



УДК 597.554.5:551.463.6(262.5)

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА РЕПРОДУКТИВНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЕВРОПЕЙСКОГО АНЧОУСА *ENGRAULIS ENCRASICOLUS* (L., 1758) И ИХ СВЯЗЬ С ТЕМПЕРАТУРНЫМИ УСЛОВИЯМИ

© 2017 г. **Г. В. Зуев**, д-р биол. наук, зав. отд., **Т. Н. Климова**, канд. биол. наук, ст. н. с.

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

E-mail: tnklim@mail.ru

Поступила в редакцию 15.05.2017 г. Принята к публикации 23.06.2017 г.

Европейский анчоус, или хамса (*Engraulis encrasicolus* L.), — один из наиболее массовых видов рыб в Азово-Черноморском бассейне. Является основным промысловым объектом: доля его вылова составляет около 80 %. Оценка состояния популяции хамсы и её динамики в условиях климатического потепления — одна из актуальных задач современных исследований. Данная статья посвящена изучению многолетней динамики ряда популяционных репродуктивных показателей хамсы и их связи с температурой воды с целью возможного использования для прогноза состояния популяции при изменении условий среды. В основе работы — полученные в 2000–2015 гг. результаты собственных исследований, выполненных в прибрежной акватории Чёрного моря, прилегающей к юго-западному побережью Крыма (район Севастополя — Балаклавы). Для сбора икры хамсы использовали планктонную сеть Богорова — Расса (БР-80/113) в режиме вертикального лова в слое 0–10 м. Взрослые экземпляры получены из ставных неводов. Проанализированы 702 ихтиопланктонные пробы и 941 экз. нерестовых самок (на стадиях зрелости V, VI–IV и VI–V). Среди популяционных репродуктивных показателей были изучены календарные сроки и продолжительность нерестового периода, интенсивность и эффективность нереста, внутривидовой состав родительского стада. Календарные сроки нереста хамсы в 2000–2014 гг. у юго-западного побережья Крыма варьировали от второй декады мая (ранний нерест) до третьей декады июня (поздний нерест); сроки окончания — от третьей декады августа до третьей декады сентября. Общая продолжительность репродуктивного периода составляла 8–14 недель, средняя — 11 недель. В многолетнем плане установлен сдвиг начала нереста на более ранние календарные сроки. Максимальные (пиковые) среднемесячные значения интенсивности нереста в 2012–2013 гг. варьировали от 33.6 до 78.7 % (среднее 51.2 %). Пик популяционного нереста приходится на июль и август; его повторяемость в июле составила 25.0 %, в августе — 66.7 %. В многолетнем плане установлен сдвиг пика нереста на более ранние сроки: в 2000–2005 гг. повторяемость пика нереста в августе составляла 100 %, в 2007–2013 гг. — только 50 %. Абсолютная численность икры (эффективность нереста) в 2000–2014 гг. изменялась от 1.6 до 29.9 экз.·м⁻², составив в среднем 10.3 экз.·м⁻². Условно выделены низко-, средне- и высокоурожайные годы с численностью икры менее 10, 10–20 и более 20 экз.·м⁻² соответственно и со средней эффективностью нереста 5.1, 14.5 и 25.0 экз.·м⁻². Эффективность нереста высокоурожайных лет в 1.7 и 4.9 раза превышает таковую средне- и низкоурожайных лет. Установлен многолетний положительный тренд эффективности нереста. В 2000–2011 гг. произошла перестройка внутривидовой структуры хамсы, которая сопровождалась перераспределением численного соотношения в составе нерестовой части популяции представителей азовского и черноморского подвидов в пользу последнего. До 2004 г. относительная численность черноморской хамсы составляла 33.3 %, после 2004 г. — 76.7 %. Одновременно произошло заметное увеличение её вылова. Коэффициент корреляции между относительной численностью черноморской хамсы и выловом составил 0.92. Календарные сроки начала нереста, его интенсивность и эффективность тесно связаны с температурой воды. Нижней температурной границей массового нереста является 17.5 °С. Область «максимально благоприятной нерестовой температуры» находится выше 23 °С. В её пределах реализуется около 2/3 репродуктивного потенциала популяции.

Ключевые слова: хамса, интенсивность нереста, эффективность нереста, перестройка внутривидовой структуры, температура воды, популяция, вылов

Европейский анчоус, или хамса (*Engraulis encrasicolus* L.), относится к числу наиболее массовых видов рыб в Азово-Черноморском бассейне. Благодаря своей многочисленности играет исключительно важную роль в экосистеме моря, являясь промежуточным звеном между зоопланктоном и представителями высшего трофического уровня — крупными хищными рыбами, дельфинами и птицами. В то же время хамса — важный промысловый объект, активно эксплуатируемый всеми причерноморскими странами: она устойчиво занимает первое место по объёму вылова. За последние 50 лет (с конца 1960-х — начала 1970-х) доля вылова хамсы в черноморском рыбном промысле увеличилась с 55–60 до 80–85 %. По своему генезису является представителем субтропических и тропических видов рыб — средиземноморских иммигрантов, массово проникших в Чёрное море в послеледниковый период 8–10 тыс. лет назад [8, 9]. Данный вид представлен двумя подвидами (расами) — черноморским (*E. encrasicolus ponticus*) и азовским (*E. encrasicolus maeoticus*) [7]. Согласно современным представлениям [4, 12], внутривидовая структура хамсы включает два иерархически соподчиненных уровня. Верхний иерархический уровень занимают две крупномасштабные, пространственно перекрывающиеся, внутренне неоднородные группировки, отличающиеся по своим морфобиологическим, генетическим и экологическим характеристикам, — это черноморская и азовская расы (подвиды). Нижний иерархический уровень занимают в разной степени пространственно обособленные и подверженные взаимному обмену локальные группировки представителей каждой расы — популяции. Представители черноморской расы распространяются фактически на всю акваторию Чёрного моря, населяя в основном его открытые (солонководные) районы. Представители азовской расы значительно уступают по размерам занимаемой ими акватории черноморскому анчоусу, их распространение ограничено главным образом прибрежными районами по всему периметру Чёрного моря и акваторией Азовского моря.

Современное состояние черноморской популяции — относительно стабильное, её биомасса оценивается в 400–600 тыс. т, рекомендуемый вылов — 150–200 тыс. т [13]. Начиная с 2012 г. запас азовской хамсы увеличился до 500–600 тыс. т [14].

Исследования, посвящённые изучению различных сторон репродуктивной биологии и экологии европейского анчоуса в Чёрном и Азовском морях, имеют довольно обширную библиографию. Благодаря им многие структурные и функциональные репродуктивные характеристики и условия размножения хамсы в целом изучены достаточно подробно. Вместе с тем некоторые сведения об изменчивости календарных сроков, общей продолжительности и интенсивности нереста, ряда других индивидуальных и популяционных репродуктивных показателей и их связи с температурным режимом остаются фрагментарными. Кроме того, многие из этих сведений были получены достаточно давно и не отражают изменений, которые неизбежно должны были произойти под воздействием глобального потепления и антропогенного влияния, имевших место в Черноморском регионе в последнее время.

