

УДК 597.554.5(262.5)

**СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИИ ХАМСЫ
ENGRAULIS ENCRASICOLUS (L.) (PISCES: ENGRAULIDAE),
ЗИМУЮЩЕЙ У ПОБЕРЕЖЬЯ ВОСТОЧНОГО КРЫМА
И СЕВЕРНОГО КАВКАЗА**

© 2019 г. Г. В. Зуев

Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, Россия
E-mail: zuev-ger@yandex.ru

Поступила в редакцию 23.10.2018; после доработки 25.05.2019;
принята к публикации 25.09.2019; опубликована онлайн 30.09.2019.

Хамса, или европейский анчоус, *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758) — один из наиболее массовых видов рыб в Азово-Черноморском бассейне. В данном регионе хамса является основным промысловым объектом, и в последние десятилетия доля её вылова достигает 80–85 %. Вид представлен двумя формами — черноморской и азовской хамсой. Одна из актуальных задач современных исследований — оценка состояния популяции хамсы и прогноз её возможных изменений при воздействии различных природных и антропогенных факторов. В данной работе приведены результаты изучения многолетней (2010/11–2017/18) динамики размерно-возрастной структуры и внутривидового состава хамсы, зимовавшей у побережья Восточного Крыма и Северного Кавказа, и дана оценка современного состояния её популяции. Материалом для исследований послужила хамса из траловых уловов промысловых судов. Собрано 138 проб; с точностью 0,1 см выполнены измерения общей и стандартной длины 44 202 экз. хамсы. Определён возраст у 1162 экз., составлен размерно-возрастной ключ. Установлена внутривидовая идентификация хамсы с помощью индекса отолитов (метод Сказкиной). В качестве показателей размерно-возрастной структуры изучены средняя и предельная длина, средний возраст, распределение (численное соотношение) представителей разных размерных групп и возрастных (годовых) классов. Установлены положительные тренды средней длины и среднего возраста хамсы, отражающие увеличение в составе популяции доли крупных (> 9,5 см) особей — представителей старших возрастных классов (трёх- и четырёхлеток). По многолетним наблюдениям, средняя длина хамсы увеличилась с 8,06 до 9,09 см, при этом относительная численность мелких (< 7,5 см) особей сократилась почти в 4 раза (с 22,5 до 5,7 %), а доля крупных особей увеличилась почти в 6 раз (с 5,7 до 33 %). Средний возраст хамсы вырос с 1,64 до 1,98 года за счёт почти 3-кратного (с 7,1 до 2,6 %) сокращения относительной численности сеголеток (0+) и 1,5-кратного (с 72,6 до 47,7 %) — двухлеток (1+), а также за счёт 2,4- и 4,3-кратного увеличения относительной численности трёхлеток (2+) и четырёхлеток (3+). Непосредственной причиной этих изменений послужило появление урожайных поколений в 2013, 2014 и 2015 гг. Установлена внутривидовая принадлежность хамсы, идентифицированы азовская и черноморская формы. Показана многолетняя динамика количественного перераспределения хамсы в пользу черноморской формы. Так, в 2010/11–2013/14 гг. в составе смешанных скоплений хамсы доминирующее положение занимала азовская форма; её доля составляла в среднем 58,5 %, варьируя от 55 до 63 %. Доля черноморской формы в среднем не превышала 41,5 %, варьируя от 37 до 45 %. В 2014/15 гг. численное соотношение азовской и черноморской форм изменилось на противоположное: доминирующее положение заняла черноморская хамса, доля которой увеличилась до 53 % и колебалась в последующие годы от 52 до 63 % (при среднем значении 56 %). Полученные результаты находятся в полном соответствии с предложенной нами ранее гипотезой перестройки внутривидовой структуры хамсы, вызванной изменением климатических условий (общим региональным потеплением).

Гипотеза основана на результатах изучения многолетней (1999–2010) динамики внутривидовой структуры хамсы, зимовавшей у западного побережья Крыма. Согласно гипотезе, в зимовальных скоплениях в 1999–2004 гг. доминирующее положение занимала азовская хамса, доля которой составляла в среднем 66,7 % общей численности, варьируя в разные годы от 56 до 87 %. Доля черноморской хамсы в этот период не превышала 33,3 %, изменяясь в разные годы от 13 до 44 %. В 2005 г. соотношение численности двух форм изменилось на противоположное. Доминирующее положение заняла черноморская хамса, её доля в 2005–2010 гг. составила в среднем 76,7 % (с вариациями в разные годы от 57 до 88 %). Перестройку внутривидовой структуры популяции хамсы следует рассматривать как экологическую адаптацию данного вида, обеспечивающую его более совершенную приспособленность к изменившимся условиям среды, в частности к температуре воды, поскольку азовская и черноморская хамса являются «температурными расами», первая из которых устойчива к более низкой репродуктивной температуре, а вторая — к более высокой. Учитывая произошедшие изменения в размерно-возрастной структуре, современное состояние популяции хамсы следует признать благополучным. Вместе с тем, принимая во внимание резкое сокращение относительной численности сеголеток в 2016 и 2017 гг., следует ожидать в ближайшие годы значительного омоложения популяции, и, соответственно, измельчания особей хамсы.

Ключевые слова: размерно-возрастная структура, многолетняя динамика, индекс отолитов, черноморская хамса, азовская хамса, внутривидовой состав

Хамса, или европейский анчоус, *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758) — традиционный объект промысла в Азовском и Чёрном морях. В последние десятилетия доля вылова хамсы в этом регионе составляет не менее 80–85 %. Главный промысловый район — прибрежные воды Турции и Грузии, где зимует основная часть популяции. Наряду с главным зимовальным ареалом у азиатских и южнокавказских берегов существует дополнительный, уступающий по своей значимости; он занимает акваторию черноморского шельфа, прилегающую к побережью Восточного Крыма (Керченский предпроливный район) и Северного Кавказа. Зимовальные скопления хамсы в этом районе формируются за счёт рыб, мигрирующих из Азовского моря и из прилегающей акватории Чёрного моря [1, 3].

