



УДК 597.2/5:574.583(262.5)

## ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ИХТИОПЛАНКТОНА У КРЫМСКОГО ПОЛУОСТРОВА В ЛЕТНИЙ СЕЗОН 2013 г.

© 2019 г. Т. Н. Климова<sup>1</sup>, А. А. Субботин<sup>1</sup>,  
В. В. Мельников<sup>2</sup>, А. Н. Серебренников<sup>2</sup>, П. С. Подрезова<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт морских биологических исследований имени А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия

<sup>2</sup>Институт природно-технических систем, Севастополь, Россия

E-mail: [mklim@mail.ru](mailto:mklim@mail.ru)

Поступила в редакцию 23.04.2018; после доработки 19.07.2018;  
принята к публикации 18.03.2019; опубликована онлайн 31.03.2019.

Проанализированы данные, полученные в пяти комплексных экспедициях НИС «Профессор Водяницкий», которые были проведены с мая по сентябрь 2013 г., в летний нерестовый сезон. Представлена динамика видового разнообразия и пространственного распределения ихтиопланктона в связи с особенностями гидрологического режима в различных районах шельфовых и открытых вод Чёрного моря у Крымского полуострова. В ихтиопланктоне идентифицированы 17 видов икринок и личинок рыб из 13 семейств. Количество видов в ихтиопланктоне было максимальным в июне. Средняя численность икринок и личинок за нерестовый сезон составляла 50,5 и 9,2 экз.·м<sup>-2</sup> соответственно. Наибольшая численность икринок (109,9 экз.·м<sup>-2</sup>) и личинок (9,2 экз.·м<sup>-2</sup>) наблюдалась в июле. Преобладали икринки и личинки хамсы *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758): их доля в открытых водах в разгар нерестового сезона достигала 96 и 94 % соответственно. Максимальные показатели индексов видового разнообразия и выровненности (значимости каждого вида) наблюдались в мае, когда доминантные виды только начинали нерест и их численность в ихтиопланктоне была сравнительно низкой. Индексы видового богатства достигали наибольших величин в июне, когда количество видов в ихтиопланктоне было максимальным. Видовой состав и пространственное распределение ихтиопланктона зависели от термогидродинамической структуры морских вод в районах исследований, а выживанию личинок рыб способствовало снижение прессинга желтого планктона на их кормовую базу. Наиболее значимыми факторами, определяющими термогидродинамическую структуру моря в летний нерестовый сезон 2013 г., являлись: региональные особенности режима прогрева поверхности моря в весенне-летний период и его выхолаживания в осенний гидрологический сезон; адвективный вклад поверхностных течений (прежде всего Основного черноморского течения); стонно-нагонные процессы в прибрежных районах; локальные термохалинные неоднородности в областях смешения распреснённых речных вод с шельфовыми в северо-западной части моря и азовоморских вод в Керченском предпроливье — с водами открытого моря.

**Ключевые слова:** ихтиопланктон, икринки и личинки рыб, видовое разнообразие, пространственное распределение, гидрологический режим, циклонические и антициклонические вихри, апвеллинг, Чёрное море

Изучение видового разнообразия, численности, выживания и пространственного распределения ихтиопланктона в период нерестового сезона позволяет получить данные о видовом составе и нерестовой активности природных популяций рыб, а также оценить экологическое состояние исследуемой акватории в период их эмбрионального и постэмбрионального развития. Большинство видов ихтиофауны Чёрного моря относятся к тепловодным (южно-бореальные, субтропические, тропические), их размножение происходит в летний нерестовый сезон.

Ихтиопланктонные исследования ведутся в Чёрном море с начала XX века [3], однако вплоть до 1980-х гг. они в основном носили узкорегionalный и случайный характер. В отличие от предыдущих исследований, ихтиопланктонные съёмки, проведённые в Чёрном море в летний нерестовый сезон с 1987 по 1992 г., выполнялись в рамках комплексных океанографических экспедиций с использованием СТД-зондов с высоким пространственным разрешением в режимах вертикальных зондирований и буксировок, с применением новейших для своего времени акустических методов и с учётом актуальных данных спутниковой информации в ИК- и видимом диапазонах [18]. Такой подход позволил оценить влияние некоторых абиотических факторов на особенности пространственного и вертикального распределения икринок и личинок в период нереста тепловодных видов рыб. Была обнаружена тесная зависимость начала и интенсивности нереста теплолюбивых видов рыб от термогидродинамических условий. Если начало нереста лимитировал прогрев поверхностного слоя моря (далее — ПСМ) выше 16 °С, то выживание рыб на ранних этапах развития зависело от гидродинамических факторов, обуславливающих формирование устойчивых зон оптимального теплозапаса и кормовой базы личинок рыб. Так, максимальные концентрации ихтиопланктона обнаружены в пределах верхнего квазиоднородного слоя (далее — ВКС) в устойчивых конвергентных зонах на внешней границе Основного черноморского течения (далее — ОЧТ) и в квазистационарных антициклонических вихрях (далее — АЦВ) синоптических масштабов. Локальные скопления ихтиопланктона, с концентрациями, в несколько раз превышающими фоновые, были приурочены к зонам конвергенции на границах мезомасштабных циклонических вихрей и к фронтальным зонам на мористых границах прибрежных апвеллингов (далее — ПА). Время жизни таких локальных скоплений определялось периодом существования конкретных динамических структур [18, 24].

Комплексные экспедиционные исследования в летний нерестовый сезон у Крымского полуострова были возобновлены только в 2010 г. К сожалению, как в 1987–1992, так и в 2010–2011 гг. они не охватывали летний нерестовый сезон полностью и носили случайный характер. Мониторинговые планктонные исследования в период нереста массовых видов рыб регулярно проводятся только в прибрежных акваториях моря [8, 9, 12, 13, 15, 18, 25, 28].

Анализ характеристик гидрологического режима Чёрного моря почти за вековой период наблюдений (с 1920 по 2015 г.) показал, что два этапа наиболее масштабных ихтиопланктонных исследований (1987–1992 гг. и современный) соответствуют разным фазам многолетней изменчивости термической структуры вод. На фоне долгопериодных колебаний теплозапаса в деятельном слое моря выделяются два периода — холодный (с начала 1980-х до конца 1990-х гг.) и тёплый (с конца 1990-х гг.). Первый отличается пониженными среднегодовыми аномалиями теплозапаса, а второй (современный) — повышенными. На этом фоне многолетние колебания солёности характеризуются среднегодовыми пониженными аномалиями солёности с начала 1980-х гг., однако с 2011 г. отмечаются признаки завершения «пресной» фазы и перехода к стабильному повышению солёности поверхностных вод [1].

Основной причиной изменения режимных характеристик вод Чёрного моря (прежде всего прибрежных) является глобальное потепление [1]. Для Чёрного моря этот процесс связан с изменением параметров атмосферной циркуляции — со сменой субширотного переноса атмосферных процессов субмеридианальным, с увеличением количества атмосферных осадков в юго-восточной части моря, с увеличением стока рек. Глобальное потепление наиболее ощутимо проявляется в повышении температуры поверхностных вод и в снижении количества и интенсивности сгонно-нагонных процессов по сравнению со среднемноголетними данными [2, 4, 5]. Очевидно, что изменения в термическом режиме и динамике прибрежных вод, происходящие в настоящее время, отразились на фенологии нереста и на пространственном распределении ихтиопланктона.

Комплексные экспедиционные исследования, проведённые в пяти рейсах НИС «Профессор Водяницкий» с мая по сентябрь 2013 г., позволили впервые проанализировать динамику видового состава и пространственного распределения ихтиопланктона в зависимости от гидрологического

режима в течение всего летнего нерестового сезона как в шельфовых, так и в открытых водах у Крымского полуострова от Каркинитского залива до Керченской предпроливной акватории на фоне климатического глобального потепления.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В статье проанализирован материал, собранный в летний нерестовый сезон (май — сентябрь) в 72, 73, 74, 75 и 76-м рейсах НИС «Профессор Водяницкий» как на шельфе Крымского полуострова от Керченского пролива до Каркинитского залива, так и в глубоководных районах над континентальным склоном. При сборе ихтиопланктона использовали сети Богорова — Расса (далее — БР) (диаметр наружного круга — 80 см, ячейка газа — 400 микрон) и Джели (диаметр наружного круга — 36 см, ячейка сита — 112 и 150 микрон). Ихтиопланктон собирали в режиме вертикальных ловов. В экспедициях с борта НИС «Профессор Водяницкий» облавливали слой от дна до поверхности на мелководных станциях и слой 0–50 и 0–100 м — на глубоководных. Ихтиопланктон фиксировали 4%-ным формальдегидом и обрабатывали в стационарных условиях в течение месяца после сбора. Численность ихтиопланктона в вертикальных ловах дана в экз.·м<sup>-2</sup>. Идентификацию икринок и личинок рыб проводили по [9]. Видовые названия даны по [26]. Статистический анализ средних величин численности икры и личинок рыб (стандартное отклонение и доверительный интервал) выполнен в программе Microsoft Excel 2007.

Для анализа состояния ихтиопланктонных комплексов в летний нерестовый период рассчитаны показатели индексов разнообразия:

- видового разнообразия [33]

$$\bar{H} = \sum p_i \log_2 p_i,$$

где  $p_i$  — удельная численность каждого вида;

- видового богатства [36]

$$D = \frac{S - 1}{\log N},$$

где  $S$  — число видов,  $N$  — число особей;

- доминирования [30]

$$C = \sum \left( \frac{n_i}{N} \right)^2,$$

где  $N$  — число особей,  $n_i$  — численность особей каждого вида;

- выровненности [32]

$$e = \frac{\bar{H}}{\log S},$$

где  $\bar{H}$  — индекс видового разнообразия,  $S$  — число видов.