Данная статья посвящена изучению меж- и внутригодовой изменчивости и многолетней динамики ряда популяционных репродуктивных показателей европейского анчоуса в современных условиях и их связи с температурой воды в нерестовый период с целью их возможного использования для прогноза состояния популяции при изменении условий среды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Систематизированы и обобщены результаты многолетних (2000–2015 гг.) исследований репродуктивных показателей европейского анчоуса (хамсы). Материал собирался в апреле — октябре 2000–2015 гг. в прибрежной акватории Чёрного моря, шириной до двух миль, прилегающей к юго-западному побережью Крыма (район Севастополя — Балаклавы). Для сбора икры использовали планктонную сеть Богорова — Расса (БР-80/113: ячейка 400 мкм, площадь входного отверстия 0.5 м²) в режиме вертикального лова в слое 0–10 м. Взрослые, достигшие репродуктивного возраста самки были получены из

промысловых уловов ставных неводов. Ихтиопланктонные пробы фиксировали в 4 % растворе формальдегида и обрабатывали с помощью бинокулярного микроскопа МБС-10. Всего проанализированы 702 ихтиопланктонные пробы и 21 выборка из 941 экз. самок. При изучении температурных условий размножения использовали среднемесячные значения температуры поверхности воды Чёрного моря в районе мыса Херсонес (данные Севастопольского ФГБУ «Государственный океанографический институт им. Н. Н. Зубова»).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В первой части работы приводятся результаты изучения меж- и внутригодовой (сезонной) изменчивости и многолетней динамики следующих репродуктивных показателей:

- сроков и продолжительности репродуктивного периода;
- интенсивности нереста;
- эффективности (урожайности) нереста;
- внутривидовой структуры родительского стада.

Вторая часть посвящена выявлению и количественной оценке тесноты связи между репродуктивными показателями и температурой воды в нерестовый сезон.

Календарные сроки начала, окончания и, соответственно, продолжительности репродуктивного (нерестового) периода устанавливали по факту обнаружения икры в ихтиопланктонных пробах. В 2000–2014 гг. календарные сроки начала нереста не оставались постоянными и изменялись от второй декады мая (14.05.2010) до третьей декады июня (29.06.2011), а сроки его окончания — от третьей декады августа (29.08.2013) до третьей декады сентября (25.09.2012) (табл. 1). В результате продолжительность репродуктивного периода в общей сложности изменялась от 8 (2001 г.) до 14 (2010 г.) недель, при средней продолжительности 11 недель. Чаще всего (в 72.8 % случаев) продолжительность нерестового периода составляла 10–13 недель. При этом строгой зависимости между продолжительностью нерестового периода и календарными сроками его начала не установлено.

Таблица 1. Календарные сроки начала и окончания репродуктивного периода хамсы в 2000–2014 гг.

Table 1. Calendar dates of beginning and finish of anchovy's reproductive season in 2000–2014

Год	Репродуктивный период	
	начало	конец
2000	14.06	09.09 ^{*)}
2001	21.06	07.09
2002	22.05	25.09
2003	04.06	12.09
2004	04.06	20.09
2005	31.05	20.09
2007	25.05	06.08 ^{*)}
2008	22.05	12.09
2009	05.06	15.09
2010	14.05	21.09
2011	29.06	15.09
2013	22.05	29.08
2014	26.05	28.08

Примечание: ^{*)} — данные, вызывающие сомнение

В исследованный период в 7 случаях из 13 (53.8 %) начало нереста зафиксировано в мае (ранний нерест) и в 5 (46.2 %) — в июне (поздний нерест). Временная закономерность в чередовании годов с ранним и поздним нерестом не выражена. Вместе с тем во второй половине периода исследований, в 2007–2014 гг., ранний нерест происходил заметно чаще: его повторяемость составила 71.4 %, увеличившись в 2.14 раза по сравнению с таковой в 2000–2005 гг., когда она не превышала 33.3 %.

Изучены интенсивность нереста хамсы, её сезонные и межгодовые изменения, а также многолетняя динамика в 2000–2013 гг. Для оценки интенсивности нереста использованы среднемесячные значения плотности распределения относительной численности и встречаемости икры, а также относительной численности и встречаемости нерестовых самок, состояние гонад которых соответствует V, VI–IV и VI–V стадиям зрелости. На основании данных об относительной численности икры выявлены существенные изменения интенсивности нереста в течение репродуктивного периода. Начиная с мая (июня), доля выметанной икры последовательно возрастала, достигая максимальных значений в разные годы в июле и августе, и резко сокращалась в сентябре. Максимальные значения относительной численности икры (пик нереста) в восьми случаях (66.7 %) зафиксированы в августе и трижды (25 %) — в июле (табл. 2). Лишь однажды, в 2008 г., был зафиксирован «аномальный» характер сезонной динамики интенсивности нереста, когда максимальная доля икры была обнаружена в июне. Максимальные (пиковые) значения относительной численности икры изменялись от 33.6 % (июнь 2008 г.) до 78.7 % (август 2000 г.), то есть амплитуда их межгодовых колебаний достигала 2.3 раза. Среднегодовая величина максимальной интенсивности нереста составляла при этом 51.2 %. Распределение среднегодовых значений относительной численности икры по месяцам представлено в табл. 3 и на рис. 1.

Таблица 2. Плотность распределения относительной численности икры хамсы в 2000–2013 гг.

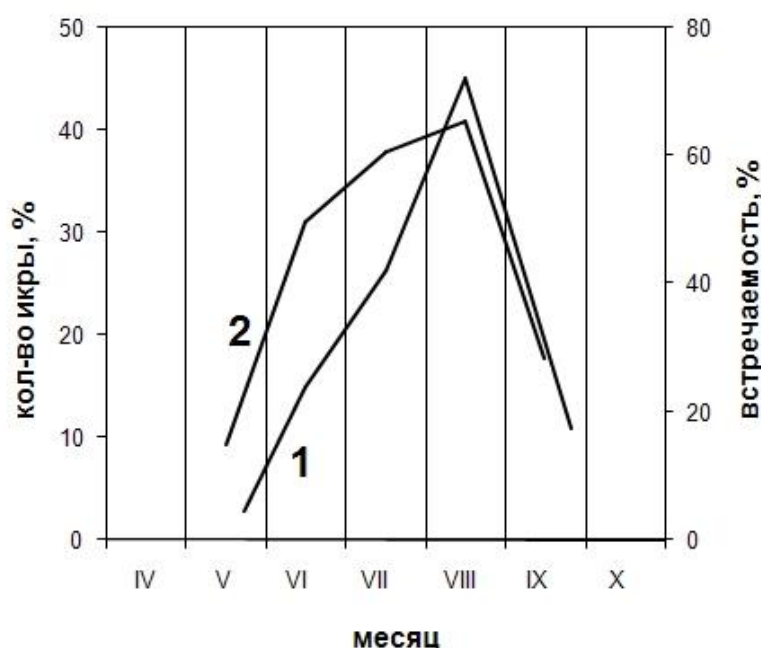
Table 2. Relative abundance of anchovy's eggs in 2000–2013

Год	Относительная численность икры, %				
	май	июнь	июль	август	сентябрь
2000	0.0	3.6	3.6	78.7	14.1
2001	0.0	7.8	13.9	73.8	4.5
2002	7.8	8.7	7.8	50.5	25.2
2003	0.0	26.7	14.4	48.9	10.0
2004	0.0	11.1	14.9	57.8	16.2
2005	2.5	21.1	31.8	34.8	9.8
2007	0.2	24.5	53.1	22.2	0.0
2008	13.4	33.6	16.8	19.4	16.8
2009	0.0	7.5	17.7	62.9	11.9
2010	1.2	11.6	53.4	33.5	0.3
2011	0.0	3.3	58.6	16.3	21.8
2013	8.7	19.0	30.4	41.9	0.0

В многолетнем плане прослеживается смещение пика нереста на более ранние календарные сроки. Так, в 2000–2005 гг. во всех случаях пик нереста приходился на август (100 %), тогда как в 2007–2013 гг. лишь в трёх из шести случаев (50.0 %) он был зафиксирован в июле и даже однажды (16.7 %) — в июне, то есть повторяемость августовского пика нереста в 2007–2013 гг. не превышала 33.3 %. Общая картина распределения среднегодовых значений встречаемости икры в разные месяцы находится в полном соответствии с распределением её относительной численности. Максимальная встречаемость икры (65.3 %) зафиксирована в августе (см. табл. 3, рис. 1).

