

УДК 574.5(262.5)

**СОСТОЯНИЕ ИХТИО-, МЕЗО- И МАКРОПЛАНКТОННЫХ КОМПЛЕКСОВ
У КРЫМСКОГО ПОЛУОСТРОВА (ЧЁРНОЕ МОРЕ)
В СВЯЗИ С ОСОБЕННОСТЯМИ ГИДРОЛОГИЧЕСКОГО РЕЖИМА
В ОКТЯБРЕ 2016 Г.**

© 2023 г. Т. Н. Климова¹, Б. Е. Аннинский¹, А. А. Субботин¹,
И. В. Вдодович¹, П. С. Подрезова

¹ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, Российская Федерация
E-mail: tnklim@mail.ru

Поступила в редакцию 14.07.2020; после доработки 20.11.2020;
принята к публикации 16.02.2023; опубликована онлайн 31.05.2023.

Климатические изменения в гидрологическом режиме Чёрного моря, отмечаемые с 1990-х гг., отразились на состоянии эпипелагических комплексов морских организмов, прежде всего на сезонной изменчивости их биологических циклов. Это оказало существенное влияние на фенологию нереста природных популяций рыб, видовое разнообразие и пространственное распределение ихтиопланктона, а также на устоявшиеся трофические взаимоотношения в планктонном сообществе. В конечном итоге характер взаимодействия между различными звеньями трофической цепи в эпипелагических комплексах, их сезонная и межгодовая изменчивость влияют на эффективность нереста рыб, прежде всего массовых промысловых видов, и в значительной степени определяют успех пополнения их будущих поколений. С целью изучения видового состава, численности и пространственного распределения ихтиопланктона в октябре 2016 г. (89-й рейс НИС «Профессор Водяницкий», 30 сентября — 19 октября) были проведены исследования в шельфовых и открытых водах Чёрного моря у Крымского полуострова, проанализированы не только икра и личинки рыб, но и биомасса мезо- и макропланктона. Пробы ихтио- и макропланктона отбирали сетью Богорова — Расса (площадь входного отверстия — 0,5 м²; ячея — 300 мкм) методом тотальных вертикальных ловов от дна до поверхности моря в области шельфа и от нижней границы кислородной зоны до поверхности моря в глубоководной части. Ихтиопланктон фиксировали 4%-ным раствором формалина и анализировали позже под микроскопом, определяя таксономический состав организмов и по возможности — наличие и состав пищи в кишечниках личинок рыб. Проанализированы данные о видовом составе и пространственном распределении ихтио-, мезо- и макропланктона, а также о питании личинок рыб Чёрного моря у Крымского полуострова в октябре 2016 г. Период съёмки соответствовал начальной фазе осеннего гидрологического сезона. Ихтиопланктон был представлен икрой и личинками 9 видов тепловодных и 6 видов умеренноводных рыб. Средняя численность икры рыб составляла 2,92, а личинок — 3,56 экз.·м⁻². Низкая доля (30 %) мёртвой икры тепловодной хамсы *Engraulis encrasicolus*, а также наличие её разноразмерных личинок в море свидетельствовали о продолжении результативного нереста. Биомасса зоопланктона возрастала в направлении от шельфа к глубоководным районам. Мелкоразмерные фракции планктонных организмов преобладали на шельфе, обеспечивая здесь лучшие кормовые условия для выживания личинок рыб. Несмотря на значительную биомассу желтелых-планктофагов в октябре 2016 г., их влияние на ихтиопланктонные комплексы Чёрного моря, по-видимому, оставалось несущественным.

Ключевые слова: ихтиопланктон, мезопланктон, желтелый макропланктон, питание личинок рыб, видовое разнообразие, пространственное распределение, Чёрное море

Изменение климата — один из основных факторов, влияющих на фенологию нереста, пространственное распределение, видовую структуру и трофические взаимоотношения в морских экосистемах [Richardson et al., 2009; Robinson et al., 2014; Turan et al., 2016; Vinogradov et al., 1999]. Повышение температуры в морях с хорошо выраженной сезонностью, в том числе в Чёрном море, привело к инверсии жизненных циклов, смещению сроков размножения и расширению видового разнообразия гидробионтов на всех трофических уровнях — от первичных продуцентов до хищников [Auth et al., 2017; Fincham et al., 2013; McQueen, Marshall, 2017; Parsons, Lalli, 2002; Purcell et al., 2007]. Осенний гидрологический сезон (октябрь — ноябрь) обычно характеризуется перестройкой системы поверхностных течений от летнего типа циркуляции к зимнему и отличается максимальными временными градиентами температуры поверхности воды в море [Артамонов и др., 2018; Трошенко, Субботин, 2018]. Своеобразие осеннего ихтиопланктона состоит в том, что он может быть образован как тепловодными, так и умеренноводными видами рыб. В октябре начинается нерест умеренноводных рыб, икра которых доминирует в ихтиопланктоне, и продолжается нерест тепловодных видов, однако малочисленность живой икры и отсутствие личинок младших возрастных групп свидетельствуют о его безрезультативности. На шельфе и в глубоководных участках моря в октябре обычны икра умеренноводных *Sprattus sprattus* (Linnaeus, 1758) и *Merlangius merlangus* (Linnaeus, 1758), личинки *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758) старших возрастных групп и молодь *Syngnathus schmidti* Попов, 1928, единично встречаются икра, личинки и молодь прибрежных видов, вынесенных сюда течением [Гордина и др., 1991; Дехник, 1973; Дехник, Павловская, 1979; Климова и др., 2010].

Для желтелого макропланктона осенний гидрологический сезон важен по ряду причин: для сцифомедузы *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758) это знаковый этап, характеризующий успешность весенней генерации; для *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 это период максимальной элиминации особей под влиянием *Beroe ovata* Bruguère, 1789 [Finenko et al., 2003]. Для многих видов мезозоопланктона октябрь — период активного роста и размножения на фоне ослабленного хищничества гребневиков. Хотя со снижением численности *M. leidyi* в планктонном сообществе отмечена тенденция возрастания трофической роли медуз, их хищнический пресс на зоопланктон в последние годы обычно не достигает критического порога для сохранения популяций жертв [Аннинский и др., 2016].

К сожалению, черноморский ихтиопланктон в шельфовых и открытых водах Чёрного моря в начале осеннего гидрологического сезона практически не анализировали в связи с его низкой численностью и видовым разнообразием [Дехник, Павловская, 1979; Климова и др., 2010, 2019; Klimova, Podrezova, 2018]. Последние опубликованные данные по комплексным ихтио-, мезо- и макропланктонным исследованиям в западном секторе Чёрного моря, включая район Крымского полуострова, относятся к октябрю 2005 г. [Климова и др., 2010]. Именно поэтому результаты комплексных планктонных исследований, проведённых в октябре 2016 г. как в шельфовых, так и в глубоководных районах Чёрного моря у Крымского полуострова, от мыса Тарханкут до Керченского пролива, в период перехода от летнего к осеннему гидрологическому сезону представляют определённый интерес.

Цель работы — проанализировать видовой состав, численность и пространственное распределение ихтио-, мезо- и желтелого макропланктона в октябре 2016 г. на фоне климатической изменчивости гидрологического режима вод Чёрного моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Планктонные исследования проводили в 89-м рейсе НИС «Профессор Водяницкий» (30 сентября — 19 октября 2016 г.) в шельфовых и глубоководных районах Чёрного моря у Крымского полуострова в западном (от мыса Тарханкут до города Алупки) и восточном секторе (от мыса Меганом до Керченского пролива) в акватории с координатами от N43.22° до N45.15° и от E31.24° до E36.26° (рис. 1).

