

УДК 597.08.591.3.574.52

## РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ИХТИОПЛАНКТОНА В СВЯЗИ С ОСОБЕННОСТЯМИ ГИДРОЛОГИЧЕСКОГО РЕЖИМА У БЕРЕГОВ КРЫМА (ЧЁРНОЕ МОРЕ) В ВЕСЕННЕ-ЛЕТНИЙ СЕЗОН 2017 Г.

© 2021 г. Т. Н. Климова<sup>1</sup>, \*, А. А. Субботин<sup>1</sup>, И. В. Вдодович<sup>1</sup>,  
Ю. А. Загородняя<sup>1</sup>, П. С. Подрезова<sup>1</sup>, О. А. Гарбазей<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт биологии южных морей РАН – ИнБЮМ РАН, Севастополь, Россия

\*E-mail: [tnklim@mail.ru](mailto:tnklim@mail.ru)

Поступила в редакцию 23.03.2020 г.

После доработки 26.03.2020 г.

Принята к публикации 26.03.2020 г.

Представлены особенности видового состава, пространственного распределения и трофических взаимоотношений ихтио- и зоопланктона в весенне-летний период 2017 г. в зависимости от интенсивности прогрева верхнего слоя моря на фоне перестройки системы поверхностных течений от зимнего к летнему типу циркуляции. В апреле–мае низкие значения температуры поверхности моря (8.0–9.0°C) на шельфе Крымского п-ова от Керченского пролива до м. Сарыч привели к пролонгированию результативного нереста умеренноводных видов рыб. Максимальная численность икры *Sprattus sprattus* достигала 162.8 шт/м<sup>2</sup>, а личинок – 116.0 экз/м<sup>2</sup>. Теплолюбивые виды встречались только в западном секторе исследований – от Гераклеийского п-ова до м. Тарханкут, где температура воды была максимальной и достигала 14–15°C. В июне–июле запаздывание летнего гидрологического сезона не способствовало прогреву верхнего квазиоднородного слоя, его толщина варьировала от 1–5 до 10–15 м. Несмотря на большое число видов в ихтиопланктоне, максимальная численность икры не превышала 50 шт/м<sup>2</sup>, а личинок – 14 экз/м<sup>2</sup>. Доля личинок умеренноводных видов рыб в среднем составляла 32%, а в глубоководных районах достигала 40%. В питании личинок рыб как в весенний, так и в летний сезон преобладали ювенильные стадии копепод холодолюбивого комплекса.

**Ключевые слова:** ихтиопланктон, кормовой зоопланктон, питание личинок рыб, гидрологический сезон, циркуляция вод, Чёрное море.

**DOI:** 10.31857/S0042875221020119

В Чёрном море выделяют две группы собственно морских рыб, которые достоверно размножаются в морях умеренного пояса с хорошо выраженной сезонностью: умеренноводные boreально-атлантические реликты и тепловодные южнобореальные, субтропические и тропические виды (Расс, 1965). Видовой состав и численность ихтиопланктона в разных районах моря в значительной мере определяются термохалинной структурой и динамикой вод (Климова и др., 2019). Нерест теплолюбивых видов рыб в Чёрном море наблюдается с апреля по октябрь при температуре поверхности моря 14–27°C и ограничен верхним квазиоднородным слоем моря. Массовый нерест умеренноводных видов рыб обычно приурочен к зимнему гидрологическому сезону и ограничен декабрём–февралём. Благодаря наличию холодного промежуточного слоя в Чёрном море в летний гидрологический сезон, икра и личинки некоторых видов рыб с многопорционным нерестом (шпрот *Sprattus sprattus*, мерланг *Merlangius merlangus*, француз-

ская тресочка *Trisopterus luscus*) присутствуют в ихтиопланктоне круглый год (Алеев, 1958; Расс, 1965; Alonso-Fernández, 2011; Klimova, Podrezova, 2018). Глобальное потепление наиболее явственно прослеживается в морских экосистемах умеренного пояса, имеющих чёткие сезонные различия, которые и определяют видовые особенности фенологии гидробионтов (Edwards, Richardson, 2004; Visser, Both, 2005). Показано, что изменения в фенологии нереста как теплолюбивых, так и холодолюбивых рыб приводят к одновременному присутствию в ихтиопланктоне личинок теплолюбивого и умеренноводного комплексов (Edwards, Richardson, 2004; Visser, Both, 2005; Auth et al., 2017). В настоящее время массовый нерест шпрота в Чёрном море наблюдается в ноябре (Klimova, Podrezova, 2018). Расширился нерестовый сезон теплолюбивых видов рыб. Если результативный нерест массового теплолюбивого вида хамсы *Engraulis encrasicolus* ранее ограничивался июнем–сентябрём, то в настоящее время личинки хамсы встре-

чаются в планктоне с мая по октябрь (Дехник, 1970; Климова и др., 2019).

Цель работы — изучить особенности видового разнообразия, пространственного распределения ихтиопланктона и трофических взаимоотношений личинок рыб в планктонном сообществе Чёрного моря у Крымского п-ова в весенний и в начале летнего гидрологических сезонов 2017 г. в зависимости от гидрологического режима и состояния кормовой базы рыб

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран 22.04–06.05 и 14.06–06.07.2017 г. в шельфовых и глубоководных районах Чёрного моря у берегов Крыма в 94-м и 95-м рейсах НИС “Профессор Водяницкий”. Ихтиопланктон собирали обратно-конической сетью Богорова–Расса (БР 80/113, площадь входного отверстия 0.5 м<sup>2</sup>, ячейка газа 400 мкм). Одновременно с ловами ихтиопланктона отбирали пробы зоопланктона сетью Джели (диаметр входного отверстия 38 см, ячейка газа 140 мкм). Ихтиопланктон и зоопланктон собирали в режиме тотальных вертикальных ловов. На мелководных станциях облавливали слой от поверхности до дна, а в глубоководной части моря — до границы сероводородной зоны, определяемой по изопикне  $\delta t = 16.2$  усл. ед. по данным зонда “Sea-Bird STDplus”. Пробы для последующей обработки в лаборатории фиксировали 4%-ным раствором формальдегида. Всего собрано и проанализировано 159 проб ихтиопланктона (59 — в 94-м и 100 — в 95-м рейсе) и 40 проб зоопланктона, собранных в двух рейсах.

