

1133
5-2a
МОСКОВСКИЙ ОРДЕНА ЛЕНИНА И ОРДЕНА ТРУДОВОГО
КРАСНОГО ЗНАМЕНИ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМ. М. В. ЛОМОНОСОВА

Биолого-почвенный факультет

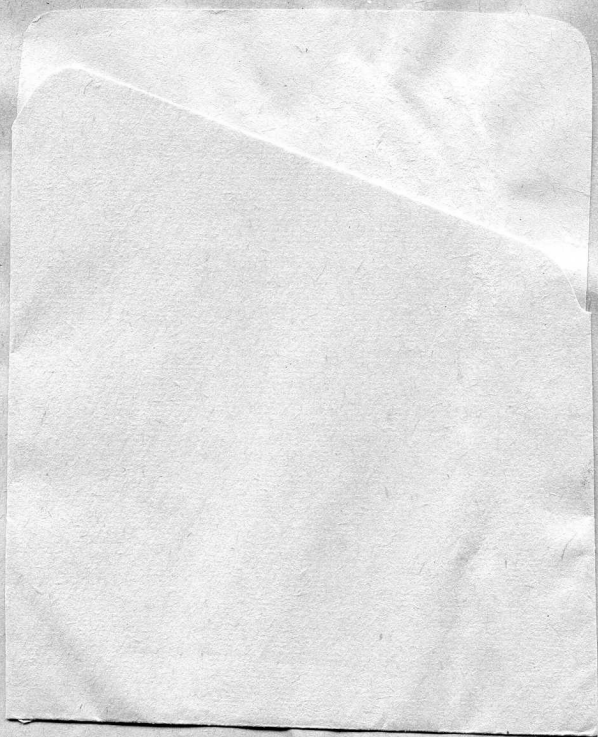
На правах рукописи

Ю. П. АЛТУХОВ

**ЦИТОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ,
СЕРОЛОГИЧЕСКИЙ И МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ
АНАЛИЗ ВНУТРИВИДОВОЙ
ДИФФЕРЕНЦИРОВКИ СТАВРИДЫ
ЧЕРНОГО МОРЯ**

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва — 1964



597.587.1 (262.5):575.3/7

МОСКОВСКИЙ ОРДЕНА ЛЕНИНА И ОРДЕНА ТРУДОВОГО
КРАСНОГО ЗНАМЕНИ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
им. М. В. ЛОМОНОСОВА

Биолого-почвенный факультет

(043)

На правах рукописи

Ю. П. АЛТУХОВ

A-52

ЦИТОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ,
СЕРОЛОГИЧЕСКИЙ И МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ
АНАЛИЗ ВНУТРИВИДОВОЙ
ДИФФЕРЕНЦИРОВКИ СТАВРИДЫ
ЧЕРНОГО МОРЯ

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

М шв .1133 жет

Работа выполнена на Карадагской биологической станции АН УССР, в Азово-Черноморском научно-исследовательском институте морского рыбного хозяйства и океанографии и на кафедре дарвинизма Московского Государственного Университета.

Научный руководитель — доктор биологических наук, профессор Н. В. Лебедев.

Защита состоится на заседании Ученого Совета биолого-почвенного факультета МГУ
(Москва, Ленинские горы) *6 мая* 1964

Автореферат разослан *31 марта* 1964

Анализ внутри- и межвидовой дифференцировки у рыб интересен, главным образом, с двух точек зрения. С одной стороны, эти исследования развивают и дополняют наши представления о сущности микроэволюционных процессов, а с другой — имеют определенное практическое значение.

Последнее заключение вытекает из того факта, что многие экономически ценные виды рыб относятся к политипическим, представляя собой подчас сложную мозаику группировок различной степени обособленности — от географических рас до элементарных популяций.

Без детального анализа внутренней структуры таких видов практически невозможен объективный учет их численности, а, следовательно, осложнены прогнозирование возможных величин вылова и организация рационального промысла.

Иллюстрацией сказанному могут служить хотя бы те затруднения, с которыми постоянно приходится сталкиваться при распознавании по морфологическим признакам локальных стад дальневосточных лососей, сельдей Белого и Каспийского морей, окуней Северо-Западной Атлантики. Аналогичные проблемы возникают и при освоении промыслом скумбрии, сардин и тунцов — новых объектов рыболовства в водах Атлантического и Индийского океанов.

Поэтому неудивительно, что в последнее десятилетие все более широкое развитие получает физиолого-биохимическое направление, ставящее себе задачей изучение структуры политипических видов у рыб не столько по морфологическим, часто носящим лишь диагностический характер особенностям организма, сколько по более глубоким, субстанциональным признакам, связанным с клеточным или молекулярным уровнем организации живого (Талиев, 1941, 1946; Кашинг, 1952; Риджуэй, 1957; Синдерманн и Майрс, 1959; Судзуки, Морио и Мимото, 1959; Балахнин, 1961; Кейванфар, 1962 и мн. др.).