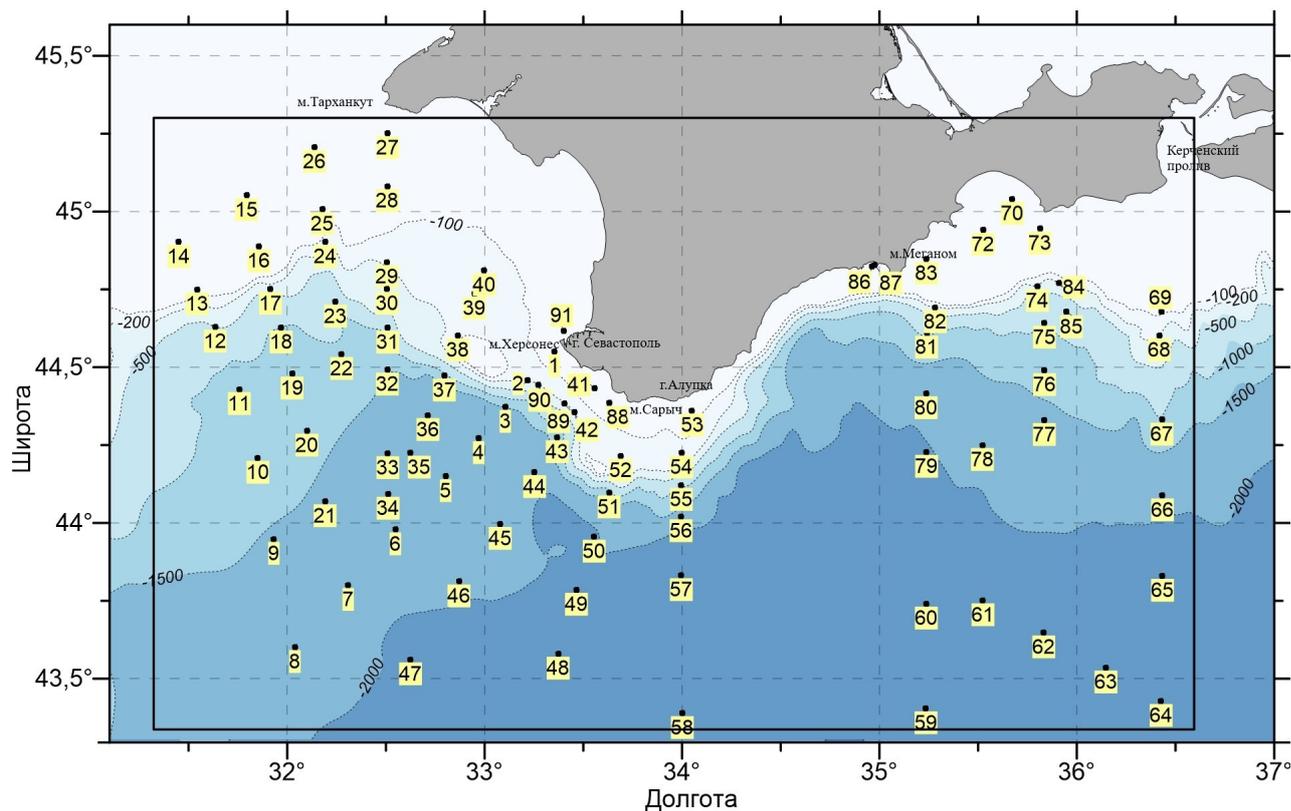


Рис. 1. Схема района исследований и выполненных станций в 89-м рейсе НИС «Профессор Водяницкий»

Fig. 1. Schematic map of sampling stations in the 89th cruise of the RV “Professor Vodyanitsky”

Отбор проб икhtiо- и макропланктона, а также крупного рачкового планктона (*Calanus euxinus* Hulsemann, 1991) производили обратноконической сетью Богорова — Расса (БР-80/113; площадь входного отверстия — 0,5 м²; ячей — 300 мкм), а отбор всего мезозoopланктона осуществляли сетью Джеди (площадь входного отверстия — 0,1 м²; ячей — 112 мкм). Планктонные пробы собирали в режиме вертикальных ловов от дна до поверхности моря в области шельфа и от нижней границы кислородной зоны ($\sigma_t = 16,2$ по данным зонда Sea-Bird 911plus) до поверхности моря — в его глубоководной части.

Сеть БР-80/113 пробы отбирали в одной повторности на 62 станциях, в том числе на 39 станциях в районах глубоководной (> 200 м) эпипелагиали, на 19 станциях в районах внешнего шельфа (50–200 м) и на 4 станциях в районах внутреннего шельфа (< 50 м). Крупный желетельный макропланктон отфильтровывали через сито с ячейей 4 мм из свежесобранных проб и анализировали *in vivo* непосредственно на борту судна на предмет таксономического состава, численности и орально-аборальной длины тела гребневиков и диаметра зонтика медузы. Оставшуюся планктонную фракцию, включающую мелких (< 5 мм) желетелых, мезо- и икhtiопланктон, фиксировали и обрабатывали в стационарных условиях. Видовой состав и численность ранних размерно-возрастных стадий развития желетелых, крупных копепод и икhtiопланктона определяли под МБС-10 при увеличении 8 × 2; 8 × 4. Массу тела организмов рассчитывали по известным линейно-весовым соотношениям [Аннинский и др., 2013]. Икру и личинок рыб идентифицировали по [Дехник, 1973; D’Ancona, 1933; Russell, 1976].

Мезопланктон собирали сетью Джеди в двух повторностях в районе внешнего шельфа (ст. 1, N44.56°, E33.34°) и в глубоководной части моря (ст. 3, N44.37°, E33.07°), фиксировали и идентифицировали в стационарных условиях под микроскопом (рис. 1).

Фиксацию всех планктонных проб проводили в 4%-ном забуференном боратами растворе формалина.

Исследование питания личинок рыб проводили на фиксированном материале по методике Л. А. Дуки и В. И. Синюковой [1976]. Личинки разделены на размерные группы: хамса — по [Дехник, 1960], пелагическая игла-рыба — по [Гордина и др., 1991].

По формулам, предложенным Ю. Одумом [1986], рассчитаны показатели индексов разнообразия — видового разнообразия [Shannon, Weaver, 1949], видового богатства [Simpson, 1949], доминирования [Margalef, 1958] и выравненности [Pielou, 1966].

Для анализа гидрологического режима и структуры поверхностных течений использовали экспедиционные данные вертикальных зондирований гидролого-гидрохимическим зондирующим комплексом Sea-Bird 911plus CTD и данные акустического доплеровского профилографа течений (Acoustic Doppler Current Profiler, ADCP) 300 kHz WorkHouse [Артамонов и др., 2018]. В качестве дополнительной информации привлекали материалы спутниковых наблюдений за температурой поверхности моря (далее — ТПМ) и карты геострофических и поверхностных течений [Морской портал Морского гидрофизического института, 2020; Copernicus Marine Service, 2019; National Center for Environmental Information, 2018] за август — октябрь 2016 г., а также данные регулярных наблюдений за температурой и солёностью вод в прибрежных районах Севастополя и Карадага [Трощенко, Субботин, 2018; Трощенко и др., 2019].

Сопряжённость распределения исследуемых планктонных компонентов и некоторых абиотических факторов среды (температуры и солёности морской воды) оценивали методом ANOSIM в статистической программе PAST 4.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Особенности гидрологического режима. Период съёмки (30 сентября — 19 октября 2016 г.) соответствовал начальной фазе осеннего гидрологического сезона. Интенсивное выхолаживание верхнего слоя моря с градиентами температуры более $3\text{--}3,5\text{ }^{\circ}\text{C}\cdot\text{мес.}^{-1}$ началось в третьей декаде сентября и продолжалось до середины декабря [Артамонов и др., 2018; Морской портал Морского гидрофизического института, 2020; Трощенко, Субботин, 2018; Трощенко и др., 2019; Copernicus Marine Service, 2019; National Center for Environmental Information, 2018]. Хотя осенний гидрологический сезон характеризуется перестройкой системы поверхностных течений от летнего типа циркуляции к зимнему, данные спутниковых наблюдений за предшествующий период и во время съёмки, расчёты геострофической циркуляции [Морской портал Морского гидрофизического института, 2020; Copernicus Marine Service, 2019; National Center for Environmental Information, 2018], а также инструментальные наблюдения [Артамонов и др., 2018] свидетельствуют о том, что система циркуляции поверхностных вод в исследуемой акватории в первой декаде октября 2016 г. соответствовала летней с сохранением её основных особенностей [Климова и др., 2019]. Активное меандрирование струи Основного черноморского течения вдоль континентального склона способствовало сохранению двух квазистационарных синоптических образований: Севастопольского антициклона (далее — СевАЦ) над большой топографической ложбиной к западу от Гераклеийского полуострова и Крымского антициклона (далее — КрАЦ) на шельфе к югу от Феодосийского залива [Иванов, Белокопытов, 2011]. Южнее зоны Основного черноморского течения в западном и восточном секторах наблюдений прослеживались периферийные области западного и восточного ядер основного циклонического круговорота (далее — ОЦК) со слабыми и неустойчивыми течениями (рис. 2).

