



УДК 597.553.1:577-73 (262.5)

Г. В. Зуев, д. б. н., зав. отд.

Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского, Севастополь, Крым

**ВНУТРИВИДОВАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ  
ЕВРОПЕЙСКОГО АНЧОУСА *ENGRAULIS ENCRASICOLUS* (L)  
(ENGRAULIDAE: PISCES) В ЧЁРНОМ И АЗОВСКОМ МОРЯХ**

В историческом контексте представлены результаты анализа морфобиологических, генетических и экологических исследований, содержащие прямые или косвенные сведения о внутривидовой организации и пространственной структуре европейского анчоуса *Engraulis encrasicolus* (L) в Азово-Черноморском бассейне. Внутривидовая структура анчоуса состоит из двух иерархически соподчиненных уровней. Верхний уровень занимают две крупномасштабные пространственно перекрывающиеся группировки особей, отличающиеся по своим морфобиологическим, генетическим и экологическим характеристикам, – это черноморская и азовская расы (подвиды). Нижний уровень занимают локальные, в разной степени пространственно обособленные и подверженные взаимному обмену образования внутри каждой расы – популяции.

**Ключевые слова:** анчоус, раса, популяция, внутривидовая структура.

Европейский анчоус или хамса (*Engraulis encrasicolus* (L)) относится к числу наиболее массовых видов рыб в Азово-Черноморском бассейне. Благодаря своей многочисленности играет исключительно важную роль в экосистеме моря, являясь промежуточным звеном между зоопланктоном и представителями высшего трофического уровня – крупными хищными рыбами, дельфинами и птицами. В то же время данный вид является важным промысловым объектом, активно эксплуатируемым всеми причерноморскими странами, устойчиво занимая первое место по объёму вылова. В последние 50 лет (с конца 1960-х – начала 1970-х гг.) доля вылова хамсы в черноморском рыбном промысле увеличилась с 55 – 60 до 80 – 85%. Современное состояние популяции относительно стабильное, её биомасса оценивается в 700 – 800 тыс. т, рекомендуемый вылов – 200 тыс. т [31].

Впервые на существование различий анчоуса в Чёрном море, которые касались общих размеров рыб и их окраски, а также времени появления у крымских берегов, обратили внимание Н. Е. Максимов [20] и С. А. Зернов [11]. На основании этих данных Н. Е. Максимов пришел к выводу о существовании в Чёр-

ном море двух рас хамсы – черноморской и азовской, уточнение ранга систематических различий между которыми он оставил будущим исследователям. Азовская хамса, по его мнению, населяет Азовское море, но с наступлением холодов (в октябре – ноябре) уходит в Чёрное к крымским или кавказским берегам или же к тем и другим, в зависимости от силы и направления господствующих в то время ветров; при западных ветрах она направляется больше к Кавказу, при восточных – в крымском направлении. Вдоль крымского побережья в отдельные годы азовская хамса распространяется до м. Сарыч, Севастополя и редко до Евпатории, образуя огромные косяки, которые держатся с декабря по февраль, а с наступлением весны возвращается в Азовское море. Черноморская же хамса у крымских берегов, по его мнению, встречается летом, с мая по октябрь – ноябрь, отличаясь от азовской хамсы более крупными размерами и тёмной окраской.

Согласно сведениям С. А. Зернова [11], основанным на наблюдениях местных рыбаков, в районе Балаклавы – Севастополя встречаются

две формы хамсы, различающиеся по размерам и окраске. Осенью (в октябре, ноябре и декабре, а иногда в сентябре) при понижении температуры воды до 14°C ловится обычно черноморская, или «чёрная» хамса, но бывает и азовская, которая держится здесь до тех пор, пока температура воды не опустится до 9°C. При дальнейшем понижении температуры она уходит из прибрежной зоны в глубоководные районы. В конце зимы (январь – февраль) при повышении температуры воды до 7°C у Севастополя ловится преимущественно азовская хамса, более мелкая и светлоокрашенная. К сожалению, ввиду отсутствия специальных исследований вопрос о таксономическом ранге этих форм остался открытым. Таким образом, из работ Н. Е. Максимова и С. А. Зернова впервые становится известно о существовании в Чёрном море, в частности, у западного побережья Крыма (в Севастопольско-Балаклавском районе) двух форм хамсы.

Иного мнения, однако, придерживался М. И. Тихий [27], который полагал, что «чёрная» и азовская хамса вовсе не две географические расы, а представители разных возрастных групп одной и той же расы: «чёрная» хамса – это двухлетки черноморской хамсы, а азовская – сеголетки и годовики, откуда происходит и разница в их размерах. В дальнейшем теория М. И. Тихого была подвергнута серьёзной критике со стороны И. И. Пузанова [22], который назвал её несостоятельной и искусственной, убедительно это доказав. Остаётся непонятным, на каком основании М. И. Тихий пришел к заключению об изменении окраски черноморского анчоуса с увеличением его размеров и возраста (потемнение спинки), не проводя собственных исследований возраста и роста представителей обеих рас.

Таксономические исследования хамсы, населяющей Азово-Черноморский бассейн, с использованием многочисленных морфологических (пластических и меристических) признаков были выполнены независимо друг от друга И. И. Пузановым [24] и А. И. Александровым [1]. В результате были выделены две

расы (подвиды) – черноморская (*Engraulis encrasicolus ponticus* Aleks) и азовская (*Engraulis encrasicolus maeoticus* Pusanov), имеющие функционально и пространственно обособленные ареалы. Результаты изучения пространственной структуры ареалов и сезонных миграций представителей обеих рас, полученные этими авторами, во многом сходны и в общих чертах совпадают с таковыми Н. Е. Максимова. Вместе с тем, оба автора выразили свое несогласие с утверждением С. А. Зернова о присутствии в районе Севастополя – Балаклавы в осенние и весенние месяцы азовской хамсы, с чем трудно не согласиться. Так, А. И. Александров справедливо замечает, что по календарным срокам (октябрь – ноябрь, а иногда сентябрь) нахождение азовской хамсы в этом районе невозможно, поскольку к этому времени она ещё не дошла из Азовского моря до Ялты. Кроме того, он считал, что азовская хамса обычно не заходит к западу от м. Сарыч. По его мнению, те косяки, которые в эти месяцы ловятся под названием «азовской» хамсы, следует считать косяками годовиков черноморского, а не азовского анчоуса, так как в этом возрасте обе формы трудно различимы по окраске и размерам (стр. 24).