В период с начала 1980-х гг. доля вылова хамсы в этом районе колебалась от 19,3 % (1980–1988) до 4,5 % (1989–2007) от её общего вылова в Чёрном море [11, 14]. В абсолютном выражении средние значения вылова в эти периоды составляли 76,9 и 10,5 тыс. т соответственно. Причиной более чем 7-кратного падения уловов азовской хамсы в 1990-х — первой половине 2000-х гг. явилось массовое развитие в акватории Чёрного и Азовского морей гребневика мнемнопсиса, подорвавшего кормовую базу хамсы и других пелагических видов рыб. Однако с середины 2000-х гг. ситуация в регионе начала меняться в лучшую сторону. В 2007 г. впервые за многие годы в Азовском море в результате увеличения промыслового запаса появилось урожайное поколение молоди. В осенне-зимнюю путину 2009/10 г. объём вылова хамсы на Украине достиг 10 тыс. т, что в 16,6 раза больше такового в сезон 2005/06 г. (0,607 тыс. т). В последующие годы вылов постепенно увеличивался, превысив 30 тыс. т в сезоны 2016/17 и 2017/18 гг. Суммарный вылов Украины и РФ с 2007 по 2013 г. вырос с 10,5 до 54,5 т. Столь резкое приращение вылова азовской хамсы связано с увеличением её запаса (в 2010–2013 гг. он составлял 370–650 тыс. т) [16]. Восстановление промыслового запаса хамсы в 2010-х гг. объясняют улучшением условий её питания в результате распространения в Азовском море хищного гребневика берое — потребителя мнемнопсиса, а также благоприятными условиями зимовки и снижением промыслового пресса в предыдущие годы.

Цель данной статьи — на основе изучения многолетней (2010–2018) динамики размерно-возрастной структуры и внутривидового состава хамсы, зимующей у побережья Восточного Крыма и Северного Кавказа, оценить современное состояние её популяции и рассмотреть вероятность возможных изменений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследований послужила хамса из уловов промысловых судов с разно-глубинными тралами с ячейей 6,5–8,0 мм в периоды осенне-зимней путины (ноябрь — март) в 2010/11–2017/18 гг. Район исследований охватывал акваторию шельфа Чёрного моря, прилегающую к побережью Восточного Крыма (Керченский предпроливный район) и Северного Кавказа от Анапы до Сочи. Всего собрано 138 проб. Стандартная длина (SL) 44 202 экз. измерена с точностью 0,1 см. Индивидуальный возраст рыб определён по отолитам [8]. На основе выполненных 1162 определений разработан размерно-возрастной ключ (табл. 1). Отолиты использованы и для внутривидовой идентификации хамсы [10]. С помощью окуляр-микрометра под бинокулярным микроскопом МБС-9 (увеличение 8×2) выполнен морфометрический анализ более чем 10 тыс. отолитов рыб, имеющих стандартную длину > 7,5 см. Средняя длина и средний возраст рассчитаны как средневзвешенные значения размерных и возрастных классов. Во всех расчётах принята стандартная длина.

Таблица 1. Размерно-возрастной ключ хамсы

Table 1. Length-age key of anchovy

Размерный класс, см	Возраст, годы (%)			
	0+	1+	2+	3+
5,5–5,9	100	–	–	–
6,0–6,4	80	20	–	–
6,5–6,9	40	60	–	–
7,0–7,4	15	85	–	–
7,5–7,9	5	90	5	–
8,0–8,4	1	82	17	–
8,5–8,9	–	70	30	–
9,0–9,4	–	50	50	–
9,5–9,9	–	20	78	2
10,0–10,4	–	4	91	5
10,5–10,9	–	–	85	15
11,0–11,4	–	–	–	–
11,5–11,9	–	–	–	–

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Как известно [13], одним из основных показателей состояния видов (популяций) и степени их благополучия является размерно-возрастная структура, отражающая такие важные процессы жизнедеятельности, как скорость роста и увеличения размеров особей, интенсивность их воспроизводства, уровень смертности, скорость смены поколений. Изучение направленности и скорости изменения размерно-возрастной структуры как индикатора благополучия видов (популяций) — одно из условий для прогнозирования их состояния и, соответственно, заблаговременного определения и разработки мер управления биоресурсами.

Размерная структура. В качестве показателей размерной структуры использованы средняя и предельная длина особей, а также распределение (численное соотношение) представителей разных размерных групп. В размерном ряду условно выделены группы мелких (длина < 7,5 см); средних (длина 7,5–9,5 см) и крупных (длина > 9,5 см) особей. В многолетнем плане с учётом этих показателей были выделены три разных типа размерной структуры (рис. 1). Соответствующие данным типам вариационные кривые распределения хамсы по длине представлены на рис. 1.

Усреднённая вариационная кривая, соответствующая первому типу, охватывает 5-летний период — с 2010/11 по 2014/15 г. (рис. 1А) — и имеет одновершинную, близкую к симметричной форму. Пик численности хамсы (49,3 %) приходится на размерный класс 7,5–8,5 см. Представители разных размерных групп распределяются между собой следующим образом: 71,8 % общей численности приходится на долю среднеразмерных особей, 22,5% (почти $\frac{1}{4}$) — на долю мелких и только 5,7 % — на долю крупных особей. Средняя длина хамсы — 8,06 см, предельная — 11,7 см.

В 2015/16 г. произошло довольно заметное изменение размерной структуры (второй тип) (рис. 1Б). Вариационная кривая распределения из близкой к симметричной трансформировалась в асимметричную. Основной пик численности (54,8 %) сместился в правую часть ряда — в размерный класс 8,5–9,5 см. При этом относительная численность представителей среднеразмерной группы практически не изменилась, её доля сохранилась на уровне 73,1%. Вместе с тем весьма заметные изменения произошли в распределении представителей двух других размерных групп. Наиболее показательные изменения — увеличение в 2,5 раза (с 5,7 до 14,0 %) относительной численности представителей группы крупных особей и уменьшение более чем в 1,5 раза (с 22,5 до 12,9 %) относительной численности мелких. Средняя длина хамсы — 8,61 см, предельная — 11,6 см.