Общую картину сезонного пространственного распределения ТПМ с тенденцией повышения её значений с северо-запада (областей наиболее раннего и интенсивного понижения ТПМ) на восток нарушил сильный шторм 9–10 октября (рис. 2). В результате во второй декаде

октября фоновые значения ТПМ во всей акватории исследований понизились на 2–3 °С [Артамонов и др., 2018]. Таким образом, в западном секторе до шторма область повышенных значений ТПМ (+21,0...+21,5 °С) соответствовала зоне СевАЦ, а область минимальных значений ТПМ (+19,0...+19,5 °С) была ограничена небольшим районом шельфа северо-западной части моря [Артамонов и др., 2018] (рис. 3).

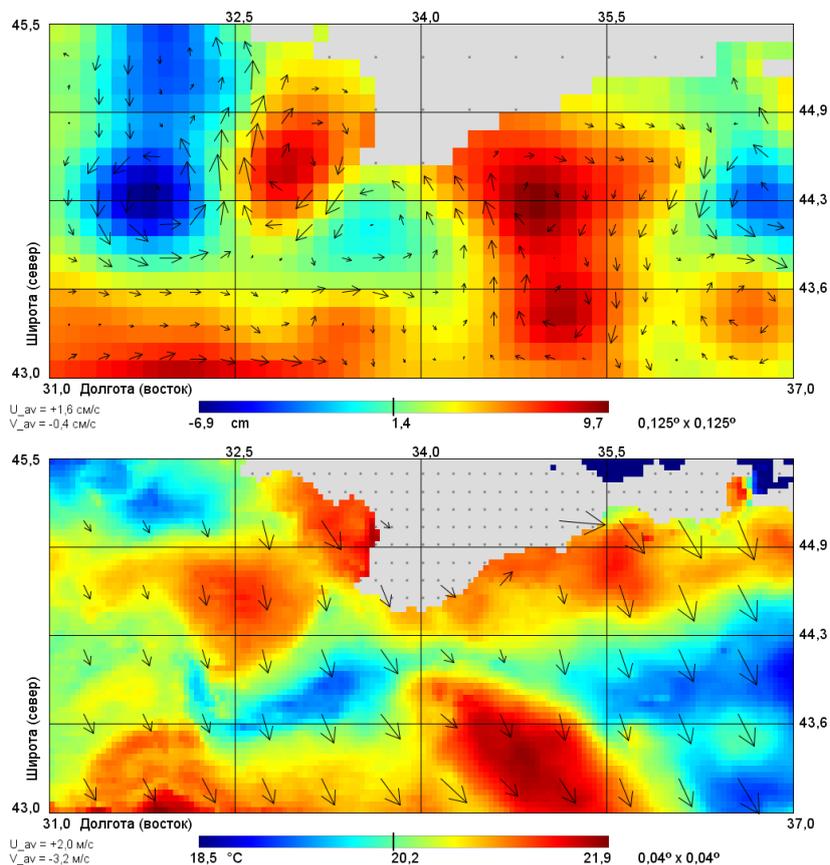


Рис. 2. Композиционные карты геострофических течений (вверху) и температуры поверхности моря (внизу) 20–30 сентября 2016 г. [Copernicus Marine Service, 2019; National Center for Environmental Information, 2018]

Fig. 2. Compositional maps of geostrophic currents (top) and sea surface temperature (bottom), 20–30 September, 2016 [Copernicus Marine Service, 2019; National Center for Environmental Information, 2018]

В восточном секторе исследований ихтиопланктон собирали во второй декаде октября 2016 г. Фоновые значения ТПМ понизились после шторма до +16...+16,5 °С, а в шельфовой зоне района от мыса Сарыч до Севастополя — до +17 °С (рис. 4).

На фоне сезонного выхолаживания поверхностного слоя моря и усиления ветро-волнового перемешивания толщина верхнего квазиоднородного слоя повсеместно увеличилась по сравнению с таковой в летний период. Максимальные значения толщины верхнего квазиоднородного слоя (до 28–30 м) отмечены в зоне СевАЦ и КраАЦ, а минимальные (до 12–16 м) — в зонах подъёма вод на северных перифериях западного и восточного ядер ОЦК.

Холодный промежуточный слой во всей исследуемой акватории существенно отличался от «классического» [Иванов, Белокопытов, 2011] по значениям температуры в ядре. Диапазон её пространственной изменчивости составил 8,30–8,52 °С: до 8,30–8,36 °С (минимальные значения) — в зонах подъёма вод на периферии ОЦК; 8,42–8,44 °С — в СевАЦ; до 8,5–8,52 °С — в КраАЦ. Изменчивость глубины залегания ядра холодного промежуточного слоя также соответствовала положению основных циркуляционных структур. Максимальное заглубление (до 85–90 м) зафиксировано над большой топографической ложбиной в зоне СевАЦ, заглубление до 80 м — в зоне КраАЦ, а минимальные значения — на периферии западного (до 35–40 м) и восточного (до 40–45 м) ядер ОЦК.

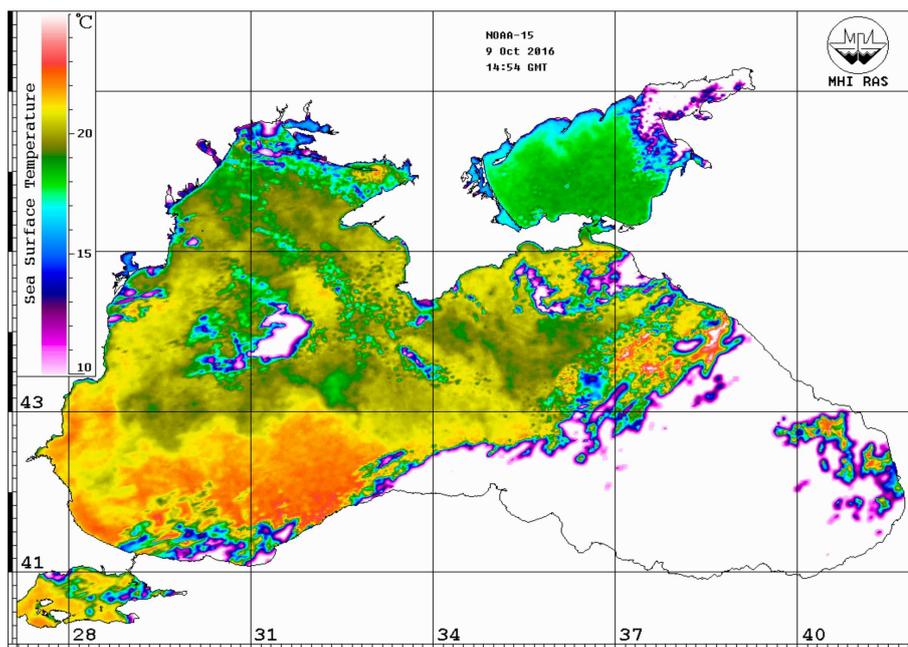


Рис. 3. Температура поверхности моря по данным спутника NOAA-15 (09.10.2016)

Fig. 3. Sea surface temperature according to NOAA-15 data (09.10.2016)

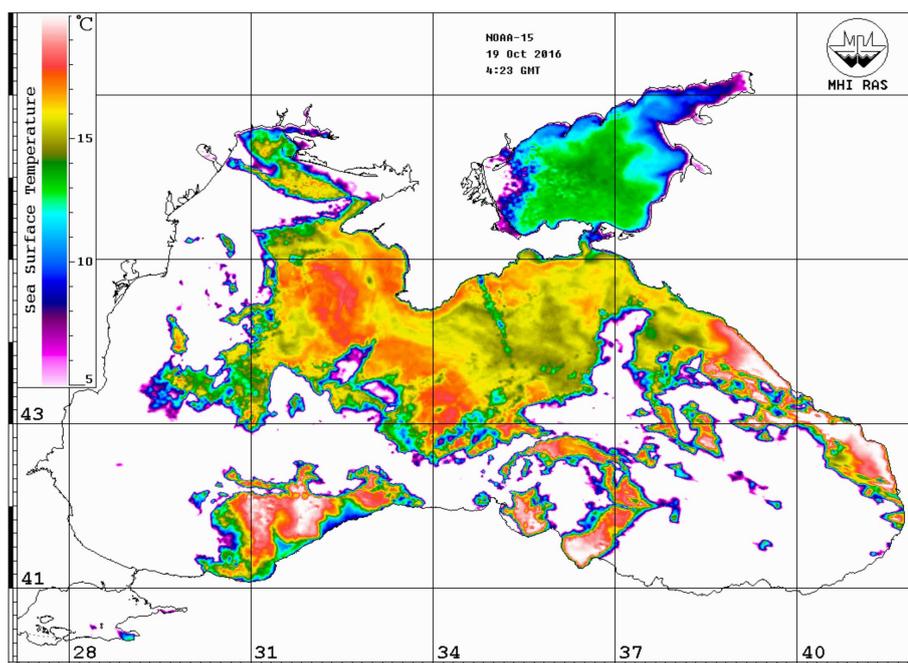


Рис. 4. Температура поверхности моря по данным спутника NOAA-15 (19.10.2016)

Fig. 4. Sea surface temperature according to NOAA-15 data (19.10.2016)

Пространственное распределение солёности поверхностных вод определялось близостью к основным источникам распреснения, направлением адвекции распреснённых вод, а также положением квазистационарных динамических образований. Вода с пониженной солёностью ($< 18 \text{‰}$) отмечена в зонах СевАЦ и КраЦ, куда вовлекались трансформированные распреснённые воды из северо-западной части моря и от Керченского предпроливья. Наиболее солёные воды ($18,45\text{--}18,50 \text{‰}$) соответствовали периферийным зонам ОЦК.

