БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2024, № 1, с. 205–216

АКТУАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ ПЛАНКТОНОЛОГИИ

УДК 597.08.591.3.574.52

ИХТИОПЛАНКТОН СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ЧЕРНОГО МОРЯ В УСЛОВИЯХ ПРОЛОНГИРОВАНИЯ ЛЕТНЕГО ГИДРОЛОГИЧЕСКОГО СЕЗОНА 2020 Г.

© 2024 г. Т. Н. Климова[a], А. А. Субботин[a], И. В. Вдодович[a, *], Ю. А. Загородняя[a], Д. А. Забродин[a]

[a]*Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского Российской академии наук, Севастополь, Россия*

[*]*e-mail: vdodovich@mail.ru*

Поступила в редакцию 22.12.2022 г.
После доработки 05.04.2023 г.
Принята к публикации 28.07.2023 г.

Представлены данные о видовом разнообразии и пространственном распределении ихтиопланктона в шельфовых и глубоководных акваториях северной части Черного моря у Крымского полуострова и берегов Кавказа в условиях пролонгирования летнего гидрологического сезона 2020 г. на сентябрь–октябрь. Сохранение осенью характерных для летнего нерестового сезона высоких поверхностных температур способствовало продолжению результативного нереста тепловодных рыб. В ихтиопланктоне идентифицировано 19 видов рыб из 12 семейств. Максимальная численность икры была 302 экз./м^2, личинок — 58 экз./м^2. Доминировали икра и личинки массового промыслового вида *Engraulis encrasicolus* (L., 1758), чьи доли в общей численности достигали 91.8 и 79.0% соответственно. Наибольшее скопление ихтиопланктона наблюдали в районах с минимальной динамической активностью и максимальным прогревом воды в пределах, характерных для летнего гидрологического сезона прибрежно-шельфовых квазистационарных антициклонических вихрей.

Ключевые слова: ихтиопланктон, зоопланктон, видовое разнообразие, численность, питание личинок, гидрологический режим, Азово-Черноморский бассейн

DOI: 10.31857/S0320965224010177 **EDN:** yywore

ВВЕДЕНИЕ

Климатические изменения, наблюдаемые с начала 1990-х гг., оказали наибольшее влияние на экосистемы морей умеренного пояса, имеющих четкие сезонные различия океанографических характеристик. Для таких морей сезонность океанологических процессов, влияя на изменение условий обитания и воспроизводство морских организмов, лежит в основе многих биологических циклов и определяет время наступления и длительность биологических сезонов, видовое разнообразие, численность, пространственное распределение, поведение и миграции различных гидробионтов, а также на трофические взаимоотношения в сообществах (Edwards, Richardson, 2004; Visser, Both, 2005; Cuttitta et al., 2016; Auth et al., 2017; Asch et al., 2019; Rogers, Dougherty, 2019). Особенно ярко связь между гидрологическими и биологическими сезонами проявляется в морях Азово-Черноморского бассейна с глубоководным Черным морем и мелководным Азовским с резко выраженными особенностями формирования сезонной изменчивости гидрологического режима (Oguz et al., 2003; Kubryakov et al., 2016; Бердников и др., 2019; Yuneva et al., 2020).

В Азовском море повышение температуры воды в летние месяцы, уменьшение пресной составляющей водного баланса, усиление адвекции черноморских вод в последнее десятилетие привели к повышению солености и, в целом, к переходу экосистемы в новое состояние. Соленость Азовского моря возросла с 10–11‰ в 2006 г. до 14–15‰ в 2017 г. На смену солоноватоводным видам гидробионтов пришли морские виды из Черного моря, что привело к существенным изменениям в устоявшихся трофических взаимоотношениях в планктонном сообществе (В.П. Надолинский, Р.В. Надолинский, 2018; Yuneva et al., 2020).

В Черном море отмечено увеличение теплозапаса верхнего 100-метрового слоя, трансформация холодного промежуточного слоя в результате отсутствия периодического обновления, усиление меандрирования Основного черноморского

Сокращения: ЛГС – летний гидрологический сезон; ОГС – осенний гидрологический сезон.

течения в теплый период года, сезонные и синоптические изменения в проявлении региональных квазистационарных и синоптических термодинамических образований (прибрежно-шельфовых антициклонических вихрей, прибрежных апвеллингов, вихревых диполей) и существенные изменения в параметрах гидрологических сезонов (Белокопытов, 2017; Трощенко и др., 2019; Артамонов и др., 2020; Морозов, Маньковская, 2020; Подымов и др., 2021). Изменения в гидрологическом режиме и динамике вод Черного моря и отдельных его акваторий привели к смещению сроков летнего и зимнего нерестовых сезонов, а в ряде случаев, к их перекрытию в начальной и конечной фазах гидрологических сезонов, к снижению размерно-массовых характеристик личинок рыб в период постэмбрионального развития, существенным изменениям их кормовой базы (Klimova, Podrezova, 2018; Климова и др., 2021, 2022; Klimova et al., 2021; Загородняя и др., 2022).

Данных о состоянии ихтиопланктона в связи с произошедшими изменениями в гидрологическом режиме Черного моря в его западной и южной частях за последние годы, к сожалению, мало. Видовой состав и численность ихтио- и зоопланктона описаны для прибрежной зоны Румынии (Totoiu et al., 2019). По юго-восточной части Черного моря представлены сведения о видовом составе и распределении ихтиопланктона с января по ноябрь 2009 г. (26 видов) (Sahin, Duzgunes, 2019). В южной части Черного моря состояние нерестовых запасов массового промыслового вида Черного моря — европейского анчоуса (*Engraulis encrasicolus*), проанализировано в связи с температурой, соленостью и динамикой вод в июле — в разгар летнего нерестового сезона 1957 г., 1991–1996 гг. и 2013 г. (Gucu et al., 2016). Авторы отметили увеличение численности икры и личинок европейского анчоуса в июле 2013 г. на порядок по сравнению с 1996 г., что объяснили изменением путей миграции и сменой местоположения нерестилищ. Несмотря на высокую численность икры и личинок *E. encrasicolus*, эффективность нереста не превышала 16%. Для сравнения, в северной части Черного моря в июле 2019 г. эффективность ее нереста в среднем достигала 24.6%, в районе Кавказа — 30% (Климова и др., 2022).

Благодаря данным, полученным в 2016–2022 гг. в регулярных ихтиопланктонных съемках в Российской экономической зоне Черного и Азовского морей, выполненных в рамках комплексных океанографических экспедиций НИС “Профессор Водяницкий” с использованием материалов спутниковых измерений температуры поверхности моря и альтиметрических данных оценено влияние комплекса термогидродинамических факторов (температуры, солености морской воды, общей системы течений Черного моря, апвеллингов, мезомасштабных и синоптических вихрей, фронтальных зон, зон конвергенции и дивергенции поверхностных вод) на формирование нерестовых скоплений рыб, количественное распределение ихтиопланктона, мезомасштабную пространственную и временную изменчивость локальных скоплений икры и личинок рыб в разные сезоны на фоне климатических изменений, происходящих с конца XX в.