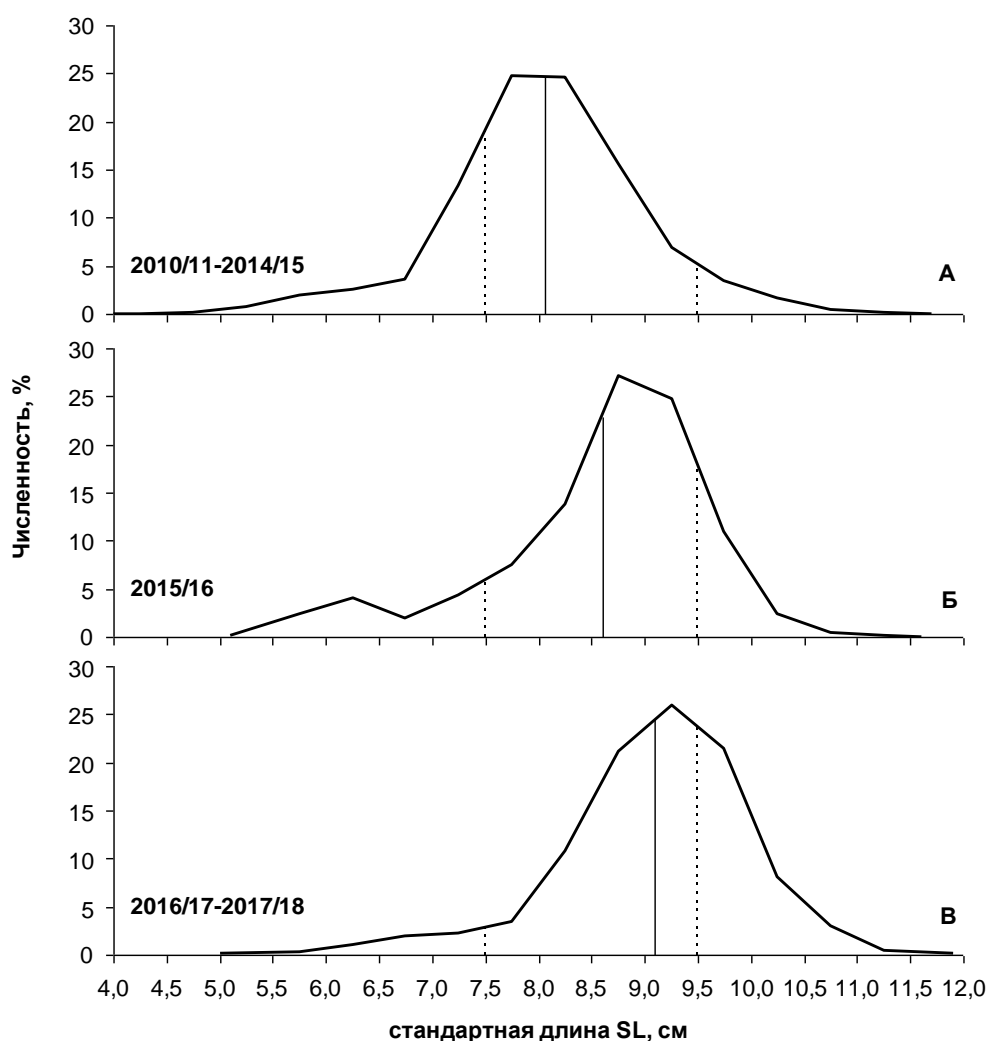


Рис. 1. Размерная структура хамсы в 2010/11–2017/18 гг. Сплошные линии — средняя длина; пунктирные линии — границы между представителями разных размерных групп

Fig. 1. Length structure of anchovy in 2010/11–2017/18. Solid lines – the average length; dotted lines – the borders between length groups

Следующее изменение размерной структуры (третий тип) наблюдается в 2016/17–2017/18 гг. (рис. 1В). В результате дальнейшего смещения пика численности вправо, в размерный класс 9,0–9,5 см, вариационная кривая приобретает ещё более асимметричную форму, при этом доля среднеразмерных особей снижается до 61,3 %. Сохраняются прежние тренды в распределении хамсы мелкой и крупной фракций: продолжают сокращение относительной численности представитель первой группы и увеличение — второй. Так, доля крупных особей достигла 33,0 %, то есть выросла почти в 2,4 раза по сравнению с таковой 2015/16 г. и почти в 6 раз — по сравнению с таковой 2010/11–2014/15 гг. Доля мелких особей, напротив, сократилась до 5,7 %, что более чем в 2 раза меньше значения в 2015/16 г. и почти в 4 раза — значения в 2010/11–2014/15 гг. Средняя длина хамсы — 9,09 см, предельная — 11,9 см.

Возрастная структура. Чтобы понять причину происходившего преобразования размерного состава хамсы, последовательно направленного в сторону увеличения доли крупных особей и, соответственно, средней длины, мы изучили возрастную структуру популяции и её многолетнюю динамику. В качестве показателей возрастной структуры использованы соотношение численности представителей разных возрастных (годовых) классов и средний возраст особей. Во все годы исследований возрастной состав хамсы включал четыре возрастных класса: сеголеток, двух-, трёх- и четырёхлеток. Наиболее многочисленный возрастной класс — двухлетки. В многолетнем плане их доля составляла 63,4 %, изменяясь от 47,1 до 74,5 %. Амплитуда межгодовых колебаний не превышала 1,58 раза. Второй по численности возрастной класс — трёхлетки. Их доля в составе популяции составляла 28,4 %, то есть более чем в два раза уступала доле двухлеток, варьируя в разные годы от 17,5 до 48,7 %. Амплитуда колебаний — 2,78 раза. Суммарная доля этих двух возрастных классов в многолетнем плане составляла 91,8 %, варьируя от 83,2 до 96,9 %. Следующий по численности возрастной класс — сеголетки. Их доля в среднем не превышала 7,6 %, варьируя от 1,7 до 16,5 %. Межгодовой размах колебаний составлял 9,7 раза. Наконец, крайне незначительную часть популяции — в среднем около 0,5 % (0,1–1,4 %) — представляли четырёхлетки.

На протяжении 8-летнего периода наших исследований возрастная структура хамсы не оставалась постоянной. Можно выделить по крайней мере три формы проявления её состояния, последовательно сменяющие друг друга (рис. 2). В первые три года (2010/11–2012/13) возрастная структура пребывала в довольно устойчивом состоянии; численное соотношение представителей всех возрастных классов сохранялось относительно неизменным и подвергалось весьма незначительным межгодовым колебаниям. Относительная численность сеголеток в эти годы составляла 6,4–7,5 % (при среднем значении 7,1 %); амплитуда межгодовых колебаний не превышала 1,14 раза. Относительная численность двухлеток изменялась от 71,1 до 74,5 % (при среднем значении 72,6 %); амплитуда межгодовых колебаний составляла 1,05 раза. Относительная численность трёхлеток оставалась в пределах 17,9–21,2 %, средняя — 20,1%; амплитуда колебаний — 1,18 раза. Доля четырёхлеток составляла 0,1–0,4 %. Значения среднего возраста особей сохранились в пределах 1,61–1,65 года (среднее — 1,64 года).