Для анализа термического режима и структуры поверхностных течений на различных этапах выполнения ихтиопланктонных съёмов в 72–76-ом рейсах использовали данные вертикальных зондирований СТД-зондами различных модификаций: Neil Brown Mark III, Sea Bird STD plus, «Сальпа». Дополнительно изучали материалы спутниковых наблюдений за температурой поверхности моря (далее — ТПМ) и сопутствующие по времени результаты гидрофизических наблюдений в некоторых прибрежных районах Крыма (Карадаг, б. Ласпи, Севастопольское взморье) [27].

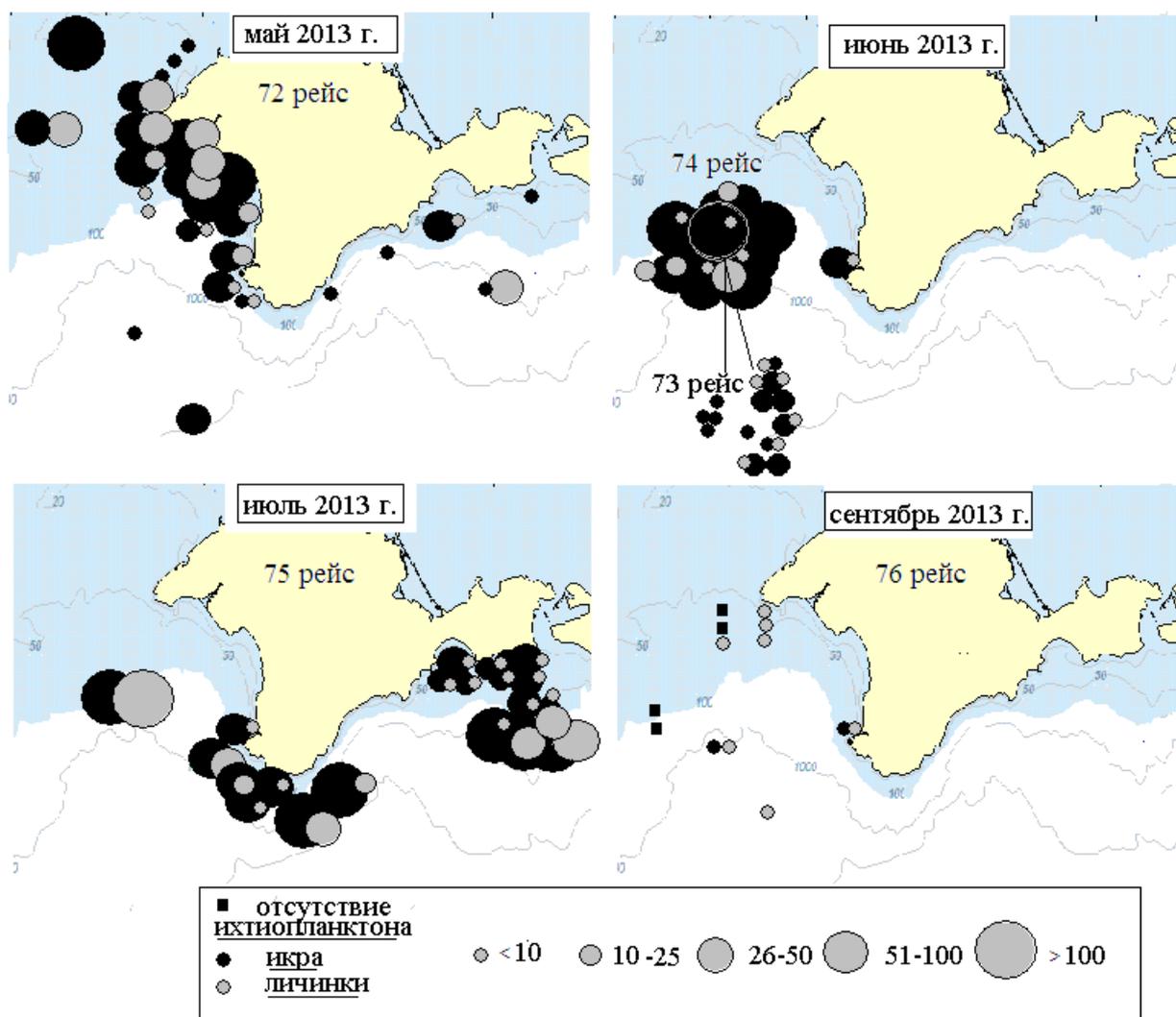
### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В летний нерестовый сезон 2013 г. в ихтиопланктоне идентифицировали 17 видов икринок и личинок рыб из 13 семейств. Икринки и личинки умеренноводных видов шпрота [*Sprattus sprattus* (Linnaeus, 1758)] и мерланга [*Merlangius merlangus* (Linnaeus, 1758)], икринки весенненерестующей

камбалы калкана [*Scophthalmus maeoticus* (Pallas, 1814)] и личинки пелагической иглы-рыбы (*Syngnathus schmidti* Роров, 1927) встречены только в открытых водах. Пространственное распределение икринок и личинок рыб в мае — сентябре 2013 г. представлено на рис. 1.

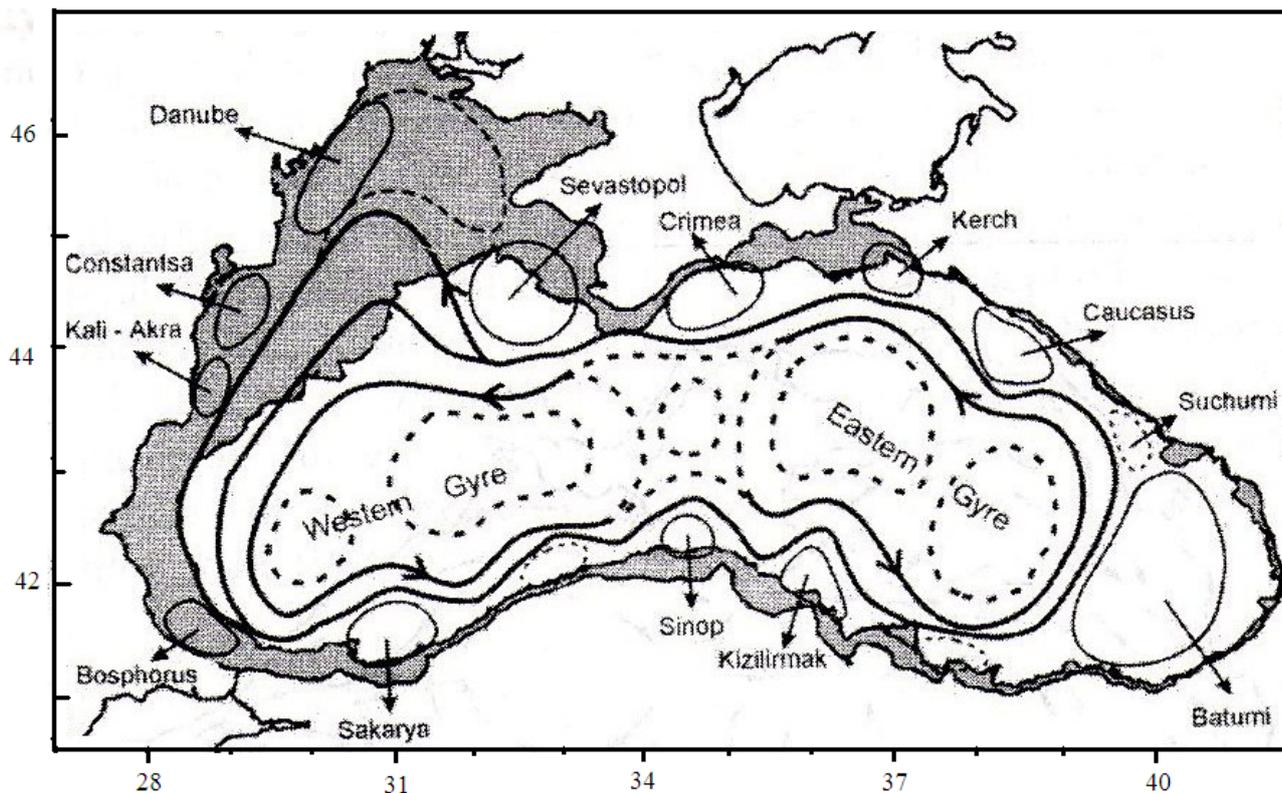
В мае 2013 г. ихтиопланктон собирали в 72-м рейсе НИС «Профессор Водяницкий» на шельфе Крымского полуострова от Керченского пролива до Каркинитского залива. Также выполнили разрез через большую топографическую ложбину (далее — БТЛ) до центра западной части моря (рис. 1).

В период ихтиопланктонной съёмки (22–30 мая) циркуляция поверхностных вод в районе исследований определялась активно меандрирующей вдоль континентального склона струей ОЧТ, двумя глубокими циклоническими меандрами (южнее Керченской предпроливной зоны и в северо-западной части моря вдоль западной границы БТЛ), а также тремя АЦВ (северо-западная периферия Кавказского АЦВ, Крымский АЦВ над свалом глубин южнее Судакско-Карадакского взморья и полностью сформировавшийся к этому времени Севастопольский АЦВ) (рис. 2).



**Рис. 1.** Карта-схема пространственного распределения (экз.·м<sup>-2</sup>) икринок и личинок рыб в летний нерестовый сезон 2013 г.

