

УДК [591.524.12:597.2/.5-154.5](262.5)

ЧЕРНОМОРСКИЙ ИХТИОПЛАНКТОН В ПЕРИОД МАССОВОГО НЕРЕСТА ТЕПЛОЛЮБИВЫХ РЫБ

© 2022 г. Т. Н. Климова¹, А. А. Субботин¹, П. С. Подрезова¹, *, С. В. Куршаков¹

¹Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН,
Севастополь, Россия

*e-mail: podrezova@ibss-ras.ru

Поступила в редакцию 23.11.2021 г.

После доработки 11.02.2022 г.

Принята к публикации 25.02.2022 г.

Представлены видовая структура и пространственное распределение ихтиопланктона в июле–августе 2019 г. в период массового нереста теплолюбивых видов рыб. Материал собран на шельфе и в глубоководных районах Черного моря у Крымского полуострова и берегов Кавказа. В ихтиопланктоне идентифицированы 29 видов икры и личинок рыб из 19 семейств. Показатели индекса видового богатства в открытых водах и в прибрежной акватории моря были сопоставимы. В ихтиопланктоне доминировала *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758), максимальная численность ее икры достигала 260 экз/м², а личинок 117 экз/м². Наибольшая эффективность нереста *E. encrasicolus* наблюдалась в прогретых до 26–27°C водах прибрежной водной массы у Кавказского побережья и на западном шельфе Крымского полуострова, где отношение численности личинок к количеству икры в пробах составляло 30%. Повышенная плотность скоплений ихтиопланктона также отмечена в пределах Крымского антициклона – наиболее стабильного во времени шельфового термодинамического образования, где, вероятно, сформировались благоприятные условия для нереста и выживания рыб на ранних этапах развития.

Ключевые слова: ихтиопланктон, видовое разнообразие, пространственное распределение, гидрологический режим, Черное море

DOI: 10.31857/S0030157422040050

ВВЕДЕНИЕ

Состояние ихтиопланктонных комплексов является определяющим фактором в формировании поколений естественных популяций рыб. Данные о видовом составе и пространственном распределении ихтиопланктона позволяют получить информацию о достоверно размножающихся видах рыб черноморской ихтиофауны. Видовой состав ихтиопланктона Черного моря в летний гидрологический сезон включает в себя в основном представителей тепловодных субтропических и тропических видов, обитающих в верхнем квазиоднородном слое (ВКС), и небольшую группу умеренноводных бореальных видов, которые летом встречаются в холодном промежуточном слое (ХПС), имеющем температуру, благоприятную для их эмбрионального и постэмбрионального развития [8, 28]. Глобальное потепление климата привело к пространственно-временным сдвигам ареалов нереста, а в морях с хорошо выраженной сезонностью, к каковым относится и Черное море – к пролонгированию результативного нереста некоторых массовых видов рыб на период межсезонья и одновременному присут-

ствию в ихтиопланктоне личинок рыб умеренноводного и тепловодного комплексов [16, 17, 33–35, 38].

В последние годы в открытых водах шельфа Черного моря наблюдается увеличение количества видов в ихтиопланктоне за счет типичных представителей узкоприбрежной ихтиофауны вплоть до их доминирования. Если в 1960–1980 гг. в летнем ихтиопланктоне открытых вод Черного моря у Крымского полуострова в вертикальных ловах отмечали не более 15–20 видов, то в настоящее время уже в начале летнего нерестового сезона количество видов достигает тридцати [9, 17, 20, 31, 35].

Изменение преобладающего режима атмосферной циркуляции над Черноморским регионом, увеличение повторяемости ветров северных румбов в теплый период года на фоне сезонного ослабления общей циркуляции вод усиливают неустойчивость Основного Черноморского течения (ОЧТ), отжимая основной поток на сторону открытого моря вдоль всего континентального склона Крыма. При этом увеличивается вероятность образования квазистационарных антицик-

лонических вихрей (АЦ) между берегом и струей ОЧТ и расширения зон их локализации [2, 4, 5, 22]. В восточной части моря усиление северных ветров создает “блокирующий” эффект, ослабляя северо-западный перенос вод в системе общей циркуляции, приближает к берегу или удаляет от него основную струю ОЧТ и, соответственно, сужает или расширяет зону локализации прибрежных АЦ [13, 25, 32]. Особенности циркуляции вод в АЦ (прежде всего их конвергентный характер) приводят к вовлечению в зону АЦ вод из соседних, более мелководных участков моря [27, 29]. Это может способствовать более равномерному распределению планктонных организмов как на шельфе, так и в прилегающих глубоководных участках моря, и создавать благоприятные условия для нереста и выживания рыб на ранних этапах развития.

Цель данного исследования: изучить структуру видового состава и пространственное распределение ихтиопланктона в северной части Черного моря в связи с особенностями летнего гидрологического сезона в период массового нереста тепловодных видов рыб и выделить акватории, благоприятные для выживания природных популяций рыб на ранних стадиях развития.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран с 11 июля по 3 августа 2019 г. в шельфовых и глубоководных районах Черного моря у Крымского полуострова и берегов Кавказа в 108-м рейсе НИС “Профессор Водяницкий”. Сбор проб ихтиопланктона осуществляли в режиме вертикальных ловов на глубоководных станциях от нижней границы кислородного слоя ($\sigma_t = 16.2$ усл. ед. по данным STD зондов SBE 911 plus и Indronaut Os320Plus) до поверхности, а на мелководных станциях – от дна до поверхности. Для анализа гидрологического режима моря в период исследований использовались данные инструментальных наблюдений за термохалинной структурой по данным STD зонда Indronaut Os320Plus, космические снимки температуры поверхности моря (ТПМ) и альтиметрические данные за период с декабря 2018 г. до середины августа 2019 г. [22], а также соответствующие по времени данные океанологических наблюдений в различных прибрежных районах Крымского полуострова и Кавказа [10, 26].

Ихтиопланктонные пробы собирали на 67 станциях обратно-конической сетью БР-80/113, ячея сита 400 мкм, площадь входного отверстия 0.5 м². Материал фиксировали 4% раствором формальдегида и обрабатывали в стационарных условиях в течение месяца после сбора. Применяемая методика сбора от нижней границы кислородного слоя до поверхности позволила облавливать как

ВКС, где происходит эмбриональное и постэмбриональное развитие тепловодных рыб, так и ХПС, где обитают виды умеренноводного комплекса. Идентификацию ихтиопланктона проводили по монографиям [8, 37]. Видовые названия гидробионтов даны согласно WoRMS [39]. Индексы разнообразия рассчитаны по формулам, изложенным в [24]. Численность ихтиопланктона приведена под м² морской поверхности. Статистическую обработку данных, анализ средних величин численности икры и личинок рыб (стандартное отклонение и доверительный интервал), построение графиков производили в программах Microsoft Excel и Past 4.0. При расчете доверительного интервала $\alpha = 0.05$.

Всего были собраны и идентифицированы 2947 икринок и 837 личинок рыб.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Гидрологическая характеристика районов исследований. У большинства видов рыб Черного моря размножение происходит в летний сезон, причем, июль и август, как правило, соответствуют пику нереста теплолюбивых видов [8]. Вместе с тем его эффективность во многом определяется параметрами текущего и предшествующих гидрологических сезонов – зимнего и весеннего, а также динамической активностью вод в основных районах нереста: в мелководной северо-западной части моря (СЗЧ) и шельфовой зоне Крыма и Кавказа [31].

