

## РЕГИОНАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОСТОЯНИЯ ЧЕРНОМОРСКОГО ИХТИОПЛАНКТОНА В ПЕРИОД СМЕНЫ ВЕСЕННЕГО ГИДРОЛОГИЧЕСКОГО СЕЗОНА НА ЛЕТНИЙ

© 2024 г. П. С. Подрезова\*, Т. Н. Климова\*, А. А. Субботин\*, И. В. Вдодович\*, @, А. В. Завьялов\*

\*Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр "Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН", просп. Нахимова, 2, Севастополь, 299011 Россия

@E-mail: vdodovich@mail.ru

Поступила в редакцию 30.05.2022 г.

После доработки 30.09.2022 г.

Принята к публикации 25.04.2023 г.

Представлены видовое разнообразие и пространственное распределение ихтиопланктона в прибрежных и открытых водах северной части Черного моря и юго-западной части Азовского моря в июне 2020 г. Видовое разнообразие и численность ихтиопланктона изменялись в соответствии с региональными условиями прогрева верхнего слоя моря в процессе формирования вертикальной термической структуры летнего типа. Наиболее благоприятные условия для выживания ихтиопланктона отмечены в открытых и прибрежных водах западного сектора исследований в начальной фазе летнего гидрологического сезона.

*Ключевые слова:* ихтиопланктон, видовое разнообразие, пространственное распределение, питание личинок рыб, Черное море, гидрологический режим.

DOI: 10.31857/S1026347024010118, EDN: LMSGDE

Сезонность океанологических процессов и явлений, 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, распределение, поведение и миграции различных гидробионтов, а также их взаимодействия в сообществах (Гершанович, Муромцев, 1982). Особенно ярко связь между биологическими и гидрологическими сезонами прослеживается в морях умеренных широт с выраженной изменчивостью гидрологического режима, к каковым относится и Черное море (Дехник, Павловская, 1979). Климатические изменения, наблюдаемые в последние десятилетия, оказали существенное влияние как на экосистему Черного моря в целом, так и его отдельных, прежде всего прибрежно-шельфовых, акваторий (Kubryakov *et al.*, 2016; Turan, Gürlek, 2016; Oguz, 2017). С начала 1990-х гг. в Черном море отмечаются устойчивые изменения в гидрологическом режиме и динамике вод, в параметрах гидрологических сезонов, в особенностях проявления региональных квазистационарных и нестационарных термодинамических образований (Белокопытов, 2017; Трошенко, Субботин, 2018; Трошенко и др., 2019; Морозов, Маньковская, 2020; Маркова и др.,

2021; Подымов и др., 2021). По данным экспедиционных исследований, с начала 2000-х гг. в северной части Черного моря отмечается постепенное увеличение видового разнообразия и численности летнего ихтиопланктона после деградации экосистемы конца 1980–90-х гг. Увеличилась доля икры и личинок прибрежных видов рыб в открытых водах шельфа. Наблюдается расширение устоявшихся сроков нереста тепловодных и умеренноводных видов рыб (Дехник, 1973; Белокопытов, 2017; Klimova, Podrezova, 2018; Климова и др., 2019, 2021; Klimova *et al.*, 2021).

Климатические изменения прежде всего отразились на состоянии ихтиопланктона в летний нерестовый сезон. При этом региональные условия прогрева верхнего слоя моря и формирования вертикальной термической стратификации летнего типа становятся основными лимитирующими факторами результативности нереста тепловодных видов рыб. Однако если выживание икры рыб в основном зависит от температуры воды в период развития, то выживание личинок – от обеспеченности их пищей и определяется совпадением сроков результативного нереста с максимумом развития кормового зоопланктона, а следовательно, состоянием первичной продукции в море в предшествующий гидрологический сезон (Павловская, 1963;

Cushing, 1969; Дехник, Павловская, 1979). Таким образом, сдвиги сроков начала нерестовых сезонов, в зависимости от региональных гидрологических условий в предшествующий период, могут иметь серьезные последствия для выживания рыб на ранних стадиях онтогенеза и повлиять на конечный успех пополнения будущих поколений природных популяций рыб (Houde, 1987; Leggett, Deblois, 1994; Ohlberger *et al.*, 2014; Auth *et al.*, 2017).

Целью настоящего исследования является сравнительный анализ состояния летнего ихтиопланктона в открытых и прибрежных районах Азово-Черноморского бассейна в условиях смены весеннего гидрологического сезона на летний.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собран в 113-м рейсе НИС “Профессор Водяницкий” с 4 по 30 июня 2020 г. в северной части Черного моря (на шельфе с глубинами < 200 м и на глубоководных участках с глубинами > 200 м), в юго-западной части Азовского моря, а также в прибрежной акватории г. Севастополя (с глубинами < 50 м) в экспедициях на судах малого флота ФИЦ ИнБЮМ. Сбор проб осуществляли в режиме вертикальных ловов обратно-конической сетью БР-80/113 и конической сетью ИКС-80, ячея сита 400 мкм, площадь входного отверстия 0.5 м<sup>2</sup>. Вертикальные ловы на глубоководных станциях выполнялись от нижней границы кислородного слоя ( $\delta_t = 16.2$ ) до поверхности, на шельфовых мелководных станциях – от дна до поверхности, а в прибрежной акватории Севастополя – в слое 0–10 м. Всего было отобрано 85 ихтиопланктонных проб (78 – в Черном море, из них 14 в прибрежной акватории Севастополя, и 7 проб в Азовском море). Ихтиопланктон фиксировался 4%-м раствором формалина и обрабатывался в стационарных условиях. Идентификацию ихтиопланктона проводили по (Дехник, 1973; Russell, 1976). *Видовые названия даны по (WoRMS..., 2021).*

Для выявления региональных отличий в видовом составе и пространственном распределении ихтиопланктона на обширной акватории северной половины Черного и Азовского моря были выделены отдельные сектора, соответствующие периодам исследований, отличающихся по гидрологическому режиму: центральный (4–15 июня) от м. Херсонес до Керченского пролива; Азовское море (17–18 июня); кавказский (19–22 июня) вдоль Кавказского побережья; западный (24–27 июня) от Каркинитского залива до г. Севастополя; прибрежная акватория Севастополя (9, 23 и 30 июня).