**Fig. 1.** Schematic map of spatial distribution (ind. per m<sup>2</sup>) of fish eggs and larvae in the summer spawning season 2013



**Рис. 2.** Особенности поверхностной циркуляции вод Чёрного моря [29, 31]

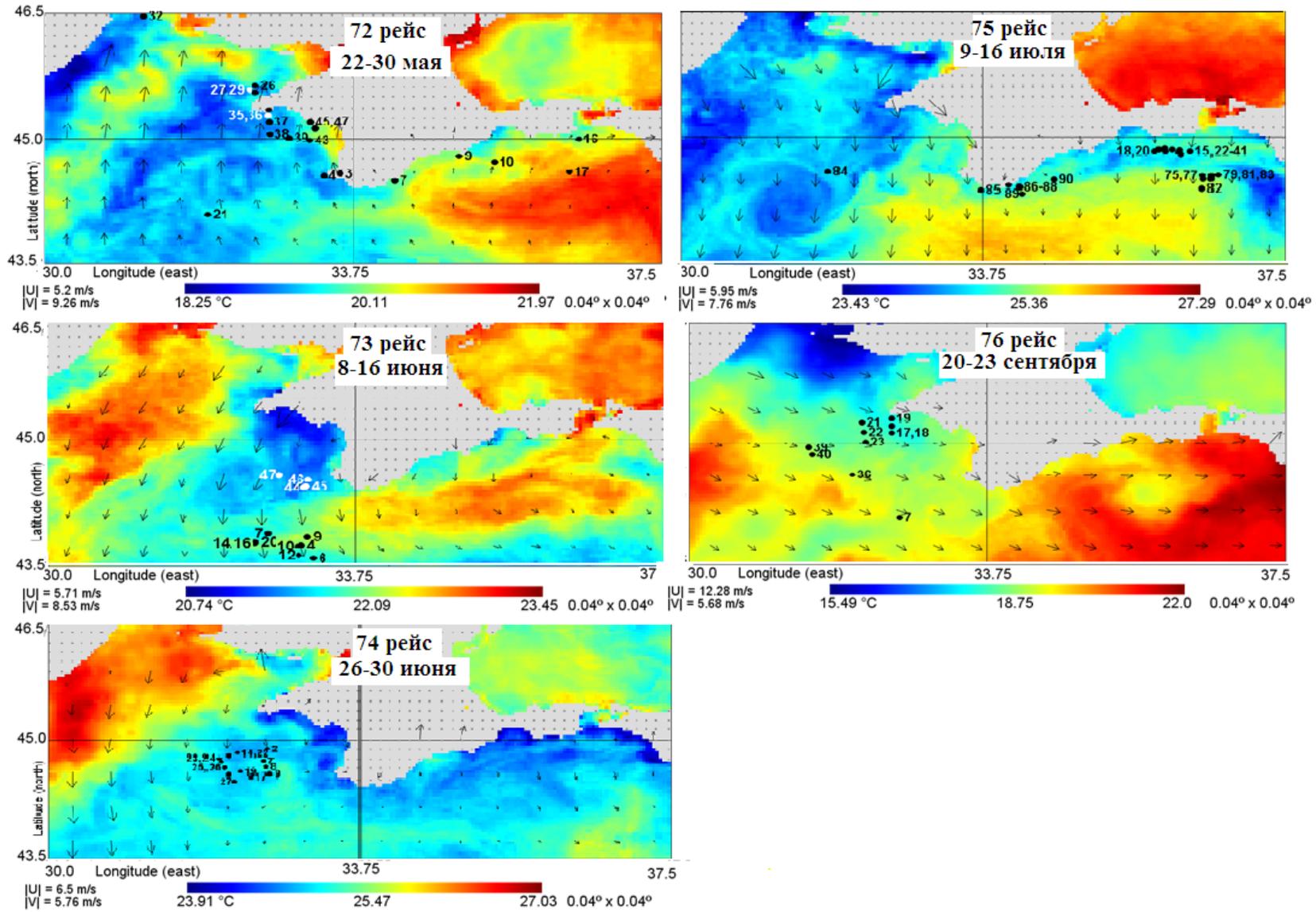
**Fig. 2.** Circulation pattern of the surface layer of the Black Sea [29, 31]

Значения ТПМ и характер её пространственного распределения соответствовали таковым периода перехода от весеннего гидрологического сезона к летнему. Верхний слой во всей акватории моря оказался прогретым от 18,5 до 21,5 °С, что на 4–5 °С выше среднеголетних значений для мая [10]. Минимальные значения температуры (менее 20 °С) отмечены в зоне влияния распреснённых речных вод в северо-западной части моря, а также в прибрежной зоне у м. Тарханкут и в Каламитском заливе — как следствие релаксации зафиксированного в середине мая у побережья Крыма кратковременного апвеллинга, понизившего ТПМ с 17,5 до 12 °С (рис. 3).

Максимальные значения температуры поверхности (20,5–21,5 °С) были приурочены к зоне взаимодействия циклонического меандра ОЧТ над свалом глубин южнее Керченского пролива и хорошо прогретых азовоморских вод, а также в области Крымского АЦВ. Толщина ВКС в прибрежной зоне полуострова варьировала от 3–10 м в районе Южного берега Крыма (далее — ЮБК) до 15–20 м в районе м. Тарханкут и в Каламитском заливе (рис. 3).

Столь значительные различия в толщине ВКС при достаточно однородном распределении ТПМ были вызваны как фазовым запаздыванием ПА в зоне ЮБК по отношению к прибрежной акватории Каламитского залива, так и сроками выполнения съёмки на обоих полигонах. Станции на шельфе ЮБК соответствовали начальной стадии развития ПА, а в районе Каламитского залива — завершающему этапу (релаксации).

В ихтиопланктоне идентифицированы 11 видов икринок и личинок рыб из 7 семейств. В восточном секторе исследований, от Керченского пролива до района Севастополя, ихтиопланктон собирали сетью БР (рис. 1, табл. 1). Средняя численность икринок составляла 14,3, а личинок — 4,3 экз.·м<sup>-2</sup> (табл. 1). Доля мёртвой икры в среднем — 87,7 %.



**Рис. 3.** Карта-схема пространственного распределения температуры поверхности воды в море в мае, июне, июле и сентябре 2013 г. [27]  
**Fig. 3.** Schematic map of spatial distribution of surface water temperature in the sea in May, June, July and September 2013 [27]

Из умеренноводных видов нерестился только шпрот, икра, личинки и молодь которого отмечены на шельфе ЮБК и в Керченском предпроливье. Теплолюбивые виды представлены икринками камбалы калкана, икринками и личинками летнерестующей хамсы [*Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758)] и личинками из сем. Gobiidae. Доминировала (77,2 % от общей численности) икра хамсы. На втором месте по численности — икра шпрота (21 %). Икра камбалы калкана отмечена единичными экземплярами. Среди личинок преобладал шпрот (76,5 %); личинки бычков составляли 17,6 %, а личинки хамсы — 5,9 % (табл. 1).

**Таблица 1.** Структура видового состава ихтиопланктона (%) на шельфе Крымского полуострова в летний сезон 2013 г. (числитель — икринки, знаменатель — личинки)

**Table 1.** Ichthyoplankton species composition structure (%) in shelf water of Crimean Peninsula in the summer spawning season 2013 (numerator – eggs, denominator – larvae)

Видовой состав	22–25 мая	26–30 мая	8–16 июня	26 июня — 01 июля	9–16 июля	20–23 сентября
	72-й рейс		73-й рейс	74-й рейс	75-й рейс	76-й рейс
	Тип планктонной сети					
	БР	Джеди	БР	БР	БР	БР
<i>Engraulis encrasicolus</i> (Linnaeus, 1758)	$\frac{77,2}{5,9}$	$\frac{95,1}{32,7}$	$\frac{96,8}{7,6}$	$\frac{95,8}{70,1}$	$\frac{95,5}{93,5}$	$\frac{0}{57,12}$
<i>Sprattus sprattus</i> (Linnaeus, 1758)	$\frac{21,0}{76,5}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0,5}{0}$	$\frac{1,0}{0,4}$	$\frac{0}{0}$
<i>Merlangius merlangus</i> (Linnaeus, 1758)	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0,8}{7,6}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0,4}$	$\frac{0}{0}$
<i>Syngnathus schmidti</i> Popov, 1927	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{23,2}$	$\frac{0}{12,0}$	$\frac{0}{1,1}$	$\frac{0}{14,3}$
<i>Syngnathus</i> sp.	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{1,9}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$
<i>Lepadogaster candolii</i> Risso, 1810	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{7,6}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$
<i>Blennius</i> sp.	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{4,9}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$
<i>Pomatoschistus marmoratus</i> (Risso, 1810)	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{4,9}$	$\frac{0}{23,2}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$
<i>Pomatoschistus minutus</i> (Pallas, 1770)	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{4,9}$	$\frac{0}{23,2}$	$\frac{0}{6,0}$	$\frac{0}{1,5}$	$\frac{0}{0}$
<i>Pomatoschistus pictus</i> (Malm, 1865)	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{9,1}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0,4}$	$\frac{0}{0}$
<i>Gobius niger</i> Linnaeus, 1758	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{32,7}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{14,3}$
<i>Gobius</i> sp.	$\frac{0}{17,6}$	$\frac{0}{10,8}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{1,9}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{14,3}$
<i>Trachurus mediterraneus</i> (Steindachner, 1868)	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0,8}{7,6}$	$\frac{3,7}{8,1}$	$\frac{4,6}{2,7}$	$\frac{0}{0}$
<i>Mullus barbatus</i> Linnaeus, 1758	$\frac{0}{0}$	$\frac{4,2}{0}$	$\frac{0,8}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0,9}{0}$	$\frac{0}{0}$
<i>Diplodus annularis</i> (Linnaeus, 1758)	$\frac{0}{0}$	$\frac{0,7}{0}$	$\frac{0,8}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$
<i>Scophthalmus maeoticus</i> (Pallas, 1814)	$\frac{1,8}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$
<b>Средняя численность, экз.·м<sup>-2</sup></b>	$\frac{14,3}{4,3}$	$\frac{93,8}{16,5}$	$\frac{18,6}{1,85}$	$\frac{65,9}{7,7}$	$\frac{109,9}{23,1}$	$\frac{0,4}{1,4}$
<b>Стандартное отклонение</b>	$\frac{13,79}{8,91}$	$\frac{228,30}{18,08}$	$\frac{22,15}{2,54}$	$\frac{59,08}{12,72}$	$\frac{114,5}{35,09}$	$\frac{1,26}{1,35}$
<b>Доверительный интервал</b>	$\frac{12,56}{8,11}$	$\frac{163,10}{12,92}$	$\frac{15,25}{1,75}$	$\frac{42,21}{9,09}$	$\frac{61,49}{18,82}$	$\frac{1,03}{1,10}$

Доля мёртвой икры хамсы была высокой (84 %), однако в пробах присутствовали и её личинки (0,3 экз.·м<sup>-2</sup>), что свидетельствовало о результативности нереста. Доля личинок хамсы от наличной икры составляла 2,2 %.

