



УДК 597.541:591.4(262.5+262.54)

**СОВРЕМЕННАЯ ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА  
ЕВРОПЕЙСКОГО АНЧОУСА *ENGRAULIS ENCRASICOLUS* L. (ENGRAULIDAE: PISCES)  
В ЧЁРНОМ И АЗОВСКОМ МОРЯХ  
И ИСТОРИЯ ЕЁ ФОРМИРОВАНИЯ**

© 2019 г. Г. В. Зуев

Институт морских биологических исследований имени А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия

E-mail: [zuev-ger@yandex.ru](mailto:zuev-ger@yandex.ru)

Поступила в редакцию 24.04.2018; после доработки 05.06.2018;  
принята к публикации 18.03.2019; опубликована онлайн 31.03.2019.

Европейский анчоус, или хамса, *Engraulis encrasicolus* L. — один из наиболее массовых видов рыб в Азово-Черноморском бассейне. *E. encrasicolus* — политипический вид; в Чёрном и Азовском морях он представлен двумя внутривидовыми формами — черноморским анчоусом (*E. encrasicolus ponticus* Alex.) и азовским анчоусом (*E. encrasicolus maeoticus* Pusanov), таксономический статус которых остаётся до настоящего времени неясным. Актуальной задачей является оценка современной популяционной структуры *E. encrasicolus* и её возможных изменений под воздействием климатических и антропогенных факторов в целях разработки необходимых мер по предотвращению негативных последствий и сохранения ресурсного потенциала вида. Данная работа посвящена изучению современной популяционной структуры европейского анчоуса в Чёрном и Азовском морях и геологических и палеоклиматических условий её формирования, а также оценке возможных изменений с учётом реальных природных и антропогенных факторов риска. В основу работы положены результаты изучения внутривидовой морфобиологической, биохимической, генетической и экологической изменчивости *E. encrasicolus*, а также пространственных и репродуктивных взаимоотношений азовского и черноморского анчоуса. В историческом аспекте выполнен анализ литературных данных по проблеме внутривидовой неоднородности *E. encrasicolus* в Чёрном и Азовском морях, полученных отечественными и зарубежными авторами за 100-летний период (1913–2014); список публикаций включает более 40 наименований. В работе использованы также результаты собственных исследований. Систематизированы и обобщены сведения о границах репродуктивных ареалов черноморского и азовского анчоуса. Установлено, что их репродуктивные ареалы охватывают всю акваторию Чёрного и Азовского морей и перекрываются на всём пространстве. При отсутствии отдельных, пространственно обособленных репродуктивных ареалов и при наличии одновременного нереста принадлежность черноморского и азовского анчоуса к разным подвидам (географическим расам) исключается. Популяционный уровень различий между черноморской и азовской хамсой подтверждают результаты генетико-биохимических исследований: коэффициенты генетического сходства и генетического расстояния между ними составили 0,9983–0,9985 и 0,0015–0,0017 соответственно. Представлена геологическая история формирования популяционной структуры *Engraulis encrasicolus*. Современные азовский и черноморский анчоусы в прошлом были пространственно разобщены и вступили в контакт лишь вторично (после того как в процессе эволюции между ними возник ряд различий). Их изоляция произошла в миоцене (23,0–5,3 млн лет назад), в новообразованном, изолированном от океана Тетис Сарматском море. В результате возникли две географически обособленные и независимые группы анчоусов (западная и восточная), дальнейшее развитие которых происходило с разной скоростью. Более быстрые темпы эволюции западной группы привели к образованию более прогрессивных черноморского и средиземноморского анчоусов, а более низкие темпы эволюции восточной группы — к образованию более примитивного азовского анчоуса. Только в современную эпоху,

после окончания последнего ледникового периода и восстановления связи Чёрного моря со Средиземным 7–5 тыс. лет назад, произошёл контакт между ними, который впоследствии сопровождался гибридизацией, то есть образованием зоны вторичной интерградации. В условиях интрогрессивной гибридизации в последние десятилетия, связанной с осолонением Азовского моря в результате хозяйственной деятельности человека, существует реальная угроза разрушения генофонда азовской хамсы и её «генетического поглощения» черноморской. Тем не менее генетическая идентичность азовского анчоуса до настоящего времени сохраняется. Это происходит прежде всего благодаря экологическим механизмам сезонной (выбор времени) и биотопической (выбор места) изоляции в репродуктивный период. Установлена определённая закономерность перераспределения самок в составе нерестового стада: доля самок азовского анчоуса уменьшается, доля самок черноморской хамсы увеличивается. Из этого следует, что популяции азовского и черноморского анчоуса являются «температурными» расами, адаптированными к разным репродуктивным температурным условиям: азовская — к более низким, черноморская — к более высоким. Кроме сезонной, установлена биотопическая изоляция черноморской и азовской хамсы. Черноморский анчоус предпочитает нереститься в открытых районах Чёрного моря при солёности воды выше 16‰: там его доля составляет 55–60 % (в прибрежных водах значение показателя не превышает 5–40 %). Азовский анчоус, напротив, в нерестовый период преобладает в прибрежных опреснённых водах с солёностью ниже 15‰: его доля здесь достигает 60–90 %.

**Ключевые слова:** европейский анчоус, популяционная структура, гибридизация, зона вторичной интерградации, ледниковый период, механизмы изоляции

Европейский анчоус, или хамса, *Engraulis encrasicolus* L. благодаря своей многочисленности играет исключительно важную роль в экосистеме моря, выступая промежуточным звеном между зоопланктоном и представителями высшего трофического уровня — крупными хищными рыбами, дельфинами, птицами. В то же время этот вид стабильно занимает первое место по объёму вылова и является важным промысловым объектом во всех причерноморских странах. Основной промысел ведётся в прибрежных водах Турции и Грузии, куда хамса в массовом количестве мигрирует из северной половины Чёрного моря и из Азовского моря на зимовку, образуя плотные и устойчивые скопления. Относительно небольшая часть общего стада зимует у кавказского побережья, а также у южного и юго-западного побережья Крыма. Лов хамсы относится к числу традиционных видов черноморского рыбного промысла. Это достаточно убедительно доказывают, в частности, результаты археологических раскопок Херсонеса Таврического [34]. О том, насколько велики были масштабы данного промысла в античном мире, свидетельствуют объёмы вырубленных в скалах древнего города засолочных (пашенных) ям, вмещающих до 500–1000 пудов рыбы. Документальное подтверждение массовой зимовки хамсы у юго-западного побережья Крыма (в Балаклавской бухте) в 1859 г. приводит Н. Я. Данилевский [31]. Согласно его описанию, хамсы было настолько много, что не было видно воды. Массовая зимовка повторилась, пусть и не в столь впечатляющих масштабах, в 1867 г. Общий вылов анчоуса для всего Крымского полуострова в начале XX века достигал 75–83 тыс. ц, при этом на Севастопольско-Балаклавский район приходилось до 20–25 тыс. ц [35]. С конца 1960-х — начала 1970-х гг. до нашего времени доля вылова хамсы в черноморском рыбном промысле составляет 80–85 %. Средний годовой вылов анчоуса на протяжении последних лет (после 2000 г.) — около 250 тыс. т [41].

Цель статьи — на основе комплексного анализа морфофизиологической, биохимической, генетической и экологической изменчивости, а также репродуктивных и пространственных взаимоотношений черноморского и азовского анчоуса и геологической истории вида установить популяционную структуру *E. encrasicolus* в Азово-Черноморском бассейне в современных условиях.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Выполнен анализ морфологических, биохимических, генетических и эколого-географических исследований отечественных и зарубежных авторов, в которых содержатся прямые или косвенные сведения о внутривидовой изменчивости и неоднородности европейского анчоуса *E. encrasicolus*, населяющего Чёрное и Азовское море. Использовано более 40 литературных источников.

В работе приводятся и результаты наших собственных исследований (2001–2015), посвящённых изучению внутривидового состава *E. encrasicolus* в Крымском регионе, а также биоэкологических особенностей и распространения разных внутривидовых форм. Внутривидовую принадлежность анчоуса устанавливали с помощью индекса отолитов, представляющего собой отношение длины отолита к его ширине [33]. Исследовали хамсу из траловых и кошельковых уловов промысловых судов. Всего проанализировано более 10 тыс. экземпляров рыб.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Впервые на существование внешних различий и особенностей поведения хамсы обратили внимание С. А. Зернов [13] и Н. Е. Максимов [27]. По сведениям С. А. Зернова, основанным на наблюдениях местных рыбаков, в районе Балаклавы — Севастополя встречаются две формы хамсы, различающиеся размерами и окраской. Осенью, при понижении температуры воды до 14 °С, ловится обычно черноморская, или «чёрная», хамса, но бывает и азовская, которая держится здесь до тех пор, пока температура не уменьшается до 9 °С. Весной, при повышении температуры воды, ловится преимущественно азовская хамса, более мелкая и светло окрашенная. К сожалению, ввиду отсутствия специальных исследований вопрос о таксономическом ранге этих форм остался открытым.