Идентификацию ихтиопланктона проводили по описанным ранее методикам (Дехник, 1973; Russell, 1976). Видовые названия гидробионтов даны по Всемирному реестру морских видов (WoRMS, 2019). Рассчитывали индексы разнообразия (Shannon, Weaver, 1949; Simpson, 1949; Pielou, 1966; Одум, 1986). Численность ихтиопланктона приведена под 1 м<sup>2</sup> морской поверхности, а зоопланктона — в 1 м<sup>3</sup>. Питание личинок рыб анализировали по методике Дуки и Синюковой (1976). Для перехода от размерных характеристик зоопланктона к единицам биомассы использовали известные для черноморских видов размерно-весовые соотношения (Петипа, 1957; Численко, 1968). Для анализа гидрологического режима и поверхностной циркуляции вод использованы материалы рейсовых наблюдений (Артамонов и др., 2019), космические снимки поверхности моря в инфракрасном (ИК) диапазоне и альтиметрические данные за период с середины апреля до середины июля 2017 г. (Морской портал, 2019), а также данные ежемесячных наблюдений за температурой и соленостью вод в прибрежной зоне Севастополя (Трощенко и др., 2019).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

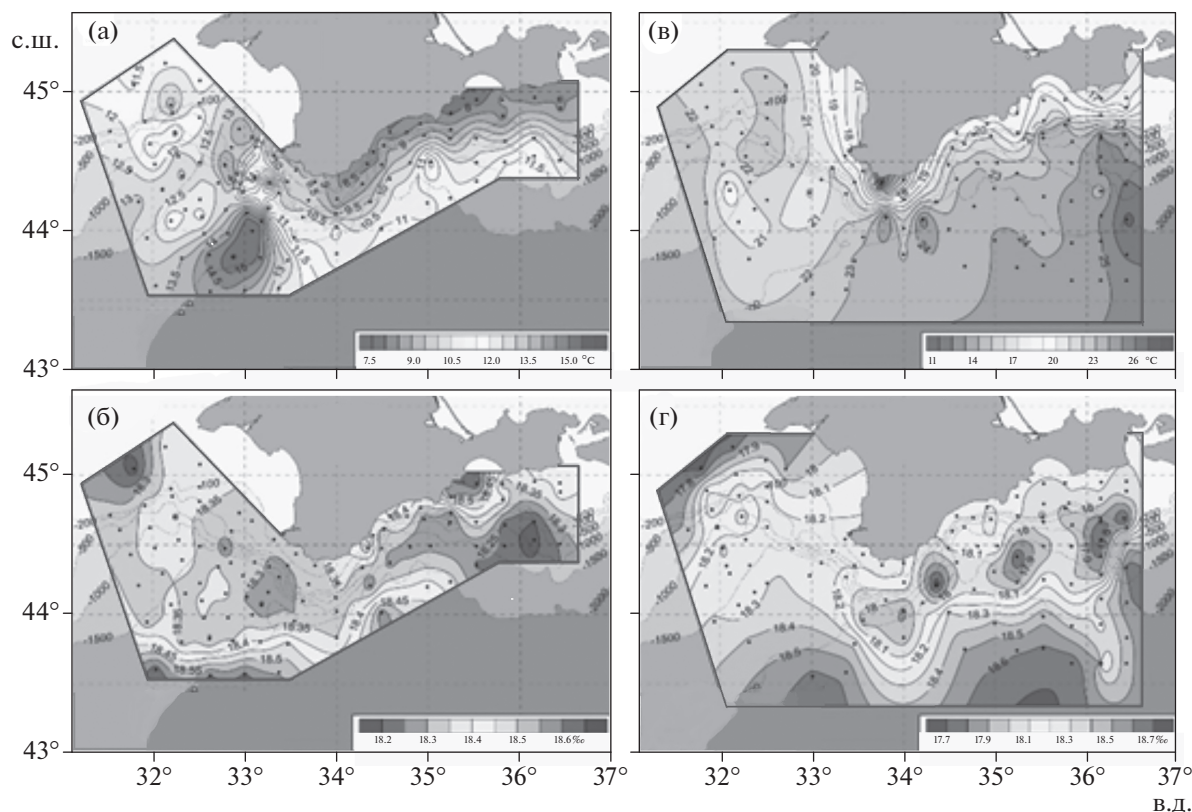
### Особенности гидрологического режима

Анализ доступной информации о термическом режиме поверхностных вод на примыкающей к Крымскому п-ову акватории Чёрного моря за период, предшествующий нашим съёмкам, показал, что зимний гидрологический сезон 2016–2017 гг. начался в декабре 2016 г. и продолжался до середины апреля 2017 г. Медленное повышение температуры поверхности моря (ТПМ) с градиентами  $>0.1^{\circ}\text{C}/\text{сут}$  ( $3.0\text{--}3.5^{\circ}\text{C}/\text{мес.}$ ), соответствующее весеннему гидрологическому сезону, наблюдалось с середины апреля по конец мая. Интенсивный прогрев поверхностного слоя воды, вызвавший резкий рост ТПМ с градиентами  $\sim 0.2^{\circ}\text{C}/\text{сут}$  и характеризующий начало летнего гидрологического сезона, начался лишь в начале июня.

Весенний гидрологический сезон характеризуется перестройкой системы поверхностных течений от зимнего типа циркуляции к летнему. В апреле–мае, согласно геострофическим расчётам и данным инструментальных наблюдений (Артамонов и др., 2019), основными элементами циркуляции поверхностных вод являлись северная периферия Основного Черноморского течения (ОЧТ) и два квазистационарных антициклонических вихря (АЦВ), характерные для этого времени года: Севастопольский (СевАЦВ) — над Большой топографической ложбиной (БТЛ) к западу от Крымского п-ова и Крымский (КрАЦВ) — к югу от м. Меганом (Oguz et al., 1993; Korotaev et al., 2003; Иванов, Белокопытов, 2011; Климова и др., 2019).

При измеренных значениях ТПМ от  $8.0\text{--}8.5$  до  $14.5\text{--}15.5^{\circ}\text{C}$  наиболее прогретыми оказались воды ОЧТ в западном секторе исследований (м. Тарханкут–Гераклейский п-ов) и СевАЦВ, а наименее — прибрежной зоны шельфа Крыма от Керченского пролива до м. Сарыч (Артамонов и др., 2019) (рис. 1а). Поверхностные воды северной периферии ОЧТ в центральном (м. Сарыч–Алушта) и восточном (Алушта–Керченский пролив) секторах исследуемой акватории были прогреты лишь до  $11.0\text{--}11.5^{\circ}\text{C}$ . На начальной стадии весеннего прогрева термическая структура толщи вод характеризовалась квазиоднородным вертикальным распределением зимнего типа.

В зонах влияния вод струи ОЧТ верхний слой моря толщиной до 5–10 м занимала прослойка относительно тёплых вод ( $>10^{\circ}\text{C}$ ) с максимальными вертикальными градиентами температуры. Холодный промежуточный слой (ХПС) в его классическом виде (Иванов, Белокопытов, 2011) наблюдался на большей части исследуемой акватории в виде локальных пятен повышенных и пониженных значений температуры в его ядре. При этом области с минимальными значениями температуры ( $7.0\text{--}7.3^{\circ}\text{C}$ ) соответствовали максимальному заглублению ядра ХПС (до 60–80 м) и были



**Рис. 1.** Распределение температуры (а, в) и солёности (б, г) поверхностного слоя воды Чёрного моря у берегов Крыма, по данным съемок 2017 г.: а, б – апрель; в, г – июнь (по: Артамонов и др., 2019, с изменениями); (●) – станции.