Таблица 3. Среднегодовые значения плотности распределения относительной численности и встречаемости икры хамсы в 2000–2013 гг.**Table 3.** Average long-term value of relative abundance and anchovy's eggs frequency in 2000–2013

Месяц	Относительная численность, %	Встречаемость, %
май	2.8	14.8
июнь	14.9	49.6
июль	26.4	60.5
август	45.0	65.3
сентябрь	10.9	28.4

**Рис. 1.** Интенсивность нереста хамсы в 2000–2013 гг.: 1 — относительная численность икры, %; 2 — встречаемость икры, %**Fig. 1.** Anchovy's spawning intensity in 2000–2013: 1 – relative egg's abundance, %; 2 – eggs occurrence frequency, %

Также изучены межгодовая изменчивость и многолетняя динамика эффективности (урожайности) нереста хамсы в 2000–2014 гг. Для этой цели использовали среднегодовые значения общей численности икры (табл. 4, рис. 2). Общая численность икры изменялась от 1.6 экз.·м⁻² (2003 г.) до 29.9 (2010 г.), то есть амплитуда её межгодовых колебаний достигала 18.7 раза. В соответствии со столь большой амплитудой колебаний общей численности икры были условно выделены низко-, средне- и высокоурожайные годы. К числу низкоурожайных относятся годы с численностью икры менее 10 экз.·м⁻², к числу среднеурожайных — с численностью икры 10–20 экз.·м⁻², а к числу высокоурожайных — с численностью икры, превышающей 20 экз.·м⁻². В результате доля низкоурожайных лет составила 61.5 % (8 из 13), среднеурожайных — 23.1 % (3 из 13), высокоурожайных — 15.4 % (2 из 13). При этом средняя эффективность нереста низко-, средне- и высокоурожайных лет составила 5.1, 14.5 и 25.0 экз.·м⁻² соответственно. Средняя эффективность нереста высокоурожайных лет превысила эффективность нереста среднеурожайных лет в 1.7, а низкоурожайных — в 4.9 раза.

В многолетнем плане прослеживается тенденция последовательного увеличения численности икры

Таблица 4. Среднегодовая общая численность икры хамсы в 2000–2014 гг., экз.·м⁻²**Table 4.** Average annual anchovy's eggs abundance in 2000–2014, specimen·m⁻²

Месяц	Численность, экз.·м ⁻²	Количество проб
2000	$\frac{3.6}{2-74^*)}$	67
2001	$\frac{11.2}{2-114}$	17
2002	$\frac{5.9}{2-72}$	41
2003	$\frac{1.6}{2-34}$	111
2004	$\frac{7.4}{2-84}$	102
2005	$\frac{3.7}{2-84}$	60
2007	$\frac{15.3}{4-270}$	67
2008	$\frac{3.9}{2-32}$	42
2009	$\frac{8.3}{2-86}$	46
2010	$\frac{29.9}{2-342}$	35
2011	$\frac{6.3}{6-56}$	40
2013	$\frac{20.01}{2-232}$	56
2014	$\frac{16.9}{2-190}$	43

Примечание: *) — минимальные и максимальные значения

от начала 2000-х. Так, в 2000–2005 гг. её средняя численность составляла 5.6 (1.6–11.2 экз.·м⁻²), тогда как в 2007–2014 гг. — 14.4 экз.·м⁻² (3.9–29.9 экз.·м⁻²), увеличившись более чем в 2.5 раза. При этом максимальная численность икры в 2000–2005 гг. достигала 114 экз.·м⁻², а в период 2007–2014 гг. — 342 экз.·м⁻². Ещё более значительные различия (в 3.3 раза) наблюдались в численности икры между началом нулевых годов (2000–2005) и двумя последними — 2013 и 2014-м.

В числе репродуктивных показателей, отражающих готовность популяции к размножению, изучены межгодовая изменчивость и многолетняя динамика встречаемости и относительной численности