Более подробные сведения можно найти у Н. Е. Максимова [27]. На основании данных об общих размерах и окраске рыб, а также о времени их появления у крымских берегов он пришёл к выводу о существовании в Чёрном море двух разновидностей хамсы — черноморской и азовской. Уточнение ранга систематических различий между ними учёный оставил будущим исследователям. Азовская (мелкая) хамса населяет, по его мнению, Азовское море, однако с наступлением холодов (в октябре-ноябре) уходит в Чёрное море к крымским и/или к кавказским берегам. Всё зависит от силы и направления господствующих в то время ветров: при западных она направляется больше к Кавказу, при восточных — в сторону Крыма, где в отдельные годы распространяется до мыса Сарыч, Севастополя и — редко — до Евпатории, образуя огромные косяки, которые держатся с декабря по февраль. С наступлением весны она возвращается в Азовское море. Черноморская хамса у крымских берегов встречается с мая по октябрь-ноябрь. От азовской она отличается более крупными размерами и тёмной окраской. Таким образом, из работ С. А. Зернова и Н. Е. Максимова впервые становится известно о существовании в Чёрном море, в частности у западного побережья Крыма (в Севастопольско-Балаклавском районе), двух разных форм хамсы.

Таксономические исследования хамсы, населяющей Азово-Черноморский бассейн, с использованием морфологических (пластических и меристических) признаков выполнены независимо друг от друга И. И. Пузановым [30, 32] и А. И. Александровым [1]. В результате выделены две географические расы (два подвида) — черноморская (*Engraulis encrasicolus ponticus* Aleks.) и азовская (*Engraulis encrasicolus maeoticus* Pusanov). По А. И. Александрову, черноморская хамса населяет западную половину Чёрного моря. Её репродуктивный ареал занимает всю эту акваторию, включая северо-западную часть и Каркинитский залив. Размножение происходит в летние месяцы. С наступлением осени из северо-западной части моря она мигрирует к побережью Крыма, к берегам Румынии и Болгарии, а возможно, и к Босфору, где остаётся на зиму. Фактором, сдерживающим массовое распространение черноморской хамсы в восточную половину моря, является, по мнению А. И. Александрова, система крупномасштабных круговых течений, что, однако, не исключает возможность её частичного проникновения в этот регион вплоть до Керченского пролива. Азовская хамса, в отличие от черноморской, населяет восточную половину Чёрного моря и Азовское море. Основной район её размножения — Азовское море, но часть особей нерестится в Чёрном. С наступлением осени азовская хамса мигрирует в более прогретые воды как крымского, так и кавказского побережья. В западном направлении она доходит до мыса Сарыч, в восточном — до Грузии и Турции.

Согласно [30], черноморская хамса населяет всё пространство Чёрного моря, включая его северо-западную часть и Керченский пролив, но в Азовское море не заходит. Размножение происходит повсеместно. После нереста в северо-западной части Чёрного моря хамса мигрирует в направлении Крыма, распространяясь вплоть до Алушты. В отличие от черноморской, азовская хамса нагуливается и размножается в летнее время в Азовском море. После нереста она выходит в Чёрное море на зимовку, которая происходит у берегов Крыма или Кавказа. В западном направлении азовская хамса доходит до залива Ласпи и до Балаклавы, редко — до Севастополя. В восточном направлении она не мигрирует дальше Синопа (полуостров Бозтепе). В отдельные годы от южного побережья Крыма она уходит напрямую к берегам Турции, пересекая Чёрное море. Согласно С. М. Малятскому [28], район зимовки азовской хамсы у крымских берегов чаще всего располагается на участке между мысами Сарыч и Айя, однако в отдельные годы простирается до Севастополя и дальше.

Исследования А. А. Майоровой [22, 23, 24] позволили уточнить пространственную и функциональную структуру ареалов черноморской и азовской рас хамсы в Чёрном море, а также их сезонные изменения. Представители обеих рас обнаружены в восточной части моря (они встречались там постоянно). Кроме того, установлена внутренняя неоднородность черноморской расы по морфологическим, биологическим и экологическим характеристикам, что послужило основанием для её разделения на два племени (*natio*): западное (*E. encrasicholus ponticus occidentalis*) и восточное (*E. encrasicholus ponticus orientalis*). Западное племя населяет западную часть Чёрного моря. Его зимовка происходит у Южного берега Крыма, а также, предположительно, у западного побережья. Основная часть особей размножается в северо-западном районе, остальная распространяется для нереста по всей западной половине моря. Восточное племя населяет восточную половину Чёрного моря; нерест происходит на всей её акватории. От западной хамсы представители восточного племени отличаются более ранними сроками начала миграции на зимовку, происходящую у берегов Грузии, а также более ранними сроками начала и окончания нереста.

Азовская хамса нагуливается и нерестится в Азовском море в летнее время, а осенью уходит на зимовку в Чёрное море, к берегам Крыма и Кавказа. У южного побережья Крыма места её зимовки распространяются до Алушки — Симеиза, у кавказского — до Грузии. Когда вода весной прогревается, хамса мигрирует в обратном направлении (в Азовское море). Вместе с тем, по свидетельству К. А. Виноградова [7], А. А. Майорова считала, что часть азовской хамсы после зимовки у южного побережья Крыма не возвращается в Азовское море, а следует в северо-западную часть Чёрного моря.

Н. Н. Данилевский и Г. Г. Камбуров [8] изучали внутривидовую неоднородность и распределение хамсы в Азово-Черноморском бассейне с помощью овоцито- и паразитологического методов. Уникальность исследований состоит в том, что впервые был охвачен весь годовой жизненный цикл данного вида. Для различения внутривидовых группировок (стад, по терминологии авторов) в качестве биомаркеров использовались личинки нематоды *Contraecaecum aduncum* и метацеркарии трематоды *Nematobothrium* sp. — паразиты, наименее подверженные влиянию внешней среды при миграции хамсы из опреснённых вод Чёрного и Азовского морей в солонowodные районы Чёрного моря и обратно. В мае 1967 г. в опреснённых районах северо-западной части Чёрного моря (Тендровский и Каркинитский заливы, Днестровский лиман) учёные обнаружили хамсу, заражённость которой не отличалась от заражённости азовского анчоуса. В августе близкая по степени заражённости хамса была обнаружена и у побережья Румынии (мыс Сфынтул-Георге). На этом основании был сделан вывод о существовании единой популяции, область распространения которой простирается от Каркинитского залива вдоль всего северо-западного и западного побережья Чёрного моря до 45° с. ш. (южнее мыса Сфынтул-Георге исследования не проводили). В это же время хамса, близкая по степени заражённости к азовской, была обнаружена и у побережья Грузии (г. Гудаута). В декабре того же года (1967) у Южного берега Крыма (вблизи Ялты) регистрировали хамсу, заражённость которой

личинками *S. aduncum* была близка к заражённости хамсы из прибрежного опреснённого северо-западного района Чёрного моря и из Азовского моря, а её жирность была идентична жирности хамсы из северо-западного региона. Из этого был сделан вывод, что у Южного берега Крыма зимовала хамса из северо-западной части Чёрного моря.

По результатам этих исследований в пределах Азово-Черноморского бассейна авторы выделили четыре стада хамсы. Два стада — восточное и западное — населяют открытые солоноводные области Чёрного моря и характеризуются высоким уровнем инвазии обоими видами паразитов. Другие два стада приурочены к прибрежным опреснённым водам и характеризуются более низким уровнем заражённости. Одно из них населяет северо-западный регион Чёрного моря, другое — Азовское море и прибрежные воды вдоль кавказского побережья. Результаты паразитологического анализа хорошо согласуются, в частности, с вышеприведёнными представлениями А. А. Майоровой относительно пространственной организации хамсы черноморской расы и деления её на два племени и одновременно подтверждают её правоту по поводу проникновения азовской хамсы в северо-западную часть Чёрного моря.

Н. Н. Данилевский и А. А. Майорова [9] выделяют в Чёрном и Азовском морях две популяции хамсы (терминология авторов), которые размножаются в воде с разной солёностью: одна — при 10–15 ‰, другая — при 17–20 ‰. К первой популяции исследователи относят хамсу из Азовского моря, а также из опреснённых прибрежных районов северо-западной и восточной частей Чёрного моря, а ко второй — хамсу, размножающуюся 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 речь шла в работе Н. Н. Данилевского и Г. Г. Камбурова. Вместе с тем в данной статье приводятся численные значения индекса отолитов хамсы из разных районов Азово-Черноморского бассейна. Индекс отолитов — внутривидовой таксономический признак, применяемый для различения представителей черноморской и азовской рас [33]. С помощью метода расовых исследований [29], используя значения этих индексов, мы рассчитали численное соотношение представителей черноморской и азовской хамсы в каждом из изученных районов (табл. 1). Как видно, во всех районах Чёрного моря и в Азовском море в нерестовый период хамса была таксономически неоднородной и образовывала смешанные совокупности из представителей обеих рас.