Еще более категоричен И. И. Пузанов [22], заявивший: «Утверждение Зернова, что весной у Севастополя ловится преимущественно азовская хамса, положительно неверно; до Севастополя настоящая азовская хамса доходит лишь в редких случаях» (стр. 126). Таким образом, реальность существования у западного побережья Крыма азовской расы хамсы была им не просто поставлена под сомнение, но полностью отвергнута.

Однако вернёмся к А. И. Александрову [1]. Для изучения морфологических признаков черноморского анчоуса им были использованы особи из Севастополя и Очакова. При этом он пишет: «Годовики из северо-западной части Чёрного моря (р–он Очакова) имели длину 61 – 65 мм и совершенно светлую спинку» (стр. 7). И здесь же он приводит размеры одновозрастных особей (от одного до двух лет) для азов-

ского и черноморского анчоусов: для первого – 67 – 107, для второго – 85 – 135 мм. Сравнивая приводимые им размеры годовиков анчоуса из р-на Очакова, которого он считал черноморским, с размерами типичного черноморского анчоуса, невольно возникает весьма серьёзное сомнение в том, имел ли основание автор отнести особи из р-на Очакова к черноморской форме? Тем не менее, явные несоответствия в размерах, а также светлая окраска спины не поколебали уверенности А. И. Александрова в том, что он имеет дело с черноморским анчоусом. Вполне возможно, что трансгрессивность исследованных им признаков черноморского и азовского анчоусов в какой-то степени связана с неоднородностью использованного материала, то есть с механическим смешением представителей разных рас. Итак, присутствие у западного побережья Крыма азовской хамсы или же какой-то другой, внешне похожей на неё формы, осталось загадкой.

Исследования А. А. Майоровой [17, 18, 19] позволили уточнить пространственную и функциональную структуру ареалов черноморской и азовской рас хамсы в Чёрном море, а также их сезонные изменения. В частности, представители обеих рас были обнаружены в восточной части моря, где встречались постоянно. Кроме того, была установлена внутренняя неоднородность черноморской расы из западной и восточной частей Чёрного моря по морфологическим, биологическим и экологическим характеристикам, что послужило основанием для её разделения на два племени (*natio*): *E. encrasicholus ponticus occidentalis* и *E. encrasicholus ponticus orientalis*. Соответственно, западное племя (стадо) населяет западную часть Чёрного моря. Его зимовка происходит у южного берега Крыма, а также, предположительно, у западного побережья моря. Основная часть особей размножается в северо-западном районе, тогда как остальная его часть распространяется для нереста по всей западной половине моря.

Восточное племя (стадо) населяет восточную половину Чёрного моря, а зимует у Морський екологічний журнал, № 3, Т. XIII, 2014

берегов Грузии. Для нереста его представители распространяются по всей акватории восточной части моря. В отличие от западного стада они отличаются более ранними сроками миграции на зимовку и на нерест, что, соответственно, влечёт за собой более ранние сроки наступления и окончания нереста. По своим размерам восточная хамса мельче западной и медленнее растёт. Выводы А. А. Майоровой относительно внутренней неоднородности черноморского анчоуса нашли подтверждение в более поздних работах, посвящённых изучению его популяционной структуры с использованием генетико-биохимических методов [15, 30].

В рамках более подробного изучения внутренней неоднородности черноморского подвида хамсы, с целью выделения местных популяций или племён И. И. Пузановым [23] был выполнен биометрический анализ хамсы из Одесского залива. Полученные результаты были сопоставлены им с таковыми А. А. Майоровой [17] для хамсы из районов Севастополя и Батуми, и азовским подвидом (табл. 1).

Оценивая степень различий по пяти меристическим и пластическим признакам хамсы из этих районов, можно видеть, что по трем из них (3, 4, 5) одесская хамса наиболее близка к севастопольской, а по двум другим (1, 2) – к азовскому подвиду. Резюмируя полученные результаты, И. И. Пузанов пишет: «...трудно сомневаться в том, что одесская популяция анчоуса имеет значение отдельного племени (*natio*) черноморского подвида» (стр. 3). Таким образом, он был убеждён, что имеет дело с местной популяцией черноморской хамсы. По аналогии с «севастопольским и батумским племенами» А. А. Майоровой, он назвал её *Engraulis encrasicholus ponticus odessanum*.

Удивительно, но, несмотря на более близкое сходство по всем изученным признакам одесской хамсы (как и севастопольской, кстати) с азовским подвидом, нежели с хамсой из района Батуми, И. И. Пузанов даже не рассматривает её возможной принадлежности к азовскому подвиду.

Табл. 1 Сравнительная характеристика хамсы из разных районов Азово-Черноморского бассейна  
Table 1 Comparative characteristics of anchovy from different regions of Azov-Black seas basin

№	Признак	Район			
		Одесса	Севастополь	Азовское море	Батуми
1	Антердорсальное расстояние, % длины тела	47.42	47.08	47.26	46.63
2	Диаметр глаза, % длины головы	24.62	22.07	24.76	23.80
3	Длина головы, % длины тела	23.5	24.06	24.43 <sup>*)</sup>	19.94
4	Длина хвоста, % длины тела	14.58	12.92	17.20	11.0
5	Кол-во тычинок на 1-й жаберн. дуге	69.0	69.89	67.82	70.8

<sup>\*)</sup> данные [1]; <sup>\*)</sup> data [1]

Впрочем, учитывая степень изученности в то время миграционного поведения и распространения хамсы черноморской и азовской рас, а также стереотип мышления, ему трудно было предположить присутствие хамсы азовской расы в северо-западной части Чёрного моря. Вспомним его утверждение о том, что настоящая азовская хамса лишь в редких случаях доходит до Севастополя. Хотя, следует полагать, что он не мог не знать статьи К. А. Виноградова «К биологии северо-западной части Черного моря» [5], в которой последний, ссылаясь на устное сообщение А. А. Майоровой, пишет: «...известны случаи, когда часть азовской хамсы, зимовавшей у берегов Крыма, весной направляется не на восток, в Азовское море, а, наоборот, на запад, проникая в северо-западную часть Чёрного моря» (стр. 495).

В 1967 – 1968 гг. Н. Н. Данилевский и Г. Г. Камбуров [7] изучали внутривидовую неоднородность и распределение анчоусов в Азово-Черноморском бассейне с использованием ихтиологических и паразитологических методов. Уникальность этих исследований состоит в том, что ими впервые был охвачен весь годовой жизненный цикл вида. В качестве биомаркёров для различения внутривидовых группировок анчоуса (стад, по терминологии авторов), использовались личинки нематоды *Hysterothylacium aduncum* и метацеркарии трематоды *Nematobothrium* sp., как наименее подверженные среди других паразитов влиянию внешней среды при миграции из опреснённых районов Чёрного и Азовского морей в солоноводные районы Чёрного моря и обратно.