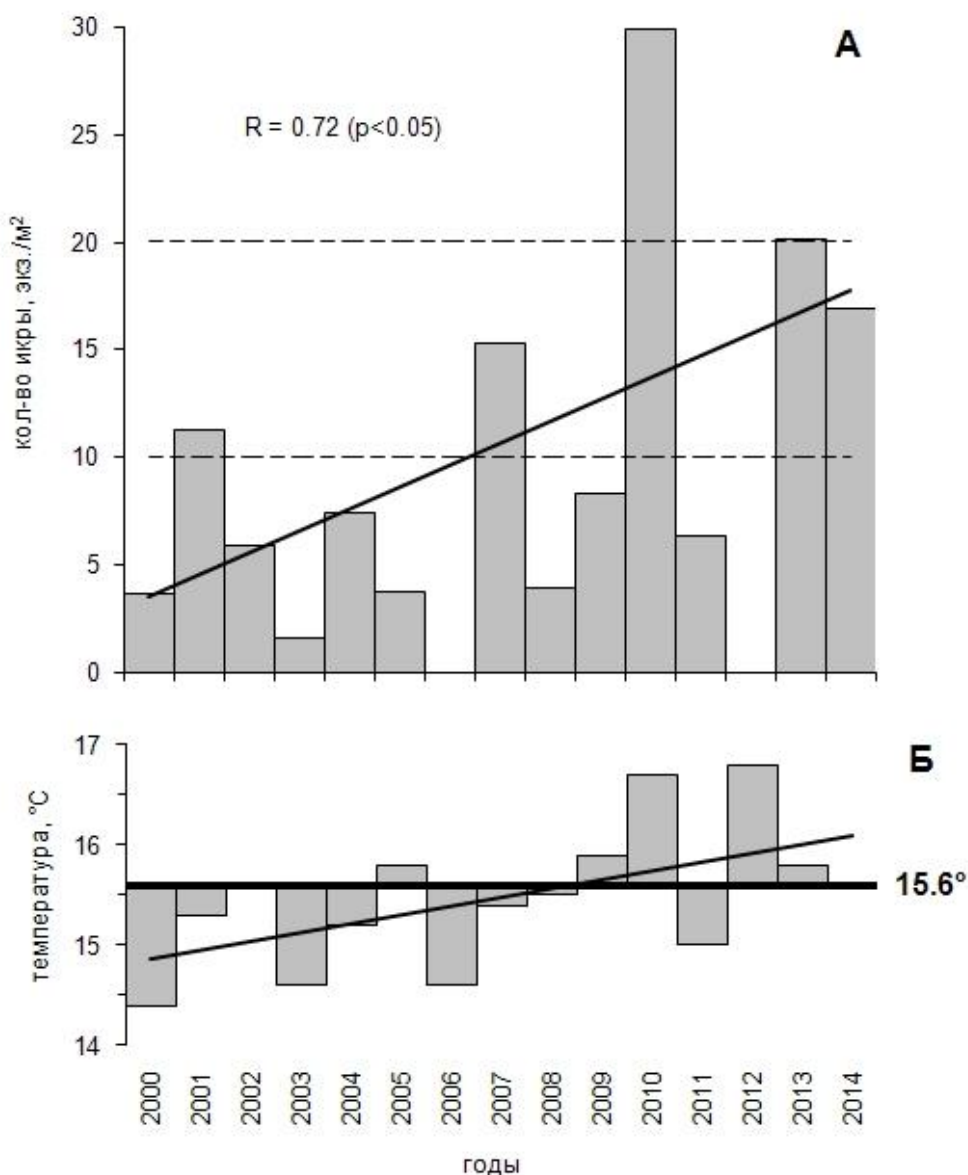


Рис. 2. Эффективность нереста хамсы в 2000–2014 гг.: А — среднегодовая численность икры, экз./м²; Б — среднемноголетняя температура поверхности воды и отклонения от нее в районе мыса Херсонес

Fig. 2. Ancovy's spawning efficiency in 2000–2014: А – average annual eggs abundance, specimen·m⁻²; Б – Average long-term water surface temperature and its deviations in Khersonesus cape region

нерестовых самок хамсы в 2004–2015 гг., а также их внутривидовая структура (табл. 5). В мае нерестовые самки зафиксированы в 2 выборках из 13 (в 2013 и 2015 гг.), то есть их встречаемость составила 15.4 %, а относительная численность — 19.2 и 25.2 % (средняя 23.2 %). В июне нерестовые самки обнаружены во всех выборках (встречаемость 100 %). В то же время их относительная численность варьировала в разные годы от 52.6 до 98.8 % (средняя 82.1 %).

Изучена внутривидовая структура нерестовой части популяции. Для внутривидовой идентификации нерестовых самок использована величина индекса отолигов (l/d), представляющая отношение длины отолига к его ширине [11]. Установлено, что во все годы исследований нерестовые самки были представлены двумя подвидами — азовским и черноморским. Численное соотношение представите-

Таблица 5. Относительная численность и встречаемость нерестовых самок хамсы в 2004–2015 гг.**Table 5.** Relative abundance and occurrence frequency of spawning anchovy female in 2004–2015

Год	Встречаемость нерестовых самок, %				
	май	июнь	июль	август	сентябрь
2004	$\frac{0^*}{168^{**}}$	–	–	–	–
2006	–	$\frac{68.8^*}{80}$	–	–	–
2008	$\frac{0^*}{97}$	$\frac{65.8}{38}$	–	–	–
2010	$\frac{0^*}{79}$	$\frac{65.8}{38}$	–	–	–
2011	$\frac{0}{42}$	$\frac{95.2}{63}$	–	$\frac{15.2}{33}$	–
2013	$\frac{19.2^*}{52}$	$\frac{52.6}{19}$	–	–	–
2014	$\frac{0^*}{90}$	$\frac{98.8}{85}$	–	–	–
2015	$\frac{25.2^*}{103}$	–	–	–	$\frac{0}{22}$

Примечание: *) — двойные выборки, **) — общее количество экземпляров

лей каждого подвида не оставалось постоянным, претерпевая как межгодовые, так и сезонные изменения. В разные годы доля азовской хамсы колебалась от 25 (2011) до 60 % (2013), т. е. изменялась в 2.4 раза, доля черноморской хамсы — от 40 (2013) до 75 % (2011), т. е. изменялась почти в 2 раза. В общей сложности доля азовской хамсы в составе нерестового стада составляла 44.1 %, доля черноморской — 55.9 % (соотношение, близкое к 2 : 3). В многолетнем плане до 2004 г. в составе общей популяции доминирующее положение занимала азовская хамса: её доля составляла в среднем 66.7 % общей численности, варьируя в разные годы от 56 до 87 %. Доля черноморской хамсы в этот период составляла в среднем лишь 33.3 %, изменяясь от 13 до 44 %. В 2005 г. соотношение численности между ними изменилось на противоположное: доминирующее положение в уловах заняла черноморская хамса. В 2005–2011 гг. её доля составляла в среднем 76.7 % с вариациями от 57 до 88 %, то есть произошла перестройка внутривидовой структуры популяции (рис. 3).

Внутрисезонные колебания относительной численности представителей обоих подвигов менее значительны. Так, относительная численность азовской хамсы в 2006 г. сократилась от мая к июню с 35 до 20 % (в 1.75 раза), в 2011 г. — с 37 до 25 % (в 1.48 раза) и в 2013 г. — с 60 до 40 % (в 1.5 раза). Соответственно, относительная численность черноморской хамсы в эти годы увеличилась в 1.33, 1.19 и 1.50 раза (табл. 6). Можно предположить, что одновекторный характер внутригодового (сезон-

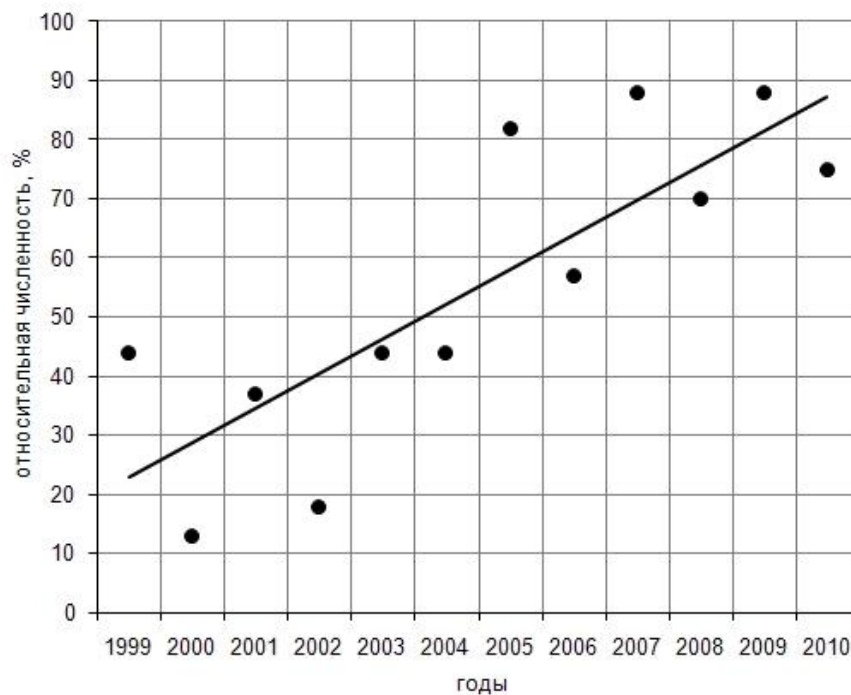


Рис. 3. Изменение относительной численности черноморской хамсы в составе зимовальных скоплений в 1999–2010 гг.

Fig. 3. Relative abundance of Black Sea anchovy race in 1999–2010.