**Таблица 1.** Распределение азовской и черноморской рас хамсы в Азово-Черноморском бассейне в период нереста

**Table 1.** Distribution of Sea of Azov anchovy and Black Sea anchovy races in the Azov – Black Sea basin during the spawning period

Район	Месяц	Год	Индекс отолитов	Доля, %	
				АА	ЧА
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

**Примечание.** \*) в знаменателе указаны крайние значения; АА — азовская хамса; ЧА — черноморская хамса

**Note.** \*) – the denominators are extreme values; АА – Sea of Azov anchovy; ЧА – Black Sea anchovy

Как и следовало ожидать, в открытых солоноватых районах Чёрного моря доминировала черноморская раса, составляющая 60 % в западной части моря и 55 % — в восточной. Во всех прибрежных районах Чёрного моря и в Азовском море численно преобладала азовская хамса (от 60 % в Азовском море до 95 % у побережья Грузии). Присутствие в массовом количестве азовской хамсы у кавказского побережья в нерестовый сезон может служить, по нашему мнению, убедительным доказательством того, что она постоянно обитает в этом регионе. Похоже, что А. И. Александров был прав в своём утверждении относительно размножения азовской хамсы в восточной части Чёрного моря.

В 1960-е гг. впервые были выполнены иммуногенетические исследования хамсы Чёрного и Азовского морей, основанные на изучении распределения в природных группировках частот разных групп крови. Проводил их Ю. П. Алтухов со своими учениками и последователями. В результате были обнаружены значительные генетические отличия между азовской и черноморской расами, а также установлена генетическая гетерогенность азовской расы, её дифференцировка на полуизолированные группировки более мелкого масштаба [3, 4, 21]. Тем самым различия двух рас анчоуса, выявленные ранее на основании изучения морфологических, биологических и эколого-географических особенностей, были подтверждены с помощью иммуногенетического анализа [2]. Одновременно результаты этих исследований позволили получить новые, более точные сведения о распространении представителей разных рас и об их репродуктивных взаимоотношениях. Впервые был установлен факт присутствия азовской хамсы в северо-западной части Чёрного моря и её размножения там. Доказательством в данном случае послужило обнаружение в Одесском заливе в разгар нерестового сезона (июнь 1964 г.) в составе смешанной совокупности с черноморской хамсой представителей азовской расы. Кроме того, результаты иммунологического анализа 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 %.

О. В. Калнина и В. В. Калнин [19] на основе анализа распределения частот аллелей полиморфных локусов эстераз (*Idh*, *Est*, *Ldh* и *Aat*) дифференцировали азово-черноморскую хамсу на две расы — черноморскую и азовскую. Были выявлены существенные генетические отличия между ними, установлена их внутренняя гетерогенность. Было также изучено географическое распределение представителей обеих рас. В этом плане особенно интересны факты обнаружения в мае хамсы азовской расы в северо-западной и юго-восточной частях Чёрного моря, что свидетельствует о её размножении в этих регионах. Так, в 1980 г. она была найдена в Одесском заливе и северо-восточнее острова Змеиный. В 1981 г. хамсу азовской расы вновь регистрировали в Одесском и Каркинитском заливах. В юго-восточной части моря, у побережья Грузии, азовскую хамсу обнаружили в мае 1980 г. [17]. При этом в Одесском заливе хамса азовской расы по своим генетическим параметрам (значения аллелей *Est*) отличалась от хамсы из Азовского моря, что дало основание авторам высказать предположение о существовании в северо-западной части Чёрного моря обособленной популяции. Эти же исследователи на основе обнаружения корреляционной связи между частотами аллелей полиморфных локусов *Idh* и *Est* выдвинули и обосновали гипотезу о гибридизации азовской и черноморской рас, а также рассмотрели возможный сценарий изменения внутривидовой структуры вида в будущем.

Ранее предположение о наличии межрасовой гибридизации хамсы было высказано А. К. Чащиным [36] на основании обнаруженных изменений в соотношении групп крови хамсы из Азовского моря, произошедших в 1960–1970-е гг., — значительного увеличения частоты «положительной» группы ( $A_1$ ) и, соответственно, снижения частот «промежуточной» группы ( $A_2$ ) и — особенно — специфической, «негативной» ( $A_0$ ). В более поздних его работах (с использованием наряду с реакцией геммагглютинации метода электрофореза тканевых белков) гипотеза гибридизации азовского и черноморского анчоуса подтвердилась [18, 37, 38]. В 1979–1981 гг. гибридные особи были обнаружены

как в Чёрном море (в западной, северо-западной и восточной частях), так и в Азовском. Процесс межрасовой гибридизации происходит в основном в Чёрном море, в то время как в Азовском главным образом имеет место возвратное скрещивание с гибридами, которые мигрируют туда весной. Были также получены новые данные о миграциях хамсы, проливающие свет на межрасовые репродуктивные взаимоотношения. В частности, особый интерес представляет тот факт, что после зимовки в 1980, 1982 и 1987 гг. в турецких и грузинских водах азовская хамса в составе смешанных скоплений с черноморской мигрировала на нерест в северо-западную часть Чёрного моря [39].

На основе результатов изучения полиморфизма мышечных белков с использованием метода электрофореза И. Доброволов [10] пришел к выводу о существовании в Азово-Черноморском бассейне двух изолированных популяций хамсы — черноморской и азовской. Популяционный уровень различий между ними был им подтверждён в более поздних работах [11, 43, 44]. Так, в 1988 г. он пишет: «Досегание 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». Основанием для такого вывода послужили соответствующие значения показателей сходства (I), равные 0,9983–0,9985, и генетического расстояния (D) между ними, составляющие 0,0015–0,0017. В 1992 г. учёный пишет: «*The genetic distance between the Black Sea anchovy and Azov anchovy shows that they could be specified as two different populations*» [44]. И совершенно неожиданно в более поздней работе с его участием [45] констатируется подвидовой (расовой) уровень таксономических отличий черноморской и азовской хамсы: «*Thus the data for gene frequencies of polymorphic esterase loci, verify the existence of the anchovy subspecies (races)*». Где же истина?

В то же время исключительно важными для понимания популяционной структуры данного вида представляются сведения о пространственных границах репродуктивного ареала азовской расы. Впервые «хамса с высоким содержанием жира (21–28 %), почти идентичная в генетическом отношении с азовской хамсой» была зарегистрирована у болгарского побережья в 1979 г. [11]. Её повторные обнаружения здесь же (Варна, Каварна) имели место в 1982, 1988, 1994 и 1997 гг. [43, 44]. При этом, что очень важно, в 1982, 1994 и 1997 гг. её регистрировали в летние месяцы (май и июль), то есть в период активного размножения. Это доказывает, что нерестовый ареал азовской хамсы не ограничивается северо-западной областью Чёрного моря и прибрежными водами Румынии, как ранее было установлено Н. Н. Данилевским и Г. Г. Камбуровым [8], а распространяется вдоль западного побережья на юг до 43° с. ш. (возможно, и ещё южнее).

По результатам наших исследований внутривидового состава хамсы с помощью индекса отолитов (метод Сказкиной) у западного побережья Крыма (район Балаклавы и Севастополя) и в Азовском море в период 2001–2015 гг., в обоих регионах анчоус был представлен черноморской и азовской формами, образующими смешанные скопления, которые сохранялись в течение всего года [14, 15]. При этом количественное соотношение представителей разных форм в обоих регионах в различные годы менялось. Так, в нерестовый период в районе Севастополя доля черноморской хамсы в составе общей совокупности изменялась более чем в 3 раза — от 20 % (2004) до 68 % (2001), а доля азовской — в 2,5 раза — от 32 % (2001) до 80 % (2004). Пятикратные межгодовые изменения доли азовского анчоуса имели место в Азовском море (20 % в 2013 г., 100 % в 2001 и 2003 гг.) (табл. 2). Существование постоянных региональных различий соотношения численности черноморской и азовской хамсы, а также независимый характер их многолетних изменений дают основание рассматривать эти региональные группировки в качестве самостоятельных, устойчиво существующих, независимых образований.