Большая часть исследований летнего ихтиопланктона северной части Черного моря выполнялась в период установившегося летнего гидрологического сезона. Ихтиопланктонная съемка июня 2020 г. выполнена на шельфе и в глубоководных

районах на обширной акватории северной части Черного моря на начальном этапе формирования летнего типа вертикальной термической стратификации, определяющей региональные особенности результативности нереста большинства тепловодных рыб.

Для сравнения состояния ихтиопланктонных комплексов в открытых водах западного сектора и прибрежных водах акватории Севастополя использовали показатели индексов разнообразия и видового сходства, предложенные (Sørensen, 1948; Константинов, 1969; Одум, 1986). Питание личинок рыб изучали по методике (Дука, Синюкова, 1976). Пищевые объекты идентифицированы по (Определитель фауны..., 1969).

Для анализа гидрологического режима использовали экспедиционные данные вертикальных зондирований гидролого-гидрохимическим комплексом Indronaut Os 320 Plus. В качестве дополнительной информации о пространственно-временной изменчивости температуры и циркуляции поверхностных вод использовались космические снимки температуры поверхности моря (ТПМ) и расчетные карты геострофических течений за период с декабря 2019 по июль 2020 г. (Морской портал..., 2021).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Гидрологический режим.** Анализ доступной информации за время выполнения исследований и предшествующий период показал, что временные параметры съемки соответствовали переходной фазе от весеннего гидрологического сезона к летнему. Сезонный прогрев верхнего слоя моря начался с 11–12°C в конце апреля, и к началу исследований ТПМ в прибрежных и открытых водах Крыма увеличилась до 16.0–16.5°C и до 17.5–18.0°C – у берегов Кавказа (рис. 1а).

Термическая структура вод, благоприятная для начала нереста тепловодных видов рыб (Дехник, Павловская, 1979), сформировалась только в третьей декаде июня. К концу съемки большая часть исследуемой акватории прогрелась до 23–24°C и лишь в юго-восточной части – до 24.5–25.0°C (рис. 1б). На фоне запаздывания летнего гидрологического сезона и активизации ветро-волновой деятельности толщина верхнего квазиоднородного слоя (ВКС) варьировала от 1 до 10 м в зависимости от времени выполнения станций на фоне неравномерного прогрева верхнего слоя моря и региональных особенностей проявления атмосферных процессов.

Соленость поверхностных вод в различных частях исследуемой акватории изменялась от 16.9 до 18.7‰. При этом максимальные значения солености (18.2–18.7‰) соответствовали открытым

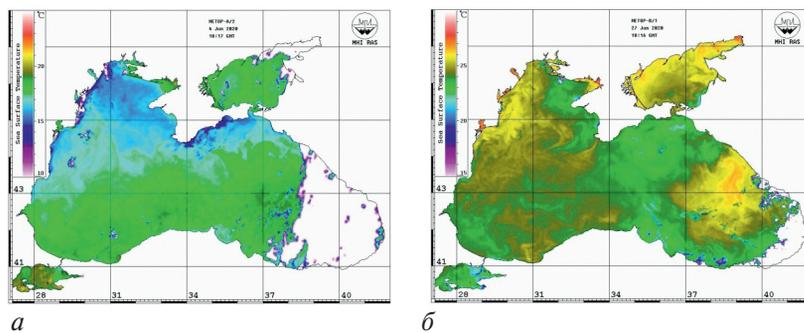


Рис. 1. Спутниковые карты распределения ТПМ на начало и окончание ихтиопланктонных исследований в июне 2020 г.: а – 04.06.2020; б – 27.06.2020 (Морской портал..., 2021).

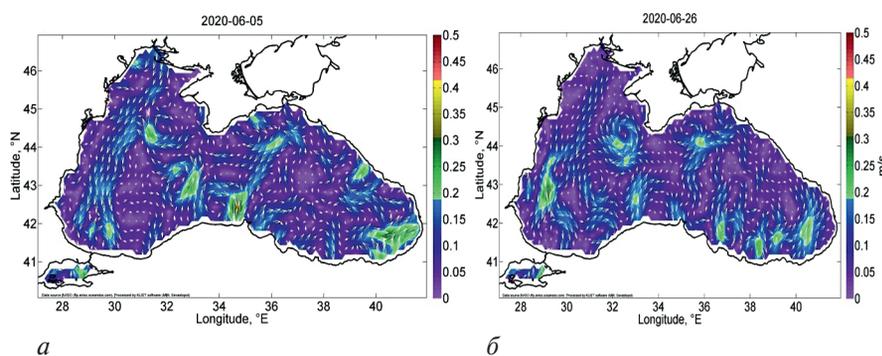


Рис. 2. Расчетные схемы геострофических течений на начало и окончание ихтиопланктонных исследований в июне 2020 г.: а – 05.06.2020; б – 26.06.2020 (Морской портал..., 2021).

глубоководным районам моря, а минимальные – районам непосредственного влияния основных очагов распреснения (прибрежной акватории юго-восточного Крыма (17.4–17.8‰) вследствие поступления азовоморских вод, разгрузки горных рек южнее Новороссийска (17.4–17.8‰) и наиболее прогретым водам дунайского происхождения (16.9–17.4‰) над северным склоном Большой топографической ложбины к западу от Крымского полуострова.

К началу съемки общая система поверхностной циркуляции вод Черного моря определялась неустойчивостью Основного черноморского течения (ОЧТ), образующего в восточной и западной частях моря два ядра основного циклонического круговорота с характерной для июня – июля повышенной интенсивностью последнего (Иванов, Белокопытов, 2011). В прибрежно-шельфовой зоне наблюдались четыре квазистационарных антициклонических круговорота на начальной стадии развития: Кавказский – в юго-восточной части акватории, Керченский – юго-восточнее Таманского полуострова, Крымский – к юго-западу от м. Меганом и Севастопольский – над северным склоном Большой топографической ложбины (рис. 2а).