приурочены к зонам вероятной конвергенции вдоль внешней границы струи ОЧТ над свалом глубин и на северной периферии СевАЦВ.

Солёность поверхностных вод варьировала в пределах 18.2–18.7‰. На большей части акватории солёность составляла 18.2–18.4‰, а максимальные значения (до 18.5–18.7‰) отмечены в прибрежной зоне к юго-западу от Феодосийского залива и в юго-западной части полигона на северной периферии западного ядра основного циклонического круговорота (ОЦК) (рис. 1б).

Период выполнения летней съёмки (14.06–06.07.2017 г.) совпал с начальной фазой летнего гидрологического сезона. Сезонное ослабление ОЧТ и его активное меандрирование вдоль континентального склона, а также интенсивный прогрев поверхностного слоя моря привели к существенной перестройке в циркуляции и термохалинной структуре вод. При сохранении наиболее значимых динамических образований, отмеченных во время выполнения весенней съёмки, активизация циклонического меандра ОЧТ в северо-западной части моря вдоль западного склона БТЛ привела к усилению СевАЦВ и его смещению на восток ложбины. Одновременно отмечено перемещение западного ядра ОЦК на север. В

восточном секторе исследований КраЦВ сместился вдоль границ шельфа на юго-запад к району Алушты.

Наиболее прогретые (до 25–26°C) воды занимали юго-восточную часть исследуемой акватории. Менее прогретые (до 23–24°C) воды соответствовали зоне локализации СевАЦВ. Прибрежная зона вдоль всего Крымского п-ова от Керченского пролива до п-ова Тарханкут характеризовалась пониженными (до 16–18°C) значениями ТПМ. На этом фоне минимальные значения ТПМ (11–12°C) наблюдались в районе м. Сарыч (Артамонов и др., 2019) (рис. 1в). Подобное распределение ТПМ является признаком проявления квазистационарного прибрежного апвеллинга (ПА). Анализ космических снимков в ИК-диапазоне позволил выделить важный элемент поддержания ПА – активную грибовидную структуру – вихревой диполь (ВД). Обнаруженный ВД зародился в северо-восточной части моря южнее Таманского п-ова 5–6 июня в результате резкого усиления северо-восточного ветра по типу “борь”. Перемещение ВД из прибрежной зоны в сторону открытого моря происходило вдоль свала глубин и наблюдалось на космических снимках в ИК-диапазоне вплоть до его полной трансформа-

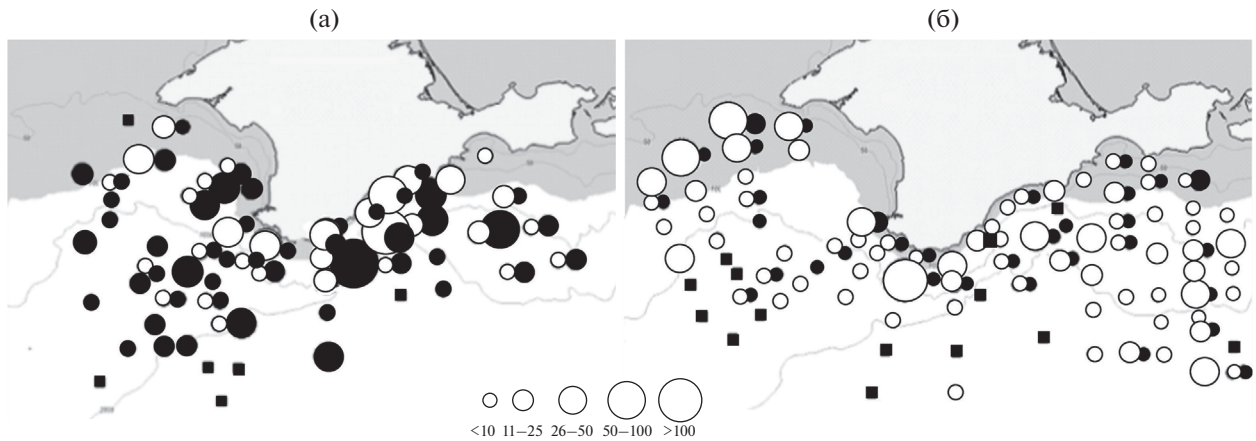


Рис. 2. Распределение ихтиопланктона у берегов Крыма в апреле–мае (а) и июне–июле (б) 2017 г.: (■) – пустые пробы, (○) – икра, шт/м<sup>2</sup>; (●) – личинки, экз/м<sup>2</sup>.

ции на траверзе Ялтинского залива 25–26 июня. Процесс развития и трансформации ВД соответствовал классической схеме и данным наблюдений аналогичного явления (Гинзбург, Федоров, 1984; Гришин, Субботин, 1992). В своей тыловой части ВД обеспечил компенсационный подъём подповерхностных вод в прибрежной зоне моря от Анапы до Керченского пролива и усиление ПА вдоль побережья Юго-Восточного Крыма. При этом в самой струе ВД ТПМ отличалась от окружающих вод на 3–4°C.

Запаздывание летнего гидрологического сезона привело к тому, что толщина верхнего квазигорного слоя (ВКС) в период съёмки не превышала 10–15 м. При этом максимальные значения наблюдались в зонах СевАЦВ и КраАЦВ, а минимальные (1–5 м) соответствовали зонам подъёма вод в ПА на большей части прибрежной зоны Крыма. Параметры ХПС (толщина, глубина залегания ядра и минимальные значения температуры) также соответствовали положению основных динамических образований: наиболее высокие значения температуры (7.8–8.0°C), минимальные показатели толщины и глубины залегания ядра (40–45 м) были приурочены к зонам подъёма вод в восточном и западном циклонических круговоротах, а минимальные значения температуры (7.0–7.3°C) и максимальные глубины залегания ядра (85–90 м) отмечены в виде локальных пятен вдоль зоны конвекции на внешней границе ОЧТ и в областях СевАЦВ и КраАЦВ.

В поле распределения поверхностной солёности значительных изменений по сравнению с весенней съёмкой не произошло. Большую часть исследуемой акватории занимали воды верхней черноморской водной массы солёностью 18.0–18.7‰ (Иванов, Белокопытов, 2011). Наименее солёные воды (17.8–17.9‰) наблюдались в северо-западной части полигона к юго-западу от м. Тарханкут и

в восточной части полигона в виде цепочки линз распреснённых поверхностных вод вдоль оси перемещения ВД (рис. 1г).