Обобщив доступные нам сведения (собственные и литературные), в которых приводятся фактические данные о распространении черноморской и азовской хамсы в нерестовый период, мы видим, что во всех исследованных географических регионах имеет место их совместное присутствие. Это означает, что их репродуктивные ареалы перекрываются на всём пространстве. Отсюда следует

**Таблица 2.** Соотношение численности черноморской (ЧА) и азовской (АА) хамсы в период нереста у западного побережья Крыма и в Азовском море в разные годы

**Table 2.** Ratio of Black Sea anchovy (ЧА) and Sea of Azov anchovy (АА) during the spawning period off the western coast of Crimea and in the Sea of Azov in different years

Год	Чёрное море					Азовское море				
	Регион	Месяц	Индекс отолита	Численность, %		Регион	Месяц	Индекс отолита	Численность, %	
				ЧА	АА				ЧА	АА
2001	Севастополь	VII	2,135	68	32	лиман Молочный	VIII	1,999	–	100
2003	–	–	–	–	–	лиман Молочный	VII	1,998	–	100
2004	Севастополь	V	2,066	20	80	–	–	–	–	–
2006	Севастополь	VI	2,089	45	55	мыс Казантип	VI	2,080	40	60
2008	Севастополь	VI	2,107	55	45	мыс Казантип	–	–	–	–
2010	Севастополь	V	2,114	60	40	мыс Казантип	VII	2,064	31	69
2011	Севастополь	VI, VIII	2,130	65	35	мыс Казантип	VI	2,076	37	63
2012	–	–	–	–	–	мыс Казантип	V, VI	2,086	45	55
2013	Севастополь	V, VI	2,100	50	50	мыс Казантип	VI	2,163	80	20
2014	Севастополь	VI	2,086	44	56	–	–	–	–	–
2015	Севастополь	V	2,126	63	37	–	–	–	–	–

вывод: при наличии общего репродуктивного ареала вкупе с одновременными сроками размножения принадлежность азовской и черноморской хамсы к разным подвидам (географическим расам) исключается. В этой связи уместно вспомнить вполне справедливое сомнение И. И. Пузанова относительно их подвидового статуса. По этому поводу он пишет следующее [31, с. 15]: «...Если азовская и черноморская хамса — подвид *Engraulis encrasicolus*, как мы принимаем сейчас, то они должны иметь определённые ареалы размножения...» Причиной тому послужило сообщение А. И. Александрова [1, с. 42] о размножении азовской хамсы не только в Азовском, но и в Чёрном море. Более того, принимая во внимание вполне определённые морфологические и биологические отличия между ними с одной стороны и отсутствие указаний на существование в Керченском районе популяций, переходных между азовской и черноморской хамсой, с другой, он не исключал их принадлежности даже к разным видам.

На основании вышеизложенных морфологических, биоэкологических и генетико-биохимических различий, а также распространения и внутривидовых репродуктивных взаимоотношений черноморского и азовского анчоуса можно заключить: популяционная структура *E. encrasicolus* в Азово-Черноморском бассейне, согласно классификации популяционных явлений Э. Майра, представляет собой зону интерградации, или гибридную зону, между азовской и черноморской популяциями [25, 26]. Существование достаточно чётко выраженных отличий между ними по ряду морфологических признаков (длина тела, положение спинного плавника, число позвонков, строение отолитов и т. д. [1, 30, 32, 33]), экологических (степень заражённости паразитами, требования к солёности и температуре в нерестовый период [9, 16, 42]), биохимических (содержание докозагексаеновой кислоты в фосфолипидах [40]) и генетических (частота общих генов А-системы крови, качественные антигенные различия по водорастворимым белкам мышц [2]) даёт основание предполагать, что азовская и черноморская хамса в прошлом были полностью разобщены и вступили в контакт лишь вторично, после того как в процессе эволюции между ними возникли данные различия. Из этого следует, что гибридная зона между популяциями азовской и черноморской хамсы представляет собой зону вторичной интерградации.

Рассмотрим эволюционную историю *E. encrasicolus*, палеогеографические и палеоклиматические факторы, под воздействием которых формировалась его популяционная структура в черноморском регионе. Группа анчоусов имеет тропическое происхождение. Подавляющее большинство видов и все роды, за исключением *Engraulis*, населяют тропические моря [31]. Предок *Engraulidae* — *Spaniodon* — встречается в верхнемеловых (более 67 млн лет) отложениях Европы [Boulanger, 1904, цит. по: 1]. Как известно [12, 46], до середины третичного периода (35–30 млн лет назад) на пространстве от Гибралтара на западе до Гималаев и Юго-Восточной Азии на востоке простиралось солёное тропическое море Тетис (табл. 3). В миоцене (23,0–5,3 млн лет назад) в результате крупномасштабных горообразовательных процессов на территории Европы море Тетис сократилось в размерах и разделилось на несколько бассейнов, одним из которых было Сарматское море — изолированный от океана и от Средиземного моря внутренний солоноватоводный бассейн, располагавшийся на территории современного Чёрного, Азовского, Каспийского и Аральского морей. Правда, в самом конце миоцена — начале плиоцена (около 6 млн лет назад) его связь с океаном возобновилась, что привело к образованию полносолёного Меотического моря.

Начиная с плиоцена (5,3 млн лет назад) и вплоть до периода рисс-вюрмского межледникового (150–100 тыс. лет назад) на месте Чёрного моря продолжал существовать изолированный от Средиземноморского бассейна водоём, размеры и очертания которого в разные геологические и климатические эпохи заметно изменялись. Не оставалось неизменным и название: водоём последовательно назывался Понтическим, Чаудинским и Древнеевксинским морем. Его температурные и гидрохимические условия на протяжении всего этого длительного периода отличались относительным постоянством, изменяясь достаточно постепенно в направлении снижения температуры и солёности. При этом солёность воды в восточной части водоёма сохранялась более высокой, чем в западной, — на уровне 10–11 ‰. Всё это время преобладала солоноватоводная фауна — так называемая фауна понтического типа.

**Таблица 3.** Геохронологическая шкала и геологическая история Чёрного моря [12, 46, 47]

**Table 3.** Geochronological scale and geological history of the Black Sea [12, 46, 47]

Эра	Период	Эпоха	Начало, лет назад	Бассейн
Кайнозой	Четвертичный (квартер)	Антропоцен	Около 70 (с 1950 года н. э.)	Чёрное море
		Голоцен	11,7 тыс.	
		Плейстоцен	2,6 млн	Новоевксинский Карангатский Древнеевксинский Чаудинский
	Неогеновый	Плиоцен	5,3 млн	Понтический
		Миоцен	23,0 млн	Меотический Сарматский
	Палеогеновый	Олигоцен	33,9 млн	Тетис
		Эоцен	56,0 млн	Тетис
		Палеоцен	66,0 млн	Тетис

Начало нового периода для Чёрного моря связано с рисс-вюрмским межледниковьем, когда после долгой изоляции восточный Понт в результате образования Дарданелл обретает связь со Средиземным морем и океаном. Образуется Карангатский бассейн, условия жизни в котором существенно отличаются от прежних. В результате повышения солёности воды до 25–30‰ происходит количественное и качественное обогащение флоры и фауны за счёт истинно морских видов-вселенцев. Этот морской бассейн существует не более 100 тыс. лет — до наступления вюрмского оледенения (около 20–18 тыс. лет назад), которое сопровождается образованием Новоевксинского озера-моря — сильно распреснённого (менее 10‰) и не имеющего связи со Средиземноморским бассейном. Представители собственно морских видов растений и животных вымирают, на смену им приходят понтические реликты. Просуществовало Новоевксинское озеро-море недолго — лишь около 10 тыс. лет.

Конец последнего ледникового периода и образование проливов Босфор и Дарданеллы (7–5 тыс. лет назад) послужили началом современного этапа в истории Чёрного и Азовского морей (восточный Понт). Изменения климата (потепление) и повышение солёности воды до 17–18‰ постепенно привели к увеличению общего обилия и разнообразия флоры и фауны. Преимущественное развитие получили представители собственно морских теплолюбивых, субтропических и тропических групп организмов. На сегодняшний день средиземноморские мигранты составляют около 80% черноморской фауны.

Резюмируя вышеизложенное, отметим, что со времён палеогена и до настоящего времени котловина Чёрного моря постоянно находилась под водой, что подтверждается палеогеографическими картами Н. Андрусова [5]. С эпохи Сарматского бассейна (23,0 млн лет назад) и до начала голоцена (11,7 тыс. лет назад) подавляющую часть времени (более 90%) восточный Понт был изолирован от Средиземного моря и океана, оставаясь солоноватоводным, миксогенным водоёмом, заселённым представителями понтической флоры и фауны. Лишь дважды в своей истории, в конце миоцена — начале плиоцена (период развития Понтического моря) и в конце четвертичного периода (рисс-вюрмское межледниковье), он соединялся со Средиземным морем.

Наиболее древний представитель рода *Engraulis* — *E. evolans* — известен из эоценовых слоев (более 34 млн лет назад) на территории Северной Италии [Agassiz, 1833–1843, цит. по: 1]. Она в то время была покрыта солёными водами моря Тетис. В черноморском регионе *Clupea encrasicholus* известен из верхнего миоцена (5–6 млн лет назад). Его остатки были найдены в сарматских отложениях на территории Керченского полуострова [Двойченко, 1925, цит. по: 1]. Присутствие *C. encrasicholus* в изолированном от океана Сарматском море свидетельствует о том, что его проникновение туда произошло в более ранние времена, предположительно в палеогене, то есть не позднее 30–35 млн лет назад.

Непрерывный характер существования восточного Понта и его гидрохимический режим, во многом сходный с современным, дают основание полагать, что проникший в Сарматское море *C. encrasicholus* не только успешно там адаптировался, но и продолжил развиваться, находясь в полной изоляции от близкородственных форм. Таким образом, со времён верхнего миоцена, с отделением восточной части древнего Понта от Средиземного моря и океана, образовались две пространственно разобщённые группы анчоусов. Как совершенно справедливо заметил А. И. Александров [1], в верхнем миоцене возникли два центра эволюции *E. encrasicholus*, один из которых оставался связанным с океаном, а другой — с Сарматским бассейном. Дальнейшее развитие анчоусов в этих центрах происходило разными темпами (более быстрыми — в западном, более медленными — в восточном), что в конечном случае привело к образованию более прогрессивных средиземноморских анчоусов и более примитивных азовских. Действительно, по ряду морфологических признаков (положение спинного плавника, степень развития парных плавников, количество позвонков, длина головы) азовский анчоус является наиболее примитивным среди современных представителей этого вида и ближе всего стоит к предковому виду *E. volans*.