Цель работы — анализ состояния ихтиопланктона и кормовой базы личинок рыб в северной части Черного моря в условиях пролонгирования заключительной фазы летнего гидрологического сезона 2020 г. на сентябрь–октябрь.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собирали в 114-м рейсе НИС “Профессор Водяницкий” с 15 сентября по 8 октября 2020 г. на 46 комплексных станциях на шельфе и в глубоководных районах северной части Черного моря у Крымского п-ова и берегов Кавказа и четырех станциях в Азовском море. Ихтиопланктон отбирали обратно-конической сетью БР-80/113 (размер ячеи сита 400 мкм, площадь входного отверстия 0.5 м^2), зоопланктон — большой сетью Джеди (площадь входного отверстия 0.1 м^2, размер ячеи сита 145 мкм). Вертикальные ловы на глубоководных станциях проводили от нижней границы кислородного слоя (δ_t = 16.2) до поверхности, на шельфовых мелководных станциях — от дна до поверхности. Всего собрано 50 ихтиопланктонных и 27 зоопланктонных проб. Видовые названия гидробионтов даны по Всемирному реестру морских видов (WoRMS, 2022). Для оценки видового разнообразия ихтиопланктона рассчитаны широко используемые индексы (Одум, 1986): индекс видового разнообразия (Shannon, Weaver, 1949), видового богатства (Simpson, 1949), доминирования (Margalef, 1958) и выровненности (Pielou, 1966).

Ихтиопланктон идентифицировали по (Дехник, 1973; Russell, 1976), зоопланктон — по (Определитель..., 1969, 1972). Численность ихтиопланктона приведена под 1 м^2 поверхности, зоопланктона — в 1 м^3 обловленного слоя. При изучении размерного состава и особенностей питания личинок рыб использовали методику (Дука, Синюкова, 1976). Личинок вскрывали под бинокуляром МБС-9 с помощью двух препаровальных игл. Извлекали содержимое кишечников, в котором пищевые объекты идентифицировали, по возможности, до уровня вида либо рода, отряда, класса, затем все объекты просчитывали и измеряли под микроскопом Nikon Eclipse 200 при увеличении ×40. По морфологическим показа-

телям у личинок хамсы выделяли три размерные группы (длина личинки — TL) 1 – желточный тип питания, TL ⩽3.5 мм; 2 – смешанный тип питания, TL 3.6–6.0 мм; 3 – экзогенный тип питания, TL 6.1–12.0 мм (Дука, Синюкова, 1976).

При описании гидрологического режима использовали экспедиционные данные вертикальных зондирований CTD-комплексом “Indronaut Os320Plus”. В качестве дополнительной информации привлекали материалы спутниковых измерений температуры поверхности моря и расчетные карты геострофических и ветровых течений за летне-осенний период 2020 г. (Морской..., 2022).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Особенности гидрологического режима Черного и Азовского морей. Особенностью сезонной изменчивости термической структуры вод Черного моря в 2020 г. было позднее начало ЛГС на всей исследуемой акватории. Прогрев моря до температур 19–21°С, благоприятных для начала результативного нереста тепловодных видов рыб, а также формирование верхнего квазиоднородного слоя и сезонного термоклина произошли к концу июня. Максимальные для ЛГС поверхностные температуры (25–26°С) наблюдали с третьей декады июля до конца августа, последующее медленное понижение температуры до 21–23°С продолжалось до третьей декады октября. ОГС начался в конце октября с резкого понижения поверхностной температуры от 20.5–21.0°С до 15.5–16.0°С — в начале второй декады ноября (Морской..., 2022).

Таким образом, период исследований соответствовал заключительной фазе ЛГС. В начале съемки на всей акватории наблюдали квазиоднородное распределение поверхностной температуры от 23–24°С в водах, примыкающих к Крымскому полуострову и большей части Азовского моря, до 25.5–26°С — у берегов Кавказа (рис. 1а). К концу съемки температура понизилась до 22.5–23°С в прибрежно-шельфовой зоне Крыма и до 24.5–25°С — в северо-восточной части моря (рис. 1б). Минимальные величины температуры (22.0–22.5°С) сохранялись в глубоководных районах моря в течение всей съемки.

Стабильный дневной радиационный прогрев верхнего слоя моря и слабое ветровое волнение в августе–сентябре обеспечили в период съемки толщину верхнего квазиоднородного слоя от 15 до 25 м, соответствующую развитому ЛГС. Структура поверхностных течений с ослаблением Основного черноморского течения и с региональными особенностями проявления основных прибрежно-шельфовых квазистационарных антициклонических образований (Крымского, Керченского и Кавказского) была также характерной для ЛГС (Иванов, Белокопытов, 2011; Артамонов и др., 2020; Климова и др., 2022) (рис. 2).

Сравнительный анализ параметров гидрологических сезонов для северо-восточной части Черного моря и в Азовском море показал, что ЛГС в обеих акваториях в 2020 г. начался после резкого прогрева верхнего слоя моря с 17.0–18.0°С до 21–21.5°С в течение первой декады июня. В Азовском море максимальный прогрев вод до 26.0–26.5°С отмечен с середины третьей декады июня до второй декады августа, и сменился постепен-

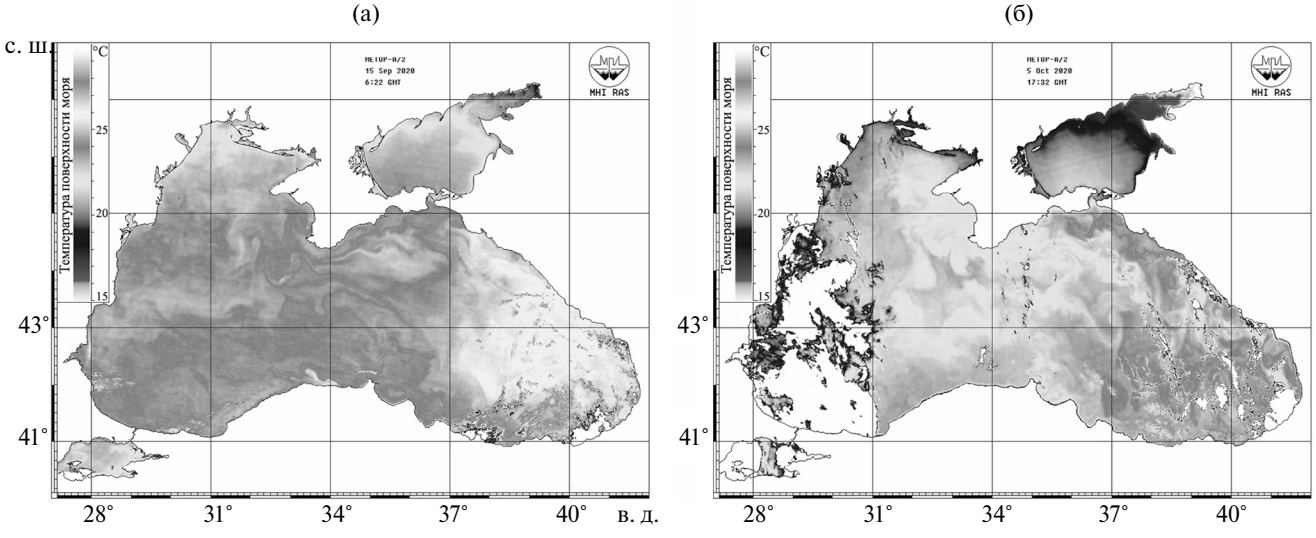

Рис. 1. Спутниковые карты распределения температуры поверхности моря в период выполнения ихтиопланктонной съемки: 15.09.2020 (а), 08.10.2020 (б) (Морской..., 2022).