На фоне климатических изменений в гидрологическом режиме деятельного слоя Черного моря и параметров гидрологических сезонов с преобладанием теплых зим, зимний гидрологический сезон 2018–2019 гг. выделялся своей продолжительностью (с декабря 2018 по май 2019 гг.) и квазиоднородным пространственным распределением ТПМ от 9.0–9.5°C в западной части моря, южнее широты полуострова Тарханкут, до 10.0–10.5°C у берегов Кавказа. Весенний гидрологический сезон, соответствующий активному прогреву верхнего слоя моря и перестройке поверхностной циркуляции от зимнего типа к летнему, длился всего один месяц. Интенсивный прогрев моря по всей исследуемой акватории обеспечил повышение значений ТПМ от 10.5–12.5°C в начале мая до 20.0–22.5°C в первых числах июня [22].

Резкая смена основных гидрологических сезонов привела к установлению в июле–августе 2019 г. летнего типа поверхностной циркуляции, отличающейся от наблюдаемой в 2016, 2017 и 2018 гг., но близкой, однако, к ситуации 2013 г. [1–3, 20]. Как результат, в районе проведенных ихтиопланктонных исследований циркуляция поверхностных вод в летний сезон 2019 г. определялась активно меандрирующей вдоль континен-

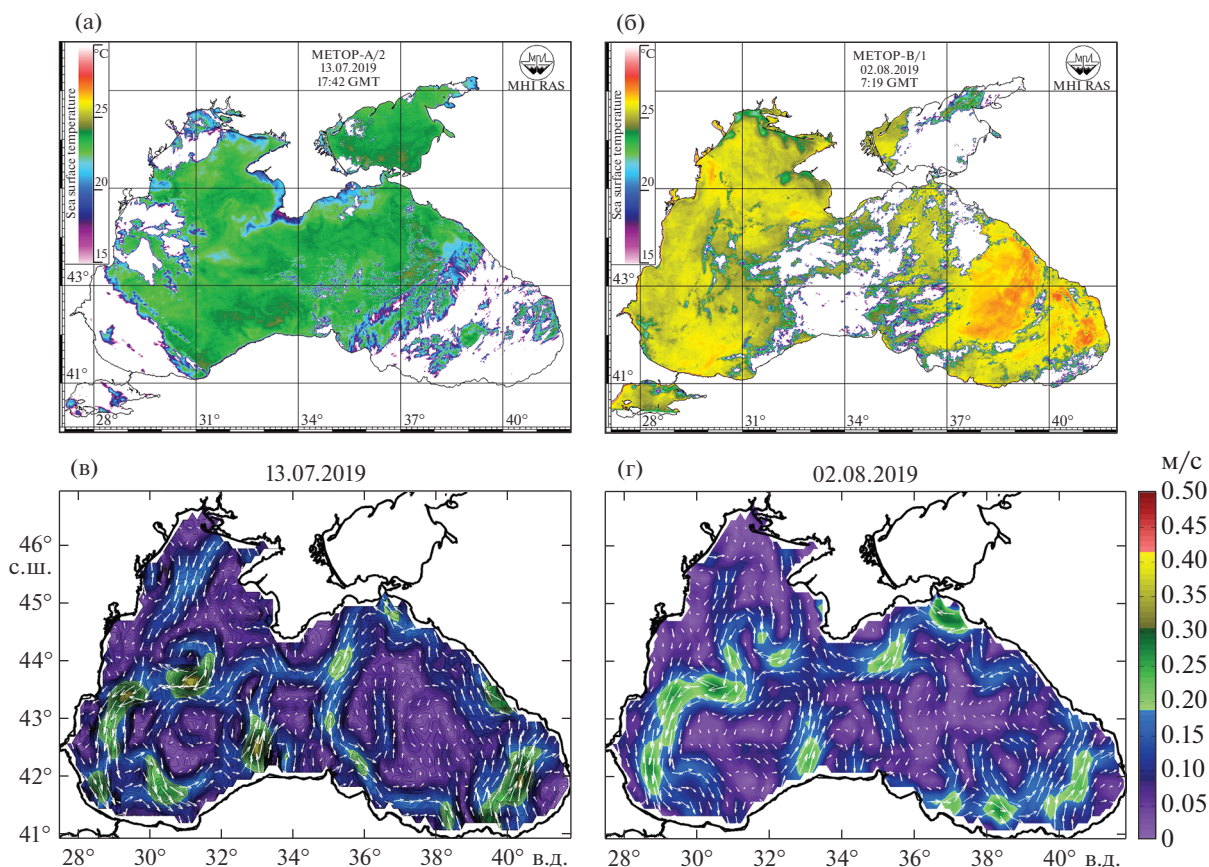


Рис. 1. Спутниковые карты распределения ТПМ и расчетные схемы геострофической циркуляции в период выполнения станций в секторе векового разреза (а, в – 13.07.2019) и Западного сектора исследований (б, г – 02.08.2019).

тального склона Крыма струей ОЧТ с двумя глубокими циклоническими меандрами: в прибрежно-шельфовой зоне к югу от Керченского полуострова и вдоль западного склона большой топографической ложбины (БТЛ). В ложбинах циклонических меандров обнаруживались АЦ, типичные для этого времени года [14]: Керченский АЦ – от Таманского полуострова до Новороссийска, обширный Крымский АЦ – от мыса Меганом до Гераклеийского полуострова и находящийся на стадии заполнения Севастопольский АЦ – над северным склоном БТЛ (рис. 1в). В течение всего периода исследований оба циклонических меандра ОЧТ и Крымский АЦ сохраняли свое положение, а Севастопольский АЦ перемещался в пределах БТЛ в зависимости от синоптической ситуации. Кавказский АЦ, обычно активно проявляющий себя в это время года в юго-восточной части акватории вследствие прижатия к берегу струи ОЧТ, был локализован лишь в узкой прибрежной зоне, однако к периоду выполнения работ в этом секторе расширился в сторону открытого моря (рис. 1г).

Резкое наступление летнего гидрологического сезона, а также длительный период активной вет-

ро-волновой деятельности над всей акваторией Черного моря во второй половине июня–начале июля замедлили интенсивность прогрева поверхности моря и развитие ВКС. Как следствие, к началу съемки на большей части исследуемой акватории значения ТПМ (23–24°C) не превышали наблюдаемые ранее в третьей декаде июня [17, 20]. Кроме этого, узкая прибрежная зона Крыма (от полуострова Тарханкут до Феодосийского залива) оказалась под воздействием прибрежного апвеллинга (ПА), понизившего ТПМ до 17–18°C в районе от мыса Херсонес до мыса Сарыч и до 20–22°C вдоль всего Южного берега Крыма (ЮБК) до Феодосийского залива (рис. 1а). К концу съемки поверхностный слой моря равномерно прогрелся до 25–26°C. Незначительное увеличение ТПМ до 26.5–27°C наблюдалось лишь в юго-восточной части акватории, а остаточное проявление ПА с пониженными до 24°C значениями ТПМ – в районе полуострова Тарханкут (рис. 1б).