Настоящее исследование примыкает к этому циклу работ и посвящено анализу спорного вопроса о характере дифференцировки «крупной» и «мелкой» форм черноморской ставриды, которые в силу своего внешнего морфологического

сходства рассматриваются рядом авторов в качестве локальных стад, принадлежащих к одному и тому же подвиду — *Trachurus mediterraneus* Stdr. *ponticus* Aleev (Алеев, 1956, 1957, 1959; Шавердов, 1961, 1963).

В. Ньюманн (1956) вообще не дифференцирует обе формы и считает «мелкую» ставриду младшей возрастной группой «крупной».

Однако В. Н. Тихонов (1959), основываясь на существенных биологических отличиях этих рыб, высказал соображение о возможности выделения «крупной» ставриды в систематическую категорию более высокого порядка, чем стадо. Т. Е. Сафьянова и Н. И. Ревина (1960) поддерживают мнение В. Н. Тихонова и предполагают, что различия в темпе роста и особенности биологии «крупной» и «мелкой» ставрид определяются принадлежностью их не к одному, а к различным подвидам.

Представлялось поэтому интересным подойти к решению данного вопроса с позиций цитофизиологии и серологии, применив методику, основанную на определении теплоустойчивости изолированной мышечной ткани (Ушаков и Гастева, 1953) и методику реакции преципитации. Полученные в ходе работы цитофизиологические данные позволили также провести морфологический анализ «крупной» и «мелкой» ставриды Черного моря.

К моменту начала наших работ по ставриде, серологическому и цитофизиологическому изучению было подвергнуто сравнительно небольшое число видов и разновидностей рыб. В связи с этим органической частью настоящего исследования явился анализ дифференцировки ряда других азово-черноморских рыб с четко очерченными систематическими границами. Исследовалось также влияние на уровень теплоустойчивости изолированной мышечной ткани у рыб половой, возрастной и сезонной изменчивости.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКИ

В цитофизиологических опытах изучена теплоустойчивость изолированной мышечной ткани ставриды трех локальных стад (северного, восточного и южного), пяти видов азовских бычков [*Gobius melanostomus* (Pallas), *G. ratan* (Nordmann), *G. fluviatilis* (Pallas), *G. syrman* (Nordmann), *Mesogobius batrachocephalus* (Pallas)], двух видов атерин (*Atherina mochon* Eichw., *A. hepsetus* (L.) и азовского и черноморского

подвидов европейского анчоуса (*Engraulis encrasicolus* Linné). Всего за период работы поставлено 2426 опытов.

Серологическое исследование выполнено на «крупной» и «мелкой» формах черноморской ставриды, самостоятельном виде ставрид из вод Юго-Западной Африки (*Trachurus trachurus* L), пеламиде (*Sarda sarda* Bloch), а также на пяти видах бычков из Азовского моря. Поставлены опыты с 6-ю иммунными сыворотками. Морфологическому изучению¹ подвергнуто около 600 экз. ставриды.

Методика определения теплоустойчивости изолированной мышечной ткани. Устойчивость ткани к действию нагрева определяли при нескольких температурах, поддерживавшихся с точностью $\pm 0,1-0,2^{\circ}\text{C}$. Мерой теплоустойчивости служило время сохранения изолированной тканью возбудимости от момента помещения ее в нагретый физиологический раствор до полного исчезновения сокращения самых устойчивых к действию нагрева волокон при раздражении их индукционным током максимальной силы.

Для каждой температуры ставили несколько опытов, как правило, от 5 до 30. При анализе распределения признака теплоустойчивости мышц в популяциях ставриды исследованию было подвергнуто значительно большее число рыб (867 экз.), но при одной температуре 36° .

Величины среднего времени сохранения тканью возбудимости наносили на полулогарифмический график, по оси абсцисс которого откладывалась температура, а по оси ординат — логарифм времени (Ушаков и Гастева, 1953). Цифровой материал статистически обрабатывался.

Методика реакции кольцепреципитации. В качестве антигенов использовали поливалентные и индивидуальные водно-солевые экстракты из спинной мускулатуры рыб. Экстракты консервировали мертиолатом (1 : 10000). Содержание белка в антигенах определяли по Робертсу-Стольникову и микрометодом Кьельдаля.

¹ В настоящем разделе дается краткое описание применявшихся цитофизиологической и серологической методик. Особенности морфологического изучения «крупной» и «мелкой» форм черноморской ставриды, в целях удобства изложения, будут рассмотрены несколько позднее, в соответствующей части работы.

Продуцентами антисывороток служили кролики-самцы породы шиншилла. Иммунизация осуществлялась со стимулятором по Фрейнду (1947), что позволило получить преципитирующие сыворотки высоких титров и значительной специфичности.