Таблица 6. Сезонная изменчивость внутривидовой структуры нерестовых самок хамсы

Table 6. Seasonal variability of anchovy's intraspecific structure

Год	Дата	Индекс отолита <i>l/d</i>	Относительная численность, %		Кол-во исследованных экз.
			черноморская	азовская	
2006	07.06	2.087	45	55	35
	30.06	2.120	60	40	20
2008	12.06	2.107	53	47	25
2011	8.08	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
2014	05.06	2.086	44	56	84
2015	21.05	2.126	63	37	26

ного) перераспределения соотношения численности нерестовых самок разных подвидов в 2006, 2011 и 2013 гг., направленный на снижение доли азовской хамсы и увеличение доли черноморской, не является случайным, а отражает их адаптацию к разным условиям размножения, в частности к температуре воды: процесс размножения азовской хамсы должен начинаться раньше и происходить при более низких температурах по сравнению с размножением черноморской хамсы. В таком случае можно полагать, что азовская и черноморская хамса являются «температурными расами», одна из которых (азовская) устойчива к более низкой репродуктивной температуре, другая (черноморская) — к более

высокой. Разную «репродуктивную» температурную избирательность представителей этих подвидов следует, по-видимому, рассматривать как один из экологических механизмов сохранения их биологической обособленности в условиях совместного существования и наличия гибридизации. Однако полученные результаты следует считать лишь предварительными и нуждающимися в дополнительных исследованиях.

Таблица 7. Соотношение численности «черноморской» и «азовской» хамсы и вылов в 1999–2011 гг. (в %)

Table 7. Abundance ratio of Black Sea and Azov anchovy races in 1999-2011 (in %)

Год	Относительная численность, %		Вылов, т*
	черноморская	азовская	
1999/2000	44	56	988.4
2000/2001	13	87	993.8
2001/2002	37	63	1017.3
2002/2003	18	82	4346.9
2003/2004	44	56	1201.8
2004/2005	44	56	1673.8
2005/2006	82	18	4369.0
2006/2007	57	43	833.2
2007/2008	88	12	5485.3
2008/2009	70	30	2396.0
2009/2010	88	12	8426.5
2010/2011	75	25	4020.8

Примечание: * — данные Восточно-Черноморского управления рыболовства

Перестройка внутривидовой структуры сопровождалась заметным увеличением общего обилия черноморской хамсы, косвенным показателем которого явилось увеличение её вылова (табл. 7). Согласно официальным данным промысловой статистики Восточно-Черноморского управления рыболовства, в гг. Керчь и Севастополь в 2000–2012 гг. объёмы вылова хамсы у побережья Крыма изменялись от 833.2 (2006/2007) до 8426.5 т (2009/2010), то есть амплитуда их межгодовых колебаний превышала 10 раз. Определённой закономерности в чередовании годов с разной эффективностью промысла не наблюдается, однако в многолетнем плане явно прослеживается тенденция последовательного увеличения (положительный тренд) вылова на протяжении всего 12-летнего периода исследований. Так, в

2000–2004 гг. средний годовой вылов составил 1809.8 тыс. т, в 2004–2008 гг. — 3097.8 тыс. т и в 2008–2012 гг. — 5811.9 тыс. т. Согласно усреднённым за четыре года значениям вылова, его величина в 2007–2011 гг. возросла в 3.2 раза по сравнению с таковой в 1999–2003 гг. Для выявления связи между фактом перестройки внутривидовой структуры хамсы и увеличением её обилия был рассчитан коэффициент корреляции между относительной численностью в уловах черноморской хамсы и выловом в 2000–2011 гг. Величина коэффициента корреляции, рассчитанная по усреднённым за три года данным, составила 0.76. В абсолютном выражении в результате перестройки внутривидовой структуры численность черноморской хамсы в 2008–2011 гг. увеличилась по сравнению с таковой в 2000–2004 гг. в 7.2 раза, тогда как численность азовской — только в 1.1 раза.

В свою очередь, процесс последовательного увеличения (положительный тренд) вылова хамсы сопровождался положительным трендом эффективности нереста (см. выше). При этом темпы многолетнего роста по обоим показателям оказались близкими: эффективность нереста увеличилась в 3.3, а объём вылова — в 3.2 раза. Как видно, сходство между этими показателями слишком велико, чтобы его можно было объяснить случайностью. Действительно, по усреднённым за три года данным, между эффективностью нереста в 2000–2011 гг. и выловом обнаружена тесная положительная корреляционная связь ($r = 0.92$).

Наличие достаточно тесных положительных корреляционных связей между выловом и внутривидовой структурой с одной стороны, а также между выловом и эффективностью нереста с другой показывает, что увеличение вылова (и, соответственно, общей биомассы популяции) является результатом однонаправленного действия двух факторов — увеличения в составе родительского стада доли черноморской хамсы и одновременного увеличения эффективности её нереста.

Как известно, глобальным климатическим фактором, оказывающим прямое и косвенное воздействие на все процессы жизнедеятельности организмов, является температура. Особо важную роль она играет в репродуктивном цикле гидробионтов, в том числе рыб, обеспечивая в конечном итоге эффективность их воспроизводства [5, 6]. Для оценки воздействия температуры на репродуктивные показатели хамсы рассмотрена зависимость между температурой воды и сроками начала нереста, а также его интенсивностью и эффективностью. Для этой цели использовали среднемесячные значения температуры поверхности воды. На рис. 4А (слева) указана средняя температура поверхности воды в мае (15.3 °С) и отклонения от неё (14.7–15.8 °С) в годы, когда нерест в мае отсутствовал, а на рис. 4Б (справа) — средняя температура поверхности воды в мае (16.3 °С) и отклонения от неё (16.0–16.9 °С) в годы, когда нерест начинался в мае. Как видно, температура воды и сроки начала нереста тесно связаны между собой: в температурном диапазоне 14.7–15.8 °С (слева) нерест во всех случаях отсутствовал, тогда как при температуре 16.0 °С (справа) его вероятность составляла 40 % (2 случая из 5), а при температуре 16.9 °С достигала 100 % (рис. 5). Похоже, что температура выступает в качестве своеобразного «спускового крючка» для процесса размножения, то есть является фактором, определяющим календарные сроки начала нереста.

Из полученных результатов следует, что нижней температурной границей начала нереста хамсы является температура воды 16.0 °С. Вместе с тем известны случаи нереста хамсы в Чёрном море при температуре 13 °С [3], и наши данные это подтверждают. Так, нами дважды была обнаружена икра хамсы при температурах 13.0 °С и 14.2 °С (вероятность 1.7 %). Однако эти находки, по нашему мнению, следует рассматривать, скорее всего, как случайные, aberrантные по характеру эмбрионального развития, о чём может свидетельствовать отсутствие в обоих случаях живой икры. Дополнительным подтверждением этого может служить и сдвиг во времени сроков появления личинок. Так, в наших многолетних сборах впервые живые личинки были обнаружены лишь в первой декаде июня (вероятность 4.5 %) при температурах 21.3 °С и 22.1 °С, тогда как массовое появление личинок происходило в конце июня — июле. На нерезультативность раннего нереста хамсы в Чёрном море в отношении воспроизводства популяции в своё время указывала Т. В. Дехник [3].