Толщина ВКС в соответствии с региональной инерционностью прогрева вод и особенностями циркуляции в различных прибрежных районах колебалась от 5–15 м на начальном этапе исследований до 20–25 м – к концу съемки. При этом

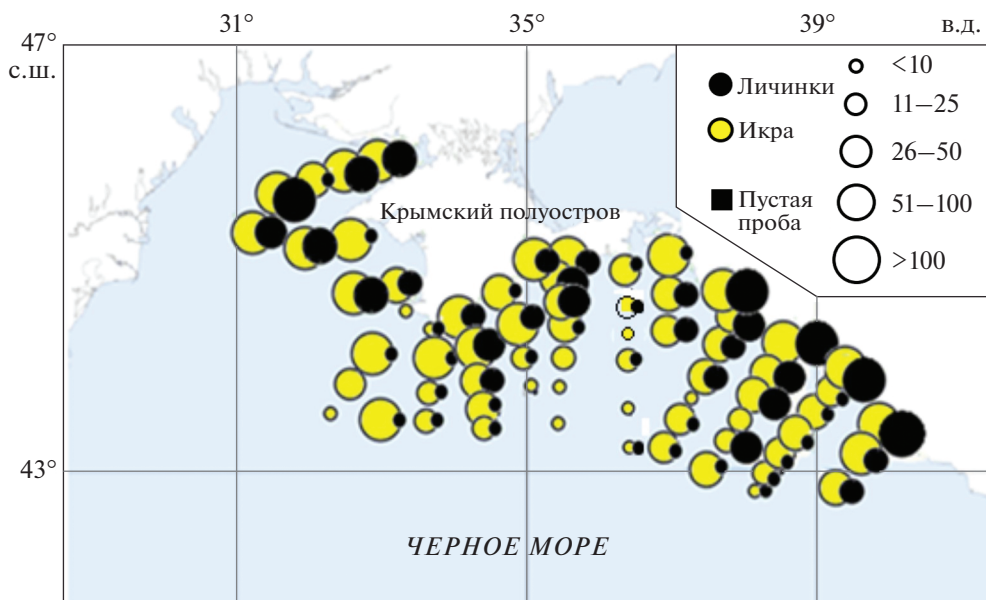


Рис. 2. Карта-схема распределения ихтиопланктона (экз/м²) в июле–августе 2019 г.

минимальные значения толщины ВКС соответствовали зоне ПА, а максимальные — наиболее прогретым мелководным прибрежным акваториям.

ХПС с классическими границами по изотерме 8°С на акватории съемки не наблюдался. Минимальные значения температуры в ядре ХПС составляли 8.3–8.4°С, а средняя глубина залегания была близка к 60 м [21].

Соленость поверхностных вод (более 18‰) на большей части акватории соответствовала параметрам Верхней черноморской водной массы. Отдельные очаги распресненных вод с соленостью менее 17.8‰, соответствующие прибрежной водной массе, были приурочены к мелководным акваториям в районе Кавказа и к Каркинитскому заливу [14].

Ихтиопланктон. В период исследований у Крымского полуострова и берегов Кавказа термические условия в верхнем слое моря были благоприятны для нереста теплолюбивых видов рыб. В ихтиопланктоне идентифицированы икра и личинки 29 видов рыб из 19 семейств. Видовой состав и численность ихтиопланктона изменялись в зависимости от района исследований и удаленности от берега. Средняя численность икры составляла 83.8, а личинок 23.7 экз/м². Минимальная средняя численность ихтиопланктона (13.8 экз/м² икры и 2.5 экз/м² личинок) была отмечена на траверзе Керченского полуострова в пределах циклонического меандра ОЧТ, а максимальная (176 экз/м² икры и 56.8 экз/м² личинок) — в мелководном северо-западном секторе исследований у полуострова Тарханкут. Пространственное распределение ихтиопланктона представлено на рис. 2.

Численность и количество видов в ихтиопланктоне возрастали от глубоководных районов исследований к шельфу. В глубоководных участках исследований были идентифицированы 16 видов икры и личинок рыб, а в шельфовой зоне — 24 вида, индекс видового сходства Соренсена [24] составлял 0.54. В глубоководных районах средняя численность икры была 62.4 экз/м², личинок 18.3 экз/м², а на шельфе — вдвое выше — 130.6 и 37.1 экз/м² соответственно (табл. 1).

Структура видового состава ихтиопланктона в глубоководных районах исследований не отличалась от таковой в 1950–70 гг. [9]. Теплолюбивые виды были представлены 6 видами икры и 12 видами личинок. Доминировала икра (93.3%) и личинки (75.9%) *E. encrasicolus*. На икру и личинок *T. mediterraneus* приходилось 5.9 и 16.2% соответственно. Личинки пелагической иглы *S. schmidtii* составляли 4% общей численности личинок. Икра и личинки остальных видов рыб, в том числе пять видов личинок из демерсальной икры из семейств Gobiidae и Gobiiosocidae, отмечены только единичными экземплярами и, по-видимому, были вынесены сюда с прибрежных акваторий. Погибшая икра доминирующих видов *E. Encrasicolus* и *T. mediterraneus* составляла около 50%, а икра остальных тепловодных видов вся была мертвой. Умеренноводные виды составляли всего 0.2% и были представлены мертвой икрой *S. sprattus* на траверзе Геленджика и живой икрой *M. merlangus* на траверзе м. Херсонес.

На шельфе были отмечены 9 видов икры и 18 видов личинок тепловодных рыб. В ихтиопланктоне появились представители семейств Labridae,

Таблица 1. Структура видового состава (%) и средняя численность (экз/м²) икры и личинок рыб на шельфе и в глубоководных районах исследований

Видовой состав	Глубина < 200 м		Глубина > 200 м	
	икра	личинки	икра	личинки
Family: Engraulidae				
<i>Engraulis encrasicolus</i> Linnaeus, 1758	85.4	79.3	93.3	75.9
Family: Clupeidae				
<i>Sprattus sprattus</i> (Linnaeus, 1758)	0.4		0.1	
<i>Clupeonella cultriventris</i> (Nordmann, 1840)				0.6
Family: Gadidae				
<i>Merlangius merlangus</i> Linnaeus, 1758	0.3		0.1	
<i>Trisopterus luscus</i> (Linnaeus, 1758)	0.2	1.3		
Family: Ophidiidae				
<i>Ophidion rochei</i> Muller, 1845			0.2	
Family: Mugilidae				
<i>Mugil cephalus</i> Linnaeus, 1758			0.2	
<i>Mugil</i> sp.		0.3		
Family: Syngnathidae				
<i>Syngnathus schmidti</i> Popov, 1928		0.5		3.9
Family: Gobiesocidae				
<i>Lepadogaster candolii</i> Risso, 1810				0.2
<i>Diplecogaster bimaculata</i> (Bonnaterre, 1788)		0.5		
Family: Blenniidae				
<i>Parablennius tentacularis</i> (Brunnich, 1768)		0.5		
<i>Blennius</i> sp.		0.3		
Family: Callionymidae				
<i>Callionymus</i> sp.	0.3			
Family: Gobiidae				
<i>Gobius niger</i> Linnaeus, 1758		2.4		1.2
<i>Pomatoschistus marmoratus</i> (Risso, 1810)		0.3		0.2
<i>P. minutus</i> (Pallas, 1770)		0.8		0.6
<i>P. pictus</i> Malm, 1865		0.3		
<i>Aphia minuta</i> (Risso, 1810)				0.2
Family: Labridae				
<i>Symphodus cinereus</i> (Bonnaterre, 1788)		0.3		
<i>Symphodus ocellatus</i> (Linnaeus, 1758)		0.3		
Family: Carangidae				
<i>Trachurus mediterraneus</i> (Steindachner, 1868)	9.8	10.5	5.9	16.2
Family: Mullidae				
<i>Mullus barbatus</i> Linnaeus, 1758	2.4	1.3	0.1	0.2
Family: Pomatomidae				
<i>Pomatomus saltatrix</i> (Linnaeus, 1766)	0.7			
Family: Sparidae				
<i>Diplodus annularis</i> (Linnaeus, 1758)	0.2	0.3	0.1	0.6
Family: Scombridae				
<i>Sarda sarda</i> Bloch, 1793	0.1			
<i>Thunnus thynnus</i> (Linnaeus 1758)	0.1	0.3		

Таблица 1. Окончание

Видовой состав	Глубина < 200 м		Глубина > 200 м	
	икра	личинки	икра	личинки
Family: Uranoscopidae				
<i>Uranoscopus scaber</i> Linnaeus, 1758	0.1			
Family: Bothidae				
<i>Arnoglossus kessleri</i> Schmidt, 1915		0.5		0.2
Всего, экз/м²	130.6	37.1	62.4	18.3
Стандартное отклонение	95.36	42.55	58.99	31.85
Максимальная численность	330.0	148.0	230.2	137.7
Количество видов	24		16	

Callionymidae, Scombridae, Uranoscopidae и Pomatomidae. Как и в глубоководных районах исследований доминировала *E. encrasicolus*, чья доля составляла 85.5% от численности икры и 79.3% от численности личинок. Икра и личинки *T. mediterraneus* составляли 9.8 и 10.5% соответственно. Остальные виды тепловодных рыб встречались единично (табл. 1). Из умеренноводных видов рыб нерест в шельфовой зоне продолжался у трех видов. Доля их икры по сравнению с пробами, отобранными на глубоководных станциях, увеличилась до 0.9%. Нерест *T. luscus* был результативным, доля ее личинок от общей численности всех видов составляла 1.3%.