К концу исследований из выделенных квазистационарных круговоротов дальнейшее развитие получили Севастопольский антициклон, сместившийся к юго-востоку и активизировавшийся над южной частью Большой топографической ложбины, и Крымский антициклон – на шельфе от Феодосийского залива до Ялты. Кавказский антициклон вследствие ослабления ОЧТ трансформировался, расширившись на север и в сторону открытого моря, а Керченский сохранил свое положение и интенсивность (рис. 2б).

Прибрежная акватория Севастополя географически является структурной частью Западного сектора и переходной зоной между акваториями с типичными сезонными гидрологическими режимами – прибрежных вод Южного берега Крыма и западного Крыма (Белокопытов, 2019). В период съемки гидрологический режим в прибрежной акватории Севастополя определялся особенностями прогрева и циркуляции вод северо-западной части моря (рис. 1б, 2б).

**Ихтиопланктон.** В период исследований были идентифицированы 35 видов икры и личинок рыб (4 вида умеренноводных и 31 вид тепловодных

рыб) из 21 семейства. В открытых водах отмечены 26 видов икры и личинок рыб из 18 семейств, в прибрежной акватории Севастополя — 25 видов из 17 семейств, в Азовском море — 3 вида из 3 семейств (табл. 1).

Средняя численность икры в открытых водах Черного моря колебалась от 7.8 экз/м<sup>2</sup> в начале июня до 79.5 экз/м<sup>2</sup> в конце июня, а личинок — от 0.7 до 7.5 экз/м<sup>2</sup>. В прибрежных водах юго-западного Крыма средняя численность икры в июне составляла 161.5, личинок — 25.1 экз/м<sup>2</sup>. В Азовском море средняя численность составляла 462.6 экз/м<sup>2</sup>, а личинок не превышала 7.4 экз/м<sup>2</sup>. Пространственное распределение ихтиопланктона представлено на рис. 3.

В Центральном секторе исследований нерестовый сезон тепловодных рыб только начинался, и на 7 станциях ихтиопланктон отсутствовал. В пробах идентифицированы 9 видов икры и личинок рыб. Средняя численность икры составляла 7.8 экз/м<sup>2</sup>. Икра была представлена в основном тепловодными *Engraulis encrasicolus*, *Trachurus mediterraneus*, *Diplodus annularis*, *Mullus barbatus* и весенне-нерестующей *Scophthalmus maeoticus*. Доминировала икра *E. encrasicolus*, составляя 78.1%. Продолжался нерест умеренноводных *Sprattus sprattus* и *Merlangius merlangus*, доля их икры была достаточно высока, в сумме составляла 19.1%. Личинки были представлены только единичными экземплярами тепловодных *E. encrasicolus*, *Syngnathus schmidti* и *Gobius niger*, их средняя численность не превышала 0.7 экз/м<sup>2</sup> (рис. 3, табл. 1).

В Азовском море в ихтиопланктоне были идентифицированы только 3 вида рыб. Доминировали икра и личинки *E. encrasicolus*, средняя численность ее икры составляла 462.6, личинок — 7.4 экз/м<sup>2</sup>, а максимальная численность достигала 1242 и 30 экз/м<sup>2</sup> соответственно (рис. 3). Личинки *S. schmidti* и икра *Callionymus* sp. отмечались единично. Икра из семейства *Callionymidae* ранее в Азовском море не встречалась. В Черном море *Callionymidae* нерестится при значительном колебании солености (9.5–18.5‰) от Одесского залива до Керченской предпроливной зоны (Дехник, 1973). Вероятно, в Азовское море икра *Callionymidae* была занесена с черноморскими водами через Керченский пролив при усилении ветров южных румбов. Нельзя исключать и увеличение в последние годы солености в Азовском море (Бердников и др., 2019), что могло послужить благоприятным фактором для расширения районов обитания этого вида.

В Кавказском секторе на 7 станциях икра и личинки рыб отсутствовали. В пробах были отмечены 7 видов только тепловодных рыб (5 видов икры и 2 вида личинок). Средняя численность икры составляла 11.5, а личинок — 0.7 экз/м<sup>2</sup>. Доминировала

икра *E. encrasicolus* (68.7%), единичными экземплярами была отмечена икра *M. barbatus*, *Pomatomus saltatrix*, *T. mediterraneus* и *Callionymus* sp., однако их нерест был безрезультативен. Высокая численность икры (116 экз/м<sup>2</sup>) наблюдалась только на мелководной станции в районе Анапы (рис. 3). Ихтиопланктон здесь собирали 19 июня после исследований в Азовском море. Около 65% общей численности икры в пробе составляла *E. encrasicolus*, интенсивный нерест которой в это время наблюдался в Азовском море. Известно, что большая часть азовской популяции *E. encrasicolus* зимует южнее Новороссийска и при благоприятных температурных условиях нерестится и в Черном море в зоне влияния азовоморских вод вблизи Керченского пролива (Васильева, 2007). Личинки были представлены двумя видами: *S. schmidti* и *Symphodus ocellatus* (табл. 1).

В Западном секторе на заключительном этапе исследований в третьей декаде июня икра и личинки отсутствовали только на одной станции. В пробах были идентифицированы 26 видов рыб (13 видов икры и 18 видов личинок) из 18 семейств. Средняя численность ихтиопланктона по сравнению с началом ихтиопланктонной съемки (центральный сектор) возросла на порядок. Численность икры составляла 79.6, а личинок — 7.5 экз/м<sup>2</sup> (табл. 1). Доминировала икра *E. encrasicolus*, составляя 72.9%, субдоминантным видом была *T. mediterraneus* — 16.5%. Икра остальных видов тепловодных рыб встречалась единично. Среди личинок доминирование было слабо выражено. В пробах преобладали личинки рыб, обычные для прибрежных вод, с длительным периодом постэмбрионального развития. На личинок рыб с демерсальной икрой приходилось 45.3%, а на личинок пелагофильных рыб — 13.3%. Личинки, типичные для открытых вод шельфа, были представлены только *E. encrasicolus* (25.4%) и *S. schmidti* (12%). Под слоем термоклина продолжался нерест умеренноводных рыб. Доля икры *S. sprattus* и *M. merlangus* в сумме не превышала 2.5%, а личинок трех видов рыб из сем. *Gadidae* — 3.9% (табл. 1).