Реакцию кольцепреципитации ставили по обычной схеме Уленгута. В узкие, диаметром 6—7 мм, пробирки наливали по 0,2 мл преципитирующей сыворотки, на которую наслаивали по 0,9 мл мышечного экстракта в различных разведениях. Реакция проходила в течение часа при комнатной температуре. Кольца, появившиеся по прошествии этого срока, в расчет не принимались. В каждой серии ставили два контрольных опыта: нормальная кроличья сыворотка + антиген и антисыворотка + физиологический раствор.

Учитывали как титр реакции, так и время появления кольца по всему ряду антигенных разведений. Результаты опытов изображали графически: по оси абсцисс — разведения антигенов, а по оси ординат — время появления кольца преципитации.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Прежде чем приступить к изучению дифференцировки черноморской ставриды, представлялось важным выполнить опыты по выяснению возможной связи уровня теплоустойчивости изолированной мышечной ткани у рыб с их полом, возрастом и сезоном года. Рассмотрим полученные данные.

Влияние половой, возрастной и сезонной изменчивости на уровень теплоустойчивости изолированной мышечной ткани некоторых рыб. Опыты, поставленные на старших возрастных группах (двухлетки и четырех-, пятилетки) «мелкой» ставриды северного локального стада в сентябре — ноябре показали совпадение теплоустойчивости их изолированных мышц. Аналогичная закономерность выявилась и при исследовании «мелкой» ставриды в кавказских водах моря в августе (табл. 1).

Отметим далее, что вывод об отсутствии возрастных изменений уровня теплоустойчивости изолированной мышечной ткани распространяется также на рыб разного пола с гонадами, находящимися на ранних стадиях развития. Это установлено как для ставриды, так и для *Atherina hepsetus*. Например, в опытах с атериной при экспериментальной температуре 36° время переживания мускулатуры хвостового плав-

Таблица 1

Время сохранения возбудимости (в мин.) изолированных мышц различных возрастных групп «мелкой» ставриды восточного локального стада

Объект	Температура (°C)					
	34			36		
	п	M ± m	α	п	M ± m	α
Годовики	10	17,3 ± 1,2	0,42	29	6,9 ± 0,1	0,42
Двух-трех-годовики	17	18,8 ± 1,2		9	7,3 ± 0,3	
Четырех-пяти-годовики	32	18,8 ± 0,4	0,00	11	7,3 ± 0,3	0,00

Примечание: здесь и в последующих таблицах: п — число опытов; M ± m — среднее арифметическое и его квадратичная ошибка; α — вероятность достоверности разности.

ника самцов равно $12,5 \pm 0,8$ мин. а самок $11,3 \pm 0,6$ мин. Однако теплоустойчивость подъязычных мышц самцов и самок *Atherina moschon* статистически достоверно ($\alpha=0,98$) отличается в период икротетания: при температуре опыта 36° мышцы самцов переживают в среднем $5,4 \pm 0,2$ мин, тогда как для самок это время составляет $7,0 \pm 0,7$ мин.

Вместе с тем, обнаруженные различия достигают лишь $0,4-0,5^\circ\text{C}$ по температурной шкале и фактически не могут оказать существенного влияния на уровень клеточной теплоустойчивости, характерный в этот период для вида в целом.

Следовательно, рассмотренный материал в соответствии с рядом литературных данных (Арронет, 1959; Схолль, 1960) позволяет считать, что половая и возрастная изменчивость не оказывает существенного влияния на уровень теплоустойчивости изолированной мышечной ткани изученных рыб. Однако, как это будет показано ниже на примере «мелкой» формы ставриды, уровень теплоустойчивости испытывает значительные колебания в различные сезоны года.

Схема исследования сводилась к ежемесячному определению при температуре 34°C теплоустойчивости мускулатуры жаберного аппарата рыб близких размеров (12—16 см). Ре-

зультаты опытов (табл. 2) показывают, что теплоустойчивость изолированных мышц «мелкой» ставриды неодинакова в разные месяцы. Так, с ноября до апреля наблюдается стабильный уровень теплоустойчивости. Время переживания мышц в этот период фактически одно и то же: его колебания (от 13,4 до 15 мин.) находятся в пределах ошибки метода. С середины апреля до конца мая (начало сезона размножения) наблюдается подъем теплоустойчивости. К середине июня — началу июля (разгар нереста) время переживания