В мае 1967 г. в опреснённых районах северо-западной части Чёрного моря (Гендровский и Каркинитский заливы, Днестровский лиман) ими было обнаружено стадо анчоуса, по экстенсивности инвазии в 3, а интенсивности инвазии почти в 25 раз отличавшееся от анчоуса из открытых солоноводных районов западной части моря. В августе того же года у побережья Румынии (мыс Сфынте-Георге) был обнаружен анчоус, по степени заражённости приближающийся к анчоусу из опреснённого северо-западного района. Из этого авторами сделан вывод о существовании единой популяции, область распространения которой простирается вдоль всего северного и западного побережья Чёрного моря от Каркинитского залива по меньшей мере до 45° с.ш. (южнее м. Сфынте-Георге исследования не проводились).

В декабре того же года у южного берега Крыма (вблизи Ялты) регистрировали анчоуса, подавляющая часть которого (более 80%) по степени заражения личинками *H. aduncum* была близка к таковой анчоуса из прибрежного опреснённого северо-западного района, а также анчоуса азовского стада. Однако его жирность оказалась идентичной с жирностью анчоуса из северо-западного региона, которая была вдвое меньше по сравнению с жирностью азовского анчоуса, из чего следовало, что у южного берега Крыма зимовал анчоус из северо-западной части Чёрного моря.

Одновременно был установлен интересный факт, а именно, в августе 1967 г., то есть в период массового нереста, в опреснённых прибрежных водах Грузии (Гудауты) был

обнаружен анчоус, по степени заражённости сходный с азовским. В связи с этим авторы задаются вопросом, представляет ли этот анчоус отдельную популяцию, постоянно обитающую в этом районе, или это часть азовского стада, которая осталась здесь после зимовки. По этому поводу можно вспомнить, что ранее Н. Н. Данилевский [6], ссылаясь на С. М. Малятского, писал, что последний «на основании подсчета большого количества позвонков у хамсы из разных районов кавказского побережья пришел к выводу, что азовская хамса может оставаться в Чёрном море и не мигрировать в Азовское» (стр. 127). К сожалению, в списке литературы, сопровождающей данную статью Н. Н. Данилевского, фамилия С. М. Малятского не фигурирует. Возможно, это было устное сообщение, поскольку в известных нам публикациях Малятского подобной информации также обнаружить не удалось. О том, что азовский анчоус размножается не только в Азовском море, но и в восточной части Чёрного моря, упоминал в свое время Александров [1], не приводя, однако, никаких конкретных сведений, что вызвало сомнения у И. И. Пузанова. Сопоставляя все вышеприведенные сведения, несмотря на их ограниченность, тем не менее, складывается убеждение, что азовская хамса является постоянным обитателем прибрежных опреснённых кавказских вод. Однако, единое ли это «азовско-кавказское» образование или же две обособленные, самостоятельные репродуктивные группировки, сказать трудно.

В заключительной части статьи авторы констатируют наличие в Азово-Черноморском бассейне, по меньшей мере, четырёх стад анчоуса. Это – западное и восточное солоноватоводные, населяющие открытые районы Черного моря, которые различаются по степени заражённости гельминтами. Так, средняя интенсивность инвазии представителей восточного стада личинками нематод в 2, а экстенсивности инвазии трематодами почти в 5 раз ниже по сравнению с западным анчоусом. Опреснённые прибрежные воды западной части Чёрного моря

населяет анчоус, принадлежащий к северо-западному стаду, а Азовское море и прибрежные воды вдоль кавказского побережья Чёрного – азовское стадо.

В более поздней работе Н. Н. Данилевский и А. А. Майорова [8] выделяют в Чёрном и Азовском морях две популяции хамсы (терминология авторов), которые размножаются в воде с разной солёностью. Размножение представителей одной из них происходит при 10 – 15‰, другой – при 17 – 20‰. К первой популяции они относят хамсу из Азовского моря, а также из опреснённых прибрежных районов северо-западной и восточной частей Чёрного моря. Вторая популяция представлена хамсой, размножающейся в открытых районах Чёрного моря, которую они называют типично черноморской. Как можно видеть, это – те же две эколого-географические группировки – солоноводная и прибрежная, о которых шла речь выше в работе [7].

Вместе с тем, в данной статье приводятся численные значения индекса отолитов (отношения длины отолита к его ширине) хамсы из разных районов Азово-Черноморского бассейна, который, как известно [26], является внутривидовым таксономическим признаком и используется для различения представителей черноморской и азовской рас (подвидов). Используя эти значения индекса отолитов для внутривидовой дифференциации хамсы, нами с помощью метода расовых исследований А.В. Морозова [21] был установлен внутривидовой состав и рассчитаны количественные соотношения представителей черноморской и азовской форм в каждом из исследованных районов (табл. 2). Как видно из табл. 2, во всех исследованных географических районах Чёрного моря и в Азовском море в нерестовый период хамса была таксономически неоднородной и образовывала смешанные совокупности из представителей обеих рас – черноморской и азовской, бывших в разных количественных соотношениях между собой.

Табл. 2 Распределение азовской и черноморской рас анчоуса в Азово-Черноморском бассейне в период нереста

Table 2 Distribution of Azov and Black sea anchovy races in the Azov-Black seas basin during spawning period

Район	Месяц	Год	Индекс отолитов	Доля, %	
				<i>Aa</i>	<i>Ca</i>
Западная (открытая) часть ЧМ	V-VIII	1960, 1968	$\frac{2.12}{1.8-2.7^*)}$	40	60
Восточная (открытая) часть ЧМ	V-VIII	1960	$\frac{2.11}{1.7-2.6}$	45	55
Северо-западный прибрежный район ЧМ	V-VIII	1960, 1968	$\frac{2.04}{1.6-2.5}$	80	20
Восточный прибрежный район ЧМ	V	1968	$\frac{1.97}{1.6-2.3}$	95	5
Азовское море	V-VI	1960	$\frac{2.08}{1.8-2.5}$	60	40

<sup>\*)</sup> в знаменателе крайние значения; *Aa* – Азовский анчоус; *Ca* – черноморский анчоус

<sup>\*)</sup> In denominator - extreme magnitudes; *Aa* – Azov anchovy; *Ba* – Black sea anchovy

Как и следовало ожидать, в открытых районах Чёрного моря доминирует черноморская раса, составляющая 60 % её общей численности в западной и 55 % в восточной части моря. Во всех прибрежных районах Чёрного моря и в Азовском море численно преобладает азовская хамса – от 60 % в Азовском море до 95 % у побережья Грузии. Присутствие массовом количестве азовской хамсы у восточного побережья Чёрного моря в период нереста может служить, по нашему мнению, убедительным доказательством того, что она постоянно обитает в этом регионе.