#### Видовой состав и распределение ихтиопланктона

В период весенней съёмки (22.04–06.05.2017 г.) ихтиопланктон был представлен шестью видами икры и личинок рыб. Средняя численность икры составляла 13.7 шт/м<sup>2</sup>, а личинок – 14.4 экз/м<sup>2</sup>. Икра весенненерестующей камбалы-калкана *Scophthalmus maeoticus* встречалась единично только на шельфе до глубины 150 м от траверза Карадага до м. Тарханкут; причём живые икринки были отмечены только у м. Тарханкут. Личинки теплолюбивых пелагической иглы-рыбы *Syngnathus schmidti* и бычка-бубыря малого *Pomatoschistus minutus* были отмечены только в западном секторе исследований на траверзе Каламитского залива и на прибрежной станции у Балаклавы. Ихтиопланктон отсутствовал на одной станции у м. Тарханкут, а также на глубоководных участках юго-западного и центрального секторов съёмки (рис. 2а).

Продолжался нерест умеренноводных шпрота, мерланга и французской тресочки (Klimova, Podrezova, 2018). Средняя численность икры шпрота составляла 12.2 шт/м<sup>2</sup>, а мерланга не превышала 1.1 шт/м<sup>2</sup> (табл. 1). Разновозрастные личинки *S. sprattus* и *T. luscus* встречались во всех районах исследования. Шпрот доминировал в ихтиопланктоне, доля его икры составляла 89%, а личинок – 96%. На станциях у Южного берега Крыма максимальная численность икры шпрота составляла 162.8 шт/м<sup>2</sup>, личинок – 116 экз/м<sup>2</sup> (рис. 2а).

В период летней съёмки (14.06–06.07.2017 г.) ихтиопланктон был представлен икрой и личинками 24 видов рыб из 18 семейств. Средняя численность икры составляла 11.9 шт/м<sup>2</sup>, а личинок

**Таблица 1.** Видовой состав ихтиопланктона, а также средняя численность икры и личинок рыб у Крымского п-ова (22.04–06.05 и 14.06–06.07.2017 г.), % общей численности

Видовой состав и другие показатели	Апрель–май		Июнь–июль	
	Икра	Личинки	Икра	Личинки
<i>Engraulis encrasicolus</i> (Linnaeus, 1758)			82.49	13.00
<i>Sprattus sprattus</i> (Linnaeus, 1758)	89.05	95.84	0.34	28.00
<i>Merlangius merlangus</i> (Linnaeus, 1758)	8.03		3.03	2.00
<i>Trisopterus luscus</i> (Linnaeus, 1758)		2.78		2.00
<i>Atherina boyeri</i> Risso, 1810				1.00
<i>Syngnathus schmidti</i> Popov, 1927		0.69		20.00
<i>Scorpaena porcus</i> Linnaeus, 1758			0.34	1.00
<i>Lepadogaster candolii</i> Risso, 1810				2.00
<i>Gobius niger</i> Linnaeus, 1758				14.00
<i>Pomatoschistus minutus</i> (Pallas, 1770)		0.69		5.00
<i>P. pictus</i> (Malm, 1865)				2.00
<i>Aphia minuta</i> (Risso, 1810)				1.00
<i>Ctenolabrus rupestris</i> (Linnaeus, 1758)				1.00
<i>Symphodus rostratus</i> (Bloch, 1791)				1.00
<i>S. ocellatus</i> (Linnaeus, 1758)				1.00
<i>Mugil cephalus</i> Linnaeus, 1758			0.17	
<i>Trachurus mediterraneus</i> (Steindachner, 1868)			8.75	
<i>Mullus barbatus barbatus</i> Linnaeus, 1758			1.68	
<i>Pomatomus saltatrix</i> (Linnaeus, 1766)			0.50	
<i>Sciaena umbra</i> Linnaeus, 1758			0.34	
<i>Serranus scriba</i> (Linnaeus, 1758)			1.01	
<i>Diplodus annularis</i> (Linnaeus, 1758)			0.67	6.00
<i>Sarda sarda</i> (Bloch, 1793)			0.34	
<i>Scophthalmus maeoticus</i> (Pallas, 1814)	2.92		0.34	
Число видов	3	4	13	16
Средняя численность, шт/м <sup>2</sup> /экз/м <sup>2</sup>	13.70	14.40	11.88	2.00
Стандартное отклонение	29.45	18.85	20.31	3.50

2.0 экз/м<sup>2</sup> (табл. 1, рис. 26). Икра в ихтиопланктоне была представлена 13 видами из 13 семейств. Доминировала икра теплолюбивой хамсы – 82.5% общей численности икры всех встреченных видов, около 9% составляла икра ставриды *Trachurus mediterraneus*, икра остальных видов рыб встречалась только единично. Доля икры умеренноводных видов рыб (шпрот и мерланг) в сумме составляла 3.4%. Единичные икринки шпрота были отмечены над глубинами от 86 до 900 м, икра мерланга единично встречалась до 100-метровой изобаты.

Личинки были представлены 16 видами рыб из 10 семейств (табл. 1). Личинки теплолюбивых видов из демерсальной икры в сумме не превышали 27%. Доля личинок *S. schmidti* составляла 20%. Личинки из пелагической икры в сумме составля-

ли 21%, преобладала *E. encrasicolus* (13%). Доля личинок умеренноводных рыб (шпрот, мерланг и французская тресочка) в сумме составляла 32%. Преобладали личинки шпрота (28%), которые были отмечены над глубинами от 70 до 2000 м. Мерланг встречался только на свале глубин на траверзе Севастополя и Ялты, личинки французской тресочки – над глубинами 1400 и 1800 м на траверзе Карадага и Феодосийского залива.

Численность и видовое разнообразие ихтиопланктона изменялись по мере удаления станций от берега. На шельфе Крымского п-ова (глубины ≤200 м) ихтиопланктон был представлен 20 видами (13 видов икры и 10 видов личинок) рыб. Средняя численность икры составляла 25 шт/м<sup>2</sup>, личинок – 3.2 экз/м<sup>2</sup>. В пробах доминировала (94.4%) икра теплолюбивых видов рыб. При этом 77%

**Таблица 2.** Индексы видового разнообразия ихтиопланктона у Крымского п-ова в июне–июле 2017 г.

Индекс	Шельф	Глубоководные районы
Видового разнообразия	2.06	1.00
Видового богатства	13.84	10.63
Доминирования	0.46	0.72
Выровненности	0.47	0.29

приходилось на икру хамсы и 12% – на икру ставриды, икра остальных 9 видов встречалась единично. Икра умеренноводных рыб была представлена шпротом и мерлангом. Преобладали личинки теплолюбивых видов рыб, из них личинки из демерсальной икры составляли 46.7%, из пелагической – 36.3%. Личинки умеренноводных рыб были представлены только шпротом, их доля в общей численности личинок на шельфе была достаточно высокой (16%). Средняя численность и число видов в ихтиопланктоне были сопоставимы с показателями июля 1989–1992 гг., когда в период массового нереста теплолюбивых видов рыб на шельфе у Крымского п-ова число видов едва достигало 15, а численность икры и личинок не превышала соответственно 22 шт/м<sup>2</sup> и 3 экз/м<sup>2</sup>. Однако в эти годы (Klimova, 1998) наблюдалась деградация планктонного сообщества в связи с вселением и массовым развитием гребневика *Mnemiopsis leidyi*.