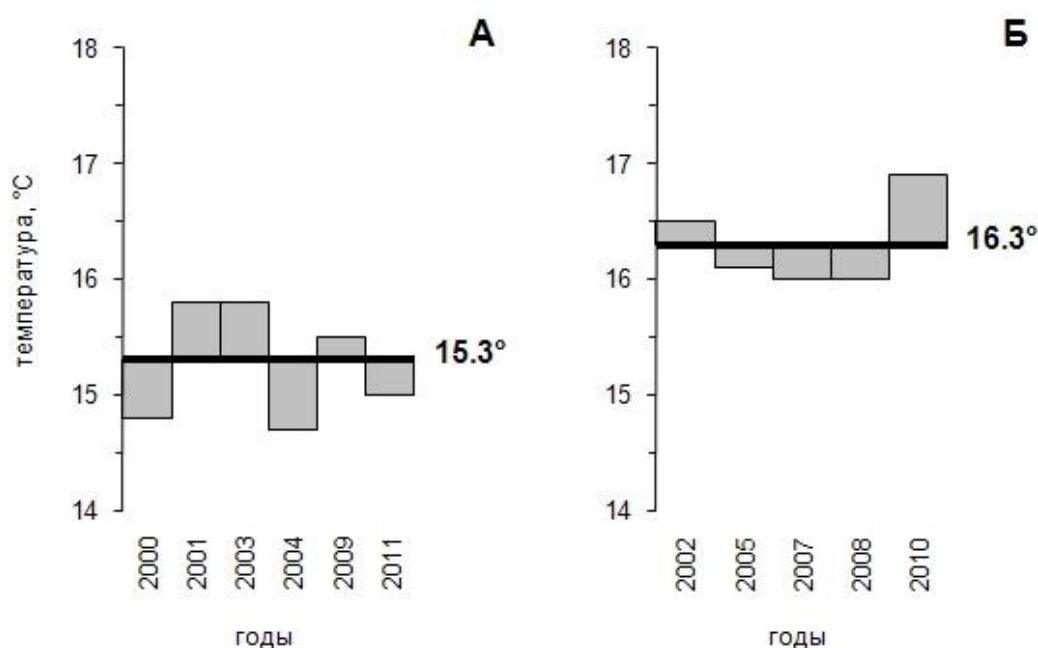


Рис. 4. Средняя температура поверхности воды в мае и отклонения от неё в районе мыса Херсонес в годы с разными сроками начала нереста хамсы: А — начало нереста в июне; Б — начало нереста в мае

Fig. 4. Average water surface temperature in May and its deviation in Khersonesus Cape region in years with different dates of anchovy's spawning beginning: A – spawning beginning in June; B – spawning beginning in May

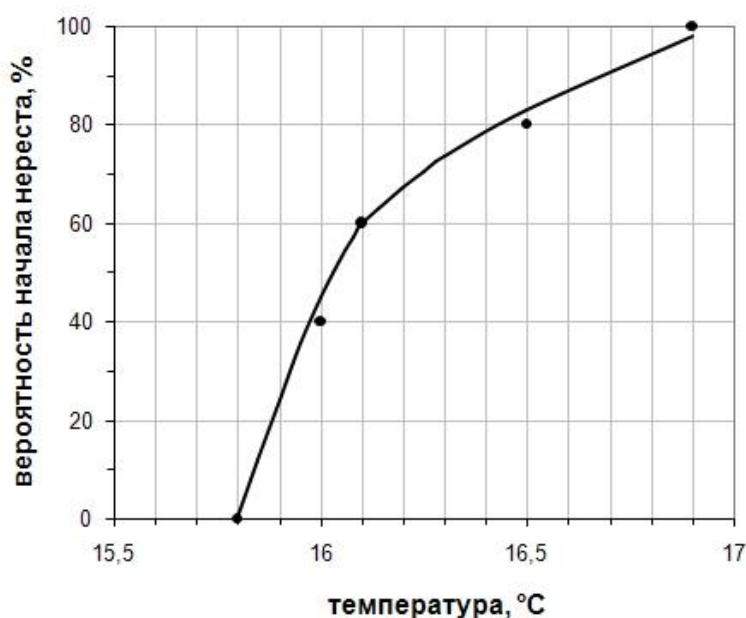


Рис. 5. Зависимость между вероятностью нереста хамсы в мае и температурой воды

Fig. 5. Relation between of anchovy's beginning in May and water temperature

Следует заметить, что признание температуры 16 °С в качестве нижней температурной границы начала массового нереста хамсы кажется не совсем корректным, поскольку в наших расчётах исполь-

зовались среднемесячные значения температуры, календарно привязанные к середине месяца, в то время как массовый нерест начинался только в третьей декаде мая. Дело в том, что именно в мае в Чёрном море происходит наиболее интенсивный прогрев воды и, соответственно, наблюдаются наиболее высокие значения температурных градиентов [2]. Так, в районе мыса Херсонес в 2000–2013 гг. величина среднемесячного градиента в мае составила 5.9° ($21.5\text{--}15.6^\circ\text{C}$), а второго полумесячного — 3.1° ($21.5\text{--}18.4^\circ\text{C}$). С учётом данной поправки в качестве нижней температурной границы начала массового нереста хамсы более целесообразно рассматривать температуру 17.5°C как среднюю для второй половины мая. Кстати, полученный нами вывод полностью соответствует данным Т. В. Дехник, согласно которым массовое икротечение хамсы в Чёрном море начинается при температуре $17\text{--}18^\circ\text{C}$.

Рассмотрена зависимость между более частой повторяемостью раннего (майского) нереста в 2007–2014 гг. (71.4 %) по сравнению с таковой в 2000–2005 гг. (33.3 %) и температурой. Для этой цели использовали среднегодовую температуру поверхности воды как показатель общего теплозапаса моря, а также среднюю температуру поверхности воды в апреле — июне, отражающую интенсивность её весеннего прогрева. Значение среднегодовой температуры в 2000–2005 гг. было 15.2°C , в 2007–2013 гг. — 15.7°C (разница $+0.5^\circ\text{C}$), что указывает на увеличение общего теплозапаса моря в период наших исследований. Ещё более значительная разница температуры между этими двумя периодами зафиксирована в весенний сезон (апрель — июнь) интенсивного прогрева воды: в 2000–2005 гг. средняя температура в апреле — июне составляла 15.2°C , в 2007–2013 гг. — 16.4°C (разница $+1.2^\circ\text{C}$). Полученные результаты не оставляют сомнения в том, что смещение начала репродуктивного периода хамсы в 2007–2013 гг. на более ранние сроки связано с более ранним весенним прогревом воды.

Изучена зависимость между интенсивностью нереста хамсы и температурой. Для этого использованы среднемесячные значения относительной численности икры и соответствующие среднемесячные значения температуры поверхности воды. Установлено, что с повышением температуры, вплоть до её максимальных значений, интенсивность нереста продолжала увеличиваться (табл. 8). При этом темпы её прироста опережали темпы повышения температуры. Так, в температурном диапазоне $15.1\text{--}21.0^\circ\text{C}$ величина прироста составила 1.48 % на один градус повышения температуры, а в диапазоне $21.1\text{--}28.0^\circ\text{C}$ — 2.78 %, то есть увеличилась почти в 2 раза. Для измерения степени тесноты связи между интенсивностью нереста и температурой рассчитан коэффициент корреляции. Его значение составило 0.98, что указывает на наличие тесной связи между этими показателями. На основании выявленной корреляционной связи рассчитано уравнение регрессии (рис. 6):

$$y = 2 \cdot 10^{-6} \cdot x^{5.12}, \quad (1)$$

где y — численность икры, %; x — температура воды, $^\circ\text{C}$.