В 1960-х годах впервые были выполнены популяционно-генетические исследования анчоуса Чёрного и Азовского морей. Их пионером явился Ю. П. Алтухов, который со своими учениками и последователями изучал распределение в природных группировках анчоуса частот разных групп крови. В результате были обнаружены ярко выраженные генетические отличия между азовской и черноморской расами, а также установлена генетическая гетерогенность азовской расы, её дифференцировка на полуизолированные группировки более мелкого масштаба [3, 4, 16]. Таким образом, различия двух рас анчоуса, установленные ранее на основании анализа морфологических, биологических и эколого-географических особенно-

стей, были подтверждены с помощью иммуногенетических методов [2].

Результаты этих исследований позволили получить новые, более точные представления о распространении представителей разных рас и их пространственных взаимоотношениях. В частности, был получен утвердительный ответ на остававшийся в течение многих лет (со времени Максимова и Зернова) открытым вопрос о присутствии азовской хамсы, в частности, у западного побережья Крыма. Доказательством в данном случае послужило обнаружение в р-не Одессы в разгар нерестового сезона (июнь, 1964) в составе смешанной совокупности с черноморским анчоусом хамсы азовской расы. Кроме того, результаты анализа распределения групп крови позволили не просто доказать миграцию черноморского анчоуса в Азовское море, но и предложить метод расчёта количественного соотношения представителей разных рас в составе смешанных скоплений. Оказалось, что в летние месяцы доля черноморского анчоуса в Азовском море может достигать 40 – 45% [2].

На основе результатов популяционно-генетического анализа, выполненного с использованием метода электрофореза мышечных белков, И. Доброволов [9] пришел к выводу о подразделённости азово-черноморского анчоуса хамсы на две изолированные популяции –

черноморской и азовской (терминология автора), несмотря на перекрывание их ареалов в летнее время в Азовском море. Исключительно важными представляются его сведения относительно пространственной структуры анчоуса азовской расы. Впервые азовская хамса, точнее «хамса с высоким содержанием жира (21 – 28%), почти идентичная в генетическом отношении с азовской хамсой», была обнаружена у болгарского побережья в 1979 г. Её повторные обнаружения имели место здесь (Варна, Каварна) в 1982, 1988, 1994 и 1997 гг. [10, 32, 34]. При этом, что очень важно, в 1982, 1994 и 1997 гг. её регистрировали в мае и июле, то есть в период активного размножения, из чего следует, что нерестовый ареал азовской хамсы не ограничивается северо-западной областью Чёрного моря и прибрежными водами Румынии, как было известно до сих пор, а распространяется вдоль западного побережья на юг до 43°с.ш., а возможно, и далее.

В свою очередь, на основе анализа распределения частот полиморфных локусов *Idh*, *Est*, *Ldh*, *Aat* с использованием метода вертикального электрофореза в полиакриламидном геле О. О. и В. О. Калнины [14, 15] дифференцировали азово-черноморскую хамсу на две, внутренне неоднородные совокупности (расы), к одной из которых относится черноморский анчоус, к другой – азовский, тем самым подтвердив результаты исследований И. Доброволова [9]. Было изучено географическое распределение представителей этих рас. Особый интерес представляют факты обнаружения в летнее время (май) хамсы азовской расы в северо-западной и юго-восточной частях Чёрного моря. Так, в 1980 г. она была обнаружена в Одесском заливе и северо-восточнее о-ва Змеиный. В 1981 г. хамсу азовской расы вновь регистрировали в Одесском заливе, а также в Каркинитском. В юго-восточной части моря у побережья Грузии азовская хамса была обнаружена в мае 1980 г. В свою очередь, указание на присутствие в летних пробах в 1980, 1982 и 1987 гг. в Одесском и Каркинитском заливах азовской хамсы можно найти в [28, 29] Примечательно,

что в Одесском заливе хамса азовской расы оказалась по своим генетическим параметрам (значениям аллелей *Est*) более «реликтовой» по сравнению с хамсой из Азовского моря. «Реликтовый» характер хамсы из северо-западной части моря авторы связывают с менее масштабными экологическими изменениями данного региона по сравнению с Азовским морем, которые произошли там в 1970-х годах, когда зарегулирование стока рек Дона и Кубани привело к повышению солёности воды.

Кроме того, на основании обнаружения генетических отличий сделано предположение о возможном существовании в юго-восточной части Чёрного моря достаточно обособленной популяции анчоуса черноморской расы, нерест которой происходит у анатолийского побережья, а зимовка у побережья Грузии [14].

Согласно результатам наших исследований внутривидовой дифференциации хамсы по отолитам (метод Сказкиной, 1965), у западного побережья Крыма (Севастополь) и в Азовском море в период 2001 – 2013 гг. она была представлена черноморской и азовской формами, образующими смешанные скопления, которые сохраняются в течение всего года [12, 13]. При этом количественное соотношение представителей разных форм в обоих регионах в разные годы существенно изменялось. Так, в нерестовый период в районе Севастополя в разные годы доля черноморской хамсы в составе общей совокупности варьировалась почти в 4 раза (от 20 % в 2004 г. до 75 % в 2011-м). Пятикратные межгодовые изменения доли азовской хамсы имели место в Азовском море (20% в 2012 г. и 100 % в 2001 и 2003-м) (табл. 3).

Были изучены количественные соотношения черноморской и азовской форм хамсы, зимующей у юго-западного (м. Лукулл – м. Меганом) и восточного побережья Крыма (Керченский предпроливный район), и ряд её структурно-функциональных характеристик (размерно-возрастной и половой состав, ожирение внутренностей и др.), а также их многолетние изменения (табл. 4, 5).