Таблица 2

Сезонные изменения теплоустойчивости мышц ставриды

Дата опытов	Район вылова рыбы	Число опытов	Время переживания мышц при 34°C (в мин.)	Вероятность достоверности разности (α)
23/IX-60	Карадаг	8	16,1±1,5	
25/X-60	»	8	16,7±1,0	
29/XI-60	»	3	14,3±4,0	
14/XII-60	»	8	14,2±0,9	
19/IV-61	Багуми	17	13,4±0,8	
17—20/V-61	Карадаг	5	16,6±0,5	0,999
14/VI-61	»	9	11,6±1,3	0,99
7/VII-61	»	20	14,5±0,6	0,999
13/VII-61	»	12	18,0±1,0	
20/VII-61	Азовское море	10	13,8±1,2	
6/VIII-61	Хоста	15	17,7±0,8	
15/VIII-61	Багуми	10	17,8±1,1	
22/IX-61	Карадаг	10	18,0±0,7	
14/X-61	»	30	16,5±0,4	0,99
21/XI-61	»	12	15,0±0,8	
9/II-62	Ольгинка	11	14,3±0,8	
25/IV-62	Гурзуф	12	14,3±0,5	
22/V-62	Керченский пролив	15	18,5±0,6	0,999
16/VI-62	Алушта	30	13,1±0,2	0,999
26/VI-62	Гагада	11	13,0±0,4	
3/VII-62	Ольгинка	16	12,5±0,5	0,99
9/VII-62	»	8	15,2±1,3	
17/VII-62	»	6	17,1±1,4	
4/VIII-62	Гагада	5	20,2±1,1	
28/VIII-62	Геленджик	8	17,1±0,7	

мышц падает, а в июле — августе снова повышается. В июле, августе и сентябре уровень теплоустойчивости самый высокий за весь год. Эти изменения, обнаруженные как в 1961 году, так и в повторных опытах 1962 г. статистически достоверны.

Рассмотренный материал находится в хорошем соответствии с результатами недавних работ, в которых практически аналогичная картина сезонных колебаний теплоустойчивости установлена и для других групп холоднокровных животных (Шляхтер, 1961; Пашкова, 1962; Дрегольская, 1962; Ушаков, 1963). Механизм этих сдвигов определяется гормональными перестройками (Шляхтер, 1961; Пашкова, 1962, 1963).

Таким образом, выполненная работа показывает неодинаковый характер половой, возрастной и сезонной изменчивости уровня теплоустойчивости изолированной мышечной ткани у изученных рыб. Наряду с независимостью теплоустойчивости от возраста и незначительным влиянием пола, наблюдаются существенные изменения данного признака в разные сезоны года.

Цитофизиологический анализ внутривидовой дифференцировки ставриды Черного моря. Изложенный в предыдущем разделе экспериментальный материал подчеркивал необходимость проведения опытов по сравнению теплоустойчивости мышц «крупной» и «мелкой» форм ставриды в один и тот же сезон, на рыбах сходного функционального состояния. Такое исследование было выполнено в апреле — начале мая 1961 г. и повторно в августе того же года на экспедиционных судах.

Результаты опытов, представленные в таблице 3, показывают, что в апреле — начале мая изолированные мышцы «мелкой» ставриды, пойманной в кавказских и крымских водах моря, обнаруживают одинаковую теплоустойчивость, а мускулатура «крупной» формы характеризуется значительно более высокой устойчивостью к действию нагрева. Тот же результат был получен и в августовских опытах, также выполненных на рыбах старших возрастных групп.

Необходимо однако подчеркнуть, что длина исследованных экземпляров «крупной» ставриды достигала 40 см и более, что примерно в 2 раза превышает предельный размер «мелкой» формы. Поэтому принципиальное значение имеет факт обнаружения в кавказских и в крымских водах моря среди скоплений «мелкой» ставриды таких рыб, которые резко выделяются по величине теплоустойчивости их мышечной ткани.

Таблица 3

Время сохранения возбудимости (в мин.) мускулатуры жаберного аппарата ставриды Черного моря

Объект	Температура (°C)											
	30			32			3			36		
	n	M±m	α	n	M±m	α	n	M±m	α	n	M±m	α
«Мелкая» ставрида северного локального стада	21	51,4±1,5	0,01	18	27,6±0,9	0,50	15	13,4±0,5	0,10	20	6,0±0,1	0,25
«Мелкая» ставрида восточного локального стада	17	51,0±1,9	0,999	15	26,6±1,1	0,999	16	13,3±0,5	0,999	15	6,1±0,2	0,999
«Крупная» ставрида	10	87,2±4,5		10	46,5±1,9		10	26,2±1,7		10	11,6±0,4	

Детальный анализ ставриды длиной до 20 см показал, что частота встречаемости более теплоустойчивых рыб не может быть объяснена возможными методическими погрешностями или амплитудой индивидуальной изменчивости. Действительно, если изобразить графически кривые распределения логарифмов времени переживания при температуре 36° мышц 298 представителей исследовавшихся популяций ставриды (по оси абсцисс — теплоустойчивость; по оси ординат — частота признака), то можно увидеть, как образуются два самостоятельных слабо трансgressирующих вариационных ряда со средними в 5,1 и 10,5 мин. (рис. 1). Среднеариф-