Таблица 8. Температура воды и доля общей (популяционной) численности икры в 2000–2013 гг.

Table 8. Water temperature and anchovy's spawning intensity in 2000–2013

Температура, $^\circ\text{C}$	Относительная численность икры, %	Количество проб
13.1–15.0	0.0	3
15.1–17.0	2.9	8
17.1–19.0	6.2	3
19.1–21.0	11.8	7
21.1–23.0	16.3	15
23.1–25.0	29.8	15
25.1–28.0	33.0	9

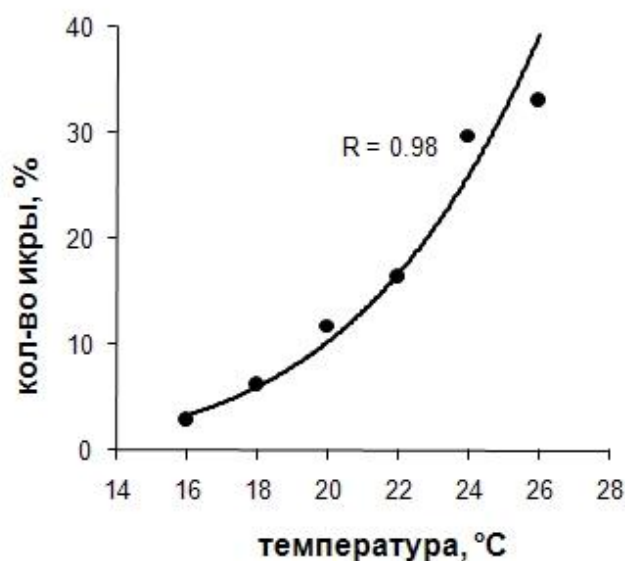


Рис. 6. Зависимость между интенсивностью нереста хамсы и температурой поверхности воды
Fig. 6. Relation between of anchovy's spawning intensity and water surface temperature

Криволинейный характер зависимости между относительной численностью икры и температурой свидетельствует о неоднозначной роли разных участков температурного диапазона в обеспечении воспроизводительной способности популяции, что указывает на температурную избирательность хамсы в нерестовый период. Как следует из табл. 8, в температурном интервале 15.1–19.0 °C вымётывается 9.1 % общего количества икры, в интервале 19.1–23.0 °C — 28.1 %, и почти 2/3 общего количества (62.8 %) икры вымётывается при температуре выше 23.1 °C, что даёт основание рассматривать диапазон температуры выше 23.1 °C как область «максимально благоприятной нерестовой температуры» хамсы.

Тесные положительные связи также обнаружены между эффективностью нереста, выловом и относительной численностью черноморской хамсы с одной стороны и температурой воды с другой. Коэффициенты корреляции между ними, рассчитанные за период 2000–2013 гг. по усреднённым за три года данным, составили 0.86, 0.89 и 0.72 соответственно. Из этого следует, что температурный фактор должен являться одним из основных (наряду с трофическим), определяющих результативность популяционного нереста хамсы.

В заключение, оценивая современное состояние популяции хамсы, следует описать его как благополучное. Об этом свидетельствуют многолетние (2000–2014 гг.) тренды вылова, интенсивности и эффективности нереста. Определяющая роль в формировании благоприятных для хамсы как теплолюбивого вида условий среды обитания принадлежит климатическим изменениям в прибрежной зоне северной части Чёрного моря, а именно наблюдаемому с конца 1990-х общему повышению температуры воздуха и воды в этом регионе [10]. Убедительным доказательством данной зависимости служат тесные положительные корреляционные связи между репродуктивными показателями хамсы и температурой воды. В соответствии с этим следует ожидать, что в условиях продолжающегося общего потепления климата численность популяции хамсы будет оставаться на высоком уровне.

Выводы

1. Календарные сроки начала нереста хамсы в 2000–2014 гг. у юго-западного побережья Крыма (район Севастополя — Балаклавы) варьировали от второй декады мая (ранний нерест) до третьей декады июня (поздний нерест); сроки его окончания — от третьей декады августа до третьей декады сентября. Общая продолжительность репродуктивного периода в разные годы составляла 8–14 недель,

- средняя — 11 недель. В многолетнем плане произошло смещение начала нереста на более ранние календарные сроки.
2. Максимальные (пиковые) среднемесячные значения интенсивности нереста хамсы в 2012–2013 гг. варьировали от 33.6 до 78.7 % (среднее 51.2 %). Пик популяционного нереста наблюдался в июле — августе; его повторяемость в июле составляла 25 %, в августе — 66.7 %. В многолетнем плане установлен сдвиг пика нереста на более ранние сроки: в 2000–2005 гг. повторяемость пика нереста в августе составляла 100 %, в 2007–2013 — только 50 %.
 3. Эффективность нереста в 2000–2014 гг. изменялась от 1.6 до 29.9 экз.·м⁻² (средняя 10.3 экз.·м⁻²). Условно выделены низко-, средне- и высокоурожайные годы с численностью икры менее 10, 10–20 и более 20 экз.·м⁻² соответственно и средней эффективностью нереста 5.1, 14.5 и 25 экз.·м⁻². Эффективность нереста в высокоурожайные годы была в 1.7 и 4.9 раза выше таковой в средне- и низкоурожайные годы. В многолетнем плане установлен положительный тренд эффективности нереста.
 4. В 2000–2011 гг. произошла перестройка внутривидовой структуры хамсы, которая сопровождалась перераспределением численного соотношения в составе нерестовой части популяции представителей азовского и черноморского подвидов в пользу последнего. В 2000–2004 гг. относительная численность черноморской хамсы составляла 33.3 %, в 2005–2011 гг. она увеличилась до 76.7 %. Одновременно произошло более чем трёхкратное увеличение вылова. Коэффициент корреляции между относительной численностью черноморской хамсы и выловом составил 0.92.
 5. Календарные сроки начала репродуктивного периода, а также интенсивность и эффективность нереста тесно связаны с температурой воды. Нижняя температурная граница массового нереста хамсы — 17.5 °С. Область «максимально благоприятной нерестовой температуры» занимает диапазон выше 23 °С. В её пределах реализуется около 2/3 репродуктивного потенциала популяции.

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. 1–99. [Aleksandrov A. I. Anchousy Azovsko-Chernomorskogo basseina, ikh proiskhozhdenie i taksonomicheskie oboznacheniya. *Trudy Kerchenskoi nauchnoi Rybokhozyaistvennoi stantsii*, 1927, vol. 1, no. 2–3, pp. 1–99. (in Russ.).]
2. Виноградов К. А., Розенгурт М. Ш., Толмазин Д. М. *Атлас гидрологических характеристик северо-западной части Черного моря*. Киев: Наукова думка, 1966. 94 с. [Vinogradov K. A., Rozengurt M. Sh., Tolmazin D. M. *Atlas gidrologicheskikh kharakteristik severo-zapadnoi chasti Chernogo morya*. Kiev: Naukova dumka, 1966, 94 p. (in Russ.).]
3. Дехник Т. В. *Ихтиопланктон Чёрного моря*. Киев: Наукова думка, 1973. 235 с. [Dekhnik T. V. *Ikhtioplankton Chernogo morya*. Kiev: Naukova dumka, 1973, 236 p. (in Russ.).]
4. Зуев Г. В. Внутривидовая дифференциация и распространение европейского анчоуса *Engraulis encrasicolus* (L.) (Pisces: Engraulidae) в Чёрном и Азовском морях // *Морской экологический журнал*. 2014. Т. 13, № 3. С. 19–32. [Zuev G. V. Intraspecific differentiation and distribution of the European anchovy *Engraulis encrasicolus* (L.) (Pisces: Engraulidae) in the Black Sea and the Sea of Azov. *Morskoiy ekologicheskij zhurnal*, 2014, vol. 13, no. 3, pp. 19–32. (in Russ.).]
5. Кошелев В. *Экология размножения рыб*. Москва: Наука, 1984. 307 с. [Koshelev V. *Ekologiya razmnzheniya ryb*. Moscow: Nauka, 1984, 307 p. (in Russ.).]
6. Никольский Г. В. *Теория динамики стада рыб*. Москва: Пищ. пром-сть, 1974. 447 с. [Nicol'sky G. V. *Teoriya dinamiki stada ryb*. Moscow: Pishch. prom-st', 1974, 447 p. (in Russ.).]
7. Пузанов И. И., Цееб Я. И. О расах анчоуса, водящихся в Чёрном и Азовском морях // *Труды Крымского научно-исследовательского института*. 1926. Т. 1. С. 86–95. [Puzanov I. I., Tseeb Ya. I.