В западном секторе исследований ихтиопланктон собирали по техническим причинам сетью Джеди. В пробах идентифицированы икринки и личинки уже 10 видов рыб из 5 семейств: икринки хамсы, султанки (*Mullus barbatus* Linnaeus, 1758) и ласкиря [*Diplodus annularis* (Linnaeus, 1758)], а также личинки хамсы, морских бычков и собачек (табл. 1). Доминировала икра хамсы (95 %). Средняя численность икринок и личинок рыб составляла 93,8 и 16,5 экз.·м<sup>-2</sup> соответственно. Хамса предпочитает нереститься в опреснённых участках моря [9], и наибольшая численность её икры наблюдалась в водах северо-западной части моря с солёностью до 16 ‰ — на северной станции западного разреза (рис. 1). Доля мёртвой икры хамсы в этих пробах была значительно ниже, чем в пробах из южного и юго-восточного секторов исследований: в районе Каркинитского залива она составляла 68,3 %, а в Каламитском заливе — 40 %. Мёртвая икра находилась в основном на первых этапах развития, а живая — на четвёртом-пятом.

Средняя численность личинок рыб здесь была в 4 раза выше, чем в акватории от Керченского пролива до ЮБК. Личинки рыб отсутствовали только на станциях, выполненных в Каркинитском заливе. Максимальной (8,5 экз.·м<sup>-2</sup>) численность личинок хамсы была в Каламитском заливе, где ТПМ превышала 22 °С на фоне релаксации ПА. Доля личинок хамсы от наличной икры в пробах западного сектора исследований возросла, по сравнению с таковой в пробах из акватории моря от Керченского пролива до ЮБК, с 2,2 до 6,0 %.

По литературным данным, единичные личинки хамсы у Крымского полуострова в планктоне обычно появлялись только в июне [9]. В период наших исследований средняя численность личинок хамсы на мористых участках шельфа Крымского полуострова колебалась от 0,3 экз.·м<sup>-2</sup> в районе ЮБК до 8,5 экз.·м<sup>-2</sup> в Каламитском заливе. Выживанию икринок и личинок хамсы способствовали, вероятно, оптимальная температура воды для эмбрионального развития и благоприятная кормовая база для личинок рыб. ТПМ достигала 22 °С, что соответствовало таковой в июне и июле 1950–1970-х гг. [9]. Различия в численности ихтиопланктона в значительной мере определялись положением станций на пространственно-временных масштабах взаимодействующих динамических структур прибрежных вод и вод из системы ОЧТ (рис. 1, 3).

В июне 2013 г. исследования проводили во время 73-го и 74-го рейсов НИС «Профессор Водяницкий». Ихтиопланктонные станции были привязаны к району локализации Севастопольского АЦВ над БТЛ с глубинами от 145 м в северной части до 2150 м в южной. Если к началу первой съёмки циклонический меандр струи ОЧТ в северо-западной части моря уже трансформировался в изолированный циклонический вихрь, то к концу июня он практически прекратил своё существование (рис. 1, 2, 3).

Весь месяц над западной частью моря преобладали ветра северных румбов. Несмотря на это, активный прогрев поверхности моря привёл к повышению ТПМ с 21–22 °С в первой половине июня до 24–26 °С к концу месяца. Кратковременный ПА, наблюдавшийся в прибрежной зоне Каламитского залива в середине июня, понизил ТПМ всего на 2 °С (с 22 до 20 °С) и не привёл к деформации температурного поля на северной периферии Севастопольского АЦВ.

Пространственно-временные отличия термohалинных характеристик поверхностных вод в начале и конце месяца определяли положение станций на фоне основных циркуляционных структур. В 73-м рейсе часть станций располагалась на северо-восточной периферии АЦВ и характеризовалась стабильностью значений ТПМ (22,5–23,0 °С), поверхностной солёности (17,9–18,0 ‰) и толщины ВКС (12–15 м). Другая часть станций была выполнена в зоне дивергенции на границе струи ОЧТ и южной периферии Севастопольского АЦВ. Здесь ТПМ изменялась в интервале от 21,9 до 23,5 °С, солёность — от 18,1 до 18,6 ‰, а толщина ВКС — от 5 до 10 м. В 74-м рейсе все станции находились на северной периферии АЦВ и также характеризовались незначительной изменчивостью

температуры (24–25 °С) и солёности (17,9–18,0‰) поверхностных вод. Между тем толщина ВКС (5–10 м) на полигоне была значительно меньше, чем таковая в первой половине июня. Этот факт можно объяснить подтоком под сезонный термоклин более плотных вод из системы ОЧТ вдоль западного склона БТЛ (рис. 2, 3).

В ихтиопланктоне идентифицированы 12 видов икринок и личинок рыб из 9 семейств (рис. 1, табл. 1).

В первой и второй декадах июня 2013 г. (73-й рейс НИС «Профессор Водяницкий») большинство станций выполнены над глубинами от 380 до 1000–2150 м и только одна станция — над глубиной 145 м. В ихтиопланктоне идентифицированы икринки и личинки 9 видов рыб из 8 семейств. Средняя численность икринок составляла 18,6, а личинок — 1,9 экз.·м<sup>-2</sup> (рис. 1, табл. 1). Единичные экземпляры икры и личинок умеренноводного мерланга отмечены всего на двух станциях над глубинами 1000 и 1800 м. В пробах преобладала икра теплолюбивой хамсы (её доля в общей численности икры составляла 96,6%), а икра ставриды и султанки встречалась только единично. Личинки рыб представлены лишь теплолюбивыми видами: хамсой, двумя видами бычков и пелагической иглой. Доля личинок хамсы от наличной икры в пробах — всего 0,6%. Доля мёртвой икры колебалась от 25 до 100%, в среднем составляя 66,7%. Наибольшее количество видов отмечено на самой мелководной станции, выполненной над глубиной 145 м на свале глубин. На рис. 1 эта станция расположена среди станций 74-го рейса. Здесь отмечена, кроме икринок хамсы, икра ласкиря и султанки, а личинки представлены рыбой-уточкой (*Lepadogaster candolii* Risso, 1810), бычком [*Pomatoschistus minutus* (Pallas, 1770)] и мерлангом (табл. 1).

В третьей декаде июня (74-й рейс НИС «Профессор Водяницкий») ихтиопланктон собирали над глубинами от 145 до 1200 м. В пробах идентифицированы икринки и личинки 6 видов рыб из 5 семейств. Средняя численность икринок и личинок возросла до 65,9 и 7,7 экз.·м<sup>-2</sup> соответственно. Доминировала икра хамсы — 95,7% от общей численности икры всех видов. Доля мёртвой икры в пробах в среднем не превышала 50%. Личинки представлены хамсой, ставридой, двумя видами иглы-рыбы и двумя видами морских бычков (табл. 1). Доля личинок хамсы от наличной икры в море возросла до 8,6%.

Для сравнения: в районе северо-восточного шельфа Чёрного моря в июне 2013 г. отмечено, как и на шельфе Крымского полуострова, максимальное количество видов в ихтиопланктоне [17]. В районе Сочи в июне — июле 2013 г. идентифицированы 9, а в районе Анапы и Геленджика — по 13 видов икры и личинок рыб. Количество видов сопоставимо с таковым открытых вод шельфа Крымского полуострова. Численность ихтиопланктона (икринки и личинки в сумме) в водах северо-восточного шельфа в июне была максимальной за летний сезон 2013 г. Значения показателя были существенно выше, чем таковые на шельфе Крымского полуострова: численность ихтиопланктона составляла в районе Сочи 96 экз.·м<sup>-2</sup>, Анапы — 128 экз.·м<sup>-2</sup>, Геленджика — 282 экз.·м<sup>-2</sup> [17]. В отличие от шельфа Крымского полуострова, где в ихтиопланктоне преобладала хамса, в акватории северо-восточного шельфа доминировали султанка и ласкирь, однако значительную долю в общей численности занимали скорпена и гребенчатый губан. Различия в структуре видового состава ихтиопланктона связаны, вероятно, с большей шириной прибрежной зоны северо-восточного шельфа по сравнению с таковой ЮБК. Доля мёртвой икры колебалась от 50 до 80% [20] (значения сопоставимы с нашими данными по шельфу Крымского полуострова).

В июле 2013 г. ихтиопланктон собирали в 75-м рейсе НИС «Профессор Водяницкий» как на шельфе Крымского полуострова, так и в глубоководных районах над континентальным склоном от Керченского пролива до м. Херсонес (рис. 1). Структура поверхностной циркуляции во время съёмки в общих чертах соответствовала наблюдаемой в мае — июне, однако при общей неустойчивости ОЧТ положение основных динамических образований существенно изменилось. В восточной части моря Кавказский АЦВ сместился на северо-запад и оттеснил струю ОЧТ в сторону открытого моря. Циклонический меандр ОЧТ сохранил своё присутствие над мористой частью

Керченского предпроливья, расширив границы вдоль свала глубин до района Судака. При этом Крымский АЦВ сместился от Судакско-Карадагского взморья к району Ялты. В западной части моря Севастопольский АЦВ сместился вдоль континентального склона до долины палео-Дуная, оттеснив струю ОЧТ к юго-западной границе исследуемой акватории.