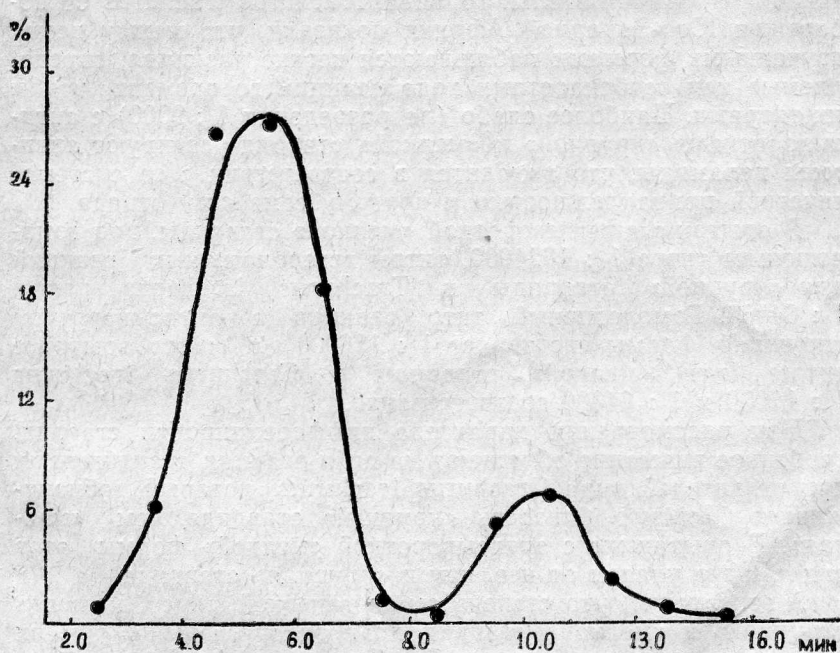


Рис. 1.

метическое второго ряда практически совпадает с уровнем теплоустойчивости, характерным в этом сезоне года (февраль — март) для «крупной» ставриды, а среднеарифметическое первого ряда — для «мелкой» формы.

Таким образом, рассмотренный материал, с одной стороны, свидетельствует об обитании младших возрастных групп

«крупной» ставриды в смешанных стадах с «мелкой», а с другой — указывает на четкую дифференцировку обеих форм по изученному признаку.

Найденное различие коррелировано с отношением исследованных рыб к температуре среды: повышенный уровень тканевой теплоустойчивости характерен как для старших, так и для младших возрастных групп более теплолюбивой (Алеев, 1957; Тихонов, 1959; Сафьянова и Ревина, 1960 и др.) «крупной» ставриды.

Серологический анализ внутривидовой дифференцировки ставриды Черного моря. Результаты серологического исследования «крупной» и «мелкой»¹ форм ставриды, а также пелагиды и самостоятельного вида *Trachurus trachurus* от побережья Юго-Западной Африки показали, что между всеми изученными формами наблюдаются четкие различия, определяемые как особенностями хода реакций во времени, так и их титрами. Наиболее слабо (до разведения 1 : 2000) с антисыворотками «крупной» и «мелкой» ставриды реагируют антигены пелагиды, что находится в соответствии с ее систематической принадлежностью к другому семейству отряда.

В опытах с антисывороткой «мелкой» ставриды, при гомологичном титре 1 : 1024000, титры гетерологичных реакций для «крупной» ставриды и *Trachurus trachurus* равны 1 : 64000. Гомологичный титр реакции с антисывороткой «крупной» формы составляет 1 : 128000, а гетерологичные титры для «мелкой» ставриды и *Trachurus trachurus* 1 : 16000 и 1 : 64000 соответственно.

При рассмотрении характера дифференцировки ставриды, особенное внимание обращают на себя реакции с антигенами представителей вида *Trachurus trachurus*, который обнаруживает большую близость «крупной» ставриде, чем «мелкая». В опытах же с антисывороткой «мелкой» формы этот вид так же удален от нее, как и «крупная» ставрида.

А это значит, что степень серологической обособленности «крупной» и «мелкой» ставриды друг от друга выше, чем их отличие по данному признаку от *Trachurus trachurus*, вилочная самостоятельность которого не вызывает сомнений (Нюманн, 1956; Алеев, 1956, 1957; Блан и Бошо, 1961).

Принципиально та же закономерность установлена и в аналогичных опытах В. С. Апекина, который исследовал ха-

¹ Принадлежность ставриды к «мелкой» форме определялась по признаку теплоустойчивости изолированной мышечной ткани.

рактер родственных взаимоотношений «крупной» и «мелкой» ставриды не только с *Trachurus trachurus*, но и еще с одним атлантическим видом ставриды — *T. trecae* Cadenat. (Алтухов и Алекин, 1963).