Табл. 3 Соотношение численности азовской и черноморской хамсы в период нереста у западного побережья Крыма и в Азовском море  
Table 3 Number ratio of Azov and Black sea anchovy during spawning period near the Crimean western coast and in the Sea of Azov

Год	Чёрное море					Азовское море				
	Регион	Месяц	Индекс отолит.	Численность, %		Регион	Месяц	Индекс отолит.	Доля, %	
				Ча	Аа				Ча	Аа
2001	Севастополь	VII	2.135	68	32	л. Молочный	VIII	1.999	-	100
2003						л. Молочный	VII	1.998	-	100
2004	Севастополь	V	2.042	20	80					
2006	Севастополь	VI	2.089	45	55	с. Юркино	VI	2080	40	60
2008	Севастополь	VI	2.107	55	45					
2010	Севастополь	V	2.114	60	40	с. Юркино	VII	2064	31	69
2011	Севастополь	VI	2.127	65	35	м. Казантип	VI	2076	37	63
		VIII	2.150	75	25					
2012						с. Юркино	V	2086	45	55
						с. Отрадное	VI	2163	80	20
2013	Севастополь	V	2.079	40	60					
		VII	2.120	60	40					

Табл. 4 Структурно-функциональные показатели хамсы у восточного (Керченского) побережья Крыма  
Table 4 Structural and functional indices in anchovy near the eastern (Kerch) coast of Crimea

Показатели	Годы					
	2006	2008	2009	2010	2011	2012
Ср. длина, см	<u>9.04</u> 2756*	<u>8.53</u> 758	<u>7.55</u> 580	<u>8.27</u> 1310	<u>7.67</u> 2163	<u>8.51</u> 1243
Ср. возраст, год	<u>2.14</u> 2753	<u>1.83</u> 758	<u>1.37</u> 580	<u>1.72</u> 1310	<u>1.41</u> 2163	<u>1.79</u> 1243
Соотношение полов, ♂/♀	<u>1.22</u> 833	<u>1.47</u> 94	<u>1.13</u> 358	<u>1.25</u> 349	<u>1.21</u> 666	<u>1.42</u> 476
Индекс отолитов	<u>2.005±0.03</u> 1044	<u>2.064±0.001</u> 1309	<u>2.076±0.002</u> 774	<u>2.068±0.008</u> 1082	<u>2.074±0.009</u> 874	<u>2.089±0.004</u> 1148
Ожирение кишечника, балл	-	<u>2.247±0.028</u> 470	<u>2.274±0.033</u> 186	<u>2.061±0.035</u> 163	<u>1.780±0.028</u> 260	<u>1.857±0.010</u> 661
Доля Ча, %	-	31	37	42	45	37
Доля Аа, %	100	69	63	58	55	63

Приложение:\* в знаменателе количество экз.; In denominator \* quantity of specimen

Табл. 5 Структурно-функциональные показатели хамсы западного (м. Тарханкут – м. Меганом) побережья Крыма  
Table 5 Structural and functional indices in anchovy near western and south-western coast of Crimea

Показатели	Годы					
	2006	2008	2009	2010	2011	2012
Ср. длина, см	<u>9.97</u> 832*	<u>9.80</u> 2591	<u>9.06</u> 833	<u>8.35</u> 1205	<u>8.79</u> 3411	<u>8.68</u> 640
Ср. возраст, год	<u>2.43</u> 832	<u>2.23</u> 2591	<u>1.43</u> 833	<u>1.51</u> 1205	<u>1.69</u> 3411	<u>1.65</u> 640
Соотношение полов, ♂/♀	<u>1.26</u> 414	<u>1.12</u> 343	<u>1.14</u> 807	<u>1.06</u> 222	<u>1.13</u> 369	<u>1.17</u> 182
Индекс отолитов	<u>2.121±0.007</u> 454	<u>2.135±0.004</u> 1562	<u>2.139±0.003</u> 523	<u>2.134±0.005</u> 1999	<u>2.125±0.005</u> 1343	<u>2.132±0.002</u> 319
Ожирение кишечника, балл	-	<u>1.806±0.026</u> 321	<u>2.015±0.025</u> 192	<u>1.396±0.038</u> 164	<u>1.493±0.029</u> 300	<u>1.784±0.040</u> 182
Доля Ча, %	65	68	70	68	63	66
Доля Аа, %	35	32	30	32	37	34

Приложение:\* в знаменателе количество экз.; In denominator – quantity of specimen



По всем изученным показателям были выявлены достоверные различия, а также установлен независимый характер их многолетней динамики. В частности, коэффициент корреляции между величиной соотношения численности азовской и черноморской хамсы из разных регионов составил 0.173 ( $r^2 = 0.03$ ). В составе западной группировки доминирующее положение принадлежит черноморской хамсе, доля которой составляет в среднем около 70 % её общей численности, в составе восточной группировки преобладает азовская хамса, – около 68 %. Существование постоянных структурно-функциональных различий, а также независимый характер их многолетней изменчивости у хамсы, зимующей у западных и восточных берегов Крыма, дают основание рассматривать данные региональные группировки в качестве самостоятельных, устойчиво существующих независимых образований.

Изучение сроков и географии районов осенних подходов хамсы к крымским берегам свидетельствует о том, что формирование зимних скоплений у западного и восточного побережья Крыма происходит из разных акваторий Азово-Черноморского бассейна. Основной акваторией формирования зимних скоплений в западном регионе является западная и северо-западная области Чёрного моря, реже – юго-западная и южная. Так, в период 1999 – 2011 г. с вероятностью 76.9 % хамса появлялась у побережья на пространстве между м. Тарханкут – м. Херсонес, откуда далее распространялась в восточном направлении, и только с вероятностью 23.1% – между Форосом и м. Ай-Тодор. Формирование зимовальных скоплений в Керченском предпроливном районе в 2012 и 2013 гг. происходило по двум направлениям, – с севера из Азовского моря и с юга – со стороны Чёрного. С этой целью было изучено соотношение черноморской и азовской хамсы в декабре 2012 г. в трех разных частях зимовального ареала: в северной части Керченского пролива и прилегающей акватории Азовского моря (м. Хрони); в Керченском предпроливном районе со стороны Чёрного моря (м. Кыз-Аул – м. Морський екологічний журнал, № 3, Т. XIII, 2014

Чауда) и в районе Феодосийского залива – м. Меганом (рис. 1).



Рис. 1 Количественное соотношение анчоуса черноморской и азовской рас в зимовальный период в Керченском регионе

Fig. 1 Number ratio of Black sea and Azov anchovy races in wintering period in the Kerch strait region

Как видно, по мере удаления от Азовского моря, где азовская форма составляла около 70 % общей численности, её доля закономерно снижалась и достигала своего наименьшего значения в районе Феодосийского залива – м. Меганом (около 35 %). Внутривидовые преобразования сопровождались изменениями структурно-функциональных показателей, в частности увеличением линейных размеров особей и снижением показателя ожирения их внутренних органов, что вполне ожидаемо и объяснимо. При этом доля хамсы, мигрировавшей из Азовского моря, явно преобладала, составляя около 70 % её общей численности.