В соответствии со сроками выполнения работ на отдельных акваториях было выделено 6 секторов исследований (рис. 3).

Вековой разрез (от мыса Херсонес в направлении к проливу Босфор) пересекал зону ПА и ориентированную в юго-западном направлении струю ОЧТ от ее внешней до внутренней границ. Значения ТПМ изменялись от 17.0°C в зоне ПА до 23–24°C – в зоне ОЧТ (рис. 1а, 1в). Толщина ВКС увеличивалась от 5 м в зоне ПА до 10 м в зоне ОЧТ. Здесь были отмечены 6 видов (4 вида тепловодных и 2 вида умеренноводных) икры и личинок рыб. Средняя численность икры составляла 74.5, а личинок – 7.3 экз/м² (рис. 3). Икра была представлена тепловодными *E. encrasicolus* и *T. mediterraneus*. Умеренноводные виды: икра *T. luscus* и *M. merlangus* и личинки *T. luscus* были отмечены только на траверсе Севастополя над глубиной 84 м. Доминировали икра (93,2%) и личинки (70,6%) тепловодной *E. encrasicolus*.

В секторе ЮБК, от бухты Ласпи до Алушты, станции располагались на двух разрезах от берега до глубоководной части моря, пересекая зону ПА, занимающую прибрежную акваторию Крымского АЦ, и струю ОЧТ. Так же, как и на вековом разрезе, значения ТПМ возрастали от 17°C у берега в зоне ПА до 23–24°C в водах ОЧТ (рис. 4а, 4в). Тол-

щина ВКС увеличивалась от 7–10 м в зоне ПА до 15–20 м в открытых районах. Здесь были отмечены уже 17 видов (9 икры и 11 личинок) рыб. Средняя численность икры была сопоставима с таковой на станциях векового разреза и составляла 65.6 экз/м², а средняя численность личинок возросла до 14.0 экз/м² (рис. 3), что свидетельствует

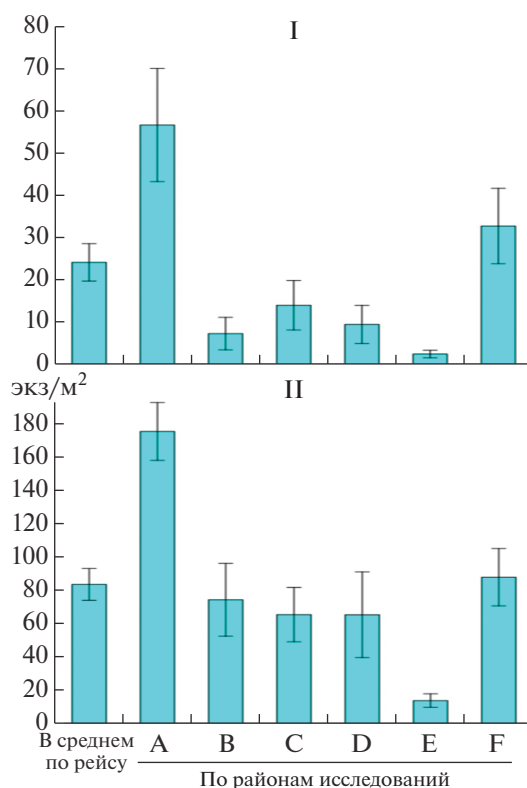


Рис. 3. Средняя численность (экз/м²) и стандартное отклонение личинок (I) и икры (II) рыб по районам исследований: А – Западный сектор (01.08.–03.08.); В – вековой разрез (11.07.–14.07.); С – сектор ЮБК (14.07.–18.07.); Д – Сектор Феодосии (20.07.); Е – сектор Керченского полуострова (22.07.–23.07.); Ф – Кавказский сектор (26.07.–31.07.).

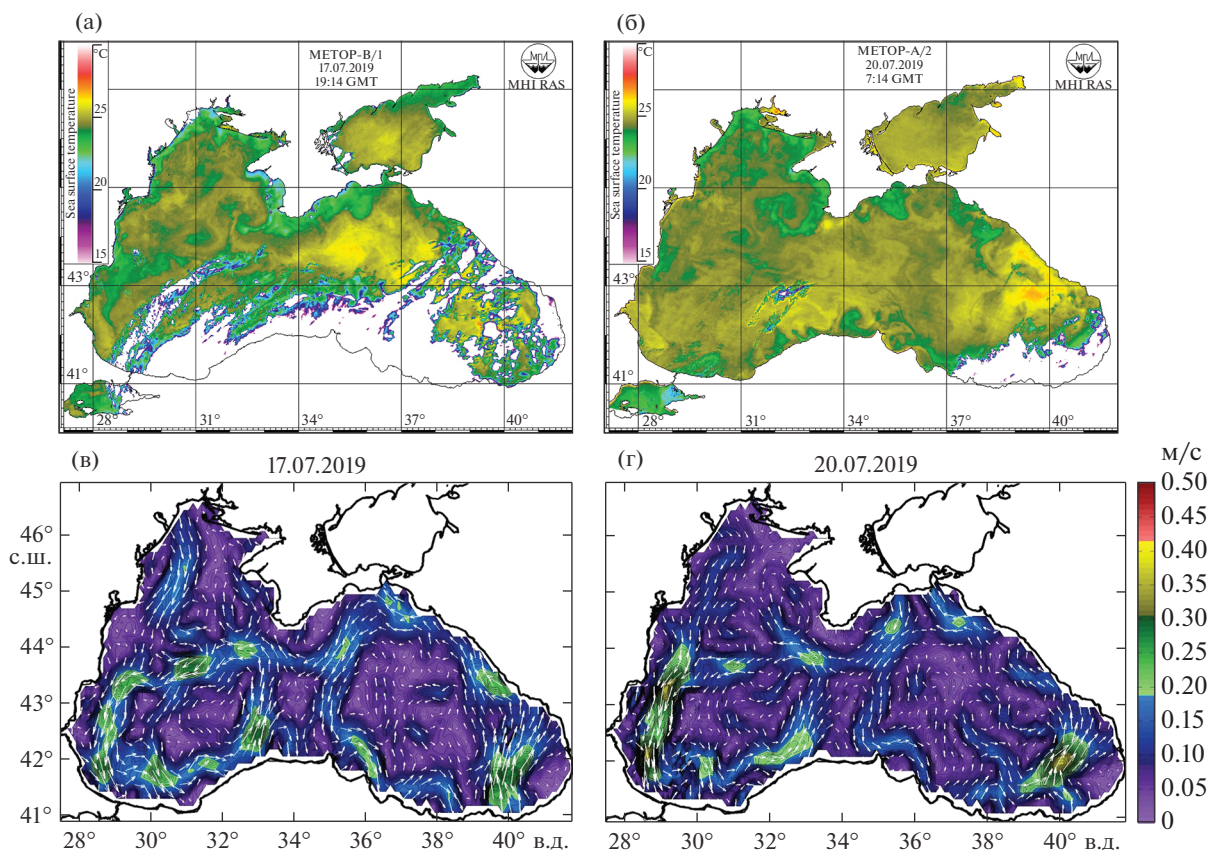


Рис. 4. Спутниковые карты распределения ТПМ и расчетные схемы геострофической циркуляции в период выполнения станций в секторе ЮБК (а, в – 17.07.2019) и Феодосии (б, г – 20.07.2019).