Морфологический анализ внутривидовой дифференцировки ставриды Черного моря. Установленный факт обитания младших возрастных групп «крупной» ставриды в смешанных стадах с «мелкой» формой наводил на мысль, что исследователи, изучавшие морфологию «крупной» и «мелкой» ставриды, при анализе последней имели дело со смешанным материалом, что, естественно, не позволяло обнаружить между ними различий. Поэтому мы провели анализ морфологических особенностей обеих форм на «чистом» материале, полученном в цитофизиологических опытах. Исследовали отолиты, измеряя их длину (l), ширину (d) и вычисляя отношение l/d .

Этот признак был выбран потому, что ни Ю. Г. Алеевым, ни В. Ньюманом отолиты ставриды не изучались. Между тем, известен ряд случаев, когда по отолитам удалось найти четкие различия между систематически близкими формами рыб, весьма сходными по внешним признакам (Морович, 1953; Траут, 1961; Котхауз, 1961; Халтурин, 1963; Сказкина, 1963 и др.).

Отолиты ставриды при помощи окуляр-микрометра измеряли под микроскопом. Величины отношений l к d вычисляли с точностью до 0,01. Полученные данные статистически обрабатывали.

Исследование показало, что отолиты ставриды, обитающих в смешанном стаде, существенно различаются даже при внешнем беглом осмотре. У «крупной» формы они длиннее и уже, чем у «мелкой». Часто отношение l/d отолитов «крупной» ставриды оказывается больше 2, а «мелкой» — меньше 2. Стабильность этого различия, однако, не абсолютна, и при исследовании большого количества отолитов наблюдаются заходящие варианты, так как величина признака для «мелкой» ставриды колеблется от 1,48 до 2,11, а для «крупной» — от 1,83 до 2,41. Однако несмотря на значительную трансгрессию и определенную положительную корреляцию l/d с длиной рыбы, соответствующие вариационные ряды имеют несовпадающие пределы, разные моды и сильно различаются по средним ($td=18,3$).

Такая же высокая стабильность изучавшегося признака обнаружена и при анализе как «мелкой» ставриды из различных районов моря (колебания от $1,83 \pm 0,01$ до $1,85 \pm 0,02$),

так и обеих форм в разные сезоны года (колебания от $1,80 \pm 0,01$ до $1,85 \pm 0,01$ для «мелкой» ставриды и от $2,03 \pm 0,02$ до $2,05 \pm 0,02$ для «крупной»).

Таким образом, изложенный фактический материал не подтверждает вывода Ю. Г. Алеева (1956, 1957, 1959), В. Ньюманна (1956) и Р. С. Шавердова (1963) об отсутствии морфологических различий между «крупной» и «мелкой» ставридами Черного моря и в полном соответствии с приводившимися ранее цитофизиологическими и серологическими данными вновь свидетельствует о достаточно четкой, на сей раз уже морфологической разнородности этих двух форм.

Анализ распределения младших возрастных групп «крупной» ставриды в северном и восточном районах Черного моря. Открывшаяся возможность распознавания младших возрастных групп «крупной» формы по признаку теплоустойчивости позволила провести анализ их распределения в северном и восточном участках моря, являющихся, как известно, районами наиболее интенсивного промысла ставриды. Работа выполнялась в течение 1961—1963 гг. Поставлено 1586 опытов.

Особенности распределения младших возрастных групп «крупной» ставриды видны из таблицы, которая содержит данные анализа траловых уловов в августе 1961 года у кавказского и крымского побережий и результаты исследования (в разные месяцы) ставриды из различных орудий лова в районе Карадага. (табл. 4).

Естественно, приведенный материал еще не дает полного представления о количественном распределении младших возрастных групп «крупной» ставриды и носит качественный характер, констатируя места ее обитания и характеризуя отчасти возрастную состав облавливаемых популяций.

Однако уже и эти данные позволяют заключить, что «крупная» ставрида в количественном отношении заметно убывает от южных районов кавказского побережья к северным. В еще меньших количествах она встречается у берегов Крыма. В районе Карадага, например, из 304 исследованных рыб «крупной» ставриды было только 26 экземпляров.

Результаты анализа траловых уловов, часть которых сведена в табл. 4, показывают, что «мелкая» ставрида и младшие возрастные группы «крупной» встречаются в одних и тех же районах и облавливаются тралом одновременно. Ни в одном из 30-ти траловых уловов, анализировавшихся в разное время года на протяжении трех лет, «крупная» ставрида

младших возрастов не встречалась без примеси «мелкой», когда как последняя в ряде случаев облавливается в «чистом виде» (Лазаревское, ~~Д.И.М.К.~~, Феодосия — табл. 4). Эти данные, косвенно подтверждающие ранее сделанный вывод об обитании обеих форм в смешанных стадах, заставляют предполагать, что при проведении промышленного лова «мелкой» ставриды может происходить одновременное изъятие младших возрастных групп «крупной».

В соответствии с таким предположением «крупную» ставриду длиной от 10 до 18,8 см. удается обнаружить во всех без исключения промысловых уловах на электросвет, что иллюстрируется данными таблицы 5, содержащей результаты анализа ставриды, взятой для опытов из уловов конусных сетей зимой 1962 года у берегов Кавказа и Крыма.