Термический режим ПСМ претерпел лишь незначительные изменения. Общий температурный фон составил 23,5–25,5 °С, что на 1–2 °С превысило июньские значения и на столько же — средне-многолетние для июля [10]. Наиболее прогретыми оказались воды центральной части моря в границах ОЧТ, а наименее — западные, включая северо-западную часть и прибрежную зону Крымского полуострова. Основной причиной охлаждения прибрежных вод явился ПА, образовавшийся в начале июля при резком усилении ветров северных румбов и охвативший обширную прибрежную акваторию Крыма. В районе м. Тарханкут это вызвало формирование активного вихревого диполя (далее — ВД), переместившегося к началу съёмки вдоль восточной периферии АЦВ до границы со струей ОЧТ [15]. Одновременно в районе ЮБК резко (с 25 до 12 °С) понизилась ТПМ. Дальнейшее повышение температуры прибрежных вод в районе ЮБК протекало на фоне релаксации ПА, нарушаемой кратковременными сгонно-нагонными процессами. Следствием воздействия ПА на термодинамическую структуру прибрежных вод явился вынос прогретых поверхностных вод к внешней границе струи ОЧТ и образование там высокоградиентных зон конвергентного типа. Анализ положения ихтиопланктонных станций вдоль ЮБК показал, что все они в различной степени находились в зоне влияния таких динамически активных образований.

Ихтиопланктон был представлен икрой и личинками 8 видов рыб из 7 семейств. В пробах, собранных сетью Джели, обнаружены икринки и личинки только хамсы. Средняя численность икры, пойманной сетью Богорова — Расса, составляла 109,9, а личинок — 23,1 экз.·м<sup>-2</sup>. Доминировали икра и личинки хамсы — 95,5 и 93,5 % соответственно. Второе место по численности занимала ставрида: доля её икры составляла 4,6, а личинок — 2,7 %. Остальные виды встречались единично (табл. 1).

В районе Керченского предпроливного пространства выполнены два полигона в мелководном и глубоководном участках моря. На мелководном полигоне средняя численность икринок и личинок рыб была на порядок ниже, чем в остальных районах исследований (рис. 1). Здесь же отмечена и максимальная доля мёртвой икры в пробах (около 70 %), в то время как на глубоководном полигоне доля составила всего 44 % и была минимальной во всей акватории исследований [15].

Максимальная численность ихтиопланктона отмечена на шельфе ЮБК и над континентальным склоном, где на отдельных станциях численность икры превышала 400, а личинок — 100 экз.·м<sup>-2</sup> (рис. 1). Доля икры и личинок хамсы над континентальным склоном составляла 92 и 91 % соответственно, а доля её личинок от наличной икры в море превышала 38 %. Следует отметить, что в июле 1950–1960 гг. максимальная доля личинок хамсы от наличной икры в море составляла 30 % [8, 9]. Высокая численность личинок рыб связана, по-видимому, с формированием благоприятной кормовой базы в зоне конвергенции на границе ПА и ОЧТ. Глубоководные станции континентального склона характеризовались наибольшей численностью зоопланктона, вдвое превышающей таковую в шельфовых водах. Свыше 50 % кормового микрозоопланктона составляли науплиусы и ранние копепоидиты из рода *Acartia* [15]. Единственная станция, выполненная в западном секторе на северо-восточной периферии Севастопольского АЦВ, отличалась высокими показателями ихтиопланктона. Вероятной причиной увеличения численности ихтиопланктона явился вынос его из северной части Каламитского залива структурой ВД, наблюдаемой здесь в период съёмки (рис. 1, 3).

У берегов северо-восточной части черноморского шельфа, в отличие от акватории моря у Крымского полуострова, в июле произошло снижение как средней численности ихтиопланктона, так и количества видов [17]. Автор объясняет изменения в ихтиопланктонном комплексе негативным влиянием *Mnemiopsis leidyi* как на численность ихтиопланктона, так и на кормовую базу личинок рыб.

В августе 2013 г. ихтиопланктон исследовали исключительно в прибрежной акватории Севастополя. Идентифицированы 19 видов икринок и личинок рыб из 13 семейств. Личинки *Atherina mochon pontica* и икра *Scorpaena porcus* встречались только в горизонтальных поверхностных ловах. В вертикальных ловах средняя численность икры составляла 45,8, а личинок — 7,6 экз.·м<sup>-2</sup>. В прибрежной зоне Севастополя продолжался интенсивный нерест хамсы, доля её икры в пробах возросла до 79,0, а личинок — до 29,6 %. Максимальная численность икры отмечена над глубинами свыше 50 м в полутора-двух милях от берега, а личинок — в кутовой части Севастопольской бухты.

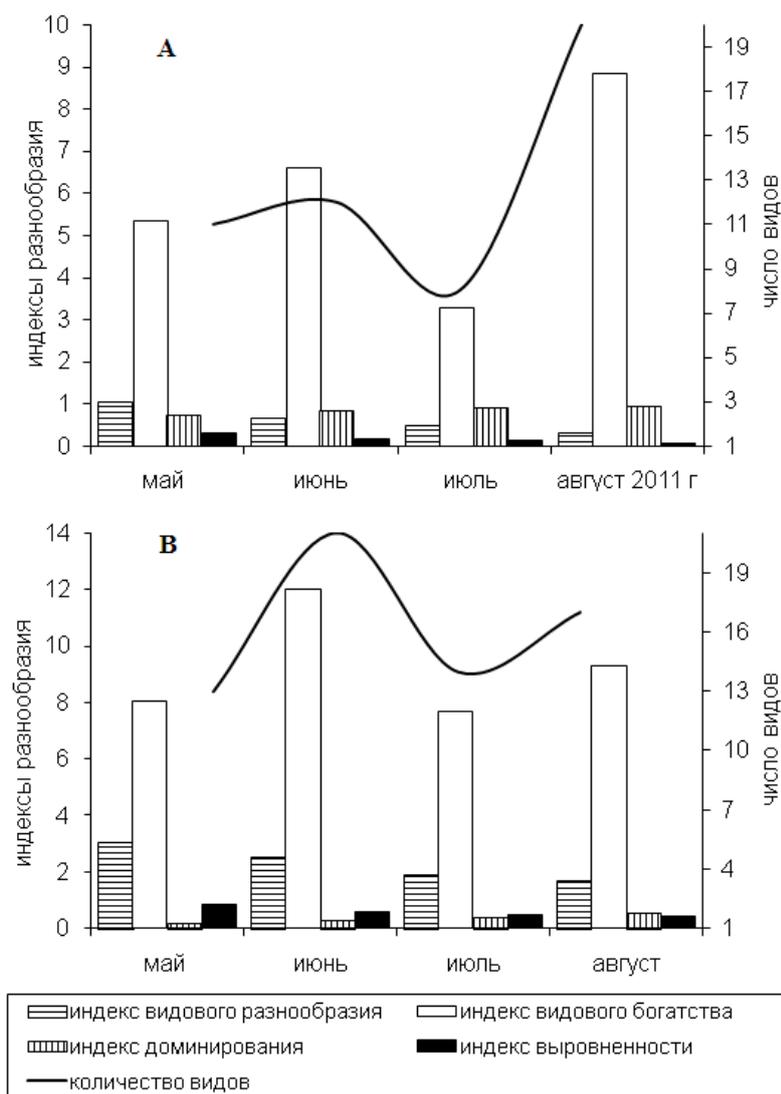
В сентябре 2013 г. ихтиопланктон собирали в 76-м рейсе НИС «Профессор Водяницкий» в акватории локализации Севастопольского АЦВ над БТЛ. Ихтиопланктонные станции в основном сосредоточены в северной мелководной части БТЛ южнее полуострова Тарханкут и на разрезе через БТЛ, ориентированном с северо-запада на юго-восток при перепаде глубин от 59 до 1700 м (рис. 1).

Анализ гидрологических материалов, полученных в период съёмки, а также данных спутниковых наблюдений за август — сентябрь и гидрофизических съёмов в прибрежной зоне Севастополя показал, что ихтиопланктонные исследования были проведены в период интенсивного осеннего выхолаживания поверхностных вод. Резкий переход от летнего гидрологического сезона к осеннему произошёл в первой декаде сентября и был связан с вторжением в акваторию Чёрного моря холодной арктической воздушной массы. Циркуляция поверхностных вод сохранила, несмотря на длительное воздействие сильных северо-западных ветров, в общих чертах свою структуру. Струя наиболее прогретых вод ОЧТ была ориентирована с северо-востока на юго-запад и проходила над южной глубоководной частью БТЛ, а Севастопольский АЦВ ещё более сместился на юго-запад (рис. 3). Усиление северо-западных и северных ветров до штормовых значений в прибрежной зоне Крыма привело к возникновению активного ПА и к понижению температуры поверхности моря в районе ЮБК с 26 °С в конце августа до 12 °С в первых числах сентября. К началу съёмки в исследуемой акватории температурный фон ПСМ восстановился и держался в пределах 18,3–19,8 °С. При этом значения температуры поверхности моря ниже 19 °С как следствие проявления ПА наблюдались в прибрежной зоне у полуострова Тарханкут, а выше 19 °С — на разрезе через БТЛ. Максимальная температура (19,8 °С) отмечена в зоне ОЧТ на самой глубоководной станции (рис. 3).

В половине собранных в 76-м рейсе проб ихтиопланктон отсутствовал. Средняя численность икринок составляла 0,4, а личинок — 1,4 экз.·м<sup>-2</sup>. Икринки представлены только сингилем [*Liza aurata* (Risso, 1810)]. Среди личинок преобладала (57 %) хамса; встречались отдельные экземпляры двух видов бычков и пелагической иглы (табл. 1).

Для анализа состояния ихтиопланктонных комплексов в период исследований рассчитаны индексы разнообразия [16, 30, 32, 33, 36] (рис. 3). В августе 2013 г. на шельфе Крымского полуострова ихтиопланктонную съёмку не проводили, поэтому индексы разнообразия представлены по данным ихтиопланктонных исследований в том же районе исследований в августе 2011 г. Тогда в открытых водах шельфа Крымского полуострова были отмечены икра и личинки рыб 20 видов, средняя численность икры превышала 120, а личинок — 19 экз.·м<sup>-2</sup>. Доминировала хамса: доля её икры в пробах составляла 98, а личинок — 84 % [14] (рис. 4А).

Величина индекса видового разнообразия [33] в значительной степени зависит от доминирования отдельных видов в изучаемом сообществе [16]. В ихтиопланктоне у Крымского полуострова в летний сезон 2013 г. преобладала хамса (доля её икры и личинок в ихтиопланктоне превышала 90 %), поэтому показатели индексов видового разнообразия были невелики (рис. 4А). Значения индекса доминирования [30] возрастали с мая по август. В то же время показатели индексов видового разнообразия [33] и выровненности (значимости каждого вида) [32] снижались. Максимальные значения индексов видового разнообразия и выровненности наблюдались в мае (начало нерестового сезона): доминантные виды только начинали нерест и, соответственно, показатели индексов доминирования были минимальными (рис. 4А).



**Рис. 4.** Индексы видового разнообразия ихтиопланктона у Крымского полуострова (А) и в прибрежной акватории Севастополя (В) с мая по август 2013 г.

**Fig. 3.** Indices of species diversity of ichthyoplankton off the Crimean Peninsula (A) and in the coastal waters of Sevastopol (B) from May to August 2013

Индексы видового богатства [36] достигали наибольшей величины в июне, когда количество видов в ихтиопланктоне было максимальным (рис. 4А). В июле (с увеличением биомассы основного конкурента в питании личинок рыб — гребневика *M. leidyi*) резко снизилось количество видов и численность личинок рыб, что негативно отразилось на показателях индекса видового богатства (рис. 4А). Одновременно наблюдался интенсивный нерест хамсы, численность её икры и личинок достигла максимальных величин. Возросли, по сравнению с июньскими, значения показателей индексов доминирования, снизились показатели всех остальных индексов разнообразия (табл. 1, рис. 4А). В августе 2011 г. у Крымского полуострова мы наблюдали высокую численность и большое количество видов в ихтиопланктоне, а индексы видового богатства были сопоставимы с такими в прибрежных районах исследований [14]. Такое же распределение показателей индексов разнообразия отмечено летом 2013 г. в прибрежной акватории Севастополя (рис. 4В). Доминирование отдельных видов в ихтиопланктоне прибрежной акватории выражено слабо, поэтому индексы разнообразия в летний нерестовый период 2013 г. были здесь в 3–4 раза выше, чем на шельфе Крымского полуострова (рис. 4А, 4В).

В последние годы гребневик *B. ovata*, основным объектом питания которого служит *M. leidy*, является уже во второй декаде июля и к середине августа значительно снижает численность *M. leidy*. В летний период 2013 г. гребневик *B. ovata* отмечен в районе м. Сарыч уже в начале второй декады июля; его появление способствовало восстановлению кормовой базы личинок рыб и увеличению в августе их численности и разнообразия в ихтиопланктоне [15, 21]. В июле и августе 1990-х и начале 2000-х гг. с увеличением численности гребневика *M. leidy* в ихтиопланктоне наблюдалось резкое снижение численности и разнообразия личинок рыб. Август 2011 и 2013 гг. характеризовался тем, что на шельфе Крымского полуострова продолжался результативный нерест теплолюбивых видов рыб [13, 14, 18, 24, 25]. В прибрежной акватории Севастополя в августе 2013 г. численность икры была одного порядка с таковой в июле, а численность личинок — в 5 раз выше. В августе 2011 г. в открытых водах шельфа Крымского полуострова в ихтиопланктоне отмечены 20 видов, а средняя численность икры и личинок превышала 120 и 19 экз.·м<sup>-2</sup> соответственно [14]. В ихтиопланктоне преобладали икра и личинки хамсы (показатели индексов доминирования превышали 0,9), что привело к снижению показателей индексов видового разнообразия и выровненности до минимальных значений. В то же время увеличение количества видов в ихтиопланктоне способствовало появлению в августе второго пика в показателях индексов видового богатства (рис. 4).

Изучив весь массив первичных гидрофизических данных за период со второй половины мая по конец сентября 2013 г., мы выделили наиболее значимые факторы, определяющие термогидродинамическую структуру ПСМ в исследуемой акватории моря севернее 43,5° с. ш. К ним относятся: региональные особенности режима прогрева ПСМ в весенне-летний период и выхолаживания поверхности моря в осенний гидрологический сезон; адвективный вклад поверхностных течений (прежде всего ОЧТ); квазистационарные АЦВ; сгонно-нагонные процессы в прибрежных районах; локальные термохалинные неоднородности в областях смешения распреснённых речных вод с шельфовыми в северо-западной части моря и азовоморских вод в Керченском предпроливье — с водами открытого моря. Региональные отличия в распределении ТПМ связаны с интенсивностью и инерционностью процесса прогрева ПСМ, с адвекцией тепла поверхностными течениями, с интенсивностью и продолжительностью ПА, а также с локальными особенностями зон конвергенции и дивергенции поверхностных течений. Одним из основных факторов, регулирующих выживание икры и личинок рыб, является толщина ВКС. Прибрежные акватории моря с хорошо развитым ВКС, имеющим высокий теплозапас, оказались наиболее стабильными и благоприятными районами для размножения теплолюбивых видов рыб.

Видовой состав ихтиопланктона изменяется от прибрежной зоны к открытому морю. У Крымского полуострова максимальное количество видов ограничено неритической зоной. В открытых водах на расстоянии свыше 10 миль от берега обычно встречаются только хамса, ставрида и пелагическая игла. Наличие в пробах, собранных над континентальным склоном, икры и личинок прибрежных видов рыб объясняется сгонно-нагонными явлениями в прибрежных районах, а также выносом их грибовидными течениями (ВД). Наличием сгонно-нагонных явлений объясняется и появление в прибрежных водах икры и личинок умеренноводных видов рыб, в частности шпрота и мерланга, которые в летний гидрологический сезон размножаются под слоем термоклина [9, 18].

Система циркуляции прибрежных вод при ПА существенно отличается от устоявшейся. Это касается, прежде всего, активизации восходящих движений в узкой прибрежной зоне, оттока поверхностных вод от берега в сторону открытого моря и их замещения холодными промежуточными водами. При этом вдольбереговая составляющая прибрежных течений, как правило, в пределах ВКС имеет антициклоническую направленность, а ниже наблюдается подповерхностное компенсационное циклоническое противотечение. В зависимости от своей интенсивности, ПА имеет «явный» или «скрытый» характер. В первом случае к поверхности поднимаются воды холодного промежуточного слоя, а ТПМ может снизиться на 10–15 °С. Во втором случае к поверхности выходят воды из сезонного термоклина, а ТПМ уменьшается лишь на несколько градусов [11].

Механизмы образования и воздействия ВД на термохалинную структуру и циркуляцию прибрежных вод до настоящего времени мало изучены [7, 19]. В большинстве случаев информация об этих вихревых структурах основана на спутниковых наблюдениях, а контактные измерения единичны [6, 7]. Последнее связано с чрезвычайно высокой динамикой ВД — коротким (от нескольких часов до нескольких суток) периодом существования, высокой (до  $1\text{--}2\text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$ ) скоростью перемещения, трудно предсказуемым временем образования и неясностью причин возникновения.

Имея высокую начальную скорость и резкие боковые и нижнюю границы, ВД способны переносить и осуществлять «залповые выбросы» прибрежных вод с фактически неизменными термохалинными и гидрохимическими характеристиками, со взвесью и загрязняющими веществами, а также с различными планктонными организмами как в другие прибрежные районы, так и непосредственно в систему ОЧТ. Объёмы «вбрасываемых» вод определяются размерами ВД и в сезоны с устойчивой стратификацией могут составлять  $10^9\text{--}10^{11}\text{ м}^3$  [7, 18]. В этом случае ВД представляется исключительно важным механизмом взаимодействия прибрежных вод и вод открытой части моря. Отток поверхностных вод от берега в результате воздействия ВД компенсируется подъёмом холодных промежуточных вод по типу ПА.

Из биотических факторов наибольшее влияние на численность черноморского ихтиопланктона в летний нерестовый сезон оказывает наличие желетелого макропланктона. Резкое увеличение его биомассы наблюдалось в Чёрном море с конца 1980-х гг. за счёт вселения и массового развития гребневика *Mnemiopsis leidyi*. Этот вид обитает в ВКС и является хищником и пищевым конкурентом как личинок и молоди теплолюбивых видов рыб, так и взрослых рыб-планктофагов. Увеличение биомассы желетелого макропланктона — один из основных биотических факторов, которые привели к негативным изменениям в экосистеме Черноморского шельфа в начале 1990-х гг. — изменению структуры планктона (снижение доли кормового планктона), уменьшению видового разнообразия и численности ихтиопланктона и, наконец, коллапсу в рыбном промысле, основным объектом которого была хамса — тепловодный планктофаг с коротким жизненным циклом. Массовое появление *M. leidyi* наблюдается обычно в июле, когда температура воды в море повышается до  $23\text{--}25\text{ °C}$  [18, 22, 23]. С начала 2000-х гг., после акклиматизации нового вселенца (гребневик *Beroe ovata*, основным объектом питания которого является *M. leidyi*), популяция *M. leidyi* в основном контролируется *B. ovata* [21, 23, 34, 35]. После 10 лет наблюдений (2004–2013) можно уверенно говорить об уменьшении численности популяции мнемииопсиса, связанном, по-видимому, не только с более продолжительным и усиливающимся прессом *B. ovata*, но и со значительным снижением плодовитости *M. leidyi* в связи с потеплением климата [20, 21]. В июле — августе 2010–2013 гг. температура поверхности воды в море достигала  $26\text{--}30\text{ °C}$  (эти значения превышают оптимальную температуру для жизнедеятельности гребневиков). В первой декаде июля 2013 г. у Крымского полуострова желетельный макропланктон был представлен *Aurelia aurita*, *Mnemiopsis leidyi* и *Pleurobrachia pileus*. Зоны повышенного обилия желетельных наблюдались на свале глубин. По численности преобладала *P. pileus*, составляя 73,5 % от общего количества желетельных гидробионтов. На долю *M. leidyi* и *A. aurita* приходилось 16,5 и 10 % соответственно. Значения общей биомассы варьировали от 2,4 до  $11\,056,0\text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$ , в среднем составляя  $2679,6\text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$ . По биомассе преобладали *M. leidyi* и *A. aurita*, обитающие над сезонным термоклином: их доля составляла 18,2 и 81,6 % соответственно. Внутрисезонная изменчивость состава и обилие желетелого макропланктона в открытых водах у Крымского полуострова сопоставимы с таковыми для прибрежных вод [15, 21].