об аккумулирующем эффекте циркуляции вод в пределах Крымского АЦ. Из умеренноводных видов были встречены только две личинки *T. luscus* в зоне ПА у Ялты и Алушты. Видовой состав тепловодных видов рыб был представлен семействами: Engraulidae, Gobiesocidae, Labridae, Callionymidae, Carangidae, Mullidae, Sparidae, Uranoscorpidae, Pomatomidae, Scombridae. В пробах доминировали икра и личинки *E. encrasicolus*, доля ее икры составляла 83.7%, а личинок – 71.5%. Из редких видов, можно отметить *T. thynnus*, икра и личинки которого были пойманы на траверзе Ялты. До 1970-х годов взрослые особи *T. thynnus* регулярно заходили в Черное море на нерест и нагул, их икра и личинки встречались в ихтиопланктоне северо-западной части моря и у Крымского полуострова [6, 7, 11, 23].

В секторе Феодосии прибрежные станции располагались в пределах восточной периферии Крымского АЦ, а глубоководные – в пределах струи циклонического меандра ОЧТ. Значения ТПМ изменялись от 23.2–23.6°C на прибрежных станциях в Феодосийском заливе до 24.5–25.0°C в глубоководной части района исследований. Толщина ВКС увеличивалась от 10–12 м у берега

до 15–20 м – в пределах струи циклонического меандра (рис. 4б, 4г).

Были отмечены всего 7 видов икры и личинок тепловодных рыб. Средняя численность икры была сопоставима с таковой на ЮБК, а численность личинок сократилась до 9.5 экз/м² (рис. 3). Умеренноводные виды в ихтиопланктонных пробах обнаружены не были. Представители тепловодных видов из семейств Carangidae, Mullidae, Sparidae, Pomatomidae, а также личинки Gobiidae встречались только на шельфе. В пробах доминировали икра (82.4%) и личинки (79.2%) *E. encrasicolus*.

На Керченском полигоне разрез ихтиопланктонных станций располагался в пределах циклонического меандра ОЧТ. Несмотря на благоприятную для нереста тепловодных видов рыб температуру поверхности воды (24,5°C), здесь были отмечены минимальные показатели количества видов (5), средней численности икры (13.8 экз/м²) и личинок (2.5 экз/м²) рыб (рис. 5а, 5в). Здесь же была отмечена и самая высокая доля мертвой икры в пробах – 60.5%, в то время как в среднем по всем районам исследований она была сопоставима с данными Т.В. Дехник [9] в разгар нереста и не

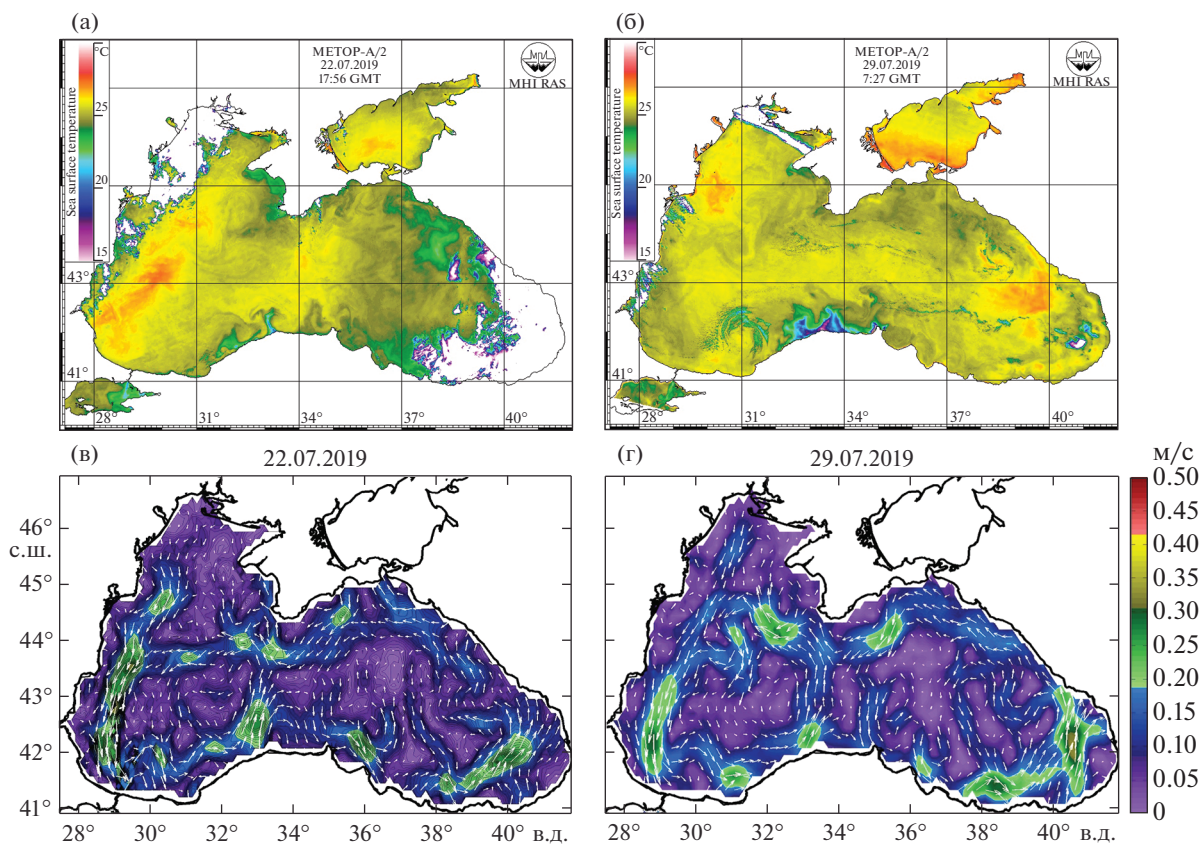


Рис. 5. Спутниковые карты распределения ТПМ и расчетные схемы геострофической циркуляции в период выполнения станций в секторе Керчи (а, в – 22.07.2019) и Кавказа (б, г – 29.07.2019).

превышала 44.5%. Икра была представлена только двумя видами: умеренноводным *S. sprattus* и тепловодной *E. encrasicolus*, которая доминировала в пробах, составляя 97.6%. Доля личинок *E. encrasicolus* не превышала 13.4%, в ихтиопланктоне преобладали личинки *T. mediterraneus* и *Syngnathus schmidtii*, в сумме превышая 73% от общей численности всех видов.

У Кавказского побережья станции располагались в открытых водах (большая часть), в зоне ОЧТ, а также у берега на небольших глубинах в пределах прибрежной водной массы. Значения ТПМ изменялись от 24.0–25.0°C в районе Анапы-Новороссийска до 26.0–27.0°C в районе Сочи (рис. 5б, 5г). Толщина ВКС повсеместно составляла 20–25 м.