В глубоководных участках моря (глубины >200 м) ихтиопланктон в основном собирали в последних числах июня и начале июля. Здесь были идентифицированы 12 видов икры и личинок рыб. Средняя численность икры составляла 7.3 шт/м<sup>2</sup>, личинок – 1.4 экз/м<sup>2</sup>. Теплолюбивые виды были представлены икрой хамсы (94%) и ставриды (4%), а умеренноводные – шпрота и мерланга (2%). Среди личинок в пробах преобладали личинки теплолюбивых видов рыб (60%). Личинки из демерсальной икры составляли 51%, все они, по-видимому,

были вынесены сюда с прибрежных участков шельфа. Доля личинок умеренноводных видов рыб составляла 40% (35% – шпрот).

Для оценки состояния ихтиопланктонных комплексов над разными глубинами были рассчитаны индексы разнообразия (Shannon, Weaver, 1949; Simpson, 1949; Одум, 1986; Pielou, 1966). Наиболее благоприятные условия для эмбрионального и постэмбрионального развития рыб были на шельфе Крымского п-ова (табл. 2). В глубоководных районах число видов в ихтиопланктоне было в два раза ниже, чем на шельфе, индекс видового богатства снизился с 13.84 до 10.63. Здесь наблюдался интенсивный нерест хамсы, доля её икры в пробах превышала 95% (индекс доминирования 0.72), что способствовало снижению показателей индексов видового разнообразия и выровненности.

### Зоопланктон и питание личинок рыб

В работе приведены сведения о зоопланктоне как кормовой базе рыб, для которого Кусморская (1950) предложила термин “кормовой зоопланктон”. Используя этот термин, мы подразумеваем всех зоопланктёров, которых потребляют рыбы. В апреле–мае кормовой зоопланктон был представлен обычными черноморскими видами. Обнаружены шесть видов копепод (*Calanus euxinus*, *Pseudocalanus elongatus*, *Acartia clausi*, *Paracalanus parvus*, *Oithona similis* и вселенец *O. davisae*), единично встречалась клadoцера *Pleopis polyphemoides*. Личинки донных животных были представлены моллюсками (*Bivalvia* и *Gastropoda*), полихетами (*Polychaeta*) и усоногими раками (*Cirripedia*). Все они были малочисленными в планктоне. Постоянно присутствовали аппендикулярии *Oikopleura (Vexillaria) dioica* и сагитты *Parasagitta setosa*, крайне редко встречались коловратки рода *Synchaeta*. Количественные показатели зоопланктона в весенне-летний период 2017 г. приведены в табл. 3.

На шельфе копеподы составляли 93.2% численности и 70.3% биомассы кормового зоопланктона. На свале глубин их вклад мало изменился по

**Таблица 3.** Численность и биомасса зоопланктона в Чёрном море у берегов Крыма весной и летом 2017 г.

Показатель	Апрель–май			Июнь–июль
	Шельф (<100 м)	Свал глубин (100–200 м)	Глубоководные районы (>200 м)	Глубоководные районы (>200 м)
Численность, экз/м <sup>3</sup> :				
– копеподы	1545.5	1245.4	1285.5	839.5
– кормовой зоопланктон	1658.7	1325.2	1375.3	879.2
Биомасса, мг/м <sup>3</sup> :				
– копеподы	79.91	53.98	68.88	42.60
– кормовой зоопланктон	103.70	88.87	197.98	96.90



**Таблица 4.** Размерный состав личинок шпрота *Sprattus sprattus* и число личинок с пищей в 1986 и 2017 гг.

Показатель	Март–апрель 1986 г.			Апрель–май 2017 г.			Июнь–июль 2017 г.		
	Ткач и др., 1991			Наши данные					
	I	II	III	I	II	III	I	II	III
Число личинок, экз.	18	84	258	308	64	13	3	12	4
Доля личинок, %	5	23	72	80	16	4	16	63	21
Средняя длина ( <i>TL</i> ), мм	4.7	10.8	16.9	5.6	12.7	18.1	5.1	13.4	18.2
Личинки с пищей в кишечнике:									
– число особей, экз.	9	6	38	29*	36	6	1*	10	4
– доля, % особей в группе	50	7	15	14	56	46	33	83	100

**Примечание.** Размерные группы: I – полная длина (*TL*) ≤ 10.0 мм, II – 10.1–16.0 мм, III – 16.1–22.0 мм; \**TL* ≥ 4.3 мм.

численности (94.0%), а по биомассе снизился до 60.7%. В глубоководной части моря доля копепод в кормовом зоопланктоне по численности осталась практически такой же (93.5%), но существенно уменьшилась по биомассе (34.8%) в пользу присутствующих в пробах крупных сагитт. Численность копепод уменьшилась на свале глубин и оставалась на том же уровне в открытом море. Биомасса копепод была минимальной на свале глубин, увеличиваясь на шельфе и в глубоководных районах моря. Среди копепод доминировали холодолюбивые виды: *C. euxinus* и *P. elongatus*, причём первый преобладал по биомассе, а второй – по численности на всей исследованной акватории.

Видовой состав зоопланктона в глубоководной части моря в июне–июле 2017 г. мало изменился. Появилась тепловодная копепода *Centropages ponticus*, которая встречалась единично и составляла, как и циклопоиды *O. davisae*, доли процента численности копепод. Как и весной, существенную часть кормового зоопланктона составляли копеподы – 95.5% численности и 44% биомассы. Среди копепод по-прежнему доминировали холодолюбивые виды – *C. euxinus* и *P. elongatus*, причём, как и весной, первый вид преобладал по биомассе, второй – по численности. Более половины биомассы кормового зоопланктона приходилось на сагитты (55.8%), среди которых преобладали крупные экземпляры. В целом численность и биомасса копепод, как и всего кормового зоопланктона, в глубоководной части моря летом оказалась ниже, чем весной. Обращает на себя внимание низкая численность мелкофракционной ракового зоопланктона летом. В частности, науплиусы копепод отряда Calanoida весной составляли 30.2% численности копепод, тогда как летом их доля снизилась до 19.0%.

В апреле–мае 2017 г. в ихтиопланктонных пробах доминировали личинки шпрота. Опубликованные данные о размерно-весовом составе и особенностях питания личинок шпрота на шельфе и в глубоководной части Чёрного моря у Крым-

ского п-ова относятся к марту–апрелю 1986 г. (Ткач и др., 1991). Для сравнительного анализа размерного состава и питания личинок шпрота весной 2017 и 1986 гг. мы распределили личинок на три размерные группы, аналогичные приведённым в упомянутой работе (табл. 4). Средняя длина личинок в этих размерных группах в апреле–мае 2017 г. оказалась больше, чем весной 1986 г. По данным Дехник (1973), в марте–апреле шпрот обычно завершает нерест. В 1986 г. доля личинок младшей возрастной группы (3.5–10.0 мм) составляла только 5%. В апреле–мае 2017 г. интенсивный нерест шпрота продолжался, о чём свидетельствует высокая доля (80%) личинок *TL* ≤ 10 мм в общей численности личинок.