Восстанавливая филогенетические отношения европейских анчоусов, А. И. Александров [1] рассматривал черноморскую расу *E. encrasicolus ponticus* как «прогрессивно-изменённую» форму от более примитивной азовской *E. e. maeticus*, представители которой являются реликтом третичного периода. И. И. Пузанов [31] причислял современного черноморского анчоуса к потомкам средиземноморской расы, которые проникли в Чёрное море в конце ледникового периода, тогда как появление в Чёрном море «тождественного с современной азовской расой» анчоуса относил, как и А. И. Александров, к третичному периоду.

Согласно В. Д. Бурдак [6] и Ivanova, Dobrovolov [44], черноморский анчоус вселился в Чёрное море только в четвертичный период, то есть не ранее 150–100 тыс. лет назад. В первом случае [6] в качестве доказательства его относительно недавнего вселения приводится отсутствие между азовским и черноморским анчоусом достоверных серологических различий, которые должны свидетельствовать об их недостаточно полной генетической изоляции. Во втором случае [44] основанием для признания черноморского анчоуса реликтом карангатского времени послужили соответствующие значения показателей сходства (0,9983–0,9985) и генетического расстояния (0,0015–0,0017).

Обобщая приведённые выше данные разных авторов, можно увидеть, что в отношении времени появления в Чёрном море черноморского анчоуса исследователи едины: это произошло в новейшей его (моря) истории, то есть после окончания последнего ледникового периода и образования связи со Средиземным морем через проливы Босфор и Дарданеллы. Исключение составляет версия А. И. Александрова, который рассматривал черноморского анчоуса как новообразование, «прогрессивно-изменённую» форму от азовского. Несостоятельность этой версии убедительно показал И. И. Пузанов [31]. Остаётся дискуссионным вопрос о том, когда в восточный Понт проник *E. encrasicolus* — предок современного азовского анчоуса. Теоретически это могло произойти в те исторические времена, когда восточный Понт имел связь со Средиземным морем и с океаном. Таких возможностей было всего три (последняя, послеледниковая, исключается). В третичном периоде это эоцен — олигоцен (море Тетис) и конец миоцена — начало плиоцена (Меотическое море), а в четвертичном — рисс-вюрмское межледниковье (Карангатский бассейн). Принимая во внимание палеонтологические данные (см. выше), необходимо признать: наиболее вероятно то, что проникновение в Чёрное море предковой формы *E. encrasicolus maeticus* произошло в эоцене — олигоцене, то есть современный азовский анчоус является реликтом третичного периода. Незначительные серологические и генетические различия между черноморским и азовским анчоусом, послужившие показателями относительно непродолжительной (в историческом масштабе) изоляции (100–150 тыс. лет) этих форм, следует рассматривать, по нашему мнению, как следствие интрогрессивной межрасовой гибридизации, которая получила свое развитие в 1960–1970-е гг. в результате зарегулирования стока рек, повлёкшего за собой резкое осолонение Азовского моря за счёт притока более солёных черноморских вод через Керченский пролив.

По мнению В. В. Калнина и О. В. Калниной [17], в сложившихся условиях следует ожидать постепенного разрушения генофонда азовской расы в результате её «генетического поглощения» черноморской. Вместе с тем до настоящего времени азовский и черноморский анчоусы сохраняют свою генетическую и таксономическую идентичность. Это происходит благодаря существованию различного рода механизмов поддержания репродуктивной изоляции между ними. В частности, это экологические механизмы, такие как сезонная (временная) и биотопическая изоляция. Для оценки сезонной изоляции (разобщённости) азовского и черноморского анчоусов было изучено соотношение нерестовых самок (стадии зрелости гонад V, VI–IV и VI–V) обеих форм в репродуктивный период (май — август) у западного побережья Крыма в 2006, 2011 и 2013 гг. [16]. Их внутривидовую принадлежность определяли с помощью индекса отолитов [33]. Установлено, что во всех случаях имел место однонаправленный характер изменения численного соотношения разных форм, их перераспределения: относительное количество самок азовской хамсы сокращалось, а относительное

количество самок черноморской — увеличивалось (табл. 4). Так, в 2006 г. относительная численность азовской хамсы в мае — июне снизилась с 55 до 40 % (в 1,25 раза), в 2011 г. в июне — августе она уменьшилась с 37 до 25 % (в 1,48 раза), в 2013 г. в мае — июне она сократилась с 60 до 40 % (в 1,5 раза). Соответствующее увеличение относительной численности черноморской хамсы составило 1,33; 1,19; 1,50 раза.

Следует полагать, что выявленный характер количественного перераспределения нерестовых самок в репродуктивный сезон не является случайным, а отражает их адаптацию к разным условиям размножения, прежде всего к температуре воды, экологическое значение которой исключительно велико для водных организмов. Будучи более стабильной, чем температура воздуха, температура воды является важнейшим фактором, оказывающим прямое и косвенное воздействие на все процессы жизнедеятельности гидробионтов (особенно на ранних стадиях развития) [20]. Согласно полученным данным, процесс размножения азовского анчоуса начинается раньше и происходит при более низких температурах, чем таковой черноморской хамсы. Из этого следует, что азовская и черноморская хамса являются «температурными расами», одна из которых (азовская) адаптирована к более низкой репродуктивной температуре, а другая (черноморская) — к более высокой. В таком случае разную «репродуктивную» температурную избирательность их представителей следует рассматривать как один из экологических механизмов поддержания их репродуктивной изоляции в условиях перекрытия нерестовых ареалов и наличия гибридизации.

**Таблица 4.** Сезонные изменения численного соотношения нерестовых самок черноморской (ЧА) и азовской (АА) хамсы у западного побережья Крыма

**Table 4.** Seasonal changes in the ratio of spawning females of Black Sea anchovy (ЧА) and Sea of Azov anchovy (АА) off the west coast of Crimea

Год	Дата	Индекс отолита	Относительная численность, %		Кол-во исследованных экз.
			ЧА	АА	
2006	27.05	2,087	45	55	35
	30.04	2,120	60	40	20
2011	08.06	2,127	63	37	60
	11.08	2,150	75	25	5
2013	31.05	2,079	40	60	10
	26.06	2,120	60	40	10

Факты биотопической изоляции азовской и черноморской хамсы в репродуктивный период зарегистрированы нами в лимане Молочный (Азовское море) в июле 2001 г. и августе 2003 г. В обоих случаях установлена принадлежность нерестовых особей (стадии зрелости V, VI–IV и VI–V) к азовскому анчоусу; средние значения индекса отолитов составляли 1,99 и 2,00 соответственно (см. табл. 2). Определяющим фактором в выборе азовской хамсой лимана Молочный местом размножения является, по-видимому, низкая солёность воды. Благодаря поступлению в лиман воды из р. Молочная его солёность постоянно ниже, чем таковая Азовского моря.

**Заключение.** Дано описание современной популяционной структуры европейского анчоуса *Engraulis encrasicolus* L., населяющего Чёрное и Азовское море, и рассмотрены геологические и палеоэкологические факторы её формирования. Выполнен аналитический обзор исследований морфобиологической, биохимической, генетической и экологической изменчивости, а также репродуктивных и пространственных взаимоотношений черноморского и азовского анчоуса. На основе биоэкологических (перекрытие репродуктивных ареалов, одновременные сроки размножения) и генетических (показатели сходства и генетического расстояния) признаков установлен популяционный ранг различий между азовским и черноморским анчоусом. Представлена геологическая история

формирования популяционной структуры *Engraulis encrasicolus*, показано, что современные азовский и черноморский анчоусы в прошлом были пространственно разобщены и вступили в контакт лишь вторично, после того как в процессе эволюции между ними возник ряд различий. Их изоляция произошла в миоцене (23,0–5,3 млн лет назад), когда на месте современного Азово-Черноморского бассейна образовалось изолированное от океана Тетис Сарматское море. В результате возникли две географически обособленные и независимые группы анчоусов — западная и восточная; их дальнейшее развитие происходило разными темпами. Более быстрые темпы эволюции западной группы привели к образованию более прогрессивного черноморского и средиземноморского анчоуса, более низкие темпы эволюции восточной группы — к образованию более примитивного азовского анчоуса. Только в современную эпоху, после окончания последнего ледникового периода и восстановления связи Чёрного моря со Средиземным 7–5 тыс. лет назад, произошёл контакт между азовским и черноморским анчоусом, который сопровождался впоследствии их гибридизацией, что привело к возникновению зоны вторичной интерградации. В условиях интрогрессивной гибридизации в последние десятилетия, связанной с осолонением Азовского моря в результате хозяйственной деятельности человека, генетическая идентичность азовского и черноморского анчоуса сохраняется благодаря существованию экологических механизмов изоляции.

*Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН ИМБИ по теме «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана» (№ гос. регистрации АААА-А18-118020890074-2).*

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Александров А. И. Анчоусы Азовско-Черноморского бассейна, их происхождение и таксономические обозначения // *Труды Керченской научной рыбохозяйственной станции*. 1927. Т. 1, № 2–3. С. 37–99. [Aleksandrov A. I. Anchousy Azovsko-Chernomorskogo basseina, ikh proiskhozhdenie i taksonomicheskie oboznacheniya. *Trudy Kerchenskoi nauchnoi rybokhoziaistvennoi stantsii*, 1927, vol. 1, no. 2–3, pp. 37–99. (in Russ.)]
2. Алтухов Ю. П. *Популяционная генетика рыб*. Москва : Пищевая промышленность, 1974. 247 с. [Altukhov Yu. P. *Populyatsionnaya genetika ryb*. Moscow: Pishchevaya promyshlennost', 1974, 247 p. (in Russ.)]
3. Алтухов Ю. П., Лиманский В. В., Паюсова А. Н., Трувеллер К. А. Иммунологический анализ внутривидовой дифференцировки европейского анчоуса, обитающего в Черном и Азовском морях. Сообщение I. Группы крови анчоуса и возможный механизм контроля. Гетерогенность азовской расы // *Генетика*. 1969. Т. 5, № 4. С. 50–64. [Altukhov Yu. P., Limanskii V. V., Payusova A. N., Truveller K. A. Immunologicheskii analiz vnutrividovoi differentsirovki evropeiskogo anchousa, obitayushchego v Chernom i Azovskom moryakh. Soobshchenie I. Gruppy krovi anchousa i vozmozhnyi mekhanizm kontrolya. Geterogenost' azovskoi rasy. *Genetika*, 1969, vol. 5, no. 4, pp. 50–64. (in Russ.)]
4. Алтухов Ю. П., Лиманский В. В., Паюсова А. Н., Трувеллер К. А. Иммунологический анализ внутривидовой дифференцировки европейского анчоуса, обитающего в Черном и Азовском морях. Сообщение II. Элементарные популяции и их место в генетико-популяционной структуре вида // *Генетика*. 1969. Т. 5, № 5. С. 81–94. [Altukhov Yu. P., Limanskii V. V., Payusova A. N., Truveller K. A. Immunologicheskii analiz vnutrividovoi differentsirovki evropeiskogo anchousa, obitayushchego v Chernom i Azovskom moryakh. Soobshchenie II. Elementarnye populyatsii i ikh mesto v genetiko-populyatsionnoi strukture vida. *Genetika*, 1969, vol. 5, no. 5, pp. 81–94. (in Russ.)]
5. Андрусов Н. Палеогеографические карты // *Бюллетень Московского общества испытателей природы*. 1926. Т. 4/24, вып. 3–4. [Andrusov N. Paleogeograficheskie karty. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody*, 1926, vol. 4/24, iss. 3–4. (in Russ.)]
6. Бурдак В. Д. О внутривидовых формах некоторых черноморских рыб на основании серологических исследований // *Биологические исследования Чёрного моря и его промысловых ресурсов*. Москва : Пищевая промышленность, 1968. С. 174–178. [Burdak V. D. O vnutrividovykh formakh nekotorykh chernomorskikh ryb na osnovanii

- serologicheskikh issledovaniy. In: *Biologicheskie issledovaniya Chernogo morya i ego promyslovykh resursov*. Moscow: Pishchevaya promyshlennost', 1968, pp. 174–178. (in Russ.)]
7. Виноградов К. А. К биологии северо-западной части Черного моря // *Зоологический журнал*. 1956. Т. 35, вып. 4. С. 492–500. [Vinogradov K. A. K biologii severo-zapadnoi chasti Chernogo morya. *Zoologicheskii zhurnal*, 1956, vol. 35, iss. 4, pp. 492–500. (in Russ.)]
  8. Данилевский Н. Н., Камбуров Г. Г. К изучению распределения анчоусов Азово-Черноморского бассейна при помощи овоцито-паразитологического метода // *Вопросы ихтиологии*. 1969. Т. 9, вып. 6. С. 1118–1125. [Danilevskii N. N., Kamburov G. G. K izucheniyu raspredeleniya anchousov Azovo-Chernomorskogo basseina pri pomoshchi ovotsito-parazitologicheskogo metoda. *Voprosy ikhtiologii*, 1969, vol. 9, iss. 6, pp. 1118–1125. (in Russ.)]
  9. Данилевский Н. Н., Майорова А. А. Анчоус – *Engraulis encrasicolus ponticus* Alex. // *Сырьевые ресурсы Чёрного моря*. Москва : Пищевая промышленность, 1979. С. 25–73. [Danilevskii N. N., Maiorova A. A. Anchous – *Engraulis encrasicolus ponticus* Alex. In: *Syr'evye resursy Chernogo morya*. Moscow: Pishchevaya promyshlennost', 1979, pp. 25–73. (in Russ.)]
  10. Доброволов И. Полиморфизм мышечных протеинов хамсы *Engraulis encrasicolus* (L.) Азово-Черноморского бассейна и Атлантического океана // *Вопросы ихтиологии*. 1978. Т. 18, вып. 3 (110). С. 534–540. [Dobrovolov I. Polymorphism of the muscle proteins of *Engraulis encrasicolus* (L.) from the Azov – Black Sea basin and the Atlantic Ocean. *Voprosy ikhtiologii*, 1978, vol. 18, iss. 3 (110), pp. 534–540. (in Russ.)]
  11. Доброволов И. *Биохимични и популационно-генетични изследвания на промишлени видове риби от водите на България и Световния океан моря* : автореф. дис. ... д-ра биол. наук : 01.06.18, 01.06.06. София, Болгария : Институт зоологии, 1988. 63 с. [Dobrovolov I. *Biokhimichni i populatsionno-genetichni izsledvaniya na promyshleni vidove ribi ot vodite na B'lgariya i Svetovniya okean morya* : avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk : 01.06.18, 01.06.06. Sofia, Bulgaria: Institut zoologii, 1988, 63 p. (in Russ.)]
  12. Зайцев Ю. П. Введение в экологию Черного моря. Одесса : Эвен, 2006. 224 с. [Zaitsev Yu. P. *Vvedenie v ekologiyu Chernogo morya*. Odessa: Even, 2006, 224 p. (in Russ.)].
  13. Зернов С. А. К вопросу об изучении жизни Чёрного моря // *Записки Императорской Академии наук*. Санкт-Петербург, 1913. Т. 32, № 1. 287 с. [Zernov S. A. K voprosu ob izuchenii zhizni Chernogo morya. *Zapiski Imperatorskoi Akademii nauk*, Sankt-Petersburg, 1913, vol. 32, no. 1, 287 p. (in Russ.)]
  14. Зуев Г. В., Гуцал Д. К., Горалевич К. Г., Бондарев В. А., Мурзин Ю. Л., Новоселова Ю. В. Внутривидовая морфо-экологическая и биологическая изменчивость азово-черноморской хамсы *Engraulis encrasicolus* (Pisces: Engraulidae), зимующей у побережья Крыма // *Морской экологический журнал*. 2011. Т. 10, № 1. С. 5–18. [Zuyev G. V., Gutsal D. K., Goralevich K. G., Bondarev V. A., Murzin Yu. L., Novoselova Yu. V. Intraspecific morphological, ecological and biological variability of Azov-Black Sea anchovy *Engraulis encrasicolus* (Pisces: Engraulidae) wintering at Crimea coastal waters. *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2011, vol. 10, no. 1, pp. 5–18. (in Russ.)]
  15. Зуев Г. В., Гуцал Д. К., Мельникова Е. Б., Бондарев В. А. К вопросу о внутривидовой неоднородности зимующей у побережья Крыма хамсы // *Рыбное хозяйство Украины*. 2007. № 6 (53). С. 2–9. [Zuyev G. V., Gutsal D. K., Mel'nikova E. B., Bondarev V. A. K voprosu o vnutrividovoi neodnorodnosti zimuyushchei u poberezh'ya Kryma khamsy. *Rybnoe khozyaistvo Ukrainy*, 2007, no. 6 (53), pp. 2–9. (in Russ.)]
  16. Зуев Г. В., Климова Т. Н. Многолетняя динамика репродуктивных показателей европейского анчоуса *Engraulis encrasicolus* (L. 1758) и их связь с температурными условиями // *Морской биологический журнал*. 2017. Т. 2, № 2. С. 3–19. [Zuyev G. V., Klimova T. N. Long-term dynamic of reproductive performance of European anchovy *Engraulis encrasicolus* Linnaeus, 1758 and its connection with temperature. *Morskoj biologicheskij zhurnal*, 2017, vol. 2, no. 2, pp. 3–19. (in Russ.)] <https://doi.org/10.21072/mbj.2017.02.2.01>
  17. 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. Т. 21, № 8. С. 1352–1360. [Kalnin V. V., Kalnina O. V. Geneticheskaya differentsiatsiya i reproduktivnyye vzaimootnosheniya azovskoi i chernomorskoi ras