Необходимо заметить, что в Керченском проливе и Азовском море черноморская хамса встречается не каждый год. Так, согласно [34], её не было в 1981, 1989, 1990 и 1991 гг., а по нашим наблюдениям (см. табл. 3), и в 2001 и 2003 гг. Массовость и регулярность проникновения черноморской хамсы в этот регион напрямую связаны с неблагоприятными температурами и кормовыми условиями, складывающимися весной в Чёрном море, в результате чего её миграции, соответственно, происходят не каждый год [6]. В то же время в отдельные годы доля черноморской хамсы в Керченском

проливе и Азовском море может достигать 40 – 45% [2].

Появление хамсы у крымского побережья в обоих регионах происходит примерно в одно время. В начале 2000-х это чаще случалось в конце сентября – октябре, в последние несколько лет – в ноябре и даже декабре. Наиболее вероятной причиной данного временного сдвига следует, повидимому, признать активизацию процессов глобального потепления климата на планете, и в частности в северной половине Чёрного моря, сопровождающееся заметным повышением температуры воздуха и воды [25].

Вместе с тем, следует обратить внимание, что при наличии достаточно многочисленных исследований внутривидовой дифференциации азово-черноморской хамсы, как морфологических, так и генетических, уровень таксономических различий между черноморским и азовским анчоусом, похоже, до настоящего времени остается неопределённым. Как известно [1, 24], изначально различия между ними были установлены на уровне рас (подвидов) и оставались таковыми до конца 1980-х, когда И. Доброволов [10] по результатам популяционно-генетических исследований (см. выше) понизил уровень различий между черноморским и азовским анчоусом до популяционного: «Досега не сме намерили такива различия в миогеновите спектри между черноморската и азовската хамсия, които да потвърдят подвидовият им статус. Биохимико-генетичният анализ ни подсказва само за наличието на две популации» (стр. 24). Основной причиной уменьшения генетических различий между расами он считал гибридизацию [32, 33]. Так, в [33] он пишет: «The genetic distance between the Black Sea anchovy and Azov anchovy shows that they could be specified as two different populations. Probably some earlier subspecies differences disappeared as result of introgressive hybridization» (стр. 13). Действительно, согласно результатам популяционно-генетических исследований О. О. и В. О. Калниных [14], в бассейне Чёрного и Азовского морей в период 1970-1980-х годов про-

изошли существенные генетические изменения анчоуса, вызванные в основном его интрогрессивной межрасовой гибридизацией.

Вместе с тем, в более поздней работе [34] вновь констатируется расовый (подвидовый) уровень таксономических различий между черноморским и азовским анчоусом: «Thus the data for gene frequencies of polymorphic esterase loci, verify the existence of two anchovy subspecies (races)» (стр. (50). Где же истина?

Будет уместно вспомнить, что Ю. П. Алтухов [2] на основании ряда существенных генетических отличий между черноморским и азовским анчоусом (количественных различий в частотах общих генов А-системы группы крови; отсутствии гена  $A_0$  у черноморского анчоуса; качественных антигенных различий по водорастворимым белкам мышц) был склонен рассматривать их как виды – двойники. По нашему мнению, гипотеза Ю. П. Алтухова отнюдь, не безосновательна, учитывая существование между ними также морфологических, биологических и экологических отличий. Уместно будет вспомнить, что еще раньше И. И. Пузанов (1936) высказал предположение относительно видовой самостоятельности азовского анчоуса: «Ведь, если азовская и черноморская хамса подвиды *Engraulis encrasicolus*, как мы принимаем сейчас, то они должны иметь определенные ареалы размножения; одновременное размножение в одном и том же районе Чёрного моря двух этих форм может означать лишь то, что азовский анчоус есть не подвид, а вид *Engraulis maeoticus* – предположение само по себе не невозможное, учитывая весьма определенные морфологические и биологические отличия и отсутствие указаний на существование в Керченском районе популяций переходных между азовской и черноморской расами. Однако признание видовой самостоятельности азовского анчоуса должно быть солидно обосновано фактами» (стр. 15).

**Заключение.** Обобщая результаты выше рассмотренных работ, посвященных изучению внутривидовой организации анчоуса, населяющего Чёрное и Азовское моря, становится

очевидным её достаточно сложный характер. Выделяются две иерархически соподчиненные структуры (уровня) (рис. 2). Первый (верхний) иерархический уровень занимают две крупномасштабные, пространственно перекрывающиеся, внутренне неоднородные группировки, отличающиеся по своим морфобиологическим, генетическим и экологическим характеристикам – это черноморская и азовская расы (подвиды). Представители черноморской расы распространяются фактически на всю акваторию Чёрного моря, населяя в основном его открытые (солонководные) районы. Представители азовской расы значительно уступают по размерам занимаемой ими акватории черноморскому

анчоусу, их распространение ограничено главным образом прибрежными, опреснёнными районами Чёрного моря и акваторией Азовского моря.

Второй (нижний) иерархический уровень занимают в разной степени пространственно обособленные и подверженные взаимному обмену локальные группировки представителей каждой расы – популяции. В частности, представители черноморской расы анчоуса разделяются на две популяции с частично перекрывающимися ареалами – западную, населяющую западную половину Чёрного моря, и восточную, населяющую его восточную половину (рис. 3).

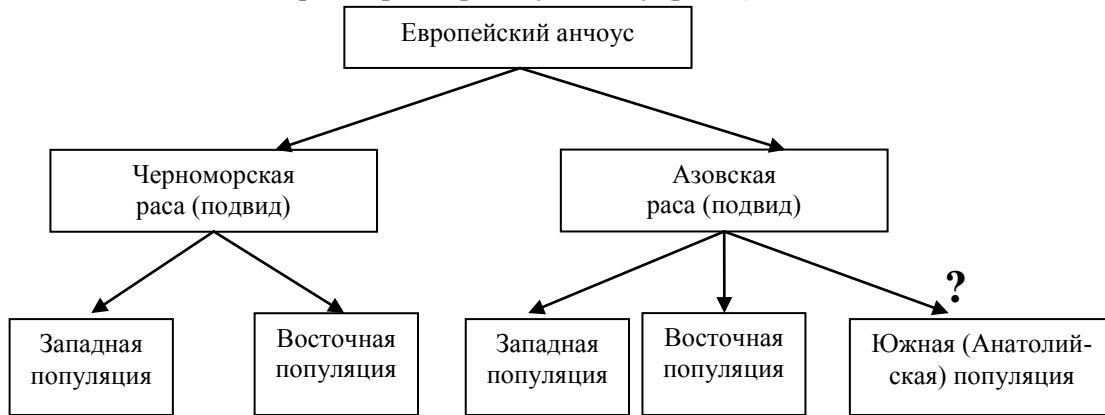


Рис. 2 Внутривидовая дифференциация Европейского анчоуса в Азово-Черноморском бассейне  
 Fig. 2 Intraspecific differentiation of European anchovy in the Azov-Black Seas basin (scheme)