Весной 2017 г. основными объектами питания личинок шпрота были ювенильные стадии копепод, в основном Calanoida, которые встречались в кишечниках в сильно переваренном виде. Число копепод в одном кишечнике варьировало в пределах 1–21 экз., их размер – 0.15–0.35 мм. Кроме того, в пищевом комке в небольшом количестве встречались яйца гидробионтов (1–4 шт. на один кишечник). Доля личинок с пищей в размерных группах II и III была выше, чем в 1986 г. (табл. 4). Низкую долю личинок с пищей в размерной группе I в 2017 г. можно объяснить высокой численностью в сборах личинок *TL* ≤ 4.3 мм, у которых, согласно данным Дехник (1973), ещё нет ротового отверствия.

Видовой состав объектов питания личинок шпрота в 1986 и 2017 гг. несколько различался. В марте–апреле 1986 г. (Ткач и др., 1991) основной их пищей были копеподы *Oithona nana*, *P. elongatus*, *Calanus helgolandicus* (в настоящее время *C. euxinus*), *P. parvus* ювенильных и взрослых стадий развития; при этом науплиусы *O. nana* составили от 14.3 до 75.0% числа всех потреблённых объектов. В 2017 г. виды семейства Oithonidae не обнаружены в кишечниках личинок шпрота, что связано с исчезновением из планктона массового круглогодичного вида *O. nana* (Загородняя, Скрыбин,

1995), а вселенец 2000-х гг. — *O. davisae* (Загородняя, 2002) — массового развития достигает в тёплое время года (Темных и др., 2012). В период весенней съёмки *O. davisae* была обнаружена только на нескольких станциях; её численность была крайне низкой и составляла в среднем на шельфе и в глубоководной части моря соответственно 0.33 и 1.70 экз/м<sup>3</sup>.

Питание личинок рыб в июне—июле 2017 г. изучено у личинок (70 экз.), относящихся к 12 видам. Личинки шпрота (19 экз.) были представлены широким размерным диапазоном (*TL* 1.7–20.0 мм); их средняя длина была сопоставима с таковой в апреле—мае 2017 г., но больше, чем весной 1986 г. (табл. 4). В кишечниках личинок шпрота отмечены копеподы (*Calanoida*) ювенильных стадий — от 1 до 7 экз. на один кишечник. Из 18 личинок пелагической иглы, пойманных в глубоководной части моря (глубины >200 м), у 2 экз. (*TL* 8.2 и 20.0 мм) пища в кишечниках не обнаружена; у остальных личинок (*TL* 14.2–20.0 мм) в пищевом комке идентифицированы копеподы *Calanoida* размером 0.15–0.58 мм — 1–10 экз. на один кишечник. У иглы-рыбы *TL* 14.6 мм, пойманной на меньших глубинах (<200 м), в кишечнике идентифицированы 6 экз. копепод (*Calanoida*) 0.2–0.4 мм. У личинок морского карася *Diplodus annularis* (5 экз. *TL* 3.5–4.4 мм), пойманных на шельфе (<200 м), в кишечниках обнаружены копеподы ювенильных стадий размером 0.12–0.35 мм и единичные яйца гидробионтов. У 10 личинок семейства *Gobiidae* (*TL* 3.7–10.0 мм) в пищевом комке, кроме копепод (*Calanoida*), отмечены *Cladocera* sp. и яйца гидробионтов; у 6 личинок *TL* 2.6–5.0 мм пищевые объекты не обнаружены. Личинки остальных видов рыб были представлены единичными экземплярами, качественный состав содержимого кишечников которых практически не отличался от преобладающих в пробах у личинок других видов и был представлен в основном копеподами ювенильных стадий.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Первая съёмка (22.04–06.05.2017 г.) соответствовала завершению нереста умеренноводных и началу нерестового сезона теплолюбивых видов рыб, вторая съёмка (14.06–06.07.2017 г.) — периоду начала активного нереста теплолюбивых видов рыб. Анализ серии последовательных космических снимков в ИК-диапазоне (Морской портал, 2019) позволил изучить динамику процесса прогрева поверхностных вод на разных этапах гидрологических сезонов и объяснить выявленные особенности видового состава и пространственного распределения ихтиопланктона.

На начальном этапе весенней съёмки диапазон изменчивости ТПМ составил 8–12°C: минимальные значения ТПМ (8–9°C) наблюдались в при-

брежной зоне Крыма от Керченского пролива до Гераклеийского п-ова, а максимальные (11–12°C) — на акватории Каламитского залива. К концу съёмки прогрев верхних слоёв воды привёл к пространственной перестройке поля ТПМ. При диапазоне изменчивости ТПМ 9–15°C наиболее прогретыми остались акватория Каламитского залива и воды ОЧТ в западном секторе исследований с резкой границей от м. Тарханкут в юго-западную часть моря, а наиболее холодные воды отмечены в восточном секторе исследований.

В период весенней ихтиопланктонной съёмки теплолюбивые виды были обнаружены только в наиболее прогретых водах на траверзе Каламитского залива. На шельфе и в глубоководных районах моря Крымского п-ова от Гераклеийского п-ова до Керченского пролива температура воды была благоприятной для нереста умеренноводных видов рыб. В пробах доминировали икра и личинки шпрота. На траверзе Южного берега Крыма максимальная численность икры шпрота составляла 162.8 шт/м<sup>2</sup>, а личинок — 116 экз/м<sup>2</sup>. О массовом результативном нересте шпрота свидетельствовала и высокая доля личинок младшей возрастной группы (80%).

Состояние кормовой базы в районе исследований способствовало выживанию личинок шпрота, что подтверждается низкой долей личинок с пустым кишечником. На шельфе и в глубоководных районах исследований преобладали копеподы (>90% численности кормового зоопланктона); среди них доминировали холодноводные виды — *S. euxinus* и *P. elongatus*, которые обычно составляют основу пищи шпрота. Доля мелко-размерной фракции в кормовом зоопланктоне превышала 50%. В кишечниках личинок шпрота преобладали копеподы ювенильных стадий, в основном *Calanoida*, чьи науплиусы составляли 30% численности мелко-размерной фракции кормового зоопланктона. Сравнительно высокая биомасса в глубоководных участках моря крупных хищных сагитт не оказывала существенного влияния на численность рачкового зоопланктона, так как сагитту активно поедает взрослый шпрот. По данным Чаянова (1958), доля сагитт в кишечниках шпрота достигала 90%.