В 2013 г. прежнее, устойчивое состояние возрастной структуры было нарушено по причине появления урожайного поколения, что сопровождалось заметным увеличением доли сеголеток (до 10,2 %) в составе популяции. В последующие два года (2014/15 и 2015/16) их относительная численность варьировала от 16,5 до 8,2 % (рис. 3). В среднем доля сеголеток в эти три года составляла 11,6 % общей численности популяции. Как видно, эта величина более чем в 1,6 раза превышает значение в предыдущий период (7,1 %). Изменения относительной численности представителей других возрастных классов в эти годы были менее существенными. Так, относительная численность двухлеток сократилась лишь в 1,12 раза (с 72,6 до 64,7 %), а относительная численность трёхлеток увеличилась в 1,16 раза (с 20,1 до 23,4 %). Изменения возрастной структуры, происходившие в этот период, сопровождались соответствующими изменениями среднего возраста. Увеличение относительной численности сеголеток в результате появления урожайных поколений ожидаемо привело

к тому, что в 2013/14 и 2014/15 гг. значения среднего возраста снизились до 1,58 и 1,52 года. Однако в следующем, 2015/16 г. его значение увеличилось до 1,77 года. Это произошло в результате двукратного повышения (с 17,5 до 34,5 %) относительной численности трёхлеток — представителей урожайного поколения 2013 г.

Весьма существенное преобразование возрастной структуры произошло в 2016/17 и 2017/18 гг. Оно ознаменовалось резким уменьшением относительной численности сеголеток: их доля в эти годы последовательно сократилась до 3,5 и 1,7 %. По сравнению с таковой предыдущего периода

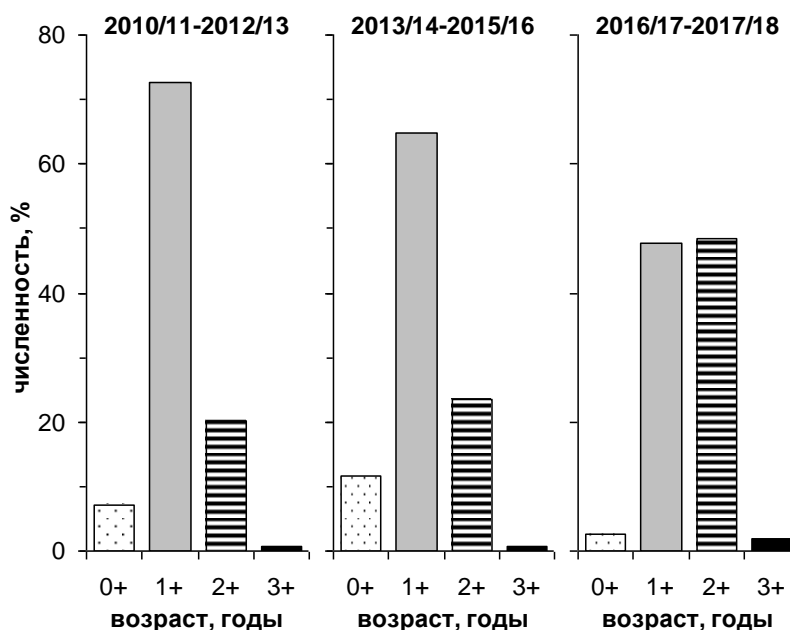


Рис. 2. Возрастная структура хамсы в 2010/11–2017/18 гг. Пояснения см. в тексте
Fig. 2. Age structure of anchovy in 2010/2011–2017/18. Explanations see in the text

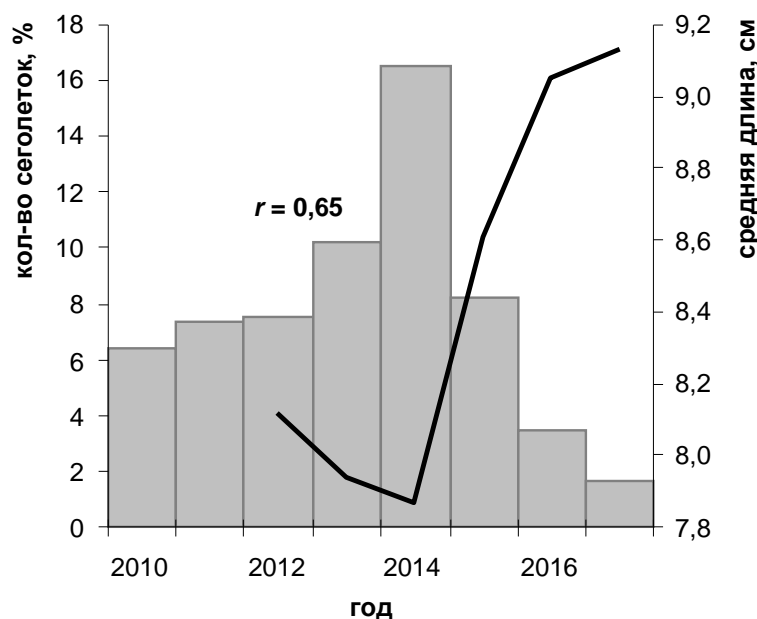


Рис. 3. Относительная численность сеголеток (гистограмма) и средняя стандартная длина хамсы (кривая) в 2010/11–2017/18 гг.

Fig. 3. Relative number of young-of-the-year individuals (histogram) and average standard length of anchovy (curve line) in 2010/11–2017/18

она уменьшилась почти в 4,5 раза — с 11,6 до 2,6 %. В это же время почти в 1,5 раза (с 64,7 до 47,7 %) сократилась доля двухлеток и более чем в 2 и почти в 5 раз увеличились доли трёх- и четырёхлеток соответственно. При этом доля трёхлеток (48,5 %) превысила долю двухлеток (47,7 %), то есть произошла возрастная инверсия. Данная ситуация вкупе с почти 5-кратным увеличением доли четырёхлеток (с 0,3 до 1,3 %) явилась результатом урожайности поколений 2013, 2014 и 2015 гг. (вспышек численности). Из-за значительного увеличения в составе популяции представителей старших возрастных групп (трёх- и четырёхлеток) средний возраст особей вырос до 1,97–2,00 года (среднее значение — 1,98).