Ихтиопланктон. В ихтиопланктоне идентифицированы икра и личинки 15 видов рыб из 9 семейств (9 видов тепловодных и 6 видов умеренноводных рыб). Средняя численность икры составляла 2,92, а личинок — 3,56 экз.·м⁻² (табл. 1).

Таблица 1. Видовой состав и относительная численность (%) икры и личинок рыб у Крымского полуострова в октябре 2016 г.

Table 1. Species composition and relative abundance (%) of fish eggs and larvae off the Crimean Peninsula in October 2016

Вид	Икра	Личинки
Family: Engraulidae		
<i>Engraulis encrasicolus</i> (Linnaeus, 1758)	27,0	39,4
Family: Clupeidae		
<i>Sprattus sprattus</i> (Linnaeus, 1758)	42,5	0,8
Family: Gadidae		
<i>Merlangius merlangus</i> Linnaeus, 1758	20,5	5,3
<i>Trisopterus luscus</i> (Linnaeus, 1758)	4,5	10,7
Gadidae sp.	–	3,6
Family: Lotidae		
<i>Gaidropsarus mediterraneus</i> (Linnaeus, 1758)	4,5	0,8
<i>Molva macrophthalma</i> (Rafinesque, 1810)	–	0,8
Family: Syngnathidae		
<i>Syngnathus schmidti</i> Popov, 1928	–	28,1
Family: Scorpaenidae		
<i>Scorpaena porcus</i> Linnaeus, 1758	–	0,8
Family: Gobiidae		
<i>Pomatoschistus marmoratus</i> (Risso, 1810)	–	0,8
<i>Pomatoschistus minutus</i> (Pallas, 1770)	–	3,7
<i>Pomatoschistus pictus</i> (Malm, 1865)	–	1,8
<i>Gobius</i> sp.	–	0,8
Family: Mugilidae		
<i>Mugil cephalus</i> Linnaeus, 1758	1,0	1,8
Family: Bothidae		
<i>Arnoglossus kessleri</i> Schmidt, 1915	–	0,8
Средняя численность в лове, экз.·м ⁻²	2,92 ± 1,64	3,56 ± 1,63

В западном секторе исследований (мыс Тарханкут — город Алушка) ихтиопланктон собирали в первой декаде октября, когда система циркуляции поверхностных вод в анализируемой акватории, как было сказано выше, соответствовала летней с сохранением её основных особенностей. При температуре морской воды, достигающей +19,0...+21,5 °С, были обнаружены икра и личинки 10 видов рыб; их средняя численность составляла 3,4 и 4,7 экз.·м⁻² соответственно (рис. 5).

Над глубинами свыше 50 м нерестился умеренноводный шпрот *S. sprattus*, максимальная численность его икры (22 экз.·м⁻²) зарегистрирована у мыса Херсонес над глубиной 92 м. Кроме мерланга *M. merlangus* (обычного представителя семейства Gadidae), отмечены икра и личинки, идентифицированные нами как французская тресочка *Trisopterus luscus* (Linnaeus, 1758) (табл. 2). Этот вид трески описан для Северного и Средиземного морей [Alonso-Fernández et al., 2010; D'Ancona, 1933; Russell, 1976]; там её икра и личинки встречаются в течение круглого года с максимальной численностью с октября по май.

Из тепловодных видов продолжала нереститься хамса *E. encrasicolus*. Нерест её был результативным, о чём свидетельствовало наличие в пробах живой икры на разных этапах развития и личинок на желточном, смешанном и внешнем типах питания. Доля мёртвой икры в пробах

не превышала 30 %. Максимальная численность икры хамсы ($18,0 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-2}$) зарегистрирована на траверзе мыса Херсонес, а личинок ($14 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-2}$) — у мыса Тарханкут. Кроме хамсы, в пробах отмечены личинки бычков рода *Pomatoschistus* (*P. minutus* и *P. pictus*), кефали *Mugil cephalus*, пелагической иглы-рыбы *S. schmidtii* и морского ерша *Scorpaena porcus* (табл. 2, рис. 5).

Таблица 2. Видовой состав и средняя численность ($\text{экз.}\cdot\text{м}^{-2}$) ихтиопланктона в отдельных районах Чёрного моря (2016 г.)

Table 2. Ichthyoplankton species composition and mean abundance ($\text{ind.}\cdot\text{м}^{-2}$) in several areas of the Black Sea (2016)

Вид	Мыс Тарханкут — город Алупка				Мыс Меганом — Керченский пролив	
	30.09–09.10		19.10		10.10–17.10	
	Икра	Личинки	Икра	Личинки	Икра	Личинки
<i>Engraulis encrasicolus</i>	1,2	2,1	–	–	–	–
<i>Sprattus sprattus</i>	1,4	–	2,0	–	0,6	0,1
<i>Merlangius merlangus</i>	0,5	–	0,5	–	0,9	0,7
<i>Trisopterus luscus</i>	0,2	0,5	–	1,0	–	–
Gadidae sp.	–	0,2	–	–	–	–
<i>Gaidropsarus mediterraneus</i>	–	–	–	–	0,5	0,1
<i>Molva macrophthalma</i>	–	–	–	0,5	–	–
<i>Mugil cephalus</i>	0,1	0,1	–	–	–	0,1
<i>Syngnathus schmidtii</i>	–	1,5	–	0,5	–	0,4
<i>Scorpaena porcus</i>	–	0,1	–	–	–	–
<i>Pomatoschistus marmoratus</i>	–	–	–	–	–	0,1
<i>Pomatoschistus minutus</i>	–	0,1	–	–	–	0,1
<i>Pomatoschistus pictus</i>	–	0,1	–	–	–	0,1
<i>Gobius</i> sp.	–	–	–	0,5	–	–
<i>Arnoglossus kessleri</i>	–	–	–	–	–	0,1
Средняя численность	3,4	4,7	2,5	2,5	2,0	1,8

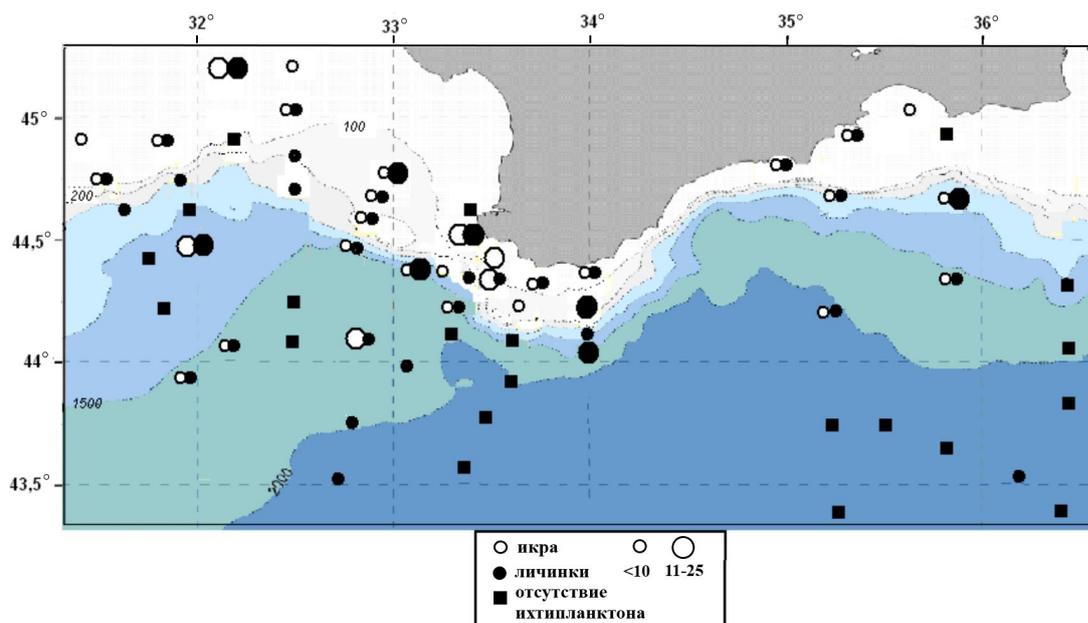


Рис. 5. Карта-схема распределения ихтиопланктона ($\text{экз.}\cdot\text{м}^{-2}$) в октябре 2016 г.