Период летней съёмки соответствовал переходу от весеннего к летнему гидрологическому сезону и сопровождался резким ростом ТПМ и формированием летнего типа термической стратификации (Артамонов и др., 2019). Пространственно-временные изменения в характере распределения ТПМ происходили в соответствии с региональной инерционностью прогрета толщи вод и с влиянием разных квазистационарных (АЦВ и ОЦК) и нестационарных (ПА и ВД) динамических структур. В середине июня диапазон изменчивости ТПМ составлял 18–22°C с максимальными



ми значениями на большей части исследуемой акватории, включая ОЧТ, СевАЦВ и КраЦВ, а минимальными – в узкой прибрежной зоне Крыма от Керченского пролива до Гераклейского п-ова, как следствие проявления “скрытого” ПА. К началу июля ТПМ повысилась до 19–26°C. Наиболее прогретыми оказались воды из системы ОЧТ в восточной части полигона, при этом в прибрежной зоне Крыма ТПМ увеличилась до 23–24°C. Минимальными значениями ТПМ (19–20°C) характеризовались северные периферии западного и восточного ядер ОЦК. В период съёмки максимальная толщина ВКС не превышала 10–15 м, а минимальная в зонах апвеллинга снижалась до 1–5 м.

Нерест теплолюбивых видов рыб и ранние стадии их развития проходят исключительно в пределах ВКС, где температура воды благоприятна для эмбрионального и постэмбрионального развития рыб. В шельфовых и глубоководных районах Чёрного моря у Крымского п-ова в ихтиопланктоне были идентифицированы 24 вида рыб. Видовой состав ихтиопланктона соответствовал началу летнего нерестового сезона, при этом средняя численность икры (11.9 шт/м<sup>2</sup>) и личинок (2.0 экз/м<sup>2</sup>) были сравнительно низкими: например, во II декаде июня 2016 г. при том же видовом составе средняя численность икры была вдвое, а личинок – в пять раз выше (Игнатъев и др., 2017). В глубоководных районах моря преобладали личинки умеренноводных (40%) и теплолюбивых видов рыб из демерсальной икры (51%), пойманные в основном в северо-восточном секторе исследований. Вынос личинок теплолюбивых видов рыб (обитателей прибрежных акваторий Чёрного моря) в глубоководные районы исследований, вероятно, произошёл благодаря активной грибовидной структуре (ВД), которая образовалась в I декаде июня и перемещалась вдоль свала глубин в сторону открытого моря вплоть до полной трансформации на траверзе Ялты в III декаде июня. Её перемещение сопровождалось компенсационным подъёмом подповерхностных вод в прибрежной зоне моря от Анапы до Керченского пролива и усилением прибрежного апвеллинга вдоль юго-восточного побережья Крыма, что привело к снижению численности икры и личинок теплолюбивых видов рыб и продолжению результирующего нереста шпрота.

В летний период численность личинок оказалась существенно ниже, чем в весенний, что, вероятно, связано с особенностями температурного режима моря в связи с запаздыванием летнего гидрологического сезона. Июнь 2017 г. был холодным для эмбрионального развития теплолюбивых рыб. В кормовом зоопланктоне по-прежнему доминировали холодолюбивые виды – *S. euxinus* и *P. elongatus*. Известно, что виды холодолюбивого комплекса имеют преимущественное развитие в весенний период, а в отдельных случаях и в летний (Грезе, Федорина, 1979), что мы и наблюдали в июне 2017 г.

Вероятно, шпрот уже завершал свой нерест и мигрировал в прибрежные акватории моря на летний нагул (Алеев, 1958), так как его икра и личинки встречались единично. В отсутствие хищников и конкурентов в питании доля крупных сагитт в биомассе кормового зоопланктона возросла до 55.8%. По сравнению с весенним сезоном исследований численность и биомасса рачкового зоопланктона в глубоководных районах снизилась в 1.5 раза, а доля науплиусов копепод составляла всего 19% численности Calanoida. Снижение мелкоразмерной фракции в кормовом зоопланктоне, по-видимому, послужило отрицательным фактором для выживания личинок прибрежных видов рыб, вынесенных в глубоководные районы исследований.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В апреле–мае 2017 г. диапазон изменчивости ТПМ составлял 8–15°C. Более прогретыми оказались воды Каламитского залива и воды ОЧТ в западном секторе исследований с субмеридиональной границей от м. Тарханкут. Более холодные воды отмечены в прибрежной зоне Крыма от Гераклейского п-ова до Керченского пролива. При низких значениях температуры воды вдоль Крымского п-ова наблюдался активный нерест умеренноводного шпрота. Теплолюбивые виды ихтиопланктона (икра камбалы-калкана, личинки бычков и иглы-рыбы) встречались только в западном секторе исследований, где температура поверхности воды в море достигала 15°C.

В июне–начале июля 2017 г. из-за запаздывания летнего гидрологического сезона толщина верхнего квазиоднородного слоя в среднем не превышала 10–15 м, а в прибрежье в зонах влияния “скрытого” апвеллинга сокращалась до 1–5 м. Средняя численность икры и личинок теплолюбивых видов рыб была значительно ниже, чем в июне 2016 г. Доля личинок умеренноводных видов рыб в среднем составляла 32%, а в глубоководных районах достигала 40%. В I декаде июня 2017 г. резкое усиление северо-восточного ветра привело к образованию активной грибовидной структуры (ВД) в прибрежной зоне к югу от Таманского п-ова и выносу личинок прибрежных видов рыб из демерсальной икры в глубоководные районы, где их доля в общей численности личинок рыб составила 51%.

В период исследований весной и летом 2017 г. не выявлено существенных различий в качественном составе пищи личинок разных видов рыб на шельфе и в глубоководных районах моря. В оба сезона в питании личинок рыб преобладали копеподы отряда Calanoida ювенильных стадий, копеподы взрослые и старших стадий доминировали в зоопланктоне. Одновременное присутствие в пробах личинок широкого размерного диапазона уме-

ренноводных и теплолюбивых видов рыб, наличие личинок с разным типом питания, а также низкая доля личинок с пустыми кишечниками косвенно свидетельствуют о благоприятных условиях для их выживания. Это подтверждает состояние кормовой базы, так как, несмотря на снижение количественных показателей кормового зоопланктона летом в глубоководных районах моря, отмечено преобладание в планктоне копепод с относительно высокой долей науплиусов.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания ИнБЮМ РАН по темам: “Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана” (№ АААА-А18-118020890074-2) и “Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ технических продуктов морского генезиса” (№ АААА-А18-118021350003-6); при поддержке грантов Российского фонда фундаментальных исследований “Отклик черноморской пелагической экосистемы на изменение климата в регионе (на примере медуз, гребневиков и мелких пелагических рыб)” (№ 18-44-920022) и “Роль глобальных и локальных факторов в формировании ихтиопланктонных сообществ Чёрного моря” (№ 18-44-920007).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алеев Ю.Г. 1958. О биологии и хозяйственном значении черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) // Тр. Севастоп. биостанции. Т. 10. С. 90–107.