В прибрежной акватории Севастополя ихтиопланктон присутствовал во всех пробах. Всего были идентифицированы 25 видов икры и личинок рыб из 17 семейств (табл. 1). Средняя численность икры составила 161.5, а личинок — 25.1 экз/м<sup>2</sup>. Если в начале июня при температуре менее 20°C было отмечено 9 видов икры и личинок рыб, а средняя численность икры составляла 73.6 и 5.6 экз/м<sup>2</sup> соответственно, то в третьей декаде июня при температуре, превышающей 24°C, средняя численность икры достигала 210, а личинок — 36 экз/м<sup>2</sup>. В пробах преобладала икра *D. annularis* (49.7%), а доля икры *E. encrasicolus* составляла около 16%. (табл. 1). В отличие от других районов исследований здесь были широко представлены личинки из сем.

Таблица 1. Видовой состав ихтиопланктона в июне 2020 г. в различных районах исследований

Семейство	Виды	Сектора в Черном море				Азовское море
		Центральный	Кавказский	Западный	Прибрежье Севастополя	
Умеренноводные виды						
Clupeidae	<i>Sprattus sprattus</i> (Linnaeus, 178)	+		+		
Gadidae	<i>Merlangius merlangus</i> Linnaeus, 1758	+		+	+	
	<i>Trisopterus luscus</i> Linnaeus, 1758			+		
	Gadidae spp.			+		
Тепловодные виды						
Engraulidae	<i>Engraulis encrasicolus</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	+	+
Syngnathidae	<i>Syngnathus schmidtii</i> Popov, 1927	+	+	+		+
Scorpaenidae	<i>Scorpaena porcus</i> Linnaeus, 1758			+	+	
Serranidae	<i>Serranus scriba</i> (Linnaeus, 1758)			+	+	
Trachinidae	<i>Trachinus draco</i> Linnaeus, 1758				+	
Gobiesocidae	<i>Lepadogaster candolii</i> Risso, 1810			+		
	<i>Diplecogaster bimaculata</i> (Bonnaterre, 1788)			+	+	
	<i>Parablennius tentacularis</i> (Brünnich, 1768)			+		
	<i>Parablennius sanguinolentus</i> (Pallas, 1814)				+	
Blenniidae	<i>Coryphoblennius galerita</i> (Linnaeus, 1758)				+	
	Blenniidae spp.			+		
	Callionymidae	<i>Callionymus</i> sp.		+	+	+
Gobiidae	<i>Gobius niger</i> Linnaeus, 1758	+		+	+	
	<i>Pomatoschistus marmoratus</i> (Risso, 1810)			+	+	
	<i>Pomatoschistus minutus</i> (Pallas, 1770)			+	+	
	<i>Pomatoschistus pictus</i> Malm, 1865			+	+	
	<i>Knipowitschia longicaudata</i> (Kessler, 1877)			+		
Carangidae	<i>Trachurus mediterraneus</i> (Staindachner, 1868)	+	+	+	+	
Mullidae	<i>Mullus barbatus</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	+	
Sciaenidae	<i>Sciaena umbra</i> (Linnaeus, 1758)			+	+	
Sparidae	<i>Diplodus annularis</i> (Linnaeus, 1758)	+		+	+	
	Sparidae spp.				+	
Labridae	<i>Ctenolabrus rupestris</i> (Linnaeus, 1758)				+	
	<i>Symphodus ocellatus</i> (Linnaeus, 1758)		+	+	+	
	<i>Symphodus roissali</i> (Risso, 1810)				+	
	<i>Symphodus cinereus</i> (Bonnaterre, 1788)				+	
Scombridae	<i>Sarda sarda</i> (Bloch, 1793)				+	
Pomatomidae	<i>Pomatomus saltatrix</i> (Linnaeus, 1766)		+	+	+	
Scophthalmidae	<i>Scophthalmus maeoticus</i> (Pallas, 1814)	+		+		
Bothidae	<i>Arnoglossus kessler</i> (Schmidt, 1915)				+	
Soleidae	<i>Pegusa nasuta</i> (Pallas, 1814)			+		

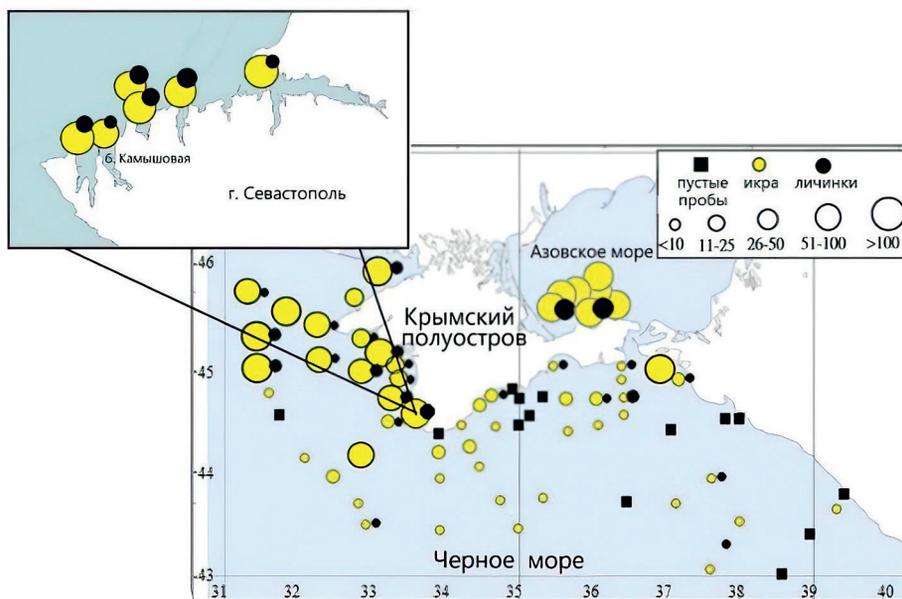


Рис. 3. Карта-схема пространственного распределения ихтиопланктона (экз/м<sup>2</sup>).