Fig. 5. Schematic map of ichthyoplankton distribution ($\text{ind.}\cdot\text{м}^{-2}$) in October 2016

Во второй декаде октября ихтиопланктон собирали на 17 станциях в восточном секторе исследований (мыс Меганом — Керченский пролив) после резкого понижения значений ТПМ (рис. 5). Здесь идентифицированы икра и личинки 9 видов рыб. Средняя численность икры составляла 2,0, а личинок — 1,8 экз.·м⁻² (табл. 2). На прибрежных станциях в ихтиопланктоне, кроме икры умеренноводного налима *Gaidropsarus mediterraneus*, отмечены личинки тепловодных видов — бычков рода *Pomatoschistus* и камбалы *Arnoglossus kessleri* Schmidt, 1915. На станциях, выполненных на свале глубин, ихтиопланктон представлен в основном икрой и личинками обычных для зимнего нерестового сезона видов рыб — мерланга, шпрота и налима. Икра и личинки хамсы в ихтиопланктоне отсутствовали. Из тепловодных видов пойманы единичные экземпляры молоди пелагической иглы-рыбы, а также личинки бычков, которые, вероятно, были вынесены сюда течением по восточной периферии КраАЦ в результате усиления северо-восточных ветров [Морской портал Морского гидрофизического института, 2020]. Над глубинами свыше 2000 м только на 1 из 8 выполненных станций отмечена личинка *S. schmidtii*.

В конце второй декады месяца (19 октября 2016 г.) выполнены 4 станции от города Севастополя до мыса Сарыч в диапазоне глубин 73–314 м. В отличие от ТПМ, зарегистрированной в первой декаде октября, ТПМ здесь уже не превышала +17 °С; в ихтиопланктоне отмечены икра и личинки всего 6 видов рыб (при средней численности ~ 2,5 экз.·м⁻²) (табл. 2). Из тепловодных видов обнаружены единичные экземпляры личинок *Gobius* sp. и молодь *S. schmidtii*. Умеренноводные виды представлены икрой шпрота и мерланга и личинками недавно вселившихся в Чёрное море средиземноморских хищников — французской тресочки и средиземноморской щуки *Molva macrophthalma* из семейства Lotidae [D’Ancona, 1933]; они были пойманы над глубиной ~ 300 м мористее бухты Ласпи (табл. 2). В последние годы исследований единичные личинки этих видов регулярно встречаются у Крымского полуострова от мыса Тарханкут до Керченского пролива [Klimova, Podrezova, 2018].

Было изучено питание разноразмерных личинок рыб трёх видов, преобладающих в ихтиопланктоне, — двух тепловодных (*E. encrasicolus*, 21 экз.; *S. schmidtii*, 22 экз.) и одного умеренноводного (*T. luscus*, 6 экз.) (табл. 1).

Анализ размерного состава личинок хамсы показал, что 9 % были на желточном, 27 % — на смешанном, 64 % — на внешнем типе питания. У личинок хамсы длиной (total length, TL) от 6,2 до 14,7 мм, находившихся на внешнем типе питания, пищевые объекты в кишечниках отмечены в основном в виде аморфной массы, идентифицировать которую не представлялось возможным. Только у двух личинок зарегистрированы науплиусы копепод размером от 0,15 до 0,2 мм, сохранившие хитиновые оболочки, а у личинки длиной 14,7 мм в кишечнике идентифицирован копепоидит *Acartia clausi* Giesbrecht, 1889 (0,75 мм).

В кишечниках пелагической иглы-рыбы размером от 13,2 до 87 мм преимущественно встречены ювенильные стадии Copepoda (Calanoida). В единичных случаях зафиксированы Cladocera и яйца гидробионтов. В питании иглы-рыбы II размерной группы доля мелких пищевых объектов (до 0,25 мм) не превышала 8 %; у личинок III размерной группы в кишечниках доминировали организмы длиной 0,4–0,7 мм. Пелагическая игла-рыба преимущественно потребляет доминирующие в планктоне виды, и очевидно, что преобладание более крупных пищевых объектов в её кишечниках связано с их обилием в море.

У личинок, идентифицированных нами как французская тресочка *T. luscus*, длиной (TL) от 2,6 до 4,0 мм отмечены ювенильные стадии копепод (Calanidae и Oithonidae) размером 0,175–0,375 мм в количестве от 2 до 8 экз. на один кишечник.

В целом в период исследований (октябрь 2016 г.) зарегистрирована невысокая численность ихтиопланктона при довольно большом для открытых вод количестве видов (15). Индекс видового богатства по всей выборке составлял 11,5. Из-за отсутствия выраженного доминирования

в ихтиопланктоне (индекс доминирования — 0,2) зафиксированы достаточно высокие для межсезонья индексы выравненности (0,7) и видового разнообразия (2,8) [Одум, 1986; Pielou, 1966; Shannon, Weaver, 1949; Simpson, 1949].

Мезопланктон. В мезозоопланктоне преобладали виды *A. clausi*, *C. euxinus*, *Paracalanus parvus* (Claus, 1863), *Penilia avirostris* Dana, 1849 и *Parasagitta setosa* (J. Müller, 1847), обычно имеющие максимальную или близкую к таковой биомассу в осенние месяцы. Единственным исключением является *Pseudocalanus elongatus* (Brady, 1865), биомасса которого, как правило, достигает наибольших величин в марте — апреле. На внешнем шельфе и в глубинной части моря состав мезозоопланктона несколько различался. Зафиксировано закономерное повышение доли холодноводных видов с удалением от побережья. В порядке убывания по биомассе на внешнем шельфе доминировали *P. setosa* (20,4 %), *P. parvus* (18,3 %), *A. clausi* (12,2 %) и *P. avirostris* (12,1 %), а на больших глубинах — *C. euxinus* (32,1 %), *P. elongatus* (21,5 %), *P. parvus* (12,0 %) и *P. setosa* (11,3 %).

На 39 станциях глубоководной эпипелагиали биомасса доминирующей копеподы *C. euxinus* изменялась в зависимости от положения нижней границы кислородной зоны ($\sigma_t = 16,2$). Так, при её увеличении от 100–125 до 126–150 м биомасса этого рачка возрастала от (6200 ± 800) до (9020 ± 1020) мг·м⁻². В глубинном диапазоне нижней границы кислородной зоны, 151–180 м, значение снижалось до (7300 ± 1900) мг·м⁻². В целом численность и биомасса общего и кормового (без ночесветки) зоопланктона были вдвое выше в открытой пелагиали, чем на шельфе (табл. 3). Подобного не зарегистрировано для мелкого кормового зоопланктона (организмы < 0,5 мм), являющегося основной пищей личинок рыб. Хотя его численность на внешнем шельфе (134 592 экз·м⁻²) и уступала численности в районе глубинной эпипелагиали (222 244 экз·м⁻²), для значений биомассы мелких организмов прослежена обратная закономерность — 1022 мг·м⁻² на шельфе и 983 мг·м⁻² на глубинной станции. Среди мелких видов и форм по численности всюду доминировали копеподиты *P. parvus* (32,8 и 37,4 %), а по биомассе — *Oikopleura (Vexillaria) dioica* Fol, 1872 (36,8 %) на внешнем шельфе и *P. parvus* (35,8 %) в глубоководной части моря.

Биомасса копепод и, видимо, рачкового зоопланктона в целом в глубоководной части моря была связана с численностью и биомассой гребневика *Pleurobrachia pileus* (O. F. Müller, 1776) ($p < 0,01$), а также с численностью медузы *A. aurita* ($p < 0,05$).