Таблица 4

Распределение младших возрастных групп «крупной» ставриды в северном и восточном районах Черного моря

Район лова	Дата опытов	Из общего числа рыб (в экз.), подвергнутых цитологическому анализу		Размерная характеристика «крупной» стаиры (в см) от — до
		«мелкой» ставриды	«крупной» ставриды	
Батуми	22—23/VIII-61	18	17	13,0—19,0
Поти	16/VIII-61	18	6	12,3—19,7
Гагиди	22/VIII-61	14	10	5,4—13,6
Очамчире	13/VIII-61	7	13	12,2—19,0
Сочи — Хоста	6—7/VIII-61	37	14	14,2—22,3
Лазаревское	26/VIII-61	16	—	—
Д.И.М.К.	29/VIII-61	20	—	—
Феодосия	3С/VIII-61	20	—	—
Карадаг	V—XII, 61, 62	278	23	12,2—20,5
Судак	1/IX-61	7	1	17,1

Вылов младших возрастных групп «крупной» ставриды особенно велик в водах Среднего и Южного Кавказа, достигая в некоторых случаях 30—45% от уловов отдельных судов.

Всего из промысловых уловов в кавказском районе моря зимой 1962 г. было исследовано 225 особей ставриды (дли-

**Результаты цитофизиологического анализа промысловых уловов
мелкой ставриды**

Районы промыс- ла	Дата опытов	№ судна и улов за ночь в ц.	Коли- чест- во су- дов, рабо- тав- ших в этом же райо- не	Из общего числа рыб (в экз.), под- вергнутых цито- физиологическо- му анализу			Размерная характерис- тика „круп- ной“ став- риды в см (от — до)	
				„мелкой“ ставриды	„круп- ной“ ставриды	% „крупной“ ставриды в опытах		
Туапсе	9—10/II	№ 1;	25,0	12	23	7	23,3	10,4—12,0
Сочи	10—12/II	№ 2;	30,0	4	22	18	45,0	11,7—21,5
Гудауты	—	—	—	—	—	—	—	—
Новый Афон	21/II	№ 3;	—	3	27	3	10,0	10,4—12,0
Сочи	24—25/II	№ 4;	20,0	1	24	12	33,3	11,9—17,8
Туапсе	22/II	№ 5;	13,0	24	20	10	33,3	12,5—15,9
Ялта	27—28/II	№ 6;	10,0	29	23	7	23,3	13,8—18,8
Ялта	1—2/III	№ 7;	20,0	29	26	3	10,3	13,5—17,6

ной до 20 см), из которых «крупной» формы оказалось 60 экземпляров.

Если теперь, исходя из данного объема выборки попытаться определить частоту встречаемости P_r (Плохинский, 1961) «крупной» формы в природных скоплениях так называемой «мелкой» ставриды, то мы получим значительную величину порядка 20—34%.

Примерно такой же величины прилов «крупной» ставриды достигал и зимой 1963 года.

Таким образом, рассмотренные данные показывают, что при проведении промыслового лова мелкой ставриды на электросвет происходит одновременный вылов младших возрастных групп «крупной» формы. Поскольку «крупная» ставрида является одним из наиболее важных объектов черноморского промысла, а уловы ее продолжают резко сокращаться, дополнительное изучение и обсуждение вопроса о прилове младших возрастных групп этой рыбы представляется крайне необходимым.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ внутривидовой дифференцировки черноморской ставриды, выполненный с применением различных методов исследования привел к однозначному результату, выявив существование четких физиологического, серологического и, наконец, морфологического различий между ее «крупной» и «мелкой» формами.

Кроме того, в настоящее время между ними обнаружена дифференцировка еще по ряду признаков: оказались различными теплоустойчивость препаратов актомиозина (Глушанкова, 1963), электрофоретические характеристики сывороточных белков (Головко, 1963), антигенные свойства эритроцитов (Лиманский, 1964). «Крупная» и «мелкая» ставриды отличаются также и по составу паразитофауны (Ксвалева, 1963).

Сопоставление этих фактов как с собственными результатами исследования ряда азово-черноморских рыб с ясно очерченными границами, так и с аналогичными литературными данными (Ушаков и сотр., 1955—1964) свидетельствует о четкой таксономической обособленности «крупной» и «мелкой» ставрид и, по нашему мнению, позволяет рассматривать их как подвиды или даже как виды — двойники. Однако окончательная формулировка последнего вывода будет возможна лишь после анализа других видов ставрид и выяснения вопроса о генетической изоляции обеих черноморских форм, что выходит за рамки данной работы.

Тем не менее, несмотря на необходимость дальнейших исследований, только что рассмотренный экспериментальный материал уже сейчас определенно свидетельствует о генетической неоднородности скоплений черноморской ставриды и, следовательно, открывает реальные пути к дифференцированному учету численности ее «крупной» и «мелкой» форм. А это, в свою очередь, может способствовать более точному прогнозированию величин возможного вылова тех их возрастных групп, которые обитают в смешанных стадах.

* * *

Работа состоит из введения, литературного обзора, пяти глав собственных исследований, обсуждения и выводов, всего 118 стр. машинописи. Список литературы помещен на 33 страницах и включает 342 названия, из которых 204 названия работ отечественных авторов и 138 — иностранных. Текст иллюстрирован 26 таблицами и 24 рисунками.

Основные положения диссертации доложены на отчетных конференциях Института биологии южных морей АН УССР, Всесоюзного и Азово-Черноморского научно-исследовательских институтов морского рыбного хозяйства и океанографии, на кафедре дарвинизма Московского Университета и на Международном симпозиуме по цитоэкологии (Ленинград, 1963).

Список работ, опубликованных по материалам диссертации

1. Алтухов Ю. П., 1961. О влиянии пола и возраста некоторых рыб на теплоустойчивость и степень серологической близости их мышечных белков. Цитология, **3**, 5: 598—601.
2. Алтухов Ю. П., 1962. Исследование теплоустойчивости изолированных мышц «крупной» и «мелкой» ставриды Черного моря. Цитология, **4**, 1: 72—73.
3. Алтухов Ю. П., 1962а. Исследование теплоустойчивости изолированных мышц и серологический анализ «крупной» и «мелкой» ставриды Черного моря. Тр. Карадагск. биол. ст., **18**: 3—16.
4. Алтухов Ю. П., 1963. Сезонные изменения теплоустойчивости изолированной мышечной ткани черноморской ставриды, Цитология, **5**, 2: 241—243.
5. Алтухов Ю. П., 1963а. Цитофизиологический анализ распределения молодежи «крупной» ставриды в северном и восточном районах Черного моря. Зоол. ж., **42**, 4: 589—595.
6. Алтухов Ю. П., 1963б. Цитофизиологический и серологический анализ межвидовой дифференциации бычков Азовского моря. В кн.: Роль клеточных реакций в приспособлении многоклеточных организмов к температуре среды (Тез. докл. Междунар. симпоз. по цитоэкол.) М.-Л.: 6—7 (То же на английском языке).
7. Алтухов Ю. П., 1963в. Цитофизиологический анализ «крупной» и «мелкой» ставриды Черного моря в смешанных популяциях. Тез. докл. Совещ. молодых ученых системы ВНИРО, М.: 45—46.
8. Алтухов Ю. П. и Апекин В. С., 1963. Серологический анализ родственных взаимоотношений «крупной» и «мелкой» ставриды Черного моря. Вопр. ихтиол., **3**, 1: 39—50.

9. Алтухов Ю. П., Апекин В. С. и Лиманский В. В., 1964. Основные принципы серологического исследования внутри- и межвидовой дифференцировки у рыб. В сб.: Вопр. физиол. рыб Черн. и Азовск. морей, М: 53—71.

10. Алтухов Ю. П. и Михалев Ю. А., 1964. Различие в размерных соотношениях отолитов «крупной» и «мелкой» черноморских ставрид, определенных по признаку клеточной теплоустойчивости. Там же: 23—29.

11. Дрегольская И. Н. и Алтухов Ю. П., 1960. Исследование теплоустойчивости мерцательного эпителия и серологический анализ двух разновидностей *Mytilaster lineatus*. Цитология, 2, 4: 485—488.

12. Шульман Г. Е. и Алтухов Ю. П., 1964. Итоги и перспективы исследований по физиологии рыб в Азово-Черноморском научно-исследовательском институте морского рыбного хозяйства и океанографии. В сб.: Вопр. физиол. рыб Черн. и Азовск. морей, М: 6—21.

Авторы Ю. П. Анжиян, В. С. и Павловская В. В. 1964
Краткое описание сортовой системы селекционной системы
крупноформенной дифференциации у пшеницы. В сб. Пробл. селекц.
и генетики в Азерб. М. 1964. С. 11-12.

Авторы Ю. П. Анжиян, В. С. и Павловская В. В. 1964
Краткое описание сортовой системы селекционной системы
крупноформенной дифференциации у пшеницы. В сб. Пробл. селекц.
и генетики в Азерб. М. 1964. С. 11-12.

Авторы Ю. П. Анжиян, В. С. и Павловская В. В. 1964
Краткое описание сортовой системы селекционной системы
крупноформенной дифференциации у пшеницы. В сб. Пробл. селекц.
и генетики в Азерб. М. 1964. С. 11-12.

Авторы Ю. П. Анжиян, В. С. и Павловская В. В. 1964
Краткое описание сортовой системы селекционной системы
крупноформенной дифференциации у пшеницы. В сб. Пробл. селекц.
и генетики в Азерб. М. 1964. С. 11-12.