- О rasakh anchousa, vodyashchikhsya v Chernom i Azovskom moryakh. *Trudy Krymskgo nauchno-issledovatel'skogo instituta*, 1926, vol. 1, pp. 86–95. (in Russ.).
8. Расс Т. С. Ихтиофауна Чёрного моря и некоторые этапы её истории // *Ихтиофауна черноморских бухт в условиях антропогенного воздействия* / отв. ред. Л. С. Овен. Киев: Наукова думка, 1993. С. 6–16. [Rass T. S. Ikhtiofauna Chernogo morya i nekotorye etapy ee istorii. In: *Ikhtiofauna chernomorskikh bukht v usloviyakh antropogennogo vozdeistviya* / отв. red. L. S. Oven. Kiev: Naukova Dumka, 1993, pp. 6–16. (in Russ.).]
 9. Расс Т. С. Ихтиофауна Чёрного моря и её использование // *Труды Института океанологии АН СССР*. 1949. Т. 4. С. 103–123. [Rass T. S. Ikhtiofauna Chernogo morya i ee ispol'zovanie. *Trudy Instituta okeanologii AN SSSR*, 1949, vol. 4, pp. 103–123. (in Russ.).]
 10. 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, № 2. С. 99–116. [Repetin L. N. Prostranstvennaya i vremennaya izmenchivost' temperaturnogo rezhima pribrezhnoi zony Chernogo morya. *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnykh i shel'fovyykh zon i kompleksnoe issledovanie resursov shel'fa : sb. nauch. tr. / NAN Ukrainy, MHI, IGN, OF InBYuM. Sevastopol*, 2012, vol. 1, no. 2, pp. 99–116. (in Russ.).]*
 11. Сказкина Е. П. Различие азовской и черноморской хамсы по отолитам // *Вопросы ихтиологии*. 1965. Т. 5, № 4 (37). С. 600–605. [Skazkina E. P. Razlichie azovskoi i chernomorskoii khamsy po otolitam. *Voprosy ikhtiologii*, 1965, vol. 5, no. 4 (37), pp. 600–605. (in Russ.).]
 12. 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.
 13. Cardinale M., Damalas D. (Eds.) *Scientific, Technical and Economic Committee for Fisheries (STECF) : Black Sea assessments (STECF-15-16)*. Luxemburg: Publications office of the European Union, 2015, 278 p.
 14. Chashchin A., Shlyakhov V., Dubovik V., Negoda S. Stock Assessment of Anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in Northern Black Sea and Sea Azov. In: *Progressive Engineering Practices in Marine Resource Management*. I. Zlateva, V. Raykov, N. Nekolov (Eds.). IGI Global, 2015, ch. 6, pp. 209–243.

**LONG-TERM DYNAMIC OF REPRODUCTIVE PERFORMANCE
OF EUROPEAN ANCHOVY *ENGRAULIS ENCRASICOLUS* LINNAEUS, 1758
AND ITS CONNECTION WITH TEMPERATURE.**

G. V. Zuyev, T. N. Klimova

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

E-mail: tnklim@mail.ru

European anchovy (*Engraulis encrasicolus* Linnaeus, 1758) is one of the most numerous species of fish in the Azov-Black Sea basin. It is the main commercial fishery object, its share being about 80 %. Assessment of the functional state of the anchovy population and its dynamics in conditions of the climatic warming was one of the topical tasks in contemporary research. The paper is devoted to the study of a long-term dynamic of anchovy population: reproductive parameters and its relation with water temperature for the purpose of potential prediction. The results of our own investigations made in 2000–2015 in the area bordering the south-western coast of Crimean peninsula (Sevastopol–Balaklava region) have been considered in the paper. The eggs were collected with Bogorov – Rass net (BR-80/113) from the layer of 0–10 m. Adult specimen were caught with pound seines. 702 ichthyoplankton samples and 941 mature anchovy females (gonad maturation stage V, VI–IV and VI–V) were analyzed. Calendar dates and duration of spawning season, intensity and efficiency of spawning, intraspecific composition of mature anchovy females were researched. Calendar dates of anchovy spawning beginning near the south-western coast of Crimea in 2000–2014 varied from the 2nd decade of May

(early spawning) to the 3rd decade of June (late spawning); finishing dates – from the 3rd decade of August to the 3rd decade of September. Total reproductive period duration was 8–14 weeks, average – 11 weeks. In long-term plan the time shift for earlier calendar dates was determined at the start of the spawning. Maximum peak of spawning intensity in 2012–2013 varied from 33.6 to 78.7 % (average 51.2 %). Peak of population spawning was in July – August, its repeatability in July – 25 and in August 66.7 %. The peak spawning shift to the earlier time was determined in perennial plan: in 2000–2005 years peak spawning periodicity amounts in August to 100 %; in 2007–2013 – only 50 %. Absolute number of eggs (spawning efficiency) change from 1.6 to 29.9 specimen·m⁻² in 2000–2014 years (average 10.3 specimen·m⁻²). Low, average and high yielding years with number of eggs less than 10, 10–20 and more than 20.0 specimen·m⁻² were determined. The average spawning efficiency was: 5.1, 14.5 and 25.0 specimen·m⁻² respectively. Spawning efficiency in high-yielding years exceeded 1.7 and 4.9 times the efficiency of low and average-yielding years. In long-term plan the positive efficiency spawning trend was determined. In 2000–2001 the intraspecific structure reconstruction of anchovy took place, followed by redistribution of numerical relation in composition of spawning part of the Azov and the Black Sea subspecies in favor of the last one. In 2000–2004 relative abundance of Black Sea anchovy amounted 33.3 %, in 2005–2011 years – 76.7 %. Simultaneously a considerable catch growth was registered. Correlation coefficient of the Black Sea anchovy's relative abundance and catch was 0.92. Calendar time of spawning beginning, its intensity and efficiency are closely connected with the water temperature. Lower temperature limit for mass spawning was 17.5 °C. The region of “maximum favorable spawning temperature” lays in the range of 23 °C and warmer. Nearly 2/3 of population reproductive potential is realized within this temperature range.

Keywords: anchovy, spawning intensity, spawning efficiency, intraspecific structure reconstruction, water temperature, population, catch