Таблица 3. Состав, численность (экз·м⁻²) и биомасса (мг·м⁻²) мезозоопланктона на двух станциях траверза мыса Херсонес (над глубиной 92 и 1800 м) в октябре 2016 г.

Table 3. Mesozooplankton composition, abundance (ind·m⁻²), and biomass (mg·m⁻²) on two stations of the Cape Khersones traverse (above the depth of 92 and 1,800 m) in October 2016

Вид	Внешний шельф (50–200 м)				Глубоководные районы (> 200 м)			
	экз·м ⁻²	%	мг·м ⁻²	%	экз·м ⁻²	%	мг·м ⁻²	%
Общий мезозоопланктон	332 153	–	7570	–	569 524	–	14 840	–
Кормовой мезозоопланктон	315 599	–	6700	–	552 134	–	13 950	–
Мезозоопланктон < 0,5 мм	134 592	100	1022	100	222 244	100	983	100
<i>Paracalanus parvus</i>	44 082	32,8	249	24,4	83 225	37,4	352	35,8
<i>Acartia</i> spp.	24 004	17,8	77	7,5	38 615	17,4	126	12,8
<i>Pseudocalanus elongatus</i>	4885	3,6	22	2,2	23 174	10,4	109	11,1
<i>Centropages ponticus</i>	7424	5,5	33	3,2	9662	4,3	42	4,3
Науплиусы Copepoda	19 000	14,1	14	1,4	32 000	14,4	24	2,4
<i>Penilia avirostris</i> (< 0,5 мм)	2315	1,7	23	2,3	625	0,3	6	0,1
<i>Oikopleura dioica</i>	14 250	10,6	377	36,8	3750	1,7	108	11,0
Прочие	18 632	13,8	227	22,2	31 193	14,0	200	20,3

Желетельный макропланктон был в основном представлен сцифомедузой *A. aurita* и тремя видами гребневиков (*M. leidyi*, *P. pileus* и *B. ovata*), присутствующими совместно в более чем 90 % проб (рис. 6).

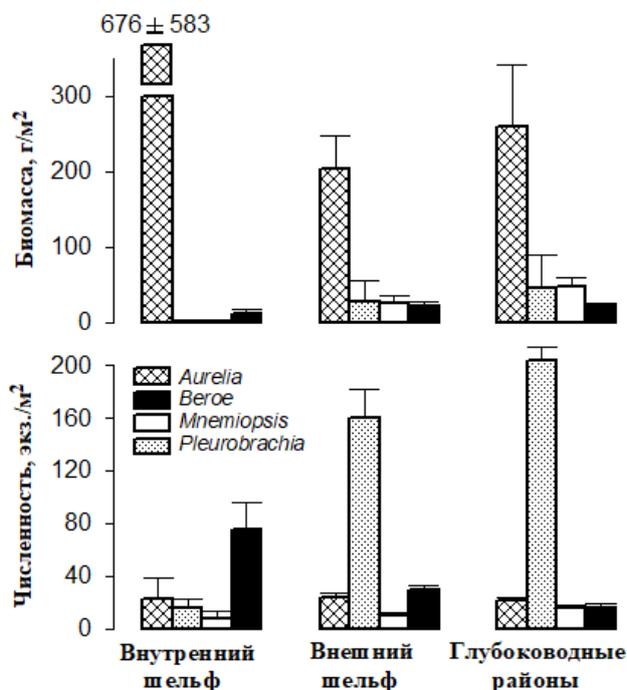


Рис. 6. Численность (экз·м⁻²) и биомасса (г·м⁻²) желетелого макропланктона в центральных районах Чёрного моря в октябре 2016 г. (средние ± ошибки средних)

Fig. 6. Gelatinous macroplankton abundance (ind·m⁻²) and biomass (g·m⁻²) in the central Black Sea in October 2016 (mean values ± standard errors)

Средняя биомасса *A. aurita* в районах с глубинами > 200 м составляла 203–260 г·м⁻², численность — 21–24 экз·м⁻². Высокая биомасса зафиксирована на прибрежном шельфе — (676 ± 583) г·м⁻². Отсутствие существенных различий по биомассе и численности медузы в разных районах эпипелагиали прослежено по среднегеометрическим оценкам (79–157 г·м⁻² и 10–21 экз·м⁻²) и подтверждено статистически ($p > 0,05$). Максимальная биомасса (2611 г·м⁻²) и численность этого вида (92 экз·м⁻²) зарегистрированы на периферии восточного ядра ОЦК (ст. 79).

На шельфе и в глубоководных районах моря конкурирующие с медузой гребневиков *P. pileus* и *M. leidyi* имели в среднем одинаковую биомассу, однако по численности и по распространённости из них доминировал *P. pileus*. Выделены два очага наиболее крупных скоплений этого гребневика — периферия восточного ядра ОЦК (до 161 г·м⁻² и 444 экз·м⁻²) и пограничные области СевАЦ (до 93 г·м⁻² и 331 экз·м⁻²). *M. leidyi* был обнаружен в макропланктоне на 58 станциях. В целом этот гребневик встречался чаще и в больших количествах в направлении от внутреннего шельфа к глубоководной эпипелагиали. Несмотря на наличие локальных скоплений особей (до 325 г·м⁻² на ст. 79), их биомасса обычно не превышала 50 г·м⁻², а в открытых районах моря в среднем составляла 26–48 г·м⁻². Численность *M. leidyi* возрастала ближе к восточной части моря, где в редких случаях достигала 70 экз·м⁻² (ст. 63).

Третий вид, *B. ovata*, встречался в море практически повсеместно. Его средняя биомасса находилась в пределах 11–22 г·м⁻², причём была выше в тех же районах, что и биомасса *M. leidyi* ($p < 0,01$). Большей численности здесь достигала и *A. aurita* ($p < 0,05$). Численность гребневика была максимальной в районе Феодосийского залива (108–112 экз·м⁻²) и убывала с удалением от побережья Крыма. Эти данные дают основание предположить, что популяция *B. ovata* изначально развивалась в прибрежной зоне, а расселение в открытые районы моря происходило позднее.

Общая численность ихтиопланктона, а также отдельно икры и личинок рыб выше ($p < 0,05$) в районах с большей численностью гребневика *B. ovata*. Кроме того, численность личинок рыб оказалась позитивно связана с численностью медузы *A. aurita* ($p < 0,05$) и, возможно ($p < 0,07$), с температурой верхнего слоя моря. Появление отдельных представителей ихтиопланктона могло быть сопряжено с различными биотическими и абиотическими условиями. Если численность икры и личинок хамсы *E. encrasicolus* находилась в связи лишь с численностью *B. ovata* ($p < 0,05$), то численность личинок и молоди пелагической иглы-рыбы *S. schmidtii* в основном коррелировала с численностью и биомассой копеподы *C. euxinus* ($p < 0,05$), биомассой всего мезопланктона (если принять, что её значение в среднем в 1,6 раза выше биомассы калянуса [Аннинский, Тимофеев, 2009]) ($p < 0,05$), а также с численностью медузы *A. aurita* ($p < 0,05$). Для икры шпрота *S. sprattus* и мерланга *M. merlangus* какой-либо связи с условиями их обитания не выявлено ($p > 0,05$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Видовой состав, численность и пространственное распределение ихтиопланктона в различных районах Чёрного моря в основном лимитированы гидрологическим режимом, прежде всего температурой воды как определяющим ритм биологических процессов фактором, а также кормовой базой и воздействием хищников [Дехник, Павловская, 1979].

Период планктонных исследований соответствовал начальному этапу осеннего гидрологического сезона с достаточно плавным понижением ТПМ во время выполнения съёмки в западном секторе в первой декаде октября и с резким уменьшением ТПМ в восточном секторе во второй декаде октября, после сильного шторма.