При сопоставлении результатов изучения размерных и возрастных изменений, произошедших в популяции за исследованный период, ожидаемо выявлено, что непосредственной причиной укрупнения размерного состава хамсы послужили преобразования возрастной структуры. Вплоть до 2014/15 г. соотношение численности представителей разных размерных групп сохранялось постоянным благодаря устойчивому состоянию возрастной структуры популяции в 2010/11–2012/13 гг. Произошедшее в 2015/16 г. повышение относительной численности крупных особей, сопровождавшееся увеличением средней длины с 8,06 до 8,61 см, было связано с появлением в 2013 г. урожайного поколения. В 2015/16 г. представители этого поколения — трёхлетки — составили более 1/3 общей численности (34,5 %) популяции. По сравнению с предыдущим 5-летним периодом их доля возросла в 1,8 раза.

Дальнейшее укрупнение размеров хамсы (до 9,09 см средней длины), отмеченное в 2016/17 и 2017/18 гг., связано напрямую со значительным увеличением относительной численности трёхлеток (представителей урожайных поколений 2014 и 2015 гг.) и четырёхлеток (представителей урожайных поколений 2013 и 2014 гг.). Их суммарная доля в эти годы достигла 49,4 и 50,1 % соответственно. По сравнению с 2010/11–2014/15 гг. она увеличилась в 2,6 раза.

Полученные результаты вполне убедительно свидетельствуют, по нашему мнению, о наличии прямой зависимости между появлением урожайных поколений 2013, 2014 и 2015 гг. и последующим увеличением абсолютных размеров хамсы в 2015/16–2017/18 гг. Для доказательства справедливости данного заключения был рассчитан коэффициент корреляции между относительной численностью сеголеток и средней длиной хамсы, смещённой на два года вперёд. Сдвиг средней длины на два года вперёд относительно года рождения сеголеток связан с тем обстоятельством, что среди крупноразмерных особей доминирующее положение (> 80 % численности) составляют трёхлетки. Величина коэффициента корреляции между данными показателями, рассчитанная за период 2010/11–2017/18 гг., составила +0,65, что в условиях неполного присутствия (недолова промысловыми тралами) в наших экспериментальных сборах представителей младших возрастов (сеголеток) позволяет с уверенностью говорить о тесной связи между данными показателями.

Внутривидовой состав. Согласно результатам наших исследований внутривидового состава хамсы, зимовавшей в 2006/07–2012/13 гг. в Керченском предпроливном районе, во все годы улов включал азовскую и черноморскую хамсу, образующую смешанные скопления [3]. При этом азовская хамса постоянно численно преобладала в уловах; её доля составляла в среднем 70 %, изменяясь от 55 до 98 %. Установлено, что формирование зимовальных скоплений происходило по двум направлениям — как со стороны Азовского моря, так и со стороны Чёрного. В многолетнем плане отмечена определённая тенденция последовательного увеличения в уловах (положительный тренд) доли черноморской хамсы. Высказано предположение, что наблюдаемое явление не случайно и что оно свидетельствует о соответствующем преобразовании (перестройке) внутривидовой структуры, которое связано с процессом потепления климата, создающим более благоприятные условия для жизни теплолюбивой черноморской формы. Как известно [9], с конца 1990-х гг. в северной части Чёрного моря в результате глобального потепления наблюдается общее повышение температуры воздуха и воды.

С целью подтверждения высказанного предположения исследованы внутривидовой состав хамсы и его динамика в 2010/11–2017/18 гг. Внутривидовую принадлежность особей устанавливали, изучая морфологическое строение отоликов [10]; в качестве диагностического признака азовской и черноморской хамсы принята величина индекса их отоликов (отношение длины к ширине). Используются отолики рыб, достигших стандартной длины 7,5 см [4]. На основании морфометрического анализа выделены два типа отоликов, соответствующие по своим морфологическим (структурным) показателям таковым для азовской и черноморской форм хамсы. Средние значения их индексов — 2,00 и 2,20 соответственно.

С помощью метода расовых исследований А. В. Морозова [7] были рассчитаны численные соотношения представителей азовской и черноморской хамсы в смешанных скоплениях в разные годы. Суть метода заключается в том, что в смешанных скоплениях двух каких-либо групп, характеризующихся разными величинами индексов, среднее арифметическое индекса смешанной совокупности занимает промежуточное положение между средними арифметическими индексами смешиваемых групп, приближаясь по своему значению к той группе, доля которой является наибольшей. Процентное содержание представителей каждой группы в составе смешанной совокупности определяется с помощью графика прямой пропорциональности между средними значениями индексов разных групп. Средние значения индексов отоликов смешанных совокупностей черноморской и азовской форм хамсы и процентное содержание в их составе представителей разных форм в 2010/11–2017/18 гг. представлены в табл. 2 и на рис. 4.

Таблица 2. Средние значения индекса отоликов смешанных совокупностей хамсы в 2010/11–2017/18 гг. и относительной численности азовской и черноморской форм

Table 2. Otolith index average values of anchovy mixed aggregates in 2010/11–2017/18 and relative numbers of Sea of Azov form and Black Sea form

Годы	Индекс отоликов	Численность, %		Количество экземпляров
		азовская хамса	черноморская хамса	
2010/11	2,086	58	42	1713
2011/12	2,074	63	37	1699
2012/13	2,089	55	45	5926
2013/14	2,086	57	43	3966
2014/15	2,106	48	52	926
2015/16	2,130	37	63	1221
2016/17	2,107	48	52	1513
2017/18	2,105	50	50	1726

Как видно, в исследованный период в Керченском предпроливном районе и у побережья Северного Кавказа вплоть до Сочи постоянно зимовали представители обеих форм хамсы. Относительная численность азовской хамсы в разные годы колебалась от 35 до 63 % с амплитудой, близкой к 2,5 раза. Относительная численность черноморской формы колебалась от 37 до 65 %. В многолетнем плане доля азовской хамсы составила 51,25 %, доля черноморской — 48,75 % (соотношение, близкое к 1 : 1). Обращает на себя внимание следующая особенность многолетней динамики количественного соотношения разных форм. В 2010/11–2013/14 гг. в составе смешанных зимовальных скоплений доминирующее положение занимала азовская форма; её доля в среднем составляла 58,5 % общей численности хамсы, варьируя от 55 до 63 %. Доля черноморской формы в среднем не превышала 41,5 %, варьируя от 37 до 45 %. Между тем в 2014/15 г. численное соотношение двух форм изменилось на противоположное: доминирующее положение заняла черноморская хамса, доля которой увеличилась до 53 % и в последующие годы колебалась от 52 до 63 % (при среднем значении 56 %). Соответственно, доля азовской хамсы в этот период сократилась