Labridae, из редких видов можно отметить личинку *Coryphoblennius galerita* (Linnaeus, 1758). Нерест массовой промысловой *T. mediterraneus* здесь был результативным, личинки присутствовали практически во всех пробах. Суммарная численность личинок *T. mediterraneus* и *E. encrasicolus* составляла более половины общей численности личинок всех видов, обнаруженных в этом районе. Умеренноводные виды были представлены только единичной икрой *M. merlangus*.

**Питание личинок рыб.** Выживание личинок рыб в значительной степени зависит от трофических взаимоотношений в планктонном сообществе, а именно – кормовой базы личинок рыб. Изучено питание и размерно-массовые характеристики 60 экз. личинок рыб, относящихся к 7 семействам из Черного моря и 25 экз. личинок *E. encrasicolus* из Азовского моря, в прибрежной акватории Севастополя исследовано 61 экз. личинок рыб из 5 семейств. В Азовском море и в прибрежной акватории Севастополя все личинки *E. encrasicolus* находились на желточном типе питания. Наиболее благоприятные условия для выживания личинок наблюдались в западном секторе исследований, где пробы отбирались в третьей декаде июня. Здесь был отмечен наиболее широкий размерный ряд личинок *E. encrasicolus* (TL от 2.3 до 6.6 мм), которые находились на желточном, смешанном и внешнем типах питания. В кишечниках личинок *E. encrasicolus* на внешнем типе питания (длина более 6 мм) пищевые организмы были переварены до аморфной массы. В пищевом комке личинок остальных видов идентифицированы ювенильные стадии копепод. Кладоцеры отмечены у *S. schmidtii*,

*K. longicaudata* и *Lepadogaster candolii*, единично встречались яйца гидробионтов. Большое количество пищевых объектов в кишечниках личинок, пойманных в западном секторе, свидетельствует о благоприятных кормовых условиях в исследуемый период. Так, если в западном секторе исследований в кишечниках *S. schmidtii* обнаружено от 5 до 28 пищевых объектов, то в центральном секторе исследований их количество колебалось от 1 до 6, в районе Кавказа – от 1 до 4 экз., а у экземпляра, пойманного в Азовском море, отмечено только 2 объекта (Copepoda (Calanoida)) длиной 0.25 мм. У личинок сем. Gobiidae пищевые организмы (от 1 до 3 экз. на один кишечник) встречались только в западном секторе исследований.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Данные о видовом составе и численности ихтиопланктона в разных районах, соответствующих конкретным этапам формирования летнего типа термической стратификации вод, свидетельствуют о существенных региональных отличиях ихтиопланктонных комплексов. В течение июня 2020 г. в открытых водах Черного моря наблюдалось последовательное развитие летнего нерестового сезона тепловодных видов рыб.

В центральном секторе исследования выполняли на заключительной фазе весеннего гидрологического сезона при интенсивном прогреве верхнего слоя моря, однако ВКС летнего типа еще не сформировался. В начале съемки на большей части акватории температура поверхности моря составляла 16–17°С. Пониженные значения температуры воды

(до 14°C) наблюдались в узкой прибрежной зоне от Ялты до Феодосийского залива как остаточное проявление прибрежного апвеллинга, а наиболее высокие (до 17.5–18.0°C) – в водах ОЧТ в южной части сектора (рис. 1а). Активный прогрев верхнего слоя моря продолжался до начала второй декады месяца, когда ТПМ увеличилась до 21–22°C. В период с 4 по 15 июня в центральном секторе исследований в ихтиопланктоне было отмечено 9 видов (7 тепловодных), а средняя численность икры и личинок составляла всего 7.8 и 0.7 экз/м<sup>2</sup>. Сложившаяся термическая структура верхнего слоя моря не способствовала нересту тепловодных видов рыб, что подтверждается высокой долей (19%) икры умеренноводных *S. sprattus* и *M. merlangus* в пробах.

Начиная с середины второй декады июня активизация атмосферных процессов над бассейном Черного и Азовского морей привела к усилению ветро-волнового перемешивания и замедлению прогрева верхнего слоя моря. Волнение моря до 3 баллов по всей акватории кавказского сектора отмечалось с 19 по 21 июня. Вследствие вовлечения в верхний слой моря холодных вод из слоя максимальных вертикальных градиентов температуры значения ТПМ по сравнению с предшествующими понизились на 1–2°C, что замедлило процесс формирования летнего типа вертикальной термической стратификации (Филлипс, 1980). Таким образом, съемка в кавказском секторе выполнялась в начальной фазе летнего гидрологического сезона со слабо выраженным ВКС толщиной до 5–7 м и перепадом температур от 22–24°C на поверхности до 18–20°C на глубине 20 м. Усиление ветро-волнового перемешивания и замедление прогрева верхнего слоя моря не способствовали нерестовой активности теплолюбивых видов рыб. В ихтиопланктонных пробах были отмечены всего 7 видов, средняя численность икры составляла 11.5, а личинок – 0.7 экз/м<sup>2</sup>. Активный нерест *E. encrasicolus* наблюдался только в пределах Керченского антициклона в северо-восточной части акватории в сложившихся благоприятных термодинамических условиях при минимальной ветро-волновой активности. Здесь численность ее икры составляла 116 экз/м<sup>2</sup>, однако личинки в пробах отсутствовали.

В Западном секторе исследований съемка выполнялась уже в летний гидрологический сезон при значениях температуры поверхности моря 23–26°C (рис. 1б). Сформировавшаяся термическая структура летнего типа с ВКС толщиной более 10 м способствовала началу массового нереста тепловодных видов рыб. Здесь были отмечены 26 видов икры и личинок рыб. Средняя численность как икры, так и личинок возросла по сравнению с центральным сектором исследований на порядок и составляла 79.5 и 7.5 экз/м<sup>2</sup> соответственно. В прибрежной акватории средняя численность

ихтиопланктона превышала значения открытых вод в 2 раза по икре и в 3.5 раза по личинкам, а их максимальная численность достигала 368 и 85 экз/м<sup>2</sup> соответственно. Одновременно было отмечено массовое развитие кормового зоопланктона как в прибрежной акватории, так и в открытых водах северо-западной части Черного моря, что подтверждается высокой численностью личинок, находящихся на разных типах питания, и большим количеством кормовых организмов в их кишечниках.