В октябре тепловодные виды рыб обычно завершают свой нерест, а умеренноводные только начинают нереститься, поэтому в ихтиопланктоне, как правило, преобладают личинки старших возрастных групп тепловодных и икра умеренноводных видов [Дехник, 1973]. В первой декаде октября 2016 г. в западном секторе исследований в ихтиопланктоне идентифицированы 10 видов, отмечена сравнительно высокая средняя численность икры и личинок рыб. Среди личинок доминировала тепловодная хамса *E. encrasicolus*, а по количеству икры преобладал умеренноводный шпрот *S. sprattus*. При этом икра тепловодной хамсы в пробах составляла довольно значительную долю — 35,3 %. Более того, в 2016 г., в отличие от предыдущих лет [Дехник, 1973; Климова и др., 2010; Klimova, Podrezova, 2018], нерест хамсы был результативным, о чём свидетельствовало наличие в пробах личинок (44,7 % от общей численности всех видов) всех возрастных групп. Одновременно отмечены икра 3 видов и личинки 2 видов умеренноводных рыб (см. табл. 2). С 1 по 14 октября 2005 г., когда ТПМ была в среднем на 2 °С ниже, чем в 2016 г., в ихтиопланктоне зарегистрированы икра и личинки рыб 11 видов [Климова и др., 2010]. Средняя численность икры была вдвое ниже, чем в 2016 г. Нерестились только обычные умеренноводные виды — шпрот, мерланг и налим; результативным нерест был лишь у мерланга. Личинки тепловодных рыб были представлены 8 видами. Хамса уже завершила свой нерест, её личинки старших возрастных групп доминировали в пробах, что соответствовало данным ихтиопланктонных исследований 1950–1970-х гг. [Дехник, 1973].

Резкое изменение параметров термической стратификации после шторма 9–10 октября 2016 г. отразилось на структуре видового состава ихтиопланктона на шельфе Юго-Западного Крыма (от мыса Сарыч до города Севастополя): увеличилась доля умеренноводных рыб. Количество видов ихтиопланктона в конце второй декады октября сократилось почти вдвое, а средняя численность икры и личинок рыб не превышала 2,5 экз.·м⁻² (табл. 2). Икра была представлена только умеренноводными шпротом и мерлангом, но их нерест был безрезультативным. В пробах отмечены лишь личинки умеренноводных вселенцев *T. luscus* и *M. macrophthalma*. Выпали из уловов икра и личинки хамсы, тепловодные виды были представлены только единичными личинками бычков и молодью пелагической иглы-рыбы.

В восточном секторе исследований ихтиопланктон собирали во второй декаде октября 2016 г. Фоновые значения ТПМ понизились после шторма до $+16 \dots +16,5$ °С. На шельфе и свале глубин северо-восточной части акватории (от мыса Меганом до Керченского пролива) отмечены икра и личинки 9 видов рыб, то есть почти столько же видов, что и в западном секторе исследований до шторма. Между тем отсутствие в пробах икры и личинок хамсы, которые преобладали в пробах западного сектора исследований в первой декаде октября, привело к снижению средней численности икры до 2,0, а личинок — до $1,8 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-2}$ (см. табл. 2). Умеренноводные виды представлены икрой и личинками обычных для зимнего ихтиопланктона видов (шпрот, мерланг и налим), а тепловодные — лишь единичными личинками бычков *Pomatoschistus* и камбалы *A. kessleri*, а также молодью пелагической иглы-рыбы. Южнее, на глубоководных станциях, пробы были практически пустыми (как отмечено выше, на 8 выполненных станциях пойман только 1 экземпляр иглы-рыбы).

Как в октябре 2016 г., так и в октябре 2005 г. зарегистрированы благоприятные условия для выживания личинок тепловодных и умеренноводных рыб [Климова и др., 2010]. Личинки на смешанном и внешнем типе питания с пустыми кишечниками в светлое время суток встречены не были. В октябре 2016 г. у личинок хамсы, перешедших на внешний тип питания, пища в основном имела вид аморфной массы, а у самых крупных экземпляров идентифицированы ювенильные стадии копепод, что соответствует данным [Дука, Синюкова, 1976] об особенностях питания и строения кишечника личинок этого вида. Подробный анализ питания пелагической иглы-рыбы различных размерных групп представлен по материалу, собранному в сентябре 1987 г., когда ТПМ была сопоставима с таковой в октябре 2016 г. [Гордина и др., 1991]. У личинок III размерной группы как в сентябре 1987 г., так и в октябре 2016 г. в кишечниках доминировали крупные пищевые организмы (длиной 0,4–0,7 мм); в питании личинок иглы-рыбы II размерной группы в сентябре 1987 г. преобладали мелкие пищевые объекты, а в октябре 2016 г. их доля не превышала 8 %. Ранее в кишечниках иглы-рыбы II размерной группы от 18 до 51 % общего количества потреблённых организмов составляла мелкая *Oithona nana* Giesbrecht, 1893 [Гордина и др., 1991]. В настоящее время этот вид в черноморском зоопланктоне не встречается.

Большое количество пищевых объектов в кишечниках личинок рыб свидетельствовало о хорошей кормовой базе, что было подтверждено мезопланктонными исследованиями. В начальной фазе осеннего гидрологического сезона в 2016 г. море остывало медленнее, чем в 2005 г., и дольше поддерживало благоприятные температурные условия для развития тепловодного зоопланктона [Климова и др., 2010]. Во многом благодаря росту популяций тепловодных видов (*P. parvus*, *Centropages ponticus*, *P. avirostris* и др.) значения численности и биомассы кормового зоопланктона как на внешнем шельфе, так и в глубоководной части моря в 2016 г. достигали уровня верхнего предела соответствующих данных 2005 г. [Климова и др., 2010]. Небольшое количество проб в 2016 г. не позволяет оценить межгодовые различия в численности и биомассе мелкоразмерного зоопланктона статистически. Однако то, что за это время численность кормовых организмов размером $< 0,5$ мм выросла в 4–6 раз, а их биомасса — в 7–8 раз, вполне согласуется с наметившейся в последние годы тенденцией к увеличению обилия всего рачкового планктона [Аннинский и др., 2016]. Рост его численности и биомассы указывает на некоторое, возможно временное, повышение трофности Чёрного моря, что подтверждают и данные по хищным желтелым [Аннинский, Тимофте, 2009]. В глубоководной части моря биомасса медузы *A. aurita* в 2016 г. была достоверно выше ($p < 0,01$), чем в 2005 г. Биомасса *P. pileus* за этот временной отрезок возросла вдвое ($p < 0,001$), а биомасса *M. leidyi* ($\sim 250 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ до сезонной вспышки *B. ovata*) — в 2–3 раза. Всё это говорит о том, что желтелого макропланктона в 2016 г. было больше; потенциально он мог иметь более сильное влияние на весь мезозоопланктон, в том числе на ихтиопланктонные

комплексы, чем в 2005 г. Однако, судя по количеству мезозoopланктона, а также по обилию икры и личинок рыб, хищнический пресс желетельных не нанёс существенного ущерба популяциям жертв. На это же, по-видимому, указывает позитивная связь общей численности личинок рыб с численностью *A. aurita*. Такая зависимость, как и аналогичная (между численностью ранних возрастных стадий хамсы и гребневика *B. ovata*), может свидетельствовать об очевидных трофических векторах распределения ихтиопланктона в море. В первом случае таким вектором могло быть обилие микропланктона, во втором — большее развитие мелкого кормового зоопланктона при слабом хищническом прессе гребневиков-планктофагов. Следует отметить, что *B. ovata* в настоящее время оказывает более существенное влияние на популяцию *M. leidy*, чем в прошлые годы. Он раньше появляется в планктоне и быстрее адаптируется к сезонному измельчанию особей в популяции жертв, генерируя за счёт личиночного размножения собственное мелкоразмерное поколение [Финенко, Дацк, 2016]. Кроме того, *B. ovata* проникает в районы глубоководной эпипелагиали, где *M. leidy* ранее спасался от полного выедания [Аннинский и др., 2013].

Сравнительно высокие значения ТПМ в первой декаде октября 2016 г., с одной стороны, способствовали пролонгированию нереста хамсы и других тепловодных видов рыб, а с другой — препятствовали полноценному освоению в октябре поверхностного слоя моря холодолюбивыми желетельными (*A. aurita* и *P. pileus*), предпочитающими более низкую температуру [Anninsky, 2009], что могло привести к вытеснению обоих видов в более глубокие горизонты. Многочисленность особей *A. aurita* и *P. pileus* обострила их конкуренцию и внутривидовое пищевое соперничество на данных глубинах. Это, вероятно, привело к снижению как среднего диаметра зонтика медузы, так и скорости роста её генерации. В частности, скорость роста генерации *A. aurita* в октябре 2016 г. оказалась одной из самых низких за последние 15 лет.

Выводы:

1. В октябре 2016 г. на фоне климатических изменений в гидрологическом режиме Чёрного моря в шельфовых и глубоководных районах у Крымского полуострова отмечены икра и личинки 15 видов из 9 семейств как умеренноводного, так и тепловодного комплексов. Средняя численность икры составляла 2,92, а личинок — 3,56 экз.·м⁻². Сравнительно высокие индексы видового разнообразия, а также широкий размерный ряд личинок и наличие кормовых организмов в их кишечниках свидетельствовали о благоприятных условиях для выживания ихтиопланктона в период исследований.