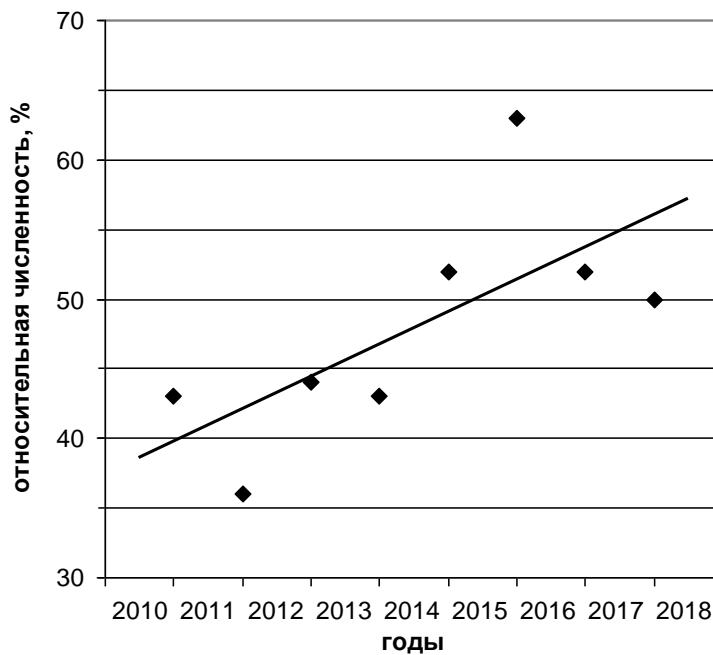


Рис. 4. Относительная численность черноморской хамсы в 2010/11–2017/18 гг.

Fig. 4. Relative number of Black Sea anchovy in 2010/11–2017/18

до 44 % (среднее значение) с межгодовыми колебаниями от 35 до 48 %. Обращаясь к результатам изучения внутривидовой структуры хамсы, зимовавшей в этом регионе в 2006/07–2009/10 гг., можно увидеть, что доля азовской хамсы в те годы составляла в среднем 76,7 %, варьируя от 62 до 98 % [3]. Сопоставляя эти сведения с более поздними, изложенными в данной статье, можно заметить, что эскалация процесса количественного перераспределения азовской и черноморской хамсы в пользу последней носит последовательный, устойчивый характер. Полученные результаты находятся в полном соответствии с гипотезой перестройки внутривидовой структуры хамсы, вызванной изменением климатических условий (общим региональным потеплением), которая была предложена нами ранее на основе данных по изучению многолетней (1999–2010) динамики внутривидовой структуры хамсы, зимовавшей у западного и южного побережья Крыма [2]. Так, в 1999–2004 гг. в составе зимовальных скоплений доминирующее положение занимала азовская, или «прибрежная», хамса, доля которой составляла в среднем 66,7 % общей численности, варьируя в разные годы от 56 до 87 %. Доля черноморской хамсы в этот период — в среднем лишь 33,3 % (в разные годы — от 13 до 44 %). В 2005 г. соотношение численности двух форм изменилось на противоположное: доминирующее положение заняла черноморская хамса. Её доля в 2005–2010 гг. составила в среднем 76,7 % (с вариациями в разные годы от 57 до 88 %). В результате азовско-черноморский тип структуры сменился черноморско-азовским. По-видимому, перестройку внутривидовой структуры хамсы следует рассматривать как экологическую адаптацию вида, обеспечивающую его более совершенную приспособленность к изменившимся условиям среды, в частности к температуре воды. Азовская и черноморская хамса являются «температурными расами», одна из которых (азовская) устойчива к более низкой репродуктивной температуре, другая (черноморская) — к более высокой [5].

Вместе с тем известны случаи, когда в зимовальных скоплениях в регионе черноморская хамса не была обнаружена. В частности, это относится к 1981, 1989, 1990, 1994 и 2012 гг. [12, 15]. В связи с вышеизложенным, необходимо прокомментировать сведения об относительном отсутствии черноморской хамсы на зимовке в Керченском предпроливном районе в 2012/13 г. [12]. В данном случае для идентификации азовской и черноморской хамсы в качестве индикатора авторы использовали содержание докозагексаеновой кислоты в фосфолипидах. Не сомневаясь в научной обоснованности

данного метода и правомерности его применения для определения азовской и черноморской хамсы, рассмотрим возможные причины, повлёкшие за собой получение результатов, отличных от наших. Одна из них может заключаться в том, что для внутривидовой идентификации в качестве азовской хамсы *a priori*, без предварительного морфологического анализа, была принята хамса, выловленная в Керченском проливе, а в качестве черноморской — выловленная у берегов Турции в 2006–2012 гг. Следует отметить известный факт: как у Крымского, так и у Анатолийского побережья зимуют обе формы хамсы, причём присутствуют они в разных соотношениях. Это означает, что выборки хамсы из данных регионов вполне могли оказаться смешанными, то есть исходный материал изначально не был «чистым». Так, по нашим данным (см. выше), в период 2006–2012 гг. зимовальные скопления хамсы у восточного побережья Крыма были смешанными, состоящими из представителей черноморской и азовской хамсы, при этом доля последней составляла в разные годы 55–98 % (средняя — 67,7 %). Другая возможная причина разницы в результатах могла быть связана с недостаточным объёмом материала наших коллег. Как следует из текста статьи, в их распоряжении было всего три выборки — из районов г. Керчи и мысов Такиль и Опук. В то же время в зимний сезон 2012/13 г. (09.11.2012 – 23.04.2013) мы проанализировали 43 выборки хамсы (по 100 экз.). Все выборки были смешанными, численное соотношение азовской и черноморской хамсы в них варьировало от 90 : 10 до 35 : 65, при этом азовская хамса преобладала более чем в 95 % случаев (41 выборка). Столь широкий диапазон изменчивости значений численного соотношения в выборках азовской и черноморской хамсы даёт основание предполагать наличие внутренней структурированности смешанных зимовальных скоплений, то есть в них представители разных форм сохраняют свою пространственную обособленность, а не распределяются просто случайным образом. Данные внутривидовые образования во многом напоминают описанные Н. В. Лебедевым в Азовском море элементарные популяции хамсы — «пространственно обособленные биологические внутривидовые группы рыб, состоящие из многочисленных особей, которые могут быть оконтурены в пространстве и наблюдаемы во времени» [6].