В последние годы в летний гидрологический сезон было отмечено увеличение количества узкоприбрежных видов ихтиопланктона в открытых водах шельфа в связи с усилением роли прибрежно-шельфовых квазистационарных антициклонических вихрей вдоль берегов Крыма и Кавказа при снижении интенсивности ОЧТ (Белокопытов, 2017; Климова и др., 2021). В третьей декаде июня большая часть акватории западного сектора находилась под влиянием квазистационарного антициклонического круговорота (Севастопольский антициклон). Циркуляция вод в системе Севастопольского антициклона способствовала выносу по своей восточной периферии зоо- и ихтиопланктона с прибрежной акватории западного Крыма в открытые воды (рис. 2б). Одновременно по северо-западной периферии антициклона отмечено поступление хорошо прогретых дунайских вод с пониженной соленостью, которые также способствовали выносу планктона из прибрежных акваторий северо-западного шельфа в открытые воды (рис. 1б). Увеличение количества видов в открытых водах западного сектора наблюдалось в основном за счет личинок узкоприбрежных рыб с демерсальной икрой из семейств *Gobiesocidae*, *Blenniidae*, *Gobiidae*, *Labridae*.

Поскольку количество видов в ихтиопланктоне прибрежной акватории Севастополя и открытых вод западного сектора оказалось одного порядка, мы проанализировали состояние ихтиопланктонных комплексов этих районов с помощью наиболее часто употребляемых индексов видового разнообразия (индексов видового разнообразия, видового богатства, доминирования и выровненности), предложенных (Одум, 1986), а также индексов видового (Sørensen, 1948) и структурного сходства (Константинов, 1969).

Высокое видовое разнообразие обычно характеризуется максимальной выровненностью и отсутствием доминирования отдельных видов (Одум, 1986). В прибрежной акватории Севастополя была отмечена высокая выровненность (0.53) и низкое доминирование (0.27) отдельных видов, что привело к повышению индекса видового разнообразия ихтиопланктона до 2.44 (табл. 2). Показатели индексов видового богатства зависят от количества видов в изучаемом сообществе и суммарной

Таблица 2. Показатели индексов видового разнообразия ихтиопланктона

Индексы разнообразия	Западный сектор	Прибрежная акватория Севастополя
Индекс видового разнообразия (Shannon, 1949)	1.77	2.45
Индекс видового богатства (Simpson, 1949)	13.04	10.63
Индекс доминирования (Margalef, 1958)	0.52	0.27
Индекс выровненности (Pielou, 1966)	0.38	0.53
Количество видов	26	25

численности всех особей. Поэтому, несмотря на сопоставимое число видов, индекс видового богатства в открытых водах оказался выше, чем в прибрежной акватории Севастополя, где численность была намного выше (табл. 2).

Сопоставимое количество видов в ихтиопланктоне обоих районов исследований способствовало повышению показателя индекса видового сходства (Sørensen, 1948) ихтиопланктона, который составил (0.63). Индекс структурного сходства (Константинов, 1969) в данных районах для икры составил всего 36.6, а для личинок — 46.7, что вполне закономерно в связи с различиями в структуре видового состава икры и личинок в открытых и прибрежных водах. Структура видового состава икры была типичной (Дехник, Павловская, 1979) как в открытых водах Западного сектора с доминированием *E. encrasicolus*, так и в прибрежной акватории моря, где доминирование не было выражено, а в пробах преобладала икра *D. annularis*, *E. encrasicolus*, *T. mediterraneus* и *M. barbatus*. Однако среди личинок отсутствие доминирования наблюдалось в обоих районах исследований, а высокая доля личинок узкоприбрежных видов способствовала увеличению показателя индекса структурного сходства.

В первой половине июня наблюдался период активного прогрева верхнего слоя моря. Значения ТПМ колебались от 19 до 22°C и были благоприятны для нереста и эмбрионального развития икры наиболее массового тепловодного вида черноморской ихтиофауны — *E. encrasicolus*. В Центральном секторе исследований средняя численность икры еще не превышала 6.0 экз/м<sup>2</sup>, однако нерест был результативным, доля личинок от количества икры в ловах составляла 2.1%.

В конце второй декады июня в Азовском море несмотря на то, что средняя численность икры *E. encrasicolus* превышала 460 экз/м<sup>2</sup>, процент личинок от количества икры в пробах был низким (1.6%), причем все личинки находились на желточном типе питания. Низкая эффективность нереста *E. encrasicolus* в Азовском море, вероятно, связана с климатическим осолонением азовских вод (Бердников и др., 2019). Уже с 2017 г. соленость достигла 14–15‰, что приводило к смене солоноватоводных

видов зоопланктона на морские. Для выживания личинок рыб в период перехода на внешний тип питания необходимо достаточное количество мелкокоразмерных фракций кормового зоопланктона. Однако массовое развитие морского зоопланктона, в отличие от солоноватоводного, наблюдается при более высокой температуре воды в море (Надолинский, Надолинский, 2018). Температура воды в период исследований не превышала 22°C. Вероятно, именно низкая численность мелкокоразмерных фракций в кормовом зоопланктоне Азовского моря отрицательно повлияла на выживание личинок *E. encrasicolus*. Данное предположение подтверждается нашими данными по размерному составу и питанию личинок рыб Азовского моря.