В данном районе исследований нерестились 13 видов тепловодных рыб. Из умеренноводных видов, так же, как и в районе Керченского полуострова, были отмечены только икринки *S. sprattus*. Средняя численность икры и личинок у побережья Кавказа составляла 88.1 и 32.8 экз/м² соответственно (рис. 3). Максимальная численность икры (330 экз/м²) и личинок (148 экз/м²) наблюдалась на станции над глубиной 90 м в пределах

распространения распресненных вод прибрежной водной массы. В ихтиопланктоне доминировала *E. encrasicolus*. Доля ее икры составляла 90.1%, а личинок – 73.9%. В пробах были обнаружены молодь *C. cultriventris*, личинки бычка *A. minuta* и камбалы *A. kessleri*, которые у Крымского полуострова в ихтиопланктоне отсутствовали.

В западном секторе все станции были выполнены на шельфе в зоне слабых и неустойчивых течений. ТПМ достигала 26°C (рис. 16, 1г). Толщина ВКС составляла 20–25 м. Были отмечены 10 видов икры и личинок тепловодных и 2 вида икры умеренноводных рыб, в том числе личинки бычка *P. pictus* и собачки *P. tentacularis*, которые в других районах исследований встречены не были. Средняя численность ихтиопланктона здесь была максимальной среди всех районов исследований (икра 175.8, а личинки – 55.3 экз/м²) (рис. 2). Доминировала икра (92.6%) и личинки (88.6%) *E. encrasicolus*. Если средняя численность икры хамсы была вполне сопоставима с данными по этому району исследований в 1957–1962 гг. [8], то средняя численность личинок оказалась более чем втрое выше. В 2019 г. в западном секторе исследований максимальная численность икры (224 экз/м²) наблюдалась в Каркинитском заливе

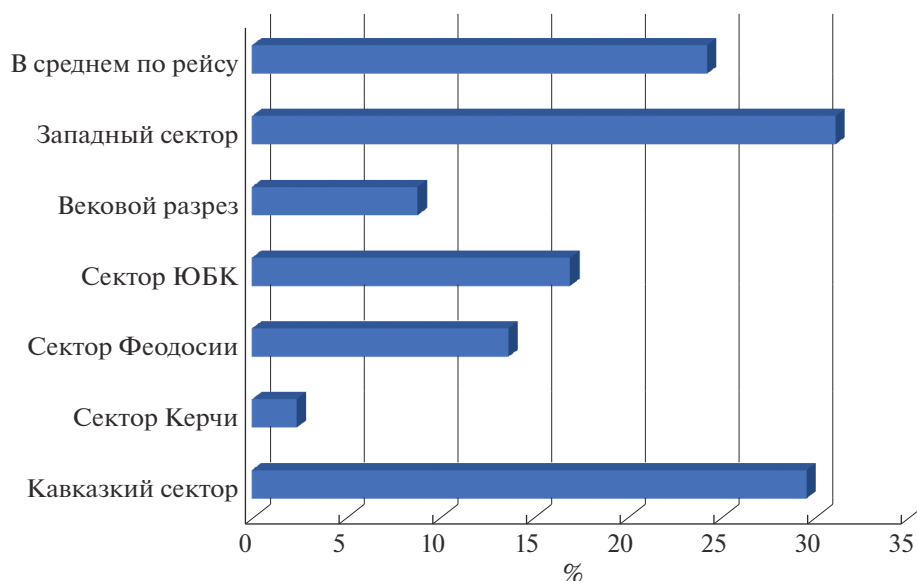


Рис. 6. Отношение численности личинок *Engraulis encrasicolus* к количеству икры (%) в пробах в различных районах исследований.

над глубиной 33 м, а личинок (116 экз/м²) — чуть западнее, над глубиной 50 м (рис. 1). Следует отметить, что Каркинитский залив в середине XX века являлся районом массового размножения многих промысловых видов рыб, но к концу 1980-х годов практически потерял свою рыбохо-

зяйственную значимость [12]. Интенсивная эксплуатация свалок грунтов в районах пос. Черноморское, пос. Хорлы и г. Скадовск привела к загрязнению залива токсичными веществами и заилению районов дампинга и сопредельной территории, а развитие рисосеяния в прибрежных районах привело к повышению концентраций хлорорганических соединений как в грунтах, так и в гидробионтах [30]. По результатам исследований, проведенных в 1987–1992 гг. этот район характеризовался “исключительной бедностью ихтиопланктона”, а в июле–августе 1990 г., в период интенсивного нереста теплолюбивых рыб, икра и личинки в вертикальных ловах отсутствовали [15, 31]. Показатели численности ихтиопланктона в пробах, отобранных летом 2019 г. в Каркинитском заливе, свидетельствуют о восстановлении этого района, как акватории, благоприятной для нереста природных популяций рыб и их выживания на ранних стадиях онтогенеза.

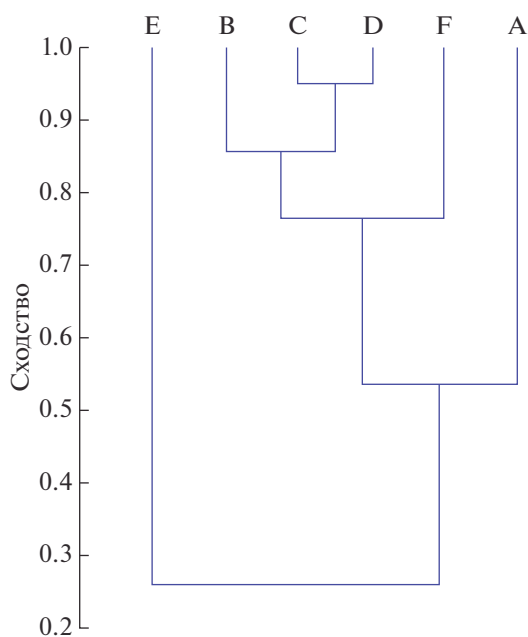


Рис. 7. Дендрограмма таксономического сходства иктиопланктонных комплексов в 6 секторах исследований (метод UPGMA, индекс сходства Брея-Кертиса [36]). А — Западный сектор; В — вековой разрез; С — сектор ЮБК; D — сектор Феодосии; Е — сектор Керченского полуострова; F — Кавказский сектор.

Во всех районах исследований, кроме сектора Керченского полуострова, в ихтиопланктоне доминировали икра (от 82.4 до 92.9%) и личинки (71.5 до 88.6%) *E. encrasicolus*. Средняя численность икры *E. encrasicolus* колебалась от 13.5 до 162.8 экз/м² а личинок — от 0.3 до 50.5 экз/м². Максимальная численность икры *E. encrasicolus* достигала 260, а личинок — 117 экз/м². Погибшая икра *E. encrasicolus* на шельфе в среднем не превышала 34%, а в глубоководных районах — 50%. Самая высокая доля мертвой икры *E. encrasicolus* в пробах наблюдалась у Керченского полуострова (59%) и в секторе ЮБК, а самая низкая — в западном секторе (41.3%) и у Кавказа (42.1%). Эффек-

тивность нереста *E. encrasicolus* была сопоставимой с данными [8] в 1957–1963 гг. В период наших исследований отношение численности личинок к количеству икры в среднем составляло 24.6% (в шельфовых водах – 26.1% а в глубоководных участках – 23.5%), а по районам исследований оно колебалась от 2.2% у Керченского полуострова до 30% – в районе Кавказа и западного сектора исследований (рис. 6).

Отмеченные различия в ихтиопланктонных комплексах всех шести секторов исследований подтверждаются результатами проведенного кластерного анализа методом попарного внутригруппового невзвешенного среднего (UPGMA) [36], с построением дендрограммы на основе индекса сходства Брея-Кертиса (рис. 7).