Заключение. С позиции выявленных изменений размерно-возрастной структуры, происходивших в 2010–2017 гг., современное состояние популяции хамсы следует признать благополучным. Об этом убедительно свидетельствуют многолетние положительные тренды показателей средней длины и среднего возраста, отражающие последовательное увеличение в составе популяции доли крупных особей — представителей возрастных классов 2+ и 3+. Непосредственной причиной данного преобразования размерно-возрастной структуры явилось появление в 2013, 2014 и 2015 гг. трёх урожайных поколений хамсы, на что указывает наличие тесной положительной корреляционной связи ($r = +0,65$) между относительной численностью сеголеток и средней длиной рыб, смещённой на два года вперёд. Вместе с тем, принимая во внимание резкое сокращение в 2016/17 и 2017/18 гг. относительной численности сеголеток, следует ожидать в 2018/19 г. значительного омоложения популяции, и, соответственно, измельчания хамсы.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ 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. Гришин А. Н. Особенности формирования зимовальных скоплений хамсы (*Engraulis encrasicolus*) у восточного побережья Крыма // *Морской экологический журнал*. 2014. Т. 13, № 1. С. 9–16. [Grishin A. N. Features of forming of winter accumulations of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) at the eastern coast of Crimea. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2014, vol. 13, no. 1, pp. 9–16. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.org/handle/299011/1320>
2. Зуев Г. В., Бондарев В. А., Мурзин Ю. Л., Новоселова Ю. В. Внутривидовая структурно-

- функциональная дифференциация зимующей у черноморского побережья Крыма хамсы и ее многолетняя динамика // *Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского региона* : материалы VIII Междунар. конф., Керчь, 20–23 июня 2012 г. Керчь : ЮгНИРО, 2012. Т. 1. С. 51–58. [Zuev G. V., Bondarev V. A., Murzin Yu. L., Novoselova Yu. V. Vnutrividovaya strukturno-funktsional'naya differentsiatsiya zimuyushchei u chernomorskogo poberezh'ya Kryma khamisy i ee mnogoletnyaya dinamika. In: *Sovremennye rybokhozyaistvennyye i ekologicheskie problemy Azovo-Chernomorskogo regiona* : materialy VIII Mezhdunar. konf., Kerch', 20–23 June, 2012. Kerch': YugNIRO, 2012, vol. 1, pp. 51–58. (in Russ.)]
3. Зуев Г. В., Бондарев В. А., Мурзин Ю. Л., Самотой Ю. В. Многолетняя и годовая изменчивость внутривидовой и биологической структуры хамсы *Engraulis encrasicolus* L. (Pisces: Engraulidae), зимующей у восточного побережья Крыма // *Морской экологический журнал*. 2014. Т. 13, № 2. С. 31–40. [Zuyev G. V., Bondarev V. A., Murzin U. L., Samotoy U. V. Long-term and annual variability of intraspecific and biological structures of anchovy *Engraulis encrasicolus* (L.) (Pisces: Engraulidae) wintered near the east coast of Crimea. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2014, vol. 13, no. 2, pp. 31–40. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.org/handle/299011/1340>
 4. Зуев Г. В., Гуцал Д. К., Репетин Л. Н., Салехова Л. П., Мельникова Е. Б., Бондарев В. А., Мурзин Ю. Л. Популяционная структура и условия формирования промыслового запаса хамсы *Engraulis encrasicolus* у побережья Крыма в осенне-зимний сезон 2007/2008 гг. // *Морской экологический журнал*. 2009. Т. 8, № 1. С. 42–53. [Zuyev G. V., Gutsal D. K., Repetin L. N., Salehova L. P., Melnikova E. B., Bondarev V. A., Murzin Y. L. Population structure and the factors of stock formation of the anchovy *Engraulis encrasicolus* near the Crimean coast in autumn-winter season 2007/2008. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2009, vol. 8, no. 1, pp. 42–53. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.org/handle/299011/999>
 5. 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. *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2017, vol. 2, no. 2, pp. 3–19. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2017.02.2.01>
 6. Лебедев Н. В. *Элементарные популяции рыб*. Москва : Пищевая промышленность, 1967. 212 с. [Lebedev N. V. *Elementarnye populyatsii ryb*. Moscow : Pishhevaya promyshlennost', 1967, 212 p. (in Russ.)]
 7. Морозов А. В. К методике расовых исследований вообще и воблы в частности // *Труды Волго-Каспийской рыбохозяйственной станции*. Саратов, 1932. 24 с. [Morozov A. V. К методике rasovykh issledovaniy voobshche i vobly v chastnosti. *Trudy Volgo-Kaspiiskoi rybokhozyaistvennoi stantsii*. Saratov, 1932, 24 p. (in Russ.)]
 8. Правдин И. Ф. *Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных)* / под ред. П. А. Дрягина, В. В. Покровского ; 4-е изд., перераб. и доп. Москва : Пищевая промышленность, 1966. 376 с. [Pravdin I. F. *Rukovodstvo po izucheniyu ryb (preimushchestveno presnovodnykh)* / P. A. Dryagin, V. V. Pokrovsky (Eds). Moscow: Pishhevaya promyshlennost', 1966, 376 p. (in Russ.)]
 9. Репетин Л. Н. Пространственная и временная изменчивость температурного режима прибрежной зоны Чёрного моря // *Экологическая безопасность прибрежных и шельфовых зон и комплексное исследование ресурсов шельфа* : сб. науч. тр. / НАН Украины, МГИ, ИГН, ОФ ИнБЮМ. Севастополь, 2012. Т. 1, вып. 26. С. 99–116. [Repetin L. N. Spatial and temporal variability of temperature regime in the Black Sea coastal zone. In: *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnykh i shel'fovyykh zon i kompleksnoe issledovanie resursov shel'fa* : sb. nauch. tr. / NAN Ukrainy, MGI, IGN, OF InBYuM. Sevastopol, 2012, vol. 1, iss. 26, pp. 99–116. (in Russ.)]
 10. Сказкина Е. П. Различия азовской и черноморской хамсы по отолидам // *Вопросы икhtiологии*. 1965. Т. 5, вып. 4 (37). С. 600–605. [Skazkina E. P. Razlichie azovskoi i chernomorskoi khamisy po otolitam. *Voprosy ikhtiologii*, 1965, vol. 5, iss. 4 (37), pp. 600–605. (in Russ.)]
 11. Чашин А. К., Дубовик В. Е., Негода С. А. Воздействие желетельных гидробионтов-вселенцев на популяции азовских пелагических рыб