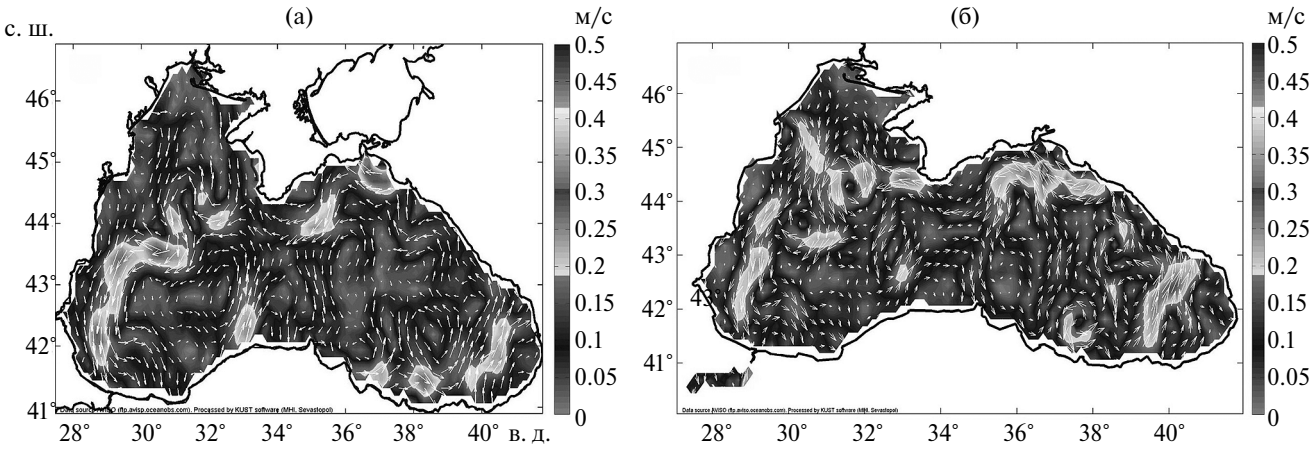

Рис. 2. Расчетные схемы геострофических течений в период исследований: август 2019 г. (а), октябрь 2020 г. (б) (Морской..., 2022). На цветовой шкале показано соответствие цифровых значений динамических скоростей геострофических течений определенным цветам.

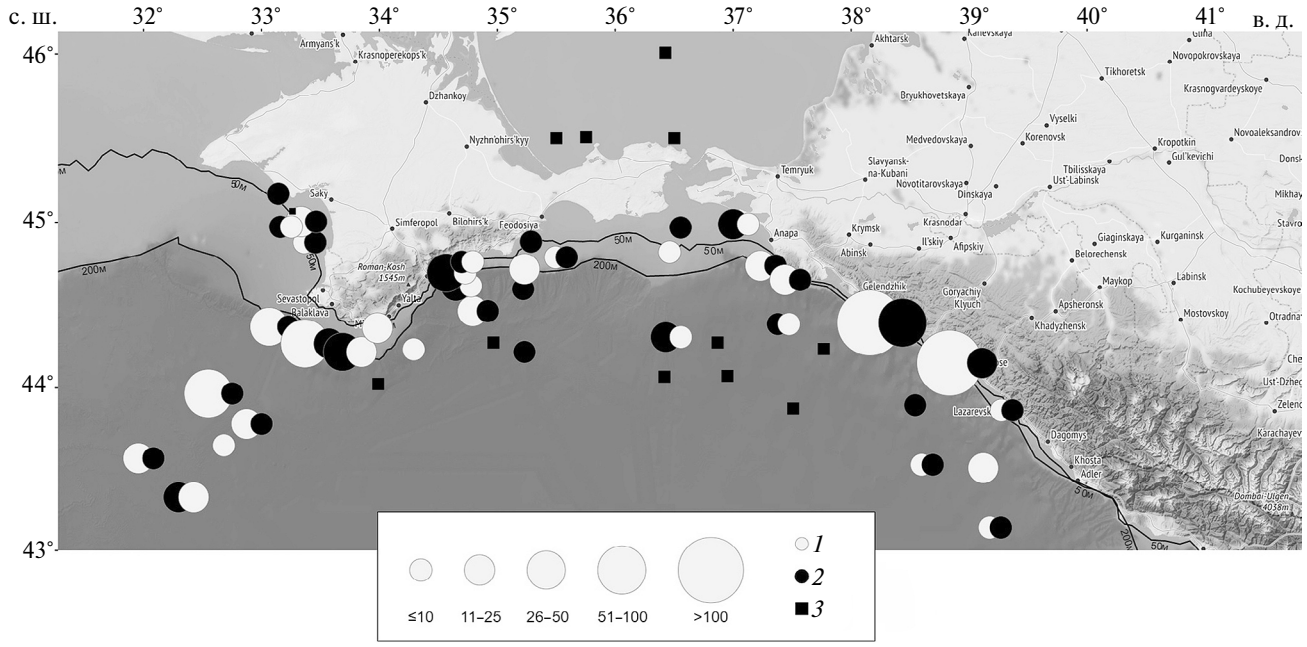

Рис. 3. Карта-схема распределения ихтиопланктона (экз./м^2) в сентябре–октябре 2020 г. *1* – икра, *2* – личинки рыб, *3* – пустые пробы.

ным понижением поверхностной температуры до 23.5–24.0°С в середине сентября. Начало ОГС для Азовского моря характеризовалось резким охлаждением с 22.0–22.5°С в третьей декаде сентября до 17.0–19.0°С — в первой декаде октября (Морской..., 2022).

Ихтиопланктонные исследования. В Азовском море в конце сентября 2020 г. пробы ихтиопланктона были пустыми. В Черном море средняя численность икры была 19.3, личинок — 7.6 экз./м^2. Доминировали икра и личинки *Engraulis encrasicolus*, чья доля в общей численности достигала 91.8 и 79.0% соответственно (рис. 3).

В черноморских пробах идентифицированы 19 видов икры и личинок рыб из 12 семейств. Тепловодные рыбы были представлены икрой и личинками 15 видов из 10 семейств, умеренноводные — четырьмя видами трех семейств. Количество видов и численность ихтиопланктона снижались от прибрежных к глубоководным районам исследований (табл. 1). В шельфовых водах ихтиопланктон отсутствовал только на од-

ной станции (в Каламитском заливе), в глубоководных районах — на семи станциях (рис. 3). На шельфе в ихтиопланктоне идентифицировано 16 видов из 12 семейств (7 видов икры и 10 видов личинок). Средняя численность икры была 23.4, личинок — 7.2 экз./м^2. В глубоководных районах отмечено 7 видов рыб из семи семейств — 3 вида икры и 5 видов личинок со средней численностью 15.9 и 6.4 экз./м^2 соответственно. Доминировала *E. encrasicolus*, доля ее икры достигала 87.3 на шельфе и 98.1% — в глубоководных районах, личинок — 80.5 и 85.9% соответственно (табл. 1).

У берегов Крыма в ихтиопланктоне отмечены 13 видов (4 – икры и 10 – личинок) из девяти семейств. Средняя численность икры была 12.5 экз./м^2, личинок — 6.1 экз./м^2. Доля икры умеренноводных видов в сумме достигала 7.8%. Максимальная численность икры (80 экз./м^2) отмечена в сентябре на глубоководной станции у юго-западной части Крымского полуострова, максимальная численность личинок (36 экз./м^2) – в октябре на шельфе южного берега Крыма. Минимальную численность икры (5.6 экз./м^2) и личинок (4.4 экз./м^2) наблюдали в Каламитском заливе, где ихтиопланктон собирали в конце съемки. В пробах доминировала тепловодная *E. encrasicolus*, доля ее икры достигала 91.5%, личинок — 82.1% (рис. 3, табл. 1).

У берегов Кавказа в ихтиопланктоне отмечено также 13 видов из девяти семейств (8 видов икры и 7 видов личинок). Средняя численность икры (31.1 экз./м^2) значительно превышала таковую в районе Крыма, численность личинок была 7.1 экз./м^2. Здесь зарегистрирована максимальная численность ихтиопланктона за весь период исследований. Численность икры на траверзе г. Туапсе достигала 302 экз./м^2, личинок на траверзе г. Геленджик — 58 экз./м^2. Доля икры умеренноводных рыб не превышала 5.1%. В пробах доминировала *E. encrasicolus* (икра — 92.6%, личинки — 82.2) (рис. 3, табл. 1).

Несмотря на благоприятную температуру моря, тепловодные виды рыб завершали нерестовый сезон, количество видов икры в октябре по сравнению с сентябрем снизилось с семи до четырех. Видовой состав личинок в сентябре и октябре был одинаковым (по восемь видов). В районе Крыма с сентября по октябрь средняя численность икры снизилась с 20.1 до 5.6 экз./м^2, численность личинок не изменилась — по 6.9 экз./м^2 в оба месяца.

У берегов Кавказа средняя численность икры с сентября по октябрь, наоборот, возросла с 22.3 до 37.6 экз./м^2 за счет *E. encrasicolus*, чья максимальная численность была 290 экз./м^2. В октябре личинки были представлены только двумя видами — *E. encrasicolus* и *Pomatoschistus pictus*, их средняя численность снизилась с 12.6 до 3.8 экз./м^2.

В результате пролонгирования ЛГС на сентябрь и октябрь нерест умеренноводных видов рыб *Sprattus sprattus, Merlangius merlangus* и *Gaidropsarus mediterraneus* оказался нерезультативным, личинки были представлены только одним экземпляром *Trisopterus luscus,* пойманным в октябре на шельфе Крымского полуострова у м. Меганом.

Питание личинок рыб и кормовой зоопланктон. У личинок хамсы из-за морфологических особенностей обычно наблюдается высокая доля пустых кишечников либо присутствуют пищевые комки с неидентифицируемой аморфной массой (Дука, Синюкова, 1976). В период наших исследований из 118 экз. измеренных личинок *E. encrasicolus* питание исследовано только у 11 экз. личинок третьей группы (TL 7–10 мм). В их пищевом комке обнаружены единичные и сильно переваренные науплиусы копепод (Calanoida).

В кишечнике одной личинки *Trachurus mediterraneus* (TL 10.8 мм) идентифицировано пять экземпляров копеподитов Calanoida размером 0.225–0.40 мм, все пищевые объекты были сильно переваренными. В рационе семи личинок *Syngnathus schmidti* (TL 4.8–70 мм) отмечены копеподиты (Calanoida) в количестве 6–38 экз. и размером 0.25–0.625 мм. У двух особей *Clupeonella cultriventris* (TL 39.0 и 40.0 мм) в кишечниках идентифицированы *Acartia clausi* Giesbrecht, *Paracalanus parvus* (Claus) (Copepoda, Calanoida) и *Penilia avirostris* Dana (Cladocera). При анализе размерного состава личинок массового тепловодного вида *E. encrasicolus* отмечено, что процентное соотношение разноразмерных личинок по типам питания соответствовало массовому нересту в разгар ЛГС, поскольку в пробах преобладала младшая возрастная группа на желточном типе питания, достигая 67% общей численности.

В Черном море стартовым кормом у планктонных личинок рыб на первых стадиях развития обычно были науплиусы и копеподиты мелкой и массовой *Oithona nana* Giesbrecht, которая в начале 1990-х гг. исчезла (Загородняя, Скрябин, 1995). Многие исследователи связали ее исчезновение с вселением и вспышкой развития гребневика мнемиопсиса *Mnemiopsis leidyi* A.Agassiz — основного потребителя зоопланктона в верхнем прогретом слое моря, где нерестятся все теплолюбивые виды рыб. В настоящее время основными объектами питания личинок рыб служат науплиусы и копеподиты семи массовых пелагических копепод и пять видов кладоцер. Вселенец начала 2000-х гг. – мелкая циклопоида *Oithona davisae* Ferrari F.D. & Orsi (Загородняя, 2002) – значительно уступает по численности исчезнувшей *O. nana* и редко встречается в кишечниках личинок рыб. В настоящее время мелкие личинки ставриды переходят на питание науплиусами *Acartia clausi* на более ранней стадии развития, чем это было

Таблица 1. Структура (%) видового состава икры и личинок рыб северной части Черного моря у Крымского п-ова и берегов Кавказа в сентябре–октябре 2020 г.

Таксон	Всего (n = 19)		Шельфовая зона (n = 16)		Глубоководная зона (n = 7)	
	икра	личинки	икра	личинки	икра	личинки
Engraulidae *Engraulis encrasicolus* (L., 1758)	91.8	79.0	87.3	80.5	98.1	85.9
Clupeidae *Sprattus sprattus* (L., 1758)	3.6	–	6.0	–	1.3	–
Clupeonella cultriventris (Nordmann, 1840)	–	1.3	–	2.8	–	–
Gadidae *Merlangius merlangus* (L., 1758)	2.1	–	3.8	–	0.6	–
Trisopterus luscus (L., 1758)	–	1.3	–	1.4	–	–
Lotidae *Gaidropsarus mediterraneus* (L., 1758)	0.5	–	0.4	–	–	–
Syngnathidae *Syngnathus schmidti* (Popov, 1927)	–	5.3	–	1.4	–	9.3
Gobiidae *Pomatoschistus marmoratus* (Risso, 1810)	–	2.7	–	5.5	–	–
P. minutus (Pallas, 1770)	–	1.3	–	–	–	1.6
P. pictus (Malm, 1865)	–	1.3	–	2.8	–	–
Knipowitschia longecaudata (Berg, 1916)	–	1.3	–	1.4	–	–
Mugilidae *Chelon saliens* (Risso, 1810)	0.5	–	0.4	–	–	–
Mugil cephalus (L., 1758)	0.5	1.3	0.4	1.4	–	–
Mugil sp.	–	1.3	–	–	–	1.6
Carangidae *Trachurus mediterraneus* (Staindachner, 1868)	–	1.3	–	–	–	1.6
Serranidae *Serranus scriba* (L., 1758)	0.5	–	1.3	–	–	–
Sparidae *Boops boops* (L., 1758)	–	1.3	–	1.4	–	–
Trachinidae *Trachinus draco* (L., 1758)	–	1.3	–	1.4	–	–
Soleidae *Regusa nasuta* (Pallas, 1814)	0.5	–	0.4	–	–	–
$M \pm SD$*, экз./м^2	19.3 ± 48.08	7.6 ± 11.13	23.4 ± 66.17	7.2 ± 10.15	15.9 ± 28.46	6.4 ± 12.09
Число видов	8	13	8	10	3	5

Примечание. n — число видов; "–"– вид отсутствует;

* Средняя численность ± стандартное отклонение ($M \pm SD$).

до исчезновения *Oithona nana* (Загородняя и др., 2022), при этом науплиусы *Acartia clausi* крупнее, чем у *Oithona nana*.

В северной части Черного моря в сентябре–октябре 2020 г. в зоопланктоне обнаружено семь массовых видов пелагических копепод: *Acartia* (*Acartiura*) *clausi* Giesbrecht, *Calanus euxinus* Hulsemann, *Pseudocalanus elongatus* (Boeck), *Paracalanus parvus* (Claus), *Centropages ponticus* Karavaev, *Oithona similis* Claus и *O. davisae*. Кладоцеры, которые, в основном, относятся к черноморскому теплолюбивому комплексу, были представлены тремя массовыми видами (*Penilia avirostris, Pseudevadne tergestina* Claus, *Evadne spinifera* M.E. Müller и редкими в период наших исследований *Pleopis polyphemoides* (Leuckart) и *Evadne nordmanni* (Loven). Все эти виды, наравне с *Oikopleura(Vexillaria) dioica* Fol, *Parasagitta setosa* J. Müller и многочисленными пелагическими личинками бентосных видов (Bivalvia, Polychaeta,

Cirripedia), составляют основу кормового зоопланктона.

Наиболее высокая численность кормового зоопланктона отмечена на шельфе Черного моря (табл. 2).

Копеподы доминировали в кормовом зоопланктоне, достигая по численности 72% на шельфе и 74% – в глубоководной части моря. Среди копепод на шельфе доминировал *Paracalanus parvus* (61), субдоминантами были *Oithona davisae* (14) и *Acartia clausi* (12.4%). Виды *Paracalanus parvus* и *Oithona davisae* – относительно мелкие копеподы и обитают в основном в верхнем квазиоднородном слое. В глубоководных районах обильными были *Paracalanus parvus* (27.5), *Acartia clausi* (23.7) и *Pseudocalanus elongatus* (16%), на *Oithona davisae* приходилось лишь 4.5% численности копепод.

По биомассе в зоопланктоне также преобладали копеподы, их доля изменялась от 50 на шельфе до 65% – в открытых водах, при этом *Paracalanus parvus* (45.7) доминировал на шельфе, более крупный *Calanus euxinus* (59.7%) – в глубоководной части моря.

Численность зоопланктона в Азовском море была ниже, чем на шельфе Черного моря, но выше, чем в его глубоководной части (табл. 2). Биомасса кормового зоопланктона в Азовском море была ниже, чем в обеих акваториях Черного моря. На копепод приходилось >60% численности зоопланктона, по биомассе лидировали личинки донных животных — 75%. Среди копепод доминировала *Oithona davisae*, достигая 96% численности и 90% биомассы копепод. Следует отметить крайне низкие величины численности и биомассы кладоцер в Азовском море по сравнению с Черным морем.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Обычно в октябре в Черном море наблюдается начало ОГС. Температура воды у поверхности в среднем снижается до 17–18° и рыбы тепловодного комплекса завершают нерестовый сезон. В это время их икра представлена единичными экземплярами, а личинки – старшими возрастными группами (Дехник, 1973). Так, в первой декаде октября 2005 и 2016 гг. в Черном море уже наблюдали начальную фазу ОГС (Климова и др., 2010; Klimova, Podrezova, 2018). В октябре 2016 г. в районе Крымского полуострова температура поверхности моря в период съемки понизилась с 19–21°C в первой декаде октября и до 16–16.5°C — после шторма во второй декаде октября. Ихтиопланктон был представлен икрой и личинками 15 видов рыб.

Средняя численность икры колебалась от 2.9 до 2.0 экз./м^2, личинок — от 3.6 до 1.8 экз./м^2. В начале съемки еще продолжала нереститься хамса, доля ее икры достигала 27, личинок — 39%. На младшую возрастную группу личинок приходилось ~9% (рис. 4). В пробах уже преобладала икра умеренноводных видов рыб, достигающая 72% общей численности. Во второй декаде октября икра была представлена только умеренноводными видами, личинки — шестью видами тепло-

Таблица 2. Численность (*N*, экз./м^3) и биомасса (*B*, мг/м^3) кормового зоопланктона и его отдельных групп в сентябре–октябре 2020 г.

Таксоны, виды	Черное море				Азовское море (n = 4)	
	Шельфовая зона (n = 10)		Глубоководная зона (n = 13)			
	N	*B*	*N*	*B*	*N*	*B*
Копеподы	6513.4 2526.5	69.2 25.2	2312.4 1379.0	59.7 31.3	3588.1 3635.6	14.6 13.2
Кладоцеры	833.2 1118.4	30.1 40.4	267.1 327.9	9.6 11.8	2.8 4.8	0.10 0.17
Oikopleura dioica	959.2 816.9	3.1 2.6	222.5 175.3	0.7 0.6	2.0 2.7	0.01 0.01
Parasagitta setosa	131.1 83.23	33.8 44.22	26.7 26.3	21.4 57.4	5.1 8.2	0.01 0.2
Личинки донных животных	600.4 305.6	2.5 2.0	306.8 162.6	0.6 0.5	1904.2 1539.5	44.0 35.8
Кормовой зоопланктон	9037.2 4066.2	138.7 64.7	3135.6 1507.9	92.1 86.6	5502.1 3420.7	58.8 33.3

Примечание. Над чертой — среднее значение, под чертой — стандартное отклонение (*SD*); *n* — число станций.

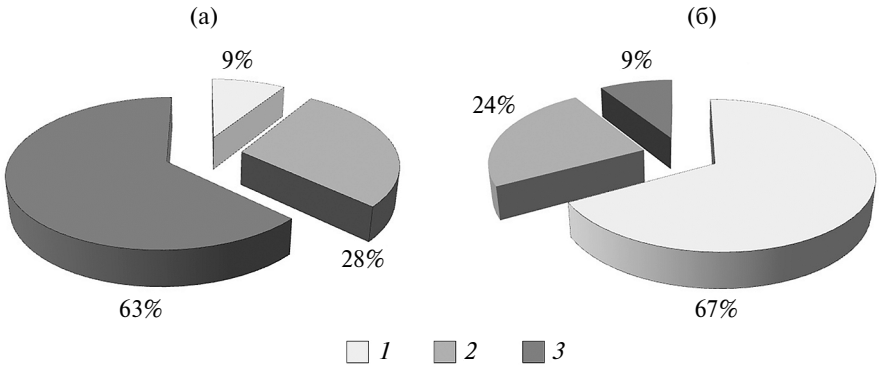

Рис. 4. Доля личинок *Engraulis encrasicolus* разных размерных групп по типу питания в сентябре–октябре 2016 (а) и 2020 (б) гг. *1* – желточный тип питания, *2* – смешанный, *3* – внешний.

водных и четырьмя видами умеренноводных рыб. Личинки хамсы в пробах отсутствовали (Klimova, Podrezova, 2018). В первой и второй декадах октября 2005 г. в западной части Черного моря при температуре поверхности моря 15–19°С в ихтиопланктоне зарегистрировано 11 видов рыб. Средняя численность ихтиопланктона была вдвое ниже, чем в 2016 г. Икру отмечали только у умеренноводных видов. Личинки старших возрастных групп восьми видов тепловодных рыб встречались единично, среди них преобладала хамса (Климова и др., 2010).

В 2020 г. позднее наступление ЛГС (конец июня) и преобладание критических для выживания ихтиопланктона температур >26°С (Дехник, 1973; Дехник, Павловская, 1979) с третьей декады июля по конец августа, вероятно, ограничили массовый результативный нерест теплолюбивых видов рыб одним месяцем — июлем. Постепенное понижение температуры верхнего слоя моря с 26–27°С в конце августа продолжалось до 21–23°С – в конце второй декады октября. Таким образом, впервые за весь период гидрологических исследований в Черном море, в 2020 г. температура верхнего слоя моря с сентября до третьей декады октября оказалась благоприятной для нереста тепловодных видов рыб. В ихтиопланктоне отмечено 19 видов рыб из 12 семейств. Умеренноводные виды встречались только единичными экземплярами икры над глубинами свыше 100 м, их доля в пробах не превышала 6%. Единственная личинка умеренноводной *T. luscus* поймана в октябре.

Доминировали икра и личинки тепловодной *E. encrasicolus*, их доли в общей численности достигали 91.8 и 79.0% соответственно. Размеры личинок колебались от 1.5 до 10.0 мм, доминировали личинки на желточном типе питания (67%) длиной до 3.5 мм. Такая размерная структура личинок *E. encrasicolus* характерна для июля, когда обычно наблюдается ее массовый нерест (рис. 4).

Сходство структуры видового состава ихтиопланктона в сентябре–октябре 2020 г. с периодом массового нереста в июле–августе 2019 г. иллюстрируют индексы видового разнообразия (рис. 5).

Исследования ихтиопланктона в сентябре–октябре 2020 г. проводили в тех же районах, что и в июле–августе 2019 г., когда ЛГС продолжался с начала июня по сентябрь включительно. Поверхностная температура на большей части акватории в 2019 г. изменялась с 23°С в начале съемки в июле до 26°С – в августе при ее окончании. Толщина верхнего квазиоднородного слоя к концу съемки была 20–25 м (Загородняя и др., 2022; Климова и др., 2022). Сходство термических условий сентября–октября 2020 г. и июля–августа 2019 г. логично позволяет рассматривать состояние ихтиопланктона в сентябре–октябре 2020 г. как ихтиопланктон в период массового

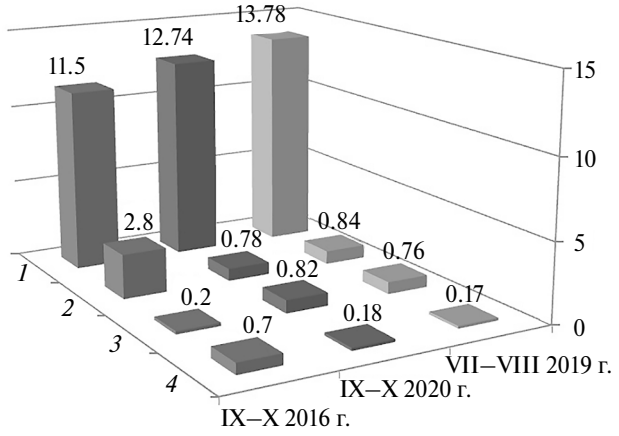

Рис. 5. Индексы разнообразия ихтиопланктона в июле–августе 2019 г. и сентябре–октябре 2016 и 2020 гг. *1* – индекс видового богатства, *2* – видового разнообразия, *3* – доминирования, *4* – выровненности.

нереста тепловодных видов рыб в заключительной фазе ЛГС. Хотя в ихтиопланктоне июля–августа 2019 г. было отмечено на 10 видов больше, чем в сентябре–октябре 2020 г., индекс видового сходства (Sörensen, 1948) был одинаковым — 0.5. В сентябре–октябре 2020 г., как и в июле–августе 2019 г., наблюдали массовый результативный нерест *E. encrasicolus*. Максимальные величины численности ее икры летом 2019 г. (260 экз./м^2) и в октябре 2020 г. (290 экз./м^2) были близки между собой. Индекс доминирования в обоих ихтиопланктонных комплексах оказался одинаковым (~0.8), что привело к снижению показателей индексов видового разнообразия и выровненности (рис. 5).

Климатические изменения гидрологического режима Азовского моря привели к смене кормового зоопланктона с солоновато-водного на морской. Кроме этого, одновременно произошло вселение и массовое развитие морских видов медуз и гребневиков — трофических конкурентов личинок и молоди рыб. Европейский анчоус — эвригалинный вид, обитающий как в Черном и Азовском морях, так и в Средиземном море. В Азовском море в период нереста *E. encrasicolus* концентрация ее икры и личинок обычно достаточно велика, однако, в последние годы ее нерестовый сезон прекращается в начале июля с повышением температуры воды >26°C (Дехник, 1973; В.П. Надолинский, Р.В. Надолинский, 2018; Бердников и др., 2019; Yuneva et al., 2020). Короткий период размножения азовской популяции *E. encrasicolus* и гибель ее личинок при недостатке мелкоразмерных фракций в зоопланктоне приводят к низкой эффективности нереста и снижению численности ее поколений (Бердников и др., 2019; Yuneva et al., 2020). В начале июля 2019 г. средняя численность икры *E. encrasicolus* в Азовском море была 3.4 экз./м^2, а ее личинки отсутствовали в пробах. В это время в Черном море наблюдались благоприятные условия для нереста *E. encrasicolus*. Так, в районе Кавказа максимальная численность ее икры и личинок достигала 260 и 90 экз./м^2 соответственно (Климова и др., 2022). В конце сентября в Азовском море температура воды обычно резко понижается до 15–16°C, и половозрелые особи *E. encrasicolus* мигрируют в Черное море к местам зимовки. В октябре это преимущественно старшая возрастная группа, в которой преобладают самки (Гришин, 2014). В период наших исследований к началу октября 2020 г. в Азовском море уже начался ОГС, температура поверхности моря понизилась до 17–19°C. Вероятно, благоприятные температурные условия в Черном море в октябре 2020 г. способствовали возобновлению нереста азовской популяции *E. encrasicolus*. Так, в районе Кавказа средняя численность икры *E. encrasicolus* в октябре возросла с 19.4 до 36 экз./м^2, а максимальная численность достигла 290 экз./м^2. При этом средняя численность личинок с сентября по октябрь снизилась с 9.7 до 3.6 экз./м^2, а максимальная — с 52 до 34 экз./м^2. Доля мертвой икры в пробах была сравнительно высокой (70%), что, по данным Т.В. Дехник (1973), характерно для начала нерестового сезона. Процент мертвой икры на первых этапах развития увеличился с 36 в сентябре, до 61% – в октябре. Можно предположить, что в октябре нерестовое стадо *E. encrasicolus* в районе Кавказа пополнилось старшей возрастной группой производителей из Азовского моря, что подтверждается возросшей численностью икры в ихтиопланктоне. Однако, с изменением соотношения самок и самцов среди нерестящихся особей возрастает доля неоплодотворенной икры, которая развивается партеногенетически до третьего этапа и в дальнейшем погибает. В октябре в районе Кавказа в процентном соотношении личинок *E. encrasicolus* разных размерных групп преобладали личинки на желточном типе питания (64%). Личинок на смешанном и внешнем питании было по 18%, что характерно для личинок азовской популяции, чья смертность при переходе от смешанного типа питания к внешнему типу обычно минимальная (Дехник, Павловская, 1979). Присутствие разноразмерных групп личинок на всех типах питания с преобладанием личинок младшей возрастной группы свидетельствует о возобновлении результативного нереста *E. encrasicolus* у Кавказского побережья. Широкий диапазон размеров личинок, спектр питания старших возрастных групп, а также состояние кормовой базы в шельфовых водах Кавказа, свидетельствуют о благоприятных условиях для их выживания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В сентябре–октябре 2020 г. гидрологический режим исследуемой акватории северной части Черного моря характеризовался устойчивой вертикальной термической стратификацией с прогревом верхнего квазиоднородного слоя до 22–26°C и его толщиной от 15 до 25 м, а также структурой поверхностных течений летнего типа с сохранением региональных особенностей прибрежно-шельфовых антициклонических вихрей. В целом термодинамические условия среды соответствовали заключительной фазе ЛГС и были благоприятны для нереста тепловодных видов рыб. В ихтиопланктоне идентифицировано 19 видов рыб из 12 семейств. Преобладали икра и личинки тепловодных видов рыб, доля икры трех видов умеренноводных рыб была 6%, личинки встречались единично. Средняя численность икры достигала 19.3, личинок 7.6 экз./м^2, а максимальная численность – 302 и 58 экз./м^2 соответственно. Максимальные значения численности ихтиопланктона соответствовали районам с минимальной динамической активностью и максимальным прогревом верхнего слоя моря