В западном секторе съемка выполнялась уже в начальной фазе летнего гидрологического сезона при значениях ТПМ свыше 23°C и сформировавшемся ВКС летнего типа толщиной более 10 м, что было благоприятным как для нереста теплолюбивых рыб, так и массового развития кормового зоопланктона. Эффективность нереста *E. encrasicolus* в открытых водах западного сектора была сопоставима с таковой в прибрежной акватории Севастополя в конце 1958–1959 гг., когда в июне на траверзе Камышовой бухты при температуре поверхности моря 18–19°C она составляла 3.2% (Дехник, 1973). В прибрежной акватории Севастополя в том же районе исследований в конце третьей декады июня 2020 г. температура поверхности в море уже достигала 26°C, а эффективность нереста составила 34%, что соответствовало эффективности в разгар нереста *E. encrasicolus* в июле — августе 1950-х гг.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Последовательность выполнения ихтиопланктонных исследований в процессе формирования термической структуры вод, благоприятной для начала массового нереста теплолюбивых рыб, показала резкое увеличение количества видов и численности ихтиопланктона от заключительной фазы весеннего гидрологического сезона до начальной фазы летнего. Если в начале исследований при

активном прогреве поверхности моря и отсутствии ВКС в центральном секторе исследований в ихтиопланктоне были отмечены 9 видов, средняя численность икры составляла 7.8, а личинок 0.7 экз/м<sup>2</sup>, то к концу ихтиопланктонной съемки в западном секторе в условиях сформировавшейся термической структуры летнего типа с толщиной ВКС более 10 м количество видов возросло до 26, их численность возросла на порядок. Здесь же наблюдались наиболее благоприятные условия для выживания личинок рыб, что подтверждено широким размерным рядом личинок и большим количеством пищевых объектов в их кишечниках.

Наиболее благоприятные условия для выживания ихтиопланктона наблюдались в прибрежной акватории Севастополя, где отмечены максимальная численность икры и личинок рыб и высокие показатели индексов видового разнообразия. К концу третьей декады июня эффективность нереста массового промыслового вида *E. encrasicolus* была сопоставима с июлем — августом середины XX века и составляла свыше 34%.

В конце второй декады июня, несмотря на благоприятную температуру поверхности моря (22–24°C), активизация циклонической деятельности в восточной части моря привела к замедлению процесса образования термической стратификации летнего типа в Кавказском секторе исследований. Количество видов и численность ихтиопланктона были сопоставимы с таковым в Центральном секторе в период заключительной фазы весеннего гидрологического сезона.

Низкая эффективность нереста *E. encrasicolus* в Азовском море, вероятно, связана с климатическим осолонением азовских вод, что привело к смене солоноватоводных видов зоопланктона на морские, чье массовое развитие наблюдается в более поздние сроки, не совпавшие с интенсивным нерестом азовоморской популяции *E. encrasicolus*, который наблюдался в период наших исследований.

Сравнительный анализ структуры видового состава икры прибрежных и открытых вод западного сектора показал их соответствие с периодом устойчивого состояния ихтиопланктона в середине прошлого века (выраженное доминирование одного вида в открытых водах и отсутствие доминирования в прибрежных водах), что подтверждается низким показателем индекса структурного сходства (36.6).

Развитие квазистационарного Севастопольского антициклона, наряду с особенностями циркуляции вод северо-западной части Черного моря, определяли динамику вод в западном секторе исследований, способствующую выносу личинок прибрежных видов с длительным периодом постэмбрионального развития в сторону открытого

моря. В результате количество видов в ихтиопланктоне и структура видового состава личинок рыб (отсутствие выраженного доминирования) в открытых водах западного шельфа оказалась близкой к таковой в прибрежной акватории моря, а индекс структурного сходства личинок составил 46.7.

Работа выполнена по темам госзадания № 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”.

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белокопытов В.Н.* Климатические изменения гидрологического режима Черного моря. Автореф. дис. д-ра геогр. наук. Севастополь: МГИ, 2017. 42 с.
- Белокопытов В.Н.* Сезонный ход вертикальной термохалинной стратификации вод на Черноморском шельфе Крыма // Экол. безоп. прибрежной и шельфовой зон моря. 2019. Вып. 3. С. 19–24.
- Бердников С.В., Дашкевич Л.В., Кулыгин В.В.* Климатические условия и гидрологический режим Азовского моря в XX — начале XXI вв. // Водные биоресурсы и среда обитания. 2019. Т. 2. № 2. С. 7–19.
- Васильева Е.Д.* Рыбы Черного моря. Определитель морских, солоноватоводных, эвригаллиных и проходных видов с цветными иллюстрациями, собранными С.В. Богородским. М.: ВНИРО, 2007. 238 с.
- Гершанович Д.Е., Муромцев А.М.* Океанологические основы биологической продуктивности Мирового океана. Л.: Гидрометеиздат, 1982. 320 с.
- Дехник Т.В.* Ихтиопланктон Черного моря. Киев: Наук. думка, 1973. 234 с.
- Дехник Т.В., Павловская Р.М.* Сезонные изменения видового состава, распределение и численность ихтиопланктона // Основы биологической продуктивности Черного моря / Под ред. В.Н. Грезе. Киев: Наукова думка, 1979. С. 268–272.
- Дука Л.А., Синюкова В.И.* Руководство по изучению питания личинок и мальков морских рыб в естественных и экспериментальных условиях. Киев: Наукова думка, 1976. 133 с.
- Иванов В.А., Белокопытов В.Н.* Океанография Черного моря. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. 212 с.