Наиболее вероятной причиной сходства и отличия выделенных кластеров является соответствие выполненных станций в отдельных секторальных акваториях региональным особенностям термодинамического состояния вод в процессе выполнения съемки, что определило различия в плотности распределения и видовом составе ихтиопланктона. Наибольшее сходство кластеров ЮБК и Феодосии объясняется последовательностью этапов исследования в пределах одного синоптического периода и локализацией большинства станций в водах квазистационарного Крымского АЦ. Таксономическое сходство ихтиопланктонных комплексов Векового разреза к кластерам ЮБК и Феодосии соответствует общей начальной фазе стабильного прогрева верхнего слоя моря на фоне сформировавшейся вертикальной термической структуры летнего типа, а также географии исследований, охватывающей как шельфовые, так и глубоководные зоны. Кавказский сектор близок по физико-географическим характеристикам к предыдущим, однако отличается повышенной гидродинамической активностью и усилением фактора распреснения в формировании термохалинной структуры прибрежных вод. Особенностью западного кластера является мелководность района исследований и влияние распресненных вод поверхностной водной массы, отличающейся наибольшей биологической продуктивностью. Обособленность Керченского кластера от основного блока дендрограммы объясняется тем, что все станции сектора исследований были выполнены в пределах устойчивого циклонического меандра ОЧТ в наиболее осолоненных водах верхней черноморской массы, что обусловило не только минимальные показатели количества видов и численности ихтиопланктона, но и отличные от остальных районов исследований доминантные виды.

Количество видов в ихтиопланктоне Черного моря в июле–августе 2019 г. было вполне сопоставимо с данными июля 2017 г. (96 рейс НИС

Таблица 2. Индексы видового разнообразия ихтиопланктона в летний нерестовый сезон 2017 и 2019 гг.

Индексы	08.07–31.07 2017 г.	11.07–03.08 2019 г.
Видового разнообразия	2.13	0.84
Видового богатства	14.11	13.78
Доминирования	0.35	0.76
Выровненности	0.43	0.17
Количество видов	31	29

“Пр. Водяницкий”), когда были отмечены икра и личинки 31 вида рыб. Средняя численность икры в обоих рейсах была одного порядка, а численность личинок в 2019 г. была почти вдвое выше, что, вероятно, связано с запаздыванием летнего гидрологического сезона в 2017 г. [3, 18]. Сравнение состояния ихтиопланктонных комплексов в летний нерестовый сезон 2017 и 2019 гг. с помощью индексов разнообразия [24] показало, что, благодаря большому количеству видов в ихтиопланктоне, показатели индексов видового богатства (~14) в открытых водах Черного моря в 2019 и 2017 гг. были сопоставимы с таковыми в прибрежной акватории моря у Севастополя [19] (табл. 2).

Если в июле 2017 г. доля икры *E. encrasicolus* в среднем составляла 50.6%, а личинок 33.8%, то в 2019 г. она возросла до 90 и 80% соответственно. В результате индекс доминирования возрос с 0.35 в 2017 г. до 0.76 в 2019 г., что способствовало снижению показателей индексов видового разнообразия и выровненности более, чем вдвое (табл. 2) [18].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В Черном море в июле–августе 2019 г. были идентифицированы 29 видов икры и личинок рыб из 19 семейств. В шельфовой зоне были отмечены икра и личинки 25 видов рыб, в глубоководной – 14 видов. Большое количество видов икры и личинок рыб в летний гидрологический сезон в открытых водах Черного моря, вероятно, обусловлено выносом икры и личинок рыб из прибрежной акватории в открытое море вследствие циркуляционных особенностей вод в системе прибрежных АЦ. Благодаря большому количеству видов в ихтиопланктоне показатели индекса видового богатства открытых вод в июле–августе 2019 г. были сопоставимы с таковыми в прибрежной акватории моря. Индекс видового сходства Соренсена ихтиопланктона на шельфе и в глубоководной части исследований составлял 0.54.

Средняя численность ихтиопланктона колебалась от 13.8 экз/м² икры и 2.5 экз/м² личинок в

районе Керченского полуострова до 176.0 экз/м² икры и 55.3 экз/м² личинок в районе Каркинитского залива у мыса Тарханкут. Повышенная плотность скоплений ихтиопланктона также отмечена в пределах Крымского АЦ – наиболее стабильного во времени шельфового термодинамического образования, где, вероятно, сформировались благоприятные условия для нереста и выживания рыб на ранних этапах развития. Проведенный кластерный анализ подтвердил зависимость различий в таксономическом составе ихтиопланктона от региональных особенностей термодинамического состояния вод в отдельных секторах исследований.

В период исследований наблюдался массовый и результативный нерест *E. encrasicolus* с ее безусловным доминированием. Средняя численность икры и личинок *E. encrasicolus* достигала в западном секторе исследований 162.8 и 50.5 экз/м² соответственно. Независимо от доли мертвой икры, отношение численности личинок *E. encrasicolus* к количеству икры в пробах колебалось незначительно. Эффективность нереста была сопоставима с данными середины прошлого века и составляла в среднем 24.6%. Максимальная численность икры (260 экз/м²) и личинок (117 экз/м²) хамсы отмечена в шельфовой зоне Кавказского сектора в пределах распространения распресненных вод прибрежной водной массы.

Высокие показатели видового разнообразия и численности ихтиопланктона в пробах, отобранных летом 2019 г. в Каркинитском заливе, свидетельствуют о восстановлении его рыбохозяйственной значимости в качестве акватории, благоприятной для нереста природных популяций рыб и их выживания на ранних стадиях онтогенеза после деградации экосистемы данного района в 90-х гг. прошлого века.

Источники финансирования. Работа выполнена в рамках бюджетных тем: № 121030100028-0 “Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана”, № 121030300149-0 “Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса” и № 121040500247-0 “Фундаментальные исследования популяционной биологии морских животных, их морфологического и генетического разнообразия”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Артамонов Ю.В., Алексеев Д.В., Скрипалева Е.А. и др. Термохалинная структура вод у берегов Крыма и прилегающей открытой акватории Черного моря

летом 2016 г. // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. 2017. № 3. С. 20–31.

2. Артамонов Ю.В., Скрипалева Е.А., Федирко А.В. и др. Циркуляция вод в северной части черного моря летом–зимой 2018 года // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. 2020. № 1. С. 69–90.
<https://doi.org/10.22449/2413-5577-2020-1-69-90>
3. Артамонов Ю.В., Федирко А.В., Скрипалева Е.А. и др. Структура вод в зоне Основного Черноморского течения весной и летом 2017 г. (94-й, 95-й рейсы НИС “Профессор Водяницкий”) // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. 2019. № 1. С. 16–28.
<https://doi.org/10.22449/2413-5577-2019-1-16-28>
4. Белокопытов В.Н. Климатические изменения гидрологического режима Черного моря: Дис. ... докт. геогр. наук. Севастополь, 2017. 377 с.
5. Белокопытов В.Н., Никольский Н.В. Устойчивые антициклонические вихри у южного и западного побережья Крыма // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. 2015. Вып. 1. С. 47–53.
6. Водяницкий В.А. Наблюдение за пелагическими яйцами рыб Чёрного моря // Тр. Севастоп. биол. ст. 1936. Т. 5. М.: из-во Акад. Наук СССР. С. 3–18.
7. Голенченко А.П. Организовать лов тунца в Чёрном море // Рыбное хозяйство. Пищепромиздат. 1952. № 10. С. 18–19.
8. Дехник Т. В. Ихтиопланктон Черного моря. Киев: Наукова думка. 1973. 234 с.
9. Дехник Т. В., Павловская Р.М. Закономерности распределения, динамики численности и выживания рыб на ранних этапах онтогенеза // Основы биологической продуктивности Черного моря / АН УССР, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского; под общ. ред. В. Н. Грезе. Киев: Наук. думка, 1979. С. 268–279.
10. Дьяков Н.Н., Мальченко Ю.А., Липченко А.Е. и др. Гидролого-гидрохимические характеристика прибрежных вод Крыма и необходимые мероприятия по снижению уровня загрязнения рекреационных зон // Тр. ГОИН, 2020. Вып. 221. С. 163–194.
11. Зайцев Ю.П. Экологическое состояние шельфовой зоны Черного моря у побережья Украины (обзор) // Гидробиол. журн. 1992. Т. 28. № 4. С. 3–18.
12. Зайцев Ю.П. Нові дані про іхтіопланктон північно-західної частини Чорного моря // Наук. зап. Одеської біол. ст. 1959. Вып. 1. С. 77–90.
13. Зацепин А.Г., Ёлкин Д.Н., Корж А.О. и др. О влиянии изменчивости течения в глубоководной зоне Черного моря на динамику вод узкого северокавказского шельфа // Морской гидрофизический журнал. 2016. № 3. С. 16–25.
14. Иванов В.А., Белокопытов В.Н. Океанография Черного моря. Севастополь: ЭКОСИ-гидрофизика, 2011. 212 с.
15. Климова Т.Н. Влияние дампинга на структуру ихтиопланктонных сообществ в шельфовой зоне