2. Численность и видовая структура ихтиопланктона изменялись в соответствии с особенностями гидрологического режима в период съёмки. В первой декаде октября — начальной фазе осеннего гидрологического сезона, когда система циркуляции поверхностных вод в анализируемой акватории ещё соответствовала летней и температура воды превышала +21 °С, в западном секторе исследований отмечены икра и личинки 10 видов рыб; их средняя численность составляла 3,4 и 4,7 экз.·м⁻² соответственно. В море ещё происходил результативный нерест тепловодной хамсы, о чём свидетельствовали низкая доля мёртвой икры (30 %) и присутствие в пробах личинок всех возрастных групп — на желточном (9 %), смешанном (27 %) и внешнем (64 %) типах питания. Нерест умеренноводных *Sprattus sprattus* и *Merlangius merlangus* был безрезультативным, а личинки двух видов из семейства Gadidae встречены единично.

Во второй декаде октября, при резком понижении температуры поверхности моря до +16,5...+17 °С на фоне усиления ветро-волнового перемешивания, в восточном секторе исследований отмечены икра и личинки ещё 9 видов рыб, но их средняя численность уменьшилась до 2,0 и 1,8 экз.·м⁻² соответственно. Видовая структура была уже типичной для осеннего нерестового сезона. Хамса в пробах отсутствовала. Здесь зарегистрирован результативный нерест умеренноводных *Gaidropsarus mediterraneus*, *S. sprattus* и *M. merlangus*; тепловодные виды были представлены лишь личинками старших возрастных групп.

В конце съёмки на шельфе юго-западной части Крымского полуострова, от города Севастополя до мыса Сарыч, ихтиопланктон был представлен только 6 видами: единичными экземплярами тепловодных личинок *Gobius* sp. и *Syngnathus schmidti*, икрой умеренноводных *S. sprattus* и *M. merlangus*, а также личинками средиземноморских вселенцев *Trisopterus luscus* и *Molva macrophthalma*.

3. Несмотря на обилие желетелых хищников в 2016 г., они не нанесли существенного ущерба популяциям мезо- и ихтиопланктона. В 2016 г. раннее появление (в апреле) гребневика *Beroe ovata* и его проникновение в районы глубоководной эпипелагиали ослабили хищнический пресс *Mnemiopsis leidyi* на зоопланктон верхнего квазиоднородного слоя, где происходит развитие икры и личинок большинства видов рыб. Относительно высокая температура поверхности морской воды (более +20 °С) препятствовала полноценному освоению этого биотопа холодолюбивыми желетельными (*Aurelia aurita* и *Pleurobrachia pileus*) и способствовала их вытеснению на более глубокие горизонты, где обострились их конкуренция и внутривидовое пищевое соперничество.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по темам «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана» (№ гос. регистрации 121030100028-0), «Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса» (№ гос. регистрации 121030300149-0) и «Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом» (№ гос. регистрации 121041400077-1). Исследования выполнены в Центре коллективного пользования «НИС “Профессор Водяницкий”» ФИЦ ИнБЮМ.

Благодарность. Авторы выражают искреннюю признательность к. б. н. Ю. А. Загородней за помощь в определении пищевых объектов в кишечниках личинок рыб.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Аннинский Б. Е., Тимофте Ф. Распределение зоопланктона в западном секторе Чёрного моря в октябре 2005 г. // *Морской экологический журнал*. 2009. Т. 8, № 1. С. 17–31. [Anninsky B. E., Timofte F. The distribution of zooplankton in the western Black Sea in October 2005. *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2009, vol. 8, no. 1, pp. 17–31. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/996>
2. Аннинский Б. Е., Финенко Г. А., Дацьк Н. А., Игнатъев С. М. Желетельный макропланктон в Чёрном море осенью 2010 г. // *Океанология*. 2013. Т. 53, № 6. С. 758–768. [Anninsky B. E., Finenko G. A., Datsyk N. A., Ignatyev S. M. Gelatinous macroplankton in the Black Sea in the autumn of 2010. *Okeanologiya*, 2013, vol. 53, no. 6, pp. 758–768. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.7868/S0030157413060014>
3. Аннинский Б. Е., Финенко Г. А., Дацьк Н. А. Роль желетелых хищников в трофодинамике планктонных сообществ прибрежных районов Чёрного моря // *Морские биологические исследования: достижения и перспективы* : в 3 т. : сб. материалов Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием, приуроч. к 145-летию Севастопольской биологической станции, Севастополь, 19–24 сентября 2016 г. Севастополь, 2016. Т. 2. С. 221–224. [Anninsky B. E., Finenko G. A., Datsyk N. A. The trophodynamic role of gelatinous predators in planktonic communities of the coastal regions of the Black Sea. In: *Morskie biologicheskie issledovaniya: dostizheniya i perspektivy* : v 3 t. : sb. materialov Vseros. nauch.-prakt. konf. s mezhdunar. uchastiem, priuroch. k 145-letiyu Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii, Sevastopol, 19–24 Sept., 2016. Sevastopol, 2016, vol. 2, pp. 221–224. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/3169>
4. Артамонов Ю. В., Алексеев Д. В., Скрипалева Е. А., Шутов С. А., Дерюшкин Д. В., Завьялов Д. Д., Колмак Р. В., Шаповалов Р. О., Шаповалов Ю. И., Федирко А. В., Щербаченко С. В.

- Особенности сезонной и синоптической изменчивости структуры вод в зоне основного черноморского течения в осенне-зимний период 2016 г. // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря*. 2018. № 1. С. 32–43. [Artamonov Yu. V., Alekseev D. V., Skripaleva E. A., Shutov S. A., Deriushkin D. V., Zavyalov D. D., Kolmak R. V., Shapovalov R. O., Shapovalov Yu. I., Fedirko A. V., Shcherbachenko S. V. Peculiarities of seasonal and synoptic variability of water structure in the zone of the Rim Current at autumn and winter 2016. *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoi i shel'fovoi zon morya*, 2018, no. 1, pp. 32–43. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.22449/2413-5577-2018-1-32-43>
5. Гордина А. Д., Овен Л. С., Ткач А. В., Климова Т. Н. Распространение, размножение и питание пелагической иглы-рыбы *Syngnathus schmidti* в Чёрном море // *Вопросы ихтиологии*. 1991. Т. 31, № 1. С. 107–114. [Gordina A. D., Oven L. S., Tkach A. V., Klimova T. N. Distribution, reproduction and feeding of the pelagic pipefish, *Syngnathus schmidti*, in the Black Sea. *Voprosy ikhtiologii*, 1991, vol. 31, no. 1, pp. 107–114. (in Russ.)]
 6. Дехник Т. В. Показатели элиминации в эмбриональный и личиночный периоды развития черноморской хамсы // *Труды Севастопольской биологической станции*. 1960. Т. 13. С. 216–244. [Dekhnik T. V. Pokazateli eliminatsii v embrional'nyi i lichinochnyi periody razvitiya chernomorskoj khamsy. *Trudy Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii*, 1960, vol. 13, pp. 216–244. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5474>
 7. Дехник Т. В. Ихтиопланктон Чёрного моря. Киев : Наукова думка, 1973. 235 с. [Dekhnik T. V. *Ikhtioplankton Chernogo morya*. Kyiv : Naukova dumka, 1973, 235 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5654>
 8. Дехник Т. В., Павловская Р. М. Закономерности распределения, динамики численности и выживания рыб на ранних этапах онтогенеза // *Основы биологической продуктивности Чёрного моря* / под общ. ред. В. Н. Гресе. Киев : Наукова думка, 1979. С. 268–272. [Dekhnik T. V., Pavlovskaya R. M. Zakonomernosti raspredeleniya, dinamiki chislennosti i vyzhivaniya ryb na rannikh etapakh ontogeneza. *Osnovy biologicheskoy produktivnosti Chernogo morya* / pod obsh. red. V. N. Greze. (Ed.). Kyiv : Naukova dumka, 1979, pp. 268–272. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/8059>
 9. Дука Л. А., Синюкова В. И. *Руководство по изучению питания личинок и мальков морских рыб в естественных и экспериментальных условиях*. Киев : Наукова думка, 1976. 134 с. [Duka L. A., Sinyukