Сб. 1. - С. 46 - 47.
7. Алтухов Ю. П. Исследование теплоустойчивости изолированной мышечной ткани двух видов ставрид из Черного и Северного морей // Докл. Акад. наук. – 1967. - 175., № 2. - С. 467 - 469.

8. Алтухов Ю. П., Анекин В. С. Степень родства между крупной и мелкой ставридами по данным реакции кольцепреципитации // Аннотации к работам, выполненным в АзЧерНИРО. – 1963. – Сб.1. – С. 47 - 48.
9. Алтухов Ю. П., Анекин В. С. Серологический анализ родственных взаимоотношений “крупной” и “мелкой” ставриды Черного моря. // Вопр. ихтиологии. – 1963. – 3, - вып. 1(26). – С. 39 - 50.
10. Алтухов Ю. П., Михалев Ю. А. Различия в размерных соотношениях отолигов «крупной» и «мелкой» черноморских ставрид, определенных по признаку клеточной теплоустойчивости // Тр. АзЧерНИРО. – 1964. – Вып. 22. – С. 23 - 29.
11. Богданова Г. К. Сезонные и межгодовые колебания водообмена через Босфор // Биология моря. -1972. - Вып. 27. - С. 41 - 53.
12. Георгиев Ж. М., Коларов П. П. Миграции и распределение на сафрида (*Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev) в западной половине на Черно море // Известия на Центр. научно-изв. институт по рибов. и риболов. Варна. – 1962. – II. - С. 147 - 172.
13. Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Черное море/ Под ред. Симонова А.И., Альтмана Э.Н. - Гидрометеиздат, 1991. – IV. – Вып. 1. - 429 с.
14. Доброволов И. Биохимични и популяционно-генетични изследвания на промишлени видове риби от водите на България и Световния океан // Автореф. докт. дисс. - София: Институт по Зоология при БАН. – 1988. - 63 с.
15. Доброволов И., Манолов Ж. Едрия черноморски сафрид продукт ли е на хетерозисния ефект? // Рибно стопанство. – 1983., № 1. - С.11 - 14.
16. Зернов С. А. К вопросу об изучении жизни Черного моря // Записки Акад. Наук. – 1913. – 32., № 1. - С 252 - 254.
17. Ижевский Г. К. Системная основа прогнозирования океанологических условий и воспроизводства рыб. - М.: Наука, 1964. – 125 с.
18. Куликова Н. И. Особенности белкового состава крови ставрид южных морей // Биол. моря. – 1968. - Вып. 15. - С 147 - 158.
19. Майр Э. Популяции, виды и эволюции // М.: Мир, 1974. - 60 с.
20. Максимов Н. Е. Морское рыболовство в Болгарии // Материалы к познанию российского рыболовства. – 1914. - 3, вып. 1. - С 12 - 25.
21. Ревина Н. И., Сафьянова Т. Е. К методике оценки запаса и возможного улова ставриды в Черном море // Тр. АзЧерНИРО. – 1966. - Вып. 24. - С. 47 - 62.
22. Ревина Н. И., Сафьянова Т. Е. Линейный рост и созревание черноморской ставриды (*Trachurus mediterraneus ponticus*, Aleev) // Тр. АзЧерНИРО. – 1966. - Вып. 24. - С. 63 - 70.
23. Сафьянова Т. Е. Ревина Н. И. Биология и промысел крупной ставриды // Тр. АзЧерНИРО. – 1960. - Вып 18. - С. 74 - 101.
24. Световидов А. Н. О систематическом положении *Trachurus lacerta* (Pallas) // Вопр. ихтиологии. – 1959. - Вып. 12. - С. 8 - 18.
25. Тихонов В. Н., Виннов С. С., Паракецов И. А., Ткачева К. С. Биология и промысел крупной ставриды в Черном море // М.: Пищепромиздат, 1955. - 79 с.
26. Тихонов В. Н. О миграциях и поведении крупной ставриды в Черном море // Тр. ВНИРО. – 1958. - 36. - С. 52 - 61.
27. Тихонов В. Н. О численности крупной ставриды в Черном море // Тр. Всесоюз. гидробиол. общества. – 1959. - 9. - С. 303 - 314.
28. Тихонов В. Н., Паракецов. Материалы к познанию образа жизни крупной ставриды Черного моря // Тр. АзЧерНИРО. – 1955. - Вып. 16. - С. 39 - 59.
29. Ушаков Б. П. Теплоустойчивость тканей - видовой признак у пойкилотермных животных // Зоол. журн.- 1959. – 38, вып. 9. - С. 1292 - 1302.
30. Шавердашвили Р. С. О факторах, предшествующих появлению «крупной» ставриды // Рыб. хоз-во. – 1976. - № 2. - С. 11 - 13.
31. Шавердов Р. С. О взаимоотношении крупной и мелкой ставриды Черного моря // Вопр. ихтиологии. – 1964. – 4, вып. 1 (30). - С. 82 - 91.
32. Шульман Г. Е. Особенности жирового обмена крупной и мелкой ставриды в связи с их эко-

- логией // Аннотации к работам, выполненным
АзЧерНИРО в 1961. – 1963. - Ст. 1. - С. 49 - 50.
33. Шульман Г. Е. Особенности динамики жирности крупной ставриды Черного моря в связи с ее биологией // Тр. АзЧерНИРО. – 1964. - Вып. 22. - С. 101 -106.
34. Яблоков А. В. Популяционная биология // М.: Высш. школа, 1987. - 303 с.
35. Antipa Gr. Marea Neagră // Acad. Rom. Publ. Fond "V.Adamachi", Bucuresti. – 1941. - II. - P 15 - 23.
36. Devedjan K. Pêche et pêcheries en Turquie // Constantinople. – 1926. - P. 6 - 10.
37. Dobrovolov I. Genetic divergence between the scad subspecies *Trachurus mediterraneus* (Carangidae, Pisces) from the Black Sea and the Mediterranean // *Medit. Marine Science*. – 2000. - 1/1. - P. 133 - 139.
38. Goldschmidt R. The Material Basis of Evolution // Yale Univ., New Hawen. – 1940. – 240 p.
39. Nümann W. Biologische Untersuchungen über die Stöcker des Bosphorus, des Schwarzer Meers und der Marmara (*Trachurus mediterraneus* Stdr.) und (*Trachurus trachurus* L). // Istanbul Univ. Fen Fakült. Hidrobiol. Arast. Enst. Yayinlarindan. Ser. B. IV, fasc. 1. – 1956. - P 6 – 23.