- и перспективы промысла // *Рибне господарство України*. 2011. № 1. С. 10–18. [Chashchin A. K., Dubovik V. E., Negoda S. A. Vozdeistvie zheletylykh gidrobiontov-vselentsev na populyatsii azovskikh pelagicheskikh ryb i perspektivy promysla. *Rybne hospodarstvo Ukrainy*, 2011, vol. 1, pp. 10–18. (in Russ.)]
12. Юнева Т. В., Забелинский С. А., Никольский В. Н., Щепкина А. М., Бат Л., Кая Я., Сейхан К., Шулман Г. Е. Идентификация азовской и черноморской хамсы в Чёрном 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., Zabelinsky S. A., Nikolsky V. N., Shchepkina A. M., Bat L., Kaya Ya., Seyhan K., Shulman 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.)]. <https://repository.marine-research.org/handle/299011/1348>
13. Яблоков А. В. *Популяционная биология*. Москва : Высшая школа, 1987. 303 с. [Yablokov A. V. *Populyatsionnaya biologiya*. Moscow: Vysshaya shkola, 1987, 303 p. (in Russ.)]
14. *Black Sea assessments* (STECF-15-16). (Oct. 2015). Cardinale M., Damalas D. (Eds). Luxembourg: EU Publ., 2015, 278 p. (Sci., Techn. and Econom. Comm. for Fish. STECF).
15. 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. *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2013, vol. 12, no. 4, pp. 45–52. <https://repository.marine-research.org/handle/299011/1308>
16. Chashchin A., Shlyakhov V. A., Dubovik V. E., Negoda S. Stock assessment of anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in Northern Black Sea and Sea of Azov. In: *Progressive Engineering Practices in Marine Resource Management* / I. Zlateva, V. Raykov, N. Nycolov (Eds). Hertshey, PA: IGI Global, 2015, ch. 6, pp. 209–243. <http://doi.org/10.4018/978-1-4666-8333-4.ch006>

**MODERN STATE OF THE POPULATION OF THE EUROPEAN ANCHOVY
ENGRAULIS ENCRASICOLUS (L.) (PISCES: ENGRAULIDAE)
WINTERING OFF THE COAST OF THE EASTERN CRIMEA
AND THE NORTH CAUCASUS**

G. V. Zuyev

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation
E-mail: 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. Anchovy is the main commercial species in the region. In recent decades the share of anchovy catch has reached 80–85 %. The species is represented by two forms – Black Sea anchovy and Sea of Azov anchovy. One of the most important aims of modern research is to assess the state of anchovy population and to forecast its possible changes under the influence of various natural and anthropogenic factors. The results of studying the long-term (2010/11–2017/18) dynamics of the length-age structure and the intraspecific composition of anchovy wintering off the coast of the Eastern Crimea and the North Caucasus are presented. Totally 138 fish samples from trawl catches of fishing vessels were studied. Standard length of 44 202 specimens was measured with accuracy of 0.1 cm. The age of 1162 specimens was determined. Length-age key was compiled. The intraspecific identification of European anchovy was determined using otolith index (method of Skazkina). As indicators of the length-age structure, the average length and average age, distribution (number ratio of representatives of different length groups and age classes) were studied. Positive trends of the average length and the average age of anchovy were found, reflecting an increase of the proportion of large (> 9.5 cm) individuals in the population – three yearlings (2+) and four yearlings (3+). In the long-term plan the average length of the anchovy increased from 8.06 to 9.09 cm. At the same time the relative number of small (< 7.5 cm) individuals decreased almost 4 times (from 22.5 to 5.7 %), and the share of large individuals increased almost 6 times (from 5.7 to 33 %). The average

age increased from 1.64 to 1.98 year. On the one hand, it was due to a nearly 3-fold reduction (from 7.1 to 2.6 %) in the relative number of young-of-the-year individuals (0+) and 1.5-fold reduction (from 72.6 to 47.7 %) of yearlings (1+). On the other hand, it was due to 2.4- and 4.3-fold increase in the relative number of three yearlings (2+) and four yearlings (3+), respectively. The appearance of abundant year class in 2013, 2014 and 2015 was the immediate reason of these changes. The intraspecific determination of the anchovy was found, Sea of Azov and Black Sea forms were identified. In the long-term plan their quantitative redistribution was shown. So, in 2010/11–2013/14 Sea of Azov form dominated in mixed wintering aggregations. Its average share was 58.5 %, with the share varying from 55 to 63 %. Average share of Black Sea form did not exceed 41.5 %, with the share varying from 37 to 45 %. However, in 2014/15 the number ratio of Sea of Azov and Black Sea forms changed to the opposite – with Black Sea anchovy dominating. Its share increased to 53 %, and in subsequent years ranged from 52 to 63 %, with average value of 56 %. The results obtained are in full accordance with the hypothesis of intraspecific structure reorganization of anchovy because of the change in climatic conditions (general regional warming). Earlier we suggested this hypothesis based on the results of research of long-term (1999–2010) structure dynamics of anchovy wintering off the western coast of Crimea. According to this hypothesis, in 1999–2004 Sea of Azov anchovy dominated in wintering aggregations with average share 66.7 % of the total number, with the share varying from 56 to 87 % in different years. The average share of Black Sea anchovy in that period did not exceed 33.3 %, with the share varying from 13 to 44 % in different years. In 2005 the ratio of two forms changed to the opposite. Black Sea anchovy dominated. In 2005–2010 its share was 76.7 % on average, varying in different years from 57 to 88 %. Apparently, the reorganization of the anchovy intraspecific structure should be considered as ecological adaptation of this species, ensuring more perfect adaptability to changing environmental conditions, in particular, to the water temperature. Sea of Azov anchovy and Black Sea anchovy are “temperature races”. Sea of Azov anchovy is resistant to lower reproductive temperature, Black Sea anchovy – to higher one. From the standpoint of the occurred changes in the length-age structure, the current state of anchovy population can be considered as quite good. However, taking into account the sharp decline of relative number of young-of-the-year individuals (0+) in 2016 and 2017, significant rejuvenescence of the population, and consequently anchovy length decrease should be expected in the nearest future.

Keywords: length-age structure, long-term dynamics, otolith index, Black Sea anchovy, Sea of Azov anchovy, intraspecific composition