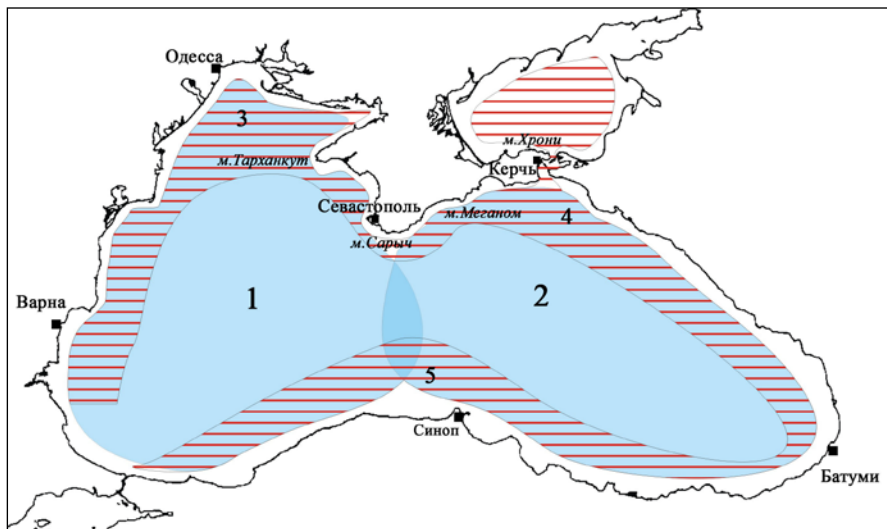


Рис. 3 Распространения внутривидовых образований европейского анчоуса в Азово-Черноморском бассейне. 1 – Западная популяция черноморской расы; 2 – Восточная популяция черноморской расы; 3 – Западная популяция азовской расы; 4 – Восточная популяция азовской расы; 5 – Южная (Анатолийская) популяция азовской расы.

Fig. 3 Distribution of European anchovy intraspecific formations in the Azov-Black Seas basin. 1 – Western population of Black sea anchovy; 2 – Eastern population of Black sea anchovy; 3 – Western population of Azov anchovy; 4 – Eastern population of Azov anchovy; 5 – Southern (Anatolian) population of Azov anchovy.

Особи западной и восточной популяции отличаются по размерам, ряду структурно-функциональных характеристик, особенностям экологии и миграционного поведения. Анчоус азовской расы в пределах Азово-Черноморского бассейна (северной половины моря) образуют две (возможно, три) территориально обособленные популяции. Репродуктивный ареал одной из них занимает распресненную северо-западную область Чёрного моря (Каркинитский, Тендровский и Одесский заливы), а также прибрежные воды Болгарии, Румынии, западного и южного Крыма. Ареал второй популяции включает Азовское море и прибрежные воды вдоль восточного (кавказского) побе-

режья Черного моря на юг до Грузии. Граница между популяциями проходит в районе м. Меганом. Можно предполагать, что у анатолийского побережья Турции также существует локальная популяция хамсы азовской расы, не совершающая сезонных миграций, однако отсутствие данных о внутривидовой структуре хамсы из этого региона в летний период не даёт основания это утверждать.

Необходимость дальнейших комплексных исследований внутривидовой структуры анчоуса Чёрного и Азовского морей с использованием морфо-биологических, генетических и экологических методов и подходов является очевидной.

1. Александров А.И. Анчоусы Азовско-Черноморского бассейна, их происхождение и таксономическое обозначение // Тр. Керч. научн. рыбохоз. станции. – 1927. – 1, 2 – 3. – С. 1 – 99.
2. Алтухов Ю.П. Популяционная генетика рыб. – М.: Изд-во Пищ. пром., 1974. – 247 с.
3. Алтухов Ю.П., Лиманский В.В., Паюсова А.Н., Трувелер К.А. Иммуногенетический анализ внутривидовой дифференцировки европейского анчоуса, обитающего в Чёрном и Азовском морях. Сообщение I. // Генетика. – 1969. – 5, № 4. – С. 50 – 64.
4. Алтухов Ю.П., Лиманский В.В., Паюсова А.Н., Трувелер К.А. Иммуногенетический анализ внутривидовой дифференцировки европейского анчоуса, обитающего в Чёрном и Азовском морях. Сообщение II. // Генетика. – 1969. – 5, № 5. – С. 81 – 94.
5. Виноградов К.А. К биологии северо-западной части Чёрного моря // Зоол. журн. – 1956. – 35, вып. 4. – С. 492 – 500.
6. Данилевский Н.Н. О проникновении черноморской хамсы в Азовское море и сопутствующих условий среды // Тр. АзчерНИРО. – 1960. – Вып. 18. – С. 118 – 130.
7. Данилевский Н.Н., Камбуров Г.Г. К изучению распределения анчоусов Азово-Черноморского бассейна при помощи овоцитопаразитологического метода // Вопр. ихтиол. – 1969. – 9, 6. – С. 1118 – 1125.
8. Данилевский Н.Н., Майорова А.А. Анчоус – *Engraulis encrasicolus ponticus* Alex. Сырьевые ресурсы Чёрного моря. М.: Пищ. пром., 1979. – С. 25 – 73.
9. Доброволов И. Полиморфизм мышечных протеинов хамсы *Engraulis encrasicolus* (L.) Азово-Черноморского бассейна и Атлантического океана // Вопр. ихтиол. – 1978. – 18, 3 (110). – С. 534 – 540.
10. Доброволов И. Биохимични и популяционно-генетични изследвания на промышлени видове риби от водите на България и Световния океан // Автореф. докт. дисс. Ин-т зоол. – София, 1988. – 63 с.
11. Зернов С.А. К вопросу об изучении жизни Чёрного моря // Зап. Импер. акад. наук. – 1913. – 32, № 1. – 287 с.
12. Зуев Г. В., Гуцал Д.К., Горалевич К.Г., Бондарев, Мурзин Ю.Л., Новоселова Ю.В. Внутривидовая морфо-экологическая и биологическая изменчивость азово-черноморской хамсы *Engraulis encrasicolus* (Pisces: Engraulidae), зимующей у побережья Крыма // Морск. экол. журнал. – 2011. – 10, 1. – С. 5-18.
13. 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.
14. 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 Чёрного моря. – Генетика. – 1985. – 21, 8. – С. 1352 – 1360.
15. Калнина О.В., Калнин В.В. Генетическая дифференциация и репродуктивные взаимоотношения азовской и черноморской рас европейского анчоуса // Сообщение II. Генетика. – 1984. – 20, № 2. – С. 309 – 315.
16. Лиманский В.В., Паюсова А.Н. Об иммуногенетических отличиях элементарных популяций анчоуса // Генетика. – 1969. – 5, № 6. – С. 109 – 118.
17. Майорова А. А. Таксономическое положение хамсы, ловимой у берегов Грузии // Тр. науч.-рыб.-Морський екологічний журнал, № 3, Т. XIII. 2014