(прежде всего, районам локализации квазистационарных прибрежно-шельфовых антициклонических вихрей). Спектры питания личинок, высокие концентрации кормового зоопланктона в местах их скопления на шельфе Крыма и у берегов Кавказа свидетельствовали о благоприятных условиях для их выживания. В пробах доминировали икра и личинки массового промыслового вида *E. encrasicolus*, чья доля в общей численности была 91.8 и 79.0% соответственно. Максимальная численность ее икры достигала 290 экз./м^2, личинок — 52 экз./м^2. Высокая доля личинок на желточном типе питания (67%) свидетельствовала о массовом результативном нересте. Такая структура ихтиопланктона в Черном море характерна для июля-августа – периода массового нереста тепловодных рыб, что подтверждается показателями индексов видового разнообразия ихтиопланктона, которые в сентябре–октябре 2020 г. оказались сопоставимы с июлем–августом 2019 г. Вероятно, благоприятные температурные условия в Черном море в октябре 2020 г. способствовали возобновлению нереста азовской популяции *E. encrasicolus* и появлению локальных зон ее массового результативного нереста у берегов Кавказа. Данную ситуацию можно рассматривать как адаптацию вида к выживанию в условиях нарушения равновесия экосистемы Азовского моря на фоне климатических изменений гидрологических режимов Черного и Азовского морей.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа проведена в рамках госзаданий Института биологии южных морей им. О.А. Ковалевского РАН № 121030100028-0 “Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана” и № 121030300149-0 “Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса”. Проведенные исследования были выполнены в Центре коллективного пользования НИС ”Профессор Водяницкий” Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артамонов Ю.В., Скрипалева Е.А., Федирко А.В. и др., 2020 Циркуляция вод в северной части Черного моря летом — зимой 2018 года // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. Севастополь: Морской гидрофиз. ин-т. № 1. С. 69. https://doi.org/10.22449/2413-5577-2020-1-69-90

Белокопытов В.Н. 2017. Климатические изменения гидрологического режима Черного моря: Автореф. дис. ... докт. геогр. наук. Севастополь: МГИ. 42 с.

Бердников С.В., Дашкевич Л.В., Кулыгин В.В. 2019. Климатические условия и гидрологический режим Азовского моря в XX — начале XXI вв. // Водные биоресурсы и среда обитания. Т. 2. № 2. С. 7.

Гришин А.Н. 2014. Особенности формирования зимовальных скоплений хамсы (*Engraulis encrasicolus*) у восточного побережья Крыма // Морской экол. журн. Т. 13. № 1. С. 9.

Дехник Т.В. 1973. Ихтиопланктон Черного моря. Киев: Наук. думка.

Дехник Т.В., Павловская Р.М. 1979. Закономерности распределения, динамики численности и выживания рыб на ранних этапах онтогенеза. Основы биологической продуктивности Черного моря. Киев: Наук. думка. С. 268.

Дука Л.А., Синюкова В.И. 1976. Руководство по изучению питания личинок и мальков морских рыб в естественных и экспериментальных условиях. Киев: Наук. думка.

Загородняя Ю.А., Скрябин В.А. 1995. Современные тенденции изменений зоопланктона в прибрежных районах Черного моря // Исследования шельфовой зоны Азово-Черноморского бассейна. Севастополь: МГИ НАН Украины. С. 87.

Загородняя Ю.А. 2002. *Oithona brevicornis* в Севастопольской бухте — случайность или новый вселенец в Черное море? // Экология моря. Вып. 61. С. 43.

Загородняя Ю.А., Вдодович И.В., Подрезова П.С. и др. 2022. Видовой состав и питание личинок рыб северной части Черного моря в июле-августе 2019 г. // Вопр. ихтиологии. Т. 62. № 6. С. 688. https://doi.org/10.31857/S0042875222060406

Иванов В.А., Белокопытов В.Н. 2011. Океанография Черного моря. Севастополь: НПЦ ЭКОСИ-Гидрофизика.

Климова Т.Н., Вдодович И.В., Аннинский Б.Е. 2010. Состояние ихтиопланктона в западном секторе Черного моря в октябре 2005 г. // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 3. С. 349.

Климова Т.Н., Вдодович И.В., Субботин А.А. и др. 2021. Распределение ихтиопланктона в связи с особенностями гидрологического режима у берегов Крыма (Черное море) в весенне-летний сезон 2017 г. // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 2. С. 194.

https://doi.org/:10.31857/S0042875221020119

Климова Т.Н., Субботин А.А., Подрезова П.С. и др. 2022. Черноморский ихтиопланктон в период массового нереста теплолюбивых рыб // Океанология. Т. 62. № 4. С. 598. https://doi.org/10.31857/S0030157422040050

Морозов А.Н., Маньковская Е.В. 2020. Холодный промежуточный слой Черного моря по данным экспедиционных исследований 2016–2019 годов // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. № 2. С. 5. https://doi.org/10.22449/2413-5577-2020-2-5-16

Морской портал. Архив данных по Черному морю. [Электронный ресурс] http://dvs.net.ru/mp/data/main_ru.shtm (Дата обращения 23.04.2022).