- evropeiskogo anchousa. Soobshchenie III. Introgresivnaya gibrizatsiya ras i populyatsionnaya struktura anchousa Chernogo morya. *Genetika*, 1985, vol. 21, no. 8, pp. 1352–1360. (in Russ.)]
18. Калнин В. В., Калнина О. В., Чащин А. К., Новоселова Г. Н. Популяционная структура анчоуса Азово-Черноморского бассейна в условиях хозяйственной деятельности // *Океанологические рыбохозяйственные исследования Черного моря* : сб. науч. тр. Москва : ВНИРО, 1985. С. 62–70. [Kalnin V. V., Kalnina O. V., Chashchin A. K., Novoselova G. N. Populyatsionnaya struktura anchousa Azovo-Chernomorskogo basseina v usloviyakh khozyaistvennoi deyatel'nosti. In: *Okeanologicheskie rybokhozyaistvennye issledovaniya Chernogo morya* : sb. nauch. tr. Moscow: VNIRO, 1985, pp. 62–70. (in Russ.)]
  19. Калнина О. В., Калнин В. В. Генетическая дифференциация и репродуктивные взаимоотношения азовской и черноморской рас европейского анчоуса. Сообщение II. Генетические отличия и внутренняя гетерогенность Азовской и Черноморской рас анчоуса // *Генетика*. 1984. Т. 20, № 2. С. 309–313. [Kalnina O. V., Kalnin V. V. Geneticheskaya differentsiatsiya i reproduktivnye vzaimootnosheniya azovskoi i chernomorskoi ras evropeiskogo anchousa. Soobshchenie II. Geneticheskie otlichiya i vnutrennyaya geterogennost' Azovskoi i Chernomorskoi ras anchousa. *Genetika*, 1984, vol. 20, no. 2, pp. 309–313. (in Russ.)]
  20. Константинов А. С. *Общая гидробиология*. Москва : Высшая школа, 1986. 472 с. [Konstantinov A. S. *Obshchaya gidrobiologiya*. Moscow: Vysshaya shkola, 1986, 472 p. (in Russ.)]
  21. Лиманский В. В., Паюсова А. Н. Об иммуногенетических отличиях элементарных популяций анчоуса // *Генетика*. 1969. Т. 5, № 6. С. 109–118. [Limanskii V. V., Payusova A. N. Ob immunogeneticheskikh otlichiyakh elementarnykh populyatsii anchousa. *Genetika*, 1969, vol. 5, no. 6, pp. 109–118. (in Russ.)]
  22. Майорова А. А. Таксономическое положение хамсы, ловимой у берегов Грузии // *Труды научной рыбохозяйственной и биологической станции Грузии*. 1934. Т. 1, вып. 1. С. 7–20. [Maiorova A. A. Taksonomicheskoe polozhenie khamsy, lovimoi u beregov Gruzii. *Trudy nauchnoi rybokhozyaistvennoi i biologicheskoi stantsii Gruzii*, 1934, vol. 1, iss. 1, pp. 7–20. (in Russ.)]
  23. Майорова А. А. Распределение и промысел черноморской хамсы (предварительное сообщение) // *Труды Азово-Черноморского научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии*. 1950. Вып. 14. С. 11–34. [Maiorova A. A. Raspredelenie i promysel chernomorskoi khamsy (predvaritel'noe soobshchenie). *Trudy Azovo-Chernomorskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta morskogo rybnogo khozyaistva i okeanografii*, 1950, iss. 14, pp. 11–34. (in Russ.)]
  24. Майорова А. А., Чугунова Н. И. Биологическое распределение и оценка запаса черноморской хамсы // *Труды Всесоюзного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии*. 1954. Т. 28. С. 5–33. [Maiorova A. A., Chugunova N. I. Biologicheskoe raspredelenie i otsenka zapasa chernomorskoi khamsy. *Trudy Vsesoyuznogo nauchno-issledovatel'skogo instituta morskogo rybnogo khozyaistva i okeanografii*, 1954, vol. 28, pp. 5–33. (in Russ.)]
  25. Майр Э. *Принципы зоологической систематики*. Москва : «Мир», 1971. 454 с. [Mair E. *Printsipy zoologicheskoi sistematiki*. Moscow: "Mir", 1971, 454 p. (in Russ.)]
  26. Майр Э. *Популяции, виды и эволюция*. Москва : «Мир», 1974. 460 с. [Mair E. *Populyatsii, vidy i evolyutsiya*. Moscow: "Mir", 1974, 460 p. (in Russ.)]
  27. Максимов Н. Е. Образ жизни промысловых рыб и их лов у берегов Болгарии и Румынии в западной части Черного моря // *Ежегодник Зоологического музея Императорской академии наук*. 1913. Т. 18, № 1. С. 1–52. [Maksimov N. E. Obraz zhizni promyslovykh ryb i ikh lov u beregov Bolgarii i Rumynii v zapadnoi chasti Chernogo morya. *Ezhegodnik Zoologicheskogo muzeya Imperatorskoi akademii nauk*, 1913, vol. 18, no. 1, pp. 1–52. (in Russ.)]
  28. Малаятский С. М. К вопросу о миграциях некоторых рыб Черного моря // *Труды научной рыбохозяйственной и биологической станции Грузии*. 1934. Т. 1, вып. 1. С. 211–236. [Malyatskii S. M. K voprosu o migratsiyakh nekotorykh ryb Chernogo morya. *Trudy nauchnoi rybokhozyaistvennoi i biologicheskoi stantsii Gruzii*, 1934, vol. 1, iss. 1, pp. 211–236. (in Russ.)]
  29. Морозов А. В. *К методике расовых исследований рыб вообще и воibly в частности*. Саратов : ОГИЗ, 1932. 75 с. (Труды Волго-Каспийской рыбохозяйственной станции). [Morozov A. V.

- K metodike rasovykh issledovaniy ryb voobshche i vobly v chastnosti*. Saratov: OGIZ, 1932, 75 p. (Trudy Volgo-Kaspiiskoi rybokhozyaistvennoi stantsii). (in Russ.)]
30. Пузанов И.И. Материалы по промысловой ихтиологии Крыма // *Рыбное хозяйство*. 1923. Кн. 2. С. 10–16. [Puzanov I.I. Materialy po promyslovoi ikhtiologii Kryma. *Rybnoe khozyaistvo*, 1923, book 2, pp. 10–16. (in Russ.)]
  31. Пузанов И.И. Анчоус. Опыт научно-промысловой монографии // *Ученые записки Горьковского государственного университета*. 1936. Вып. 5. С. 3–64. (Отд. отт.). [Puzanov I.I. Anchous. Opyt nauchno-promyslovoi monografii. *Uchenye zapiski Gor'kovskogo gosudarstvennogo universiteta*, 1936, iss. 5, pp. 3–64. (Imprint). (in Russ.)]
  32. Пузанов И.И., Цееб Я.Я. О расах анчоуса, водящихся в Черном и Азовском морях // *Труды Крымского научно-исследовательского института*. 1926. Т. 1. С. 86–95. [Puzanov I.I., Tseeb Ya. Ya. O rasakh anchousa, vodyashchikhsya v Chernom i Azovskom moryakh. *Trudy Krymskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta*, 1926, vol. 1, pp. 86–95. (in Russ.)]
  33. Сказкина Е.П. Различие азовской и черноморской хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* Pusanov, *Engraulis encrasicolus ponticus* Aleks. по отолитам // *Вопросы ихтиологии*. 1965. Т. 5, вып. 4 (37). С. 600–605. [Skazkina E.P. Identification of the Azov Sea anchovy (*Engraulis encrasicolus maeoticus*) and the Black Sea anchovy (*Engraulis encrasicolus ponticus*). *Voprosy ikhtiologii*, 1965, vol. 5, iss. 4 (37), pp. 600–605. (in Russ.)]
  34. Тихий М.И. Несколько слов об анчоусе // *Вестник рыбной промышленности*. 1914. Т. 1. С. 50–68. [Tikhii M.I. Neskol'ko slov ob anchouse. *Vestnik rybopromyshlennosti*, 1914, vol. 1, pp. 50–68. (in Russ.)]
  35. Тихий М.И. Анчоус Херсонеса Таврического // *Вестник рыбной промышленности*. 1917. № 1–3. С. 1–41. [Tikhii M.I. Anchous Khersonesa Tavricheskogo. *Vestnik rybopromyshlennosti*, 1917, no. 1–3, pp. 1–41. (in Russ.)]
  36. Чащин А.К. Соотношение групп крови в популяциях анчоуса Азово-Черноморского бассейна // *V Всесоюзная конференция по экологической физиологии и биохимии рыб* : тез. докл. Киев : Наукова думка, 1982. Ч. 4. 32 с. [Chashchin A. K. Sootnoshenie grupp krovi v populyatsiyakh anchousa Azovo-Chernomorskogo basseina. In: *V Vsesoyuznaya konferentsiya po ekologicheskoi fiziologii i biokhimii ryb* : tez. dokl. Kiev: Naukova dumka, 1982, pt. 2, 32 p. (in Russ.)]
  37. Чащин А.К. Об изменении популяционной структуры анчоуса *Engraulis encrasicolus* (L.) Азово-Черноморского бассейна // *Вопросы ихтиологии*. 1985. Т. 25, вып. 4. С. 583–589. [Chashchin A. K. On changes in the population structure of the anchovy *Engraulis encrasicolus* (L.) from the Azov-Black Sea basin. *Voprosy ikhtiologii*, 1985, vol. 25, iss. 4, pp. 583–589. (in Russ.)]
  38. Чащин А.К. *Дифференциация промысловых стад анчоуса, оценка их запасов и перспективы использования в Чёрном море* : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.10. Москва, 1990. 20 с. [Chashchin A. K. *Differentsiatsiya promyslovykh stad anchousa, otsenka ikh zapasov i perspektivy ispol'zovaniya v Chernom more* : avtoref. dis. ... kand. biol. nauk : 03.00.10. Moscow, 1990. 20 p. (in Russ.)]
  39. Чащин А.К., Акселев О.И. Миграции скопленных и доступности черноморской хамсы для промысла в осенне-зимний период // *Биологические ресурсы Чёрного моря* : сб. науч. тр. Москва : ВНИРО, 1990. С. 80–92. [Chashchin A. K., Akselev O. I. Migratsii skoplenii i dostupnosti chernomorskoï khamsy dlya promysla v osenne-zimnii period. In: *Biologicheskie resursy Chernogo morya* : sb. nauch. tr. Moscow: VNIRO, 1990, pp. 80–92. (in Russ.)]
  40. Юнева Т.В., Забелинский С.А., Никольский В.Н., Щепкина А.М., Бат Л., Кая Я., Сейхан К., Шульман Г.Е. Идентификация азовской и черноморской хамсы в Черном море у берегов Украины и Турции в промысловый период 2006–2012 гг. на основе содержания в фосфолипидах декозагексаеновой кислоты // *Морской экологический журнал*. 2014. Т. 13, № 2. С. 82–89. [Yuneva T. V., Zabelinskii S. A., Nikol'skii V. N., Shchepkina A. M., Bat L., Kaya Ya., Seikhan K., Shul'man G. E. Identification of the Azov and Black Sea anchovy in the Black Sea off the coast of Ukraine and Turkey during fishing period 2006–2012 years based on the content of docosahexaenoic fatty acid in phospholipids. *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2014, vol. 13, no. 2, pp. 82–89. (in Russ.)]
  41. *Black Sea assessments* (STECF-15-16). (Oct. 2015). Cardinale M., Damalas D. (Eds). Luxemburg, 2015, 278 p. (Sci., Techn. and Econom. Comm. for Fish. STECF).