- хоз. и биол. ст. Грузии. – 1934. – 1. – С. 1 – 15.
18. Майорова А.А. Распределение и промысел черноморской хамсы (предварительное сообщение) // Тр. АзчерНИРО. – 1950. – Вып. 14. – С. 11-34.
  19. Майорова А.А., Чугунова Н.И. Биология, распределение и оценка запаса черноморской хамсы // Тр. ВНИРО. – 1954. – 28. – С. 5 – 33.
  20. Максимов Н.Е. Образ жизни промысловых рыб и их лов у берегов Болгарии и Румынии в западной части Чёрного моря // Ежегодник Зоол. музея Импер. акад. наук. – 1913. – 18, 1. – С. 1 – 52.
  21. Морозов А.В. К методике расовых исследований вообще и воibly в частности // Тр. Волго-Касп. рыбохоз. станции. – Саратов. – 1932. – 24 с.
  22. Пузанов И.И. Материалы по промысловой ихтиологии Крыма. – М.: Рыбн. хозяйство, кн. II. – 1923. – С. 114 – 132.
  23. Пузанов И.И. О местных популяциях черноморского анчоуса // Научн. ежегодн. Одесск. гос. ун-та (1956). – 1957. – С. 254 – 257.
  24. Пузанов И.И. (при участии Цееба Я.Я.). О расах анчоуса, водящихся в Чёрном и Азовском морях // Тр. Крымск. НИИ нац. культур. строительства и краеведения. – 1926. – 1, 1. – С. 87 – 95.
  25. Репетин Л.Н. Пространственная и временная изменчивость температурного режима прибрежной зоны Черного моря // Экол. безопасность приоб. и шельф. зон и комплексное использование ресурсов шельфа. // Сб. науч. тр. НАН Украины, МГИ, ИГН, ОФ ИнБЮМ. – Севастополь, 2012. – 1, 26. – С. 99 – 116.
  26. Сказкина Е.П. Различие азовской и черноморской хамсы по отолидам // Вопр. ихтиологии. – 1965. – 5, 4 (37). – С. 600 – 605.
  27. Тихий М. И. Несколько слов об анчоусе // Вестн. рыбопром-сти. – 1914. – № 1. – С. 50 – 68.
  28. Чащин А.К. Дифференциация промысловых стад анчоуса, оценка их запасов и перспективы использования в Чёрном море // Авт. дисс.. канд. биол. наук. – М., 1990. – 20 с.
  29. Чащин А.К., Акселев О.И. Миграции скоплений и доступности черноморской хамсы для промысла в осенне-зимний период // Биолог. ресурсы Чёрного моря. – ВНИРО, 1990. – С. 80 – 92.
  30. Bat L., Ivanova P., Dobrovolov I., et al. The population structure of the Black Sea anchovy // Aqua Culture & Fisheries. – 2007. – 2, № 6., Osio C., Charef A. 2012.
  31. Daskalov G., Osio C., Charef A. Assessment of Black Sea stocks (STECF-OWP-11-06) // Sci., Techn. Econ. Comm. for Fisheries (STECF). Luxembourg: Publ. office of the EU. – 2012. – 212 pp.
  32. Dobrovolov I. Study of the intraspecific divergence of anchovy *Engraulis encrasicolus* L. // Докл. Болгарск. акад. наук. – 1992. – 45, 2. – 63 – 65.
  33. Ivanova P.P., Dobrovolov I. Population-genetic structure on European anchovy (*Engraulis encrasicolus* Linnaeus, 1758) (Osteichthyes: Engraulidae) from Mediterranean Basin and Atlantic Ocean // Acta Adriat. – 2006. – 47 (1). – P. 13 – 22.
  34. Ivanova P.P., Dobrovolov I., Bat L. et al. Application of esterase polymorphism to specify population genetic structure of *Engraulis encrasicolus* (Pisces: Engraulidae) in the Black and Azov Seas // Морск. экол. журн., 2013. – 12, № 4. – С. 45 – 52.

Поступила 20 мая 2014 г.  
После доработки 17 июля 2014 г.

**Внутрішньовидова диференціація та розподіл європейського анчоуса *Engraulis encrasicolus* (L) (Pisces: Engraulidae) у Чорному та Азовському морях. Г. В. Зуєв.** В історичному контексті представлені результати аналізу морфобіологічних, генетичних та екологічних досліджень, які містять прямі або непрямі відомості, що стосуються внутрішньовидової організації та просторової структури європейського анчоуса *Engraulis encrasicolus* (L) в Азово-Чорноморському басейні. Внутрішньовидова структура анчоуса складається з двох ієрархічно супідрядних рівнів. Верхній рівень займають дві великомасштабні просторові угруповання особин, які перекриваються та відрізняються за своїми морфобіологічними, генетичними та екологічними характеристиками - це чорноморська і азовська раси (підвиди). Нижній рівень займають локальні, різною мірою просторово відокремлені і піддані взаємному обміну, утворення всередині кожної раси – популяції.

**Ключові слова:** анчоус, раса, популяція, внутрішньовидова структура.

**Intraspecific differentiation and distribution of the European anchovy *Engraulis encrasicolus* (L) (Pisces: Engraulidae) in the Black Sea and the Sea of Azov. G.V. Zuyev.** The results of analysis of morphological, biological, genetic and ecological investigations in the field of the studies of intraspecific differentiation and spatial structure of European anchovy *Engraulis encrasicolus* (L) in the Azov-Black seas basin have been presented. The intraspecific anchovy structure consist of two hierarchy levels. The upper layer is occupied by two large-scale, spatially overlapping formations, differing in their morphological, biological, genetic and ecological characteristics – those are Black sea and Azov races (subspecies). The lower level is occupied by the local, to different extent spatially separated and intercommunicating groupings inside every race – populations.

**Keywords:** anchovy, race, population, intraspecific structure.