#### **Выводы:**

1. В летний сезон 2013 г. в ихтиопланктоне у Крымского полуострова идентифицированы 17 видов икры и личинок рыб из 13 семейств. Доминировала икра хамсы, доля которой в среднем составляла 93,5 %. Средняя численность икры и личинок рыб была максимальной в июле — 109,9 и  $9,5\text{ экз.}\cdot\text{м}^{-2}$  соответственно.

2. На фоне климатического глобального потепления, благодаря быстрому прогреву поверхности воды в море, в 2013 г. в мае наблюдался результативный нерест летненерестующих видов рыб. Если в 1950–1970-х гг. единичные личинки хамсы в планктоне обычно появлялись только в июне, то в 2013 г. уже в мае средняя численность её личинок колебалась от 0,3 экз.·м<sup>-2</sup> на траверзе ЮБК до 8,5 экз.·м<sup>-2</sup> в мелководном Каламитском заливе.
3. Самые высокие показатели индексов видового разнообразия и выровненности в ихтиопланктоне зафиксированы в мае, благодаря сравнительно невысокой численности обычно доминирующих видов икры и личинок рыб. Максимальные значения индексов видового богатства в ихтиопланктоне отмечены в июне, когда количество видов икры и личинок рыб было наибольшим.
4. Неблагоприятные условия для размножения популяции *M. leidy* в июле и августе (температура выше 26 °С) и быстрое увеличение численности гребневика *B. ovata* ограничивали время преобладания *M. leidy* в планктоне и способствовали быстрому восстановлению численности кормового зоопланктона.
5. В летний нерестовый сезон 2013 г. наиболее значимыми факторами, определяющими пространственное распределение ихтиопланктона (севернее 43,5° с. ш.), являлись: региональные особенности режима прогрева поверхностного слоя моря в весенне-летний период и его выхолаживания в осенний гидрологический сезон; адвективный вклад поверхностных течений (прежде всего Основного черноморского течения); сгонно-нагонные процессы в прибрежных районах; локальные термохалинные неоднородности в областях смешения распреснённых речных вод с шельфовыми в северо-западной части моря и азовоморских вод в Керченском предпроливье — с водами открытого моря.

*Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН ИМБИ по теме «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана» (№ гос. регистрации АААА-А18-118020890074-2).*

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Белокопытов В. Н. *Климатические изменения гидрологического режима Черного моря* : автореф. дис. ... д-ра геогр. наук : 25.00.28. Севастополь, 2017. 42 с. [Belokopytov V. N. *Klimaticheskie izmeneniya gidrologicheskogo rezhima Chernogo morya* : avtoref. dis. ... d-ra geogr. nauk : 25.00.28. Sevastopol, 2017, 42 p. (in Russ.)]
2. Боровская Р. В., Ломакин П. Р., Попов М. А. Апвеллинг в Балаклавской бухте и прилегающих акваториях Черного моря на базе спутниковых данных // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа*. Севастополь : ЭКОСИ-гидрофизика, 2009. Вып. 20. С. 169–171. [Borovskaya R. V., Lomakin P. R., Popov M. A. Arvelling v Balaklavskoi bukhte i prilegayushchikh akvatoriyakh Chernogo morya na baze sputnikovyx dannyx. In: *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoi i shel'fovoi zon i kompleksnoe ispol'zovanie resursov shel'fa*. Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2009, iss. 20, pp. 169–171. (in Russ.)]
3. Водяницкий В. А. Наблюдения над пелагическими яйцами рыб Черного моря // *Труды Севастопольской биологической станции*. 1936. Т. 5. С. 3–43. [Vodyanitsky V. A. Nablyudeniya nad pelagicheskimi yaitsami ryb Chernogo morya. *Trudy Sevastopolskoi biologicheskoi stantsii*, 1936, vol. 5, pp. 3–43. (in Russ.)]
4. *Гидрометеорологические условия морей Украины*. Т. 2. *Черное море*. Севастополь : ЭКОСИ-гидрофизика, 2012. 420 с. [Gidrometeorologicheskie usloviya morei Ukrainy. Vol. 2. *Chernoe more*. Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2012, 420 p. (in Russ.)]
5. *Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР*. Т. 4. *Черное море*. Вып. 1. *Гидрометеорологические условия*. Санкт-Петербург : Гидрометеиздат, 1991. 429 с. [Gidrometeorologiya i gidrokhimiya morei SSSR. Vol. 4. *Chernoe more*. Iss. 1. *Gidrometeorologicheskie usloviya*. Sankt-Petersburg: Gidrometeoizdat, 1991, 429 p. (in Russ.)]
6. Гинсбург А. И., Федоров К. Н. Грибовидные течения в океане по данным спутниковых

- изображений // *Исследования Земли из космоса*. 1984. № 3. С. 19–26. [Ginsburg A. I., Fedorov K. N. Gribovidnye techeniya v okeane po dan-nyum sputnikovykh izobrazhenii. *Issledovaniya Zemli iz kosmosa*, 1984, no. 3, pp. 19–26. (in Russ.)]
7. Гришин Г. А., Субботин А. А. Особенности гидрометеорологической структуры и циркуляции вод Северо-Западной части Черного моря: судовые и спутниковые наблюдения 1988–1990 гг. // *Морской гидрофизический журнал*. 1993. № 1. С. 61–68. [Grishin G. A., Subbotin A. A. Osobennosti gidrometeorologicheskoi struktury i tsirkulyatsii vod Severo-Zapadnoi chasti Chernogo morya: sudovye i sputnikovye nablyudeniya 1988–1990. *Morskoy gidrofizicheskij zhurnal*, 1993, no. 1, pp. 61–68. (in Russ.)]
  8. Дехник Т. В., Дука Л. А., Калинина Э. М., Овен Л. С., Салехова Л. П., Синюкова В. И. *Размножение и экология массовых рыб Черного моря на ранних стадиях онтогенеза* / отв. ред. В. А. Водяницкий. Киев : Наукова думка. 1970. 211 с. [Dehnik T. V., Duka L. A., Kalinina E. M., Oven L. S., Salekhova L. P., Sinyukova V. I. *Razmnozhenie i ekologiya massovykh ryb Chernogo morya na rannikh stadiyakh ontogeneza* / V. A. Vodyanitsky (Ed.). Kiev: Naukova dumka, 1970, 211 p. (in Russ.)]
  9. Дехник Т. В. *Ихтиопланктон Черного моря*. Киев : Наукова думка, 1973. 234 с. [Dekhnik T. V. *Ikhtioplankton Chernogo morya*. Kiev: Naukova dumka, 1973, 234 p. (in Russ.)]
  10. Иванов В. А., Белокопытов В. Н. *Океанография Черного моря*. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. 212 с. [Ivanov V. A., Belokopytov V. N. *Okeanografiya Chernogo morya*. Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2011, 212 p. (in Russ.)]
  11. Иванов В. А., Михайлова Э. Н. *Апвеллинг в Черном море*. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008. 92 с. [Ivanov V. A., Mikhailova E. N. *Arpelling v Chernom more*. Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2008, 92 p. (in Russ.)]
  12. *Ихтиофауна черноморских бухт в условиях антропогенного воздействия* / ред. Л. С. Овен. Киев : Наукова думка, 1993. 143 с. [Ikhtiofauna chernomorskikh bukht v usloviyakh antropogennogo vozdeistviya / Oven L. S. (Ed.). Kiev: Naukova dumka, 1993, 143 p. (in Russ.)]
  13. Климова Т. Н. *Ихтиопланктон Черного моря как индикатор экологического состояния шельфовых вод Украины* : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.10. Москва, 2005. 25 с. [Klimova T. N. *Ikhtioplankton Chernogo morya kak indikator ekologicheskogo sostoyaniya shel'fovyykh vod Ukrainy* : avtoref. dis. ... kand. biol. nauk: 03.00.10. Moscow, 2005, 25 p. (in Russ.)]
  14. Климова Т. Н., Вдодович И. В., Загородняя Ю. А. Состояние ихтиопланктона у Крымского полуострова в августе 2011 г. // *Вопросы ихтиологии*. 2018. Т. 58, № 3. С. 342–347. [Klimova T. N., Vdodovich I. V., Zagorodnyaya Yu. A. State of the ichthyoplankton community along the Crimean peninsula in August 2011. *Voprosy ikhtiologii*, 2018, vol. 58, no. 3, pp. 342–347. (in Russ.)]
  15. Мельников В. В., Климова Т. Н., Игнатьев С. М., Вдодович И. В., Серегин С. А., Попова Е. В. Состояние ихтио-, микро- и макропланктонного комплексов Черного моря в районе Крымского полуострова в июле 2013 г. // *Системы контроля окружающей среды*. 2015. Вып. 21. С. 94–102. [Mel'nikov V. V., Klimova T. N., Ignat'ev S. M., Vdodovich I. V., Seregin S. A., Popova E. V. Sostojanie ihtio-, mikro- i makroplanktonnogo kompleksov Chernogo morya v raione Krymskogo poluostrova v iyule 2013 g. *Sistemy kontrolya okruzhayushhei sredy*. 2015, iss. 21, pp. 94–102. (in Russ.)]
  16. Одум Ю. *Экология*. Москва : Мир, 1986. Т. 2. 373 с. [Odum Yu. *Ekologiya*. Moscow: Mir, 1986, vol. 2, 373 p. (in Russ.)]
  17. Селифонова Ж. П. *Структурно-функциональная организация экосистем заливов и бухт Черного и Азовского морей (Российский сектор)* : дис. ... д-ра биол. наук : 03.00.10. Мурманск, 2015. 270 с. [Selifonova Zh. P. *Strukturno-funktsional'naya organizatsiya ekosistem zalivov i bukht Chernogo i Azovskogo morei (Rossiskii sektor)*. [dissertation]. Murmansk, 2015, 270 p. (in Russ.)]
  18. *Современное состояние ихтиофауны Черного моря* / ред. С. М. Коновалов. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 1995. 214 с. [Sovremennoe sostoyanie ikhtiofauny Chernogo morya / Konovalov S. M. (Ed.). Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 1995, 214 p. (in Russ.)]
  19. Федоров К. Н. *Физическая природа структуры океанических фронтов*. Ленинград : Гидрометеоздат, 1983. 296 с. [Fedorov K. N. *Fizicheskaya priroda struktury okeanicheskikh frontov*. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1983, 296 p. (in Russ.)]