Артамонов Ю.В., Федирко А.В., Скрипалева Е.А. и др. 2019. Структура вод в зоне Основного Черноморского течения весной и летом 2017 г. (94-й, 95-й рейсы НИС “Профессор Водяницкий”) // Экол. безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. № 1. С. 16–28. <https://doi.org/10.22449/2413-5577-2019-1-16-28>

Гинзбург А.И., Фёдоров К.Н. 1984. Грибовидные течения в океане (по данным спутниковых изображений) // Исследования Земли из космоса. № 3. С. 18–26.

Грезе В.Н., Федорина А.И. 1979. Численность и биомасса зоопланктона // Основы биологической продуктивности Чёрного моря / Под ред. Грезе В.Н. Киев: Наук. думка. С. 157–164.

Гришин Г.А., Субботин А.А. 1992. Изучение вихревого диполя в Чёрном море по спутниковым данным и судовым измерениям // Исследование Земли из космоса. № 5. С. 56–64.

Дехник Т.В. 1970. Распределение и численность пелагических икринок и личинок // Размножение и экология массовых рыб Чёрного моря на ранних стадиях онтогенеза. Киев: Наук. думка. С. 59–88.

Дехник Т. В. 1973. Ихтиопланктон Чёрного моря. Киев: Наук. думка, 234 с.

Дука Л.А., Синюкова В.И. 1976. Руководство по изучению питания личинок и мальков морских рыб в естественных и экспериментальных условиях. Киев: Наук. думка, 133 с.

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

Загородняя Ю.А., Скрябин В.А. 1995. Современные тенденции изменений зоопланктона в прибрежных районах Чёрного моря // Исследования шельфовой зоны Азово-Черноморского бассейна. Севастополь: Изд-во МГИ НАНУ. С. 87–95.

Иванов В.А., Белокопытов В.Н. 2011. Океанография Чёрного моря. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 212 с.

Игнатъев С.М., Мельников В.В., Климова Т.Н. и др. 2017. Макро- и ихтиопланктон прибрежных районов Крыма летом 2016 г. // Системы контроля окружающей среды. Вып. 8 (28). Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. С. 93–101.

Климова Т.Н., Субботин А.А., Мельников В.В. и др. 2019. Пространственное распределение ихтиопланктона у Крымского полуострова в летний нерестовый сезон 2013 г. // Мор. биол. журн. Т. 4. № 1. С. 63–80. <https://doi.org/10.21072/mbj.2019.04.1.06>

Кусморская А.П. 1950. О зоопланктоне Чёрного моря // Тр. АзЧерНИРО. Вып. 14. С. 177–214.

Морской портал. 2019. Архив данных по Чёрному морю. [http://dvs.net.ru/mp/data/main\\_ru.shtml](http://dvs.net.ru/mp/data/main_ru.shtml). Version 09/2019

Одум Ю. 1986. Экология. Т. 2. М.: Мир, 376 с.

Петина Т.С. 1957. О среднем весе основных форм зоопланктона Чёрного моря // Тр. Севастоп. биостанции. Т. 9. С. 39–57.

Расс Т.С. 1965. Рыбные ресурсы европейских морей СССР и возможности их пополнения акклиматизацией. М.: Наука, 107 с.

Темных А.В., Токарев Ю.Н., Мельников В.В., Загородняя Ю.А. 2012. Суточная динамика и вертикальное распределение пелагических Сорерода в открытых водах у юго-западного Крыма (Чёрное море) осенью 2010 г. // Мор. экол. журн. Т. 11. № 2. С. 75–84.

Ткач А.В., Глуценко Т.И., Загородняя Ю.А. 1991. Питание личинок и мальков черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) в ранне-весенний период // Экология моря. Вып. 37. С. 56–61.

Троценко О.А., Субботин А.А., Еремин И.Ю. 2019. Изменчивость основных лимитирующих факторов среды в процессе выращивания двусторчатых моллюсков на ферме в районе Севастополя // Уч. зап. КФУ. Сер. география и геология. Т. 5. № 71. № 2. С. 308–321.

Чаянова Л.А. 1958. Питание черноморского шпрота // Тр. ВНИРО. Т. 36. С. 106–127.

Численко Л.Л. 1968. Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела (морской зообентос и планктон). Л.: Наука, 106 с.

Alonso-Fernández A. 2011. Bioenergetics approach to fish reproductive potential: case of *Trisopterus luscus* (Teleostei) on the Galician Shelf (NW Iberian Peninsula): Ph. D. Thesis. Vigo, Spain: Univ. Vigo, 280 p.

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 // Glob-

- al Change Biol. V. 24. № 1. P. 259–272.  
<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. 881–884.  
<https://doi.org/10.1038/nature02808>
- Klimova T.N.* 1998. Dynamics of species composition and numbers of ichthyoplankton of the Black Sea in the area of the Crimea in the summer periods of 1988–1992 // *J. Ichthyol.* V. 38. № 8. P. 645–651.
- Klimova T.N., Podrezova P.S.* 2018. Seasonal distribution of the Black Sea ichthyoplankton near the Crimean Peninsula // *Region. Stud. Mar. Sci.* V. 24. P. 260–269.  
<https://doi.org/10.1016/j.rsma.2018.08.013>
- Korotaev G., Oguz T., Nikiforov A., Koblinsky C.* 2003. Seasonal, interannual, and mesoscale variability of the Black Sea upper layer circulation derived from altimeter data // *J. Geophys. Res.* V. 108. № C4. P. 19(1)–19(15).  
<https://doi.org/10.1029/2002JC001508>.
- Oguz T., Latun V.S., Latif M.A. et al.* 1993. Circulation in the surface and intermediate layers of the Black Sea // *Deep Sea Res.* V. 40. Pt. 1. № 8. P. 1597–1612.  
[https://doi.org/10.1016/0967-0637\(93\)90018-X](https://doi.org/10.1016/0967-0637(93)90018-X).
- Pielou E.C.* 1966. Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession // *J. Theor. Biol.* V. 10. P. 370–383.
- Russell F.S.* 1976. The eggs and planktonic stages of British marine fishes. London et al.: Acad. Press, 524 p.
- Shannon C.E., Weaver W.* 1949. The mathematical theory of communication. Urbana: Univ. Illinois Press, 117 p.
- Simpson E.H.* 1949. Measurement of diversity // *Nature*. V. 163. P. 688.  
<https://doi.org/10.1038/163688a0>
- Visser M.E., Both C.* 2005. Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick // *Proc. R. Soc. Ser. B. Biol. Sci.* V. 272. № 1581. P. 2561–2569. DOI: 10/1098/rspb.2005.3356.
- WoRMS. 2019. World register of marine species. <http://www.marinespecies.org/index.php>. Version 11/2019.  
<https://doi.org/10.14284/170>.