- Климова Т.Н., Субботин А.А., Мельников В.В., Серебренников А.Н., Подрезова П.С.* Пространственное распределение ихтиопланктона у Крымского полуострова в летний сезон 2013 г. // *Морской биологический журнал*. 2019. Т. 4. № 1. С. 63–80.
- Климова Т.Н., Вдодович И.В., Субботин А.А., Загородняя Ю.А., Подрезова П.С., Гарбазей О.А.* Распределение ихтиопланктона в связи с особенностями гидрологического режима у берегов Крыма (Черное море) в весенне-летний сезон 2017 г. // *Вопросы ихтиологии*. 2021. Т. 61. № 2. С. 194–204.
- Константинов А.С.* Использование теории множеств в биогеографическом и экологическом анализе // *Успехи современной биологии*. 1969. Т. 67. Вып. 1. С. 99–108.
- Маркова Н.В., Белокопытов В.Н., Дымова О.А., Миклашевская Н.А.* Оценка климатических полей температуры и солености вод Черного моря для современного периода (1991–2020) // *Морской гидрофизический журнал*. 2021. Т. 37. № 4. С. 423–435.
- Морозов А.Н., Маньковская Е.В.* Холодный промежуточный слой Черного моря по данным экспедиционных исследований 2016–2019 годов // *Экол. безоп. прибрежной и шельфовой зон моря* 2020. № 2. С. 5–16.
- Морской портал. Архив данных по Черному морю. [Электронный ресурс]. [http://dvs.net.ru/mp/data/main\\_ru.shtml/](http://dvs.net.ru/mp/data/main_ru.shtml/) (дата обращения 23.04.2021).
- Надолинский В.П., Надолинский Р.В.* 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*. 2018. Т. 1. № 1. С. 51–66.
- Одум Ю.* Экология. М.: Мир, 1986. Т. 2. 373 с.
- Определитель фауны Черного и Азовского морей // Свободноживущие беспозвоночные: В 3 т. Ракообразные.* Киев: Наукова думка, 1969. Т. 2. 536 с.
- Павловская Р.М.* Основные причины колебаний урожайности поколений черноморской хамсы // *НТИ (ВНИРО)*. 1963. Вып. 9. С. 23–35.
- Подымов О.И., Зацепин А.Г., Очередник В.В.* Рост солености и температуры в деятельном слое северо-восточной части Черного моря с 2010 по 2020 г. // *Морской гидрофизический журнал*. 2021. Т. 37. № 3. С. 279–287.
- Троценко О.А., Субботин А.А.* Абиотические факторы и условия обитания гидробионтов прибрежной зоны Юго-Восточного Крыма. Гидрологические особенности // *Биология Черного моря у берегов Юго-Восточного Крыма*. Симферополь: ИТ “АРИАЛ”, 2018. С. 46–59.
- Троценко О.А., Субботин А.А., Еремин И.Ю.* Изменчивость основных лимитирующих факторов среды в процессе выращивания двустворчатых моллюсков на ферме в районе Севастополя // *Уч. зап. КФУ. Сер. география и геология*. 2019. Т. 5. № 2. С. 308–321.
- Филлис О.М.* Динамика верхнего слоя океана. Л.: Гидрометеиздат, 1980. 319 с.
- Auth T.D., Daly E.A., Brodeur R.D., Fisher J.L.* Phenological and distributional shifts in ichthyoplankton associated with recent warming in the northeast Pacific Ocean // *Global Change Biol*. 2017. V. 24. № 1. P. 259–272.
- Cushing D.H.* The regularity of the spawning season of some fishes // *ICES Journal of Marine Science*. 1969. V. 33 (1). P. 81–92.
- Houde E.D.* Fish early life dynamics and recruitment variability // *American Fisheries Society Symposium*. 1987. V. 2. P. 17–29.
- Klimova T., Vdodovich I., Podrezova P.* Ichthyoplankton of the shelf and deepwater areas of the north and northeast of the Black Sea in the spring season // *Turk. J. Fish. & Aquat. Sci*. 2021. V. 5. P. 255–263.
- Klimova T.N., Podrezova P.S.* Seasonal distribution of the Black Sea ichthyoplankton near the Crimean Peninsula // *Regional studies in Marine Science*. 2018. V. 24. P. 260–269.
- Kubryakov A.A., Stanichny S.V., Zatsepin A.G., Kremenetskiy V.V.* Long-term variations of the Black Sea dynamics and their impact on the marine ecosystem // *Journal of Marine Systems*. 2016. V. 163. P. 80–94.
- Leggett W.C., Deblois E.* Recruitment in marine fishes: Is it regulated by starvation and predation in the egg and larval stages? // *Netherlands Journal of Sea Research*. 1994. V. 32 (2). P. 119–134.
- Oguz T.* Controls of Multiple Stressors on the Black Sea Fishery. *Frontiers in Marine Science*. 2017. V. 4. P. 1–12.
- Ohlberger J., Thackeray S.J., Winfield I.J., Maberly S.C., Vollestad L.A.* When phenology matters: Age-size truncation alters population response to trophic mismatch // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2014. V. 281. 20140938. P. 1–7.
- Russell F.S.* The eggs and planktonic stages of British marine fishes. London, New York, San Francisco: Acad. Press, 1976. 524 p.
- Sörensen T.* A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content // *Kongelige Danske Videnskabernes Selskab. Biol. kriter*. Bd V. 1948. № . 4. P. 1–34.
- Turan C., Gürlek M.* Climate Change and Biodiversity Effects in Turkish Seas // *Natural and Engineering Sciences*. 2016. V. 1. № 2. P. 15–24.
- WoRMS Editorial Board. 2021. World register of marine species. (<https://www.marinespecies.org/index.php>. Version 02/2022). <https://doi.org/10.14284/170>.

## **Regional variability of the Black Sea ichthyoplankton state during the change of the spring hydrological season to the summer**

**P. S. Podrezova<sup>1</sup>, N. N. Klimova<sup>1</sup>, A. A. Subbotin<sup>1</sup>, I. V. Vdodovich<sup>1, #</sup>, A. V. Zavjyalov<sup>1</sup>**

*<sup>1</sup>Federal State Budgetary Institution of Science Federal Research Center "Institute of Biology of the Southern Seas named after A. O. Kovalevsky RAS", ave. Nakhimova, 2, Sevastopol, 299011 Russia*

*<sup>#</sup>e-mail: vdodovich@mail.ru*

The species diversity and spatial distribution of ichthyoplankton in the coastal and open waters of the northern part of the Black Sea and the southwestern part of the Sea of Azov in June 2020 are presented. The species diversity and abundance of ichthyoplankton changed in accordance with the regional conditions of warming of the sea upper layer during the formation of a vertical thermal structure of the summer type. The most favorable conditions for the survival of ichthyoplankton were observed in the open and coastal waters of the Western Sector of research in the initial phase of the summer hydrological season.

*Keywords:* ichthyoplankton, species diversity, spatial distribution, feeding of fish larvae, Black Sea, hydrological regime