Надолинский В.П., Надолинский Р.В. 2018. Изменения в видовом составе и численности ихтиопланктона Азовского и северо-восточной части Черного морей за период 2006–2017 гг. под воздействием природных и антропогенных факторов // Водные биоресурсы и среда обитания. Т. 1. № 1. С. 51. https://journal.azniirkh.ru

Одум Ю. 1986. Экология. Москва: Мир. Т. 2. 373 с. (*E. Odum.* 1963. Ecology. New York: Holt, Rinehart and Winston.)

Определитель фауны Черного и Азовского морей. 1969. Т. 2. Киев: Наук. думка.

Определитель фауны Черного и Азовского морей. 1972. Т. 3. Киев: Наук. думка.

Подымов О.И., Зацепин А.Г., Очередник В.В. 2021. Рост солености и температуры в деятельном слое северо-восточной части Черного моря с 2010 по 2020 г. // Морской гидрофиз. журн. Т. 37. № 3. С. 279. https://doi.org/10.22449/0233-7584-2021-3-279-287

Трощенко О.А., Субботин А.А., Еремин И.Ю. 2019. Изменчивость основных лимитирующих факторов среды в процессе выращивания двустворчатых моллюсков на ферме в районе Севастополя // Уч. записки КФУ. Сер. география и геология. Т. 5. № 2. С. 308.

Asch R.G., Stock C.A., Sarmiento J.L. 2019. Climate change impacts on mismatches between phytoplankton blooms and fish spawning phenology // Glob. Chang. Biol. V. 25(8). P. 2544. https://doi.org/10.1111/gcb.14650

Auth T.D., Daly E.A., Brodeur R.D., Fisher J.L. 2017. Phenological and distributional shifts in ichthyoplankton associated with recent warming in the northeast Pacific Ocean // Global Change Biol. V. 24 (1). P. 259. https://doi.org/ 10.1111/gcb.13872

Edwards M., Richardson A.J. 2004. Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch // Nature. V. 430. P. 881. https://doi.org/10.1038/nature 02808

Gucu A.C., Inanmaz O. E., Ok M., Sakinan S. 2016. Recent changes in the spawning grounds of Black Sea anchovy, *Engraulis encrasicolus* // Fish Oceanogr. V. 25(1). P. 67. https://doi.org/10.1111/fog.12135

Cuttitta A., Bonomo S., Zgozi S. et al. 2016. The influence of physical and biological processes on the ichthyoplankton communities in the Gulf of Sirte (Southern Mediterranean Sea) // Mar. Ecol. V. 37(4) P. 831. https://doi.org/10.1111/maec.12362 28

Klimova T., Podrezova P. 2018. Seasonal distribution of the Black Sea ichthyoplankton near the Crimean Peninsula // Reg. Stud. Mar. Sci. V. 24. P. 260. https://doi.org/10.1016/j.rsma.2018.08.013

Klimova T., Vdodovich I., Podrezova P. 2021. Ichthyoplankton of the shelf and deep water areas of the north and northeast of the Black Sea in the spring season // Turk. J. Fish. and Aquat. Sci. V. 21. № 5. P. 255. https://doi.org/10.4194/1303-2712-v21_5_05

Kubryakov A.A., Stanichny S.V., Zatsepin A.G. et al. 2016. Long-term variations of the Black Sea dynamics and their impact on the marine ecosystem // J. Mar. Syst. V. 163. P. 80.

Margalef R. 1958. Information theory in ecology // General Systems. V. 3. P. 36.

Oguz T., Cokacar T., Malanotte-Rizzoli P., Ducklow H.W. 2003. Climatic warming and accompanying changes in the ecological regime of the Black Sea during the 1990s // Global Biogeochem. Cycles. V. 17. № 3. 1088. P. 1414. https://doi.org/10.1029/2003GB002031

Pielou E.C. 1966. Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession // J. Theor. Biol. V. 10. Iss. 2. P. 370. https://doi.org/10.1016/0022-5193(66)90133-0

Rogers L.A., Dougherty A.B. 2019. Effects of climate and demography on reproductive phenology of a harvested marine fish population // Global Change Biol. V. 25(2). P. 708. https://doi.org/10.1111/gcb.14483

Russell F.S. 1976. The eggs and planktonic stages of British marine fishes. London: Acad. Press.

Sahin A., Duzgunes E. 2019. Spatial and temporal variation in the distribution and abundance of pelagic fish eggs and larvae off Giresun, south-eastern Black Sea, Turkey // Acta Ichthyologica et Piscatoria. V. 49(2). P. 159. https://doi.org/10.3750/AIEP/02559

Shannon C.E., Weaver W. 1949. The Mathematical theory of communication. Urbana: University of Illinois Press.

Simpson E. H. 1949. Measurement of diversity // Nature. Iss. 163. P. 688.

Sörensen T.A. 1948. Method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content // Kongelige Danske Videnskabernes Selskab. Biol. krifter. Bd 5. № 4. P. 1.

Totoiu A., Tabarcea C., Bisinicu E. et al. 2019. Ichthyoplankton community structure in relation with zooplankton component in the Romanian Black Sea // Cercetări Mar. V. 50. P. 126.

Visser M.E., Both C. 2005. Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick // Proc. R. Soc. B. V. 272. P. 2561. https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3356

WoRMS. 2022. World register of marine species (https://www.marinespecies.org. V. 07/2022).

Yuneva T.V., Nikolsky V.N., Bulli L.I. 2020. Azov Anchovy *Engraulis encrasicolus maeoticus* (Engraulidae) under the Sea of Azov Salinization in 2014–2018 // J. Ichthyol. V. 60. № 6. P. 931. https://doi.org/10.1134/S0032945220050124

Ichthyoplankton in the Northern Part of the Black Sea under Prolongation of Summer Hydrological Season in 2020

T. N. Klimova[1], A. A. Subbotin[1], I. V. Vdodovich[1, *], Yu. A. Zagorodnyaya[1], D. A. Zabrodin[1]

[1]Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russia

[*]e-mail: vdodovich@mail.ru

The species diversity and spatial distribution of ichthyoplankton in the shelf and deep-sea waters of the northern half of the Black Sea near the Crimean Peninsula and the shores of the Caucasus under the conditions of prolongation of the summer hydrological season 2020 for September–October are presented. The high temperatures of the upper layer of the sea, peculiar of the summer spawning season, caused a continuation of productive spawning of warm-water fish. Eggs and larvae of 19 species from 12 families were identified in the ichthyoplankton. The maximum number of eggs was 302 ind./m^2, and larvae — 58 ind./m^2. Eggs and larvae of the mass commercial species *Engraulis encrasicolus* (L., 1758) dominated, whose share in the total population was 92.9 and 84.2% respectively. The highest abundance of ichthyoplankton corresponded to areas with minimal dynamic activity and maximum warming within the limits of coastal-shelf quasi-stationary anticyclonic vortices characteristic of the summer hydrological season.

Keywords: ichthyoplankton, zooplankton, species diversity, abundance, larvae nutrition, hydrological regime, Azov-Black Sea Basin