- Черного моря // Вопросы ихтиологии. 2001. Т. 41. № 6. С. 804–815.
16. *Климова Т.Н., Вдодович И.В., Аннинский Б.Е. и др.* Влияние некоторых абиотических и биотических факторов на нерест европейского шпрота *Sprattus sprattus* (Linnaeus, 1758) в Черном море в ноябре 2016–2017 гг. // Океанология. Т. 61. № 1. 2021. С. 67–78.
<https://doi.org/10.31857/S0030157421010081>
 17. *Климова Т.Н., Вдодович И.В., Субботин А.А. и др.* 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.
<https://doi.org/10.31857/S0042875221020119>
 18. *Климова Т.Н., Мельников В.В., Серебренников А. и др.* Особенности видового разнообразия и распределения ихтиопланктона у берегов Крыма в июле–августе 2017 г. // Системы контроля окружающей среды. Севастополь: ИПТС, 2019. Вып. 1 (35). С. 97–105.
<https://doi.org/10.33075/2220-5861-2019-1-97-105>
 19. *Климова Т.Н., Подрезова П.С.* Видовое разнообразие ихтиопланктона в различных по степени антропогенной нагрузки районах прибрежной акватории Севастополя // V Балтийский морской форум. Всероссийская научная конференция “Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоемов”, Труды Калининград, ФГБОУ ВО “Калининградский государственный технический университет” 2017. С. 183–187.
 20. *Климова Т.Н., Субботин А.А., Мельников В.В. и др.* Пространственное распределение ихтиопланктона у Крымского полуострова в летний нерестовый сезон 2013 г. // Морской биолог. журнал. 2019. Том. 4. № 1. С. 63–80.
<https://doi.org/10.21072/mbj.2019.04.1.06>
 21. *Морозов А.Н., Маньковская Е.В.* Холодный промежуточный слой Черного моря по данным экспедиционных исследований 2016–2019 годов // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. 2020. № 2. С. 5–16.
<https://doi.org/10.22449/2413-5577-2020-2-5-16>
 22. Морской портал МГИ. Архив данных по Черному морю. http://dvs.net.ru/mp/index_ru.shtml (Дата обращения 23.04.2021).
 23. *Овен Л.С.* Пелагические икринки рыб в Чёрном море у Карадага // Тр. Карадагской биологической станции. 1959. Вып. 15. Киев: Из-во Акад. Наук УССР. С. 13–30.
 24. *Одум Ю.* Экология. М.: Мир, 1996. 373 с.
 25. *Панов Б.Н., Спиридонова Е.О.* Влияние течений и атмосферной циркуляции на эффективность промысла хамсы в период ее зимовки у Черноморского побережья Краснодарского края // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. 2020. № 3. С. 17–30.
<https://doi.org/10.22449/2413-5577-2021-1-47-62>
 26. *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.
<https://doi.org/10.22449/0233-7584-2021-3-279-287>
 27. *Понов Ю.П.* Распространение шельфовых вод в северо-западной части Черного моря и их обмен с водами открытого моря // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. 2010. Вып. 23. С. 117–126.
 28. *Расс Т. С.* Современные представления о составе ихтиофауны Черного моря и его изменениях // Вопросы ихтиологии. 1987. Т. 27. № 2. С. 179–187.
 29. *Репетин Л.Н., Романов А.С., Чурилова Т.Я.* Апвеллинг в зоне антициклонической завихренности на шельфе южного Крыма // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. 2010. Вып. 22. С. 205–227.
 30. *Севрикова С.Д., Болдырев М.А., Назаренко С.А., Горлатенко И.В.* Об изменении качества морской среды под влиянием сбросов грунтов ремонтного и капитального дноуглубления в импактных зонах Черного моря // Ежегодник СОГОИН. 1987. Т. 1. С. 164–186.
 31. Современное состояние ихтиофауны Черного моря / Под ред. Коновалова С.М. Севастополь: СО “ЭКОСИ-Гидрофизика”, 1995. 215 с.
 32. *Тумов В.Б.* Характеристики Основного черноморского течения и прибрежных антициклонических вихрей в российском секторе Черного моря // Океанология. 2002. Т.42. №5. С. 668–676.
 33. *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 Biology. 2017. V. 24 (11). P. 259–272.
<https://doi.org/10.1111/gcb.13872>
 34. *Edwards M., Richardson A.J.* Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch // Nature. 2004. 430. P. 881–884.
<https://doi.org/10.1038/nature.02808>
 35. *Klimova T., Podrezova P.* Seasonal distribution of the Black Sea ichthyoplankton near the Crimean Peninsula // Regional studies in Marine Science. 2018. V. 24. P. 260–269.
<https://doi.org/10.1016/j.rsma.2018.08.013>
 36. *Romesburg H.C.* Cluster Analysis for Researchers. Robert E. Krieger Pub. Co. Florida, USA, 1990.
 37. *Russell F.S.* The eggs and planktonic stages of British marine fishes. London; New York; San Francisco: Acad. Press, 1976. 524 p.
 38. *Visser M.E., Both C.* Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick // Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences. 2005. 272(1581), P. 2561–2569.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3356>
 39. World register of marine species (WoRMS) <http://www.marinespecies.org/index.php>

Ichthyoplankton of the Black Sea during the Mass Spawning of Thermophilic Fish Species

T. N. Klimova^a, A. A. Subbotin^a, P. S. Podrezova^{a, #}, S. V. Kurshakov^a

^a*A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russia*

[#]*e-mail: podrezova@ibss-ras.ru*

The species structure and spatial distribution of ichthyoplankton in July–August 2019 – during the mass spawning of thermophilic fish species – are presented. The samples were collected on the shelf and in the deep-water areas of the Black Sea near the Crimean Peninsula and the shores of the Caucasus. Fish eggs and larvae of 29 species from 19 families have been identified in ichthyoplankton. Due to the large number of species, the indices of the species richness index in open waters were comparable to those in the coastal waters of the sea. *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758) dominated in ichthyoplankton, the maximum number of its eggs reached 260 ind./m², and the larvae 117 ind./m². The highest spawning efficiency of *E. encrasicolus* was observed off the Caucasian coast and on the western shelf of the Crimean Peninsula in the coastal water mass heated to 26–27°C. In these regions the ratio of the number of larvae to the number of eggs in samples reached 30%. An increased density of ichthyoplankton assemblages was also observed within the Crimean anticyclone – the most stable shelf thermodynamic formation in time, where favorable conditions for spawning and survival of fish at the early stages of development appeared to be formed.

Keywords: ichthyoplankton, species diversity, spatial distribution, hydrological regime, the Black sea