20. Финенко Г. А., Аболмасова Г. И., Романова З. А., Дацьк Н. А., Аннинский Б. Е. Динамика популяции гребневиков *Mnemiopsis leidyi* и ее воздействие на зоопланктон в прибрежных районах Черного моря у берегов Крыма в 2004–2008 // *Океанология*. 2013. Т. 53, № 1. С. 88–97. [Finenko G. A., Abolmasova G. I., Romanova Z. A., Datsyk N. A., Anninskii B. E. Population dynamics of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and its impact on the zooplankton in the coastal regions of the Black Sea of the Crimean coast in 2004–2008. *Okeanologiya*, 2013, vol. 53, no. 1, pp. 88–97. (in Russ.)]
21. Финенко Г. А., Дацьк Н. А. Репродуктивные особенности гребневика *Mnemiopsis leidyi* А. Agassiz 1865 в шельфовой зоне Черного моря // *Морские биологические исследования: достижения и перспективы* : в 3-х т. : сб. материалов Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием, приуроч. к 145-летию Севастопольской биологической станции (Севастополь, 19–24 сент. 2016 г.) / под общ. ред. А. В. Гаевской. Севастополь, 2016. Т. 1. С. 317–319. [Finenko G. A., Datsyk N. A. The reproductive features of ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in inshore zone of the Black Sea. In: *Morskie biologicheskie issledovaniya: dostizheniya i perspektivy* : v 3-kh t. : sb. materialov Vseros. nauch.-prakt. konf. s mezhdunar. uchastiem, priuroch. k 145-letiyu Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii (Sevastopol, 19–24 Sept., 2016) / A. V. Gaevskaya (Ed.). Sevastopol, 2016, vol. 1, pp. 317–319. (in Russ.)]
22. Цихон-Луканина Е. А., Резниченко О. Г., Лукашева Т. А. Питание гребневика-мнемиопсиса // *Рыбное хозяйство*. 1995. № 4. С. 46–47. [Tsikhon-Lukanina E. A., Reznichenko O. G., Lukasheva T. A. Pitaniye grebnevika-mnemiopsisa. *Rybnoye khozyaistvo*, 1995, no. 4, pp. 46–47. (in Russ.)]
23. Finenko G. A., Romanova Z. A., Abolmasova G. I., Anninsky B. E., Svetlichny L. S., Hubareva E. S., Bat L., Kideys A. E. Population dynamics, ingestion, growth and reproduction rates of the invader *Beroe ovata* and its impact on plankton community in Sevastopol Bay, the Black Sea. *Journal of Plankton Research*, 2003, vol. 25, iss. 5, pp. 539–549. <https://doi.org/10.1093/plankt/25.5.539>
24. Gordina A. D., Niermann U., Kideys A. E., Subbotin A. A., Artyomov Yu. G., Bingel F. State of summer ichthyoplankton in the Black Sea. In: *NATO TU-Black Sea Project: Ecosystem Modeling as a Management Tool for the Black Sea: Sympos. on Sci. Results* / L. Ivanov, T. Oguz (Eds). Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 1998, pp. 367–380.
25. Gordina A. D., Zagorodnyaya Ju. A., Kideys A. E., Bat L., Satilmis H. H. Summer ichthyoplankton, food supply of fish larvae and impact of invasive ctenophores on the nutrition of fish larvae in the Black Sea during 2000 and 2001. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2005, vol. 85, pp. 537–548. <https://doi.org/10.1017/S002531540501146X>
26. *World Register of Marine Species (WoRMS)*. URL: <http://www.marinespecies.org/index.php> [accessed 22.04.2018].
27. *4 km AVHRR Pathfinder Project* / National Oceanic Atmospheric Administration. URL: <https://www.nodc.noaa.gov/SatelliteData/pathfinder4km> [accessed 22.04.2018].
28. Klimova T. N., Vdodovich I. V., Zagorodnyaya Yu. A., Ignatyev S. M., Malakhova L. V., Dotsenko V. S. Ichthyoplankton in the Plankton Community of the Crimean Peninsula Shelf Zone (Black Sea) in July 2010. *Journal of Ichthyology*, 2014, vol. 54, iss. 6, pp. 409–421. <https://doi.org/10.1134/S0032945214030060>
29. Korotaev B., Oguz T., Nikiforov A., Koblinsky C. Seasonal interannual and mesoscale variability of the Black Sea upper layer circulation derived from altimeter data. *Journal Geophysical Research: Oceans*, 2003, vol. 108, iss. C4. <https://doi.org/10.1029/2002JC001508>
30. Margalef R. Information theory in ecology. *General Systems*, 1958, vol. 3, pp. 36–71.
31. Oguz T., Latun V. S., Latif M. A., Vladimirov V. V., Sur H. I., Makarov A. A., Ozsoy E., Kotovshikov B. B., Ereemeev V., Unluata U. Circulation in the surface and intermediate layers of the Black Sea. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Paper*, 1993, vol. 40, iss. 8, pp. 1597–1612. [https://doi.org/10.1016/0967-0637\(93\)90018-X](https://doi.org/10.1016/0967-0637(93)90018-X)
32. Pielou E. C. Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession. *Journal Theoretical Biology*, 1966, vol. 10, iss. 2, pp. 70–83. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(66\)90133-0](https://doi.org/10.1016/0022-5193(66)90133-0)
33. Shannon C. E., Weaver W. *The Mathematical Theory of Communication*. Urbana: University of Illinois Press, 1949, 117 p.
34. Shiganova T. A., Bulgakova Yu. V., Volovik S. P., Mirzoyan Z. A., Dudkin S. I. The new invader *Beroe ovata* Mayer 1912 and its effect on the ecosystem in the northeastern Black Sea.

- Hydrobiologia*, 2001, vol.451, iss.1–3, pp.187–197. <https://doi.org/10.1023/A:1011823903518>
35. Shiganova T. A., Molinero J., Sommer U., Javidpous J., Malej A., Chrestou E., Marambio M., Fuetes V., Mirseyan Z. A., Gulsahin N., Lombard F., Lilley M. K. S., Angel D. L. Adaptive strategy of the invader *Mnemiopsis leidyi* and its predators *Beroe* spp. in the Eurasian Seas. In: *Report of the Joint CIESM/ICES Workshop on Mnemiopsis Science*. Coruña, Spain, 2014, pp. 4–11.
36. Simpson E. H. Measurement of diversity. *Nature*, 1949, iss. 163, pp. 688.

## SPATIAL DISTRIBUTION OF ICHTHYOPLANKTON NEAR THE CRIMEAN PENINSULA IN THE SUMMER SPAWNING SEASON 2013

T. N. Klimova<sup>1</sup>, A. A. Subbotin<sup>1</sup>, V. V. Melnikov<sup>2</sup>, A. N. Serebrennikov<sup>2</sup>, P. S. Podrezova<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS, Sevastopol, Russian Federation

<sup>2</sup>Institute of Natural and Technical Systems, Sevastopol, Russian Federation

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

Data obtained in five complex cruises of RV “Professor Vodyanitsky”, carried out from May to September 2013, in the summer spawning season, are analyzed. The dynamics of ichthyoplankton species diversity and spatial distribution depending on hydrological regime peculiarities in different regions of the shelf and open waters of the Black Sea off the Crimean Peninsula is presented. Totally 17 species of fish eggs and larvae from 13 families were identified in ichthyoplankton, maximum number of species was observed in June. Average eggs and larvae numbers during the spawning season were 50.5 and 9.2 specimen per m<sup>2</sup>, respectively. Maximum abundance of eggs and larvae was observed in July (109.9 and 9.2 specimen per m<sup>2</sup>, respectively). Eggs and larvae of anchovy *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758) dominated: their proportion in open waters in the height of the spawning season amounted 96 and 94 %, respectively. Maximum indexes of species diversity and evenness (significance of each species) were observed in May, at the beginning of spawning season, when dominant species had just started their spawning and their abundance in ichthyoplankton was comparatively low. Species richness indexes reached the maximum value in June, when maximum species number in ichthyoplankton was observed. Species composition and spatial distribution of ichthyoplankton depended on the thermohydrodynamic structure of the sea in the studied regions, and decline of jelly plankton pressing on ichthyoplankton fodder base contributed to the survival of fish larvae. The most significant factors determining the thermohydrodynamic structure of the sea in the summer spawning season 2013 were: regional peculiarities of the sea surface warming up regime in spring-summer period and its cooling in autumn hydrological season; advective contribution of surface currents (first of all, the Main Black Sea Current); wind-driven processes (upwelling and vortex dipole) in the coastal regions; local thermohaline inhomogeneities in the areas of freshened river water mixing with shelf waters in the north-western part of the Black Sea and the Sea of Azov waters at the beginning of the Kerch Strait mixing with open sea waters.

**Keywords:** ichthyoplankton, fish eggs and larvae, species diversity, spatial distribution, hydrological regime, cyclonic and anticyclonic eddies, upwelling, Black Sea