42. Chashin A. K. The Black Sea population of anchovy. *Scientia Marina*, 1996, vol. 60, suppl. 2, pp. 219–225.
43. Dobrovlov I. Study of the intraspecific divergence of anchovy *Engraulis encrasicolus* L. *Доклады Болгарской академии наук*, 1992, vol. 42, no. 2, pp. 63–65.
44. Ivanova P. P., Dobrovlov I. Population-genetic structure on European anchovy (*Engraulis encrasicolus* Linnaeus, 1758) (Osteichthyes: Engraulidae) from Mediterranean Basin and Atlantic Ocean. *Acta Adriatica*, 2006, vol. 47, no. 1, pp. 13–22.
45. Ivanova P. P., Dobrovlov I. S., Bat L., Kideys A. E., Nikolsky V. N., Yuneva T. V., Shchepkina F. M., Shulman G. E. Application of esterase polymorphism to specify population genetic structure of *Engraulis encrasicolus* (Pisces: Engraulidae) in the Black and Azov Seas. *Marine Ecological Journal*, 2013, vol. 12, no. 4, pp. 45–52.
46. *International Commission on Stratigraphy* [Electronic resource]. URL: <http://www.stratigraphy.org/ICSchart/ChronostratChart2017-02.pdf> [accessed 04.04.2018].
47. Zaitsev Y., Mamaev V. *Marine biological diversity in the Black Sea. A study of change and decline*. New York: United Nations Publications, 1997, vol. 15, 208 p.

**CURRENT POPULATION STRUCTURE  
OF EUROPEAN ANCHOVY *ENGRAULIS ENCRASICOLUS* L. (ENGRAULIDAE: PISCES)  
IN THE SEA OF AZOV – BLACK SEA BASIN  
AND HISTORY OF ITS FORMATION**

**G. V. Zuyev**

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS, Sevastopol, Russian Federation

E-mail: [zuev-ger@yandex.ru](mailto:zuev-ger@yandex.ru)

European anchovy *Engraulis encrasicolus* L. is one of the most abundant fish species in the Sea of Azov – Black Sea basin. Historically it is the main commercial fish in all Black Sea countries. In modern conditions, the share of anchovy catches totals 80–85 %. In recent years (since 2001) the average annual catch was 250 tones. *E. encrasicolus* is a polytypic species. In the Black Sea and in the Sea of Azov there are two intraspecific forms – Black Sea anchovy (*E. encrasicolus ponticus* Alex.) and Sea of Azov anchovy (*E. encrasicolus maeoticus* Pusanov), and their taxonomic status is still unclear. An actual task is the assessment of the current population structure of *E. encrasicolus* and its possible changes under the influence of climatic and anthropogenic factors in order to develop the necessary measures to prevent negative impacts and to preserve the resource potential of the species. This work focuses on the study of European anchovy modern population structure in the Black Sea and the Sea of Azov, the geological and paleoclimatic conditions of its formation and assessment of possible changes taking into account real natural and anthropogenic risk factors. The work is based on the research results of intraspecific morphobiological, biochemical, genetic and ecological variability of *E. encrasicolus*, as well as spatial and reproductive relationships between Sea of Azov anchovy and Black Sea anchovy. Investigations concerned with the study of intraspecific heterogeneity problem of *E. encrasicolus* in the Black Sea and in the Sea of Azov were reviewed. Data obtained by domestic and foreign authors for a 100-year period (1913–2014) were analyzed; the list of publications includes more than 40 titles. Our own research results were also used in the work. The information about reproductive area boundaries of Sea of Azov anchovy and Black Sea anchovy was systematized and summarized. Their reproductive areas were found to be distributed over the entire water area of the Black Sea and the Sea of Azov and overlapped over the whole space. The absence of spatially separate reproductive areas and the presence of simultaneous spawning exclude belonging of Black Sea anchovy and Sea of Azov anchovy to different subspecies (geographical races). Population level of the differences between Black Sea anchovy and Sea of Azov anchovy was confirmed by the results of genetic and biochemical studies: the coefficients of genetic similarity and genetic distance between them were 0.9983–0.9985 and 0.0015–0.0017, respectively. Geological history of population structure formation of *Engraulis encrasicolus* was presented. Modern Sea of Azov anchovy and Black Sea anchovy in the past were spatially separated and came into contact again only after appearance of a number of differences between them in the course of evolution. Their isolation occurred in the newly formed Sarmatian Sea isolated from the Tethyan Ocean in the Miocene (23.0–5.3 million years ago). As a result, two geographically isolated and independent anchovy groups (western and eastern) appeared. Further development of these groups occurred at different rates. Faster rates of evolution of the western group led to the formation

of more progressive Black Sea anchovy and Mediterranean anchovy, lower rates of evolution of the eastern group led to the formation of more primitive Sea of Azov anchovy. Only in the modern era, after the last glacial period had ended and the connection of the Black Sea with the Mediterranean Sea had been reconstituted (7–5 thousand years ago) Sea of Azov anchovy and Black Sea anchovy contacted, the process was followed by their subsequent hybridization, *i. e.* by the appearance of the zone of secondary intergradation. There is a real threat of Sea of Azov anchovy genofund destruction and its “genetic absorption” by Black Sea anchovy in conditions of introgressive hybridization in recent decades associated with salinity increase of the Sea of Azov caused by human economic activity. Nevertheless, the genetic uniqueness of Sea of Azov anchovy persists to the present, first of all, due to ecological isolation mechanisms – seasonal isolation (timing) and biotope isolation (site selection) during the reproductive period. A certain pattern of redistribution in the spawning population composition of Sea of Azov anchovy and Black Sea anchovy females was identified: the share of Sea of Azov anchovy females decreased while the share of Black Sea anchovy females increased. Thus, Sea of Azov anchovy and Black Sea anchovy populations are the “temperature” races adapted to different reproductive temperature conditions: Sea of Azov anchovy – to lower temperature conditions, Black Sea anchovy – to higher ones. In addition to seasonal isolation, the biotopic isolation of Black Sea anchovy and Sea of Azov anchovy was found. Black Sea anchovy prefers to spawn in open areas of the Black Sea with water salinity above 16 ‰: its share is here 55–60 %, whereas in the coastal waters its share does not exceed 5–40 %. Sea of Azov anchovy, on the contrary, in spawning period prevails in the coastal freshened waters with salinity below 15 ‰, with its share here reaching 60–90 %.

**Keywords:** European anchovy, population structure, hybridization, zone of secondary intergradation, glacial period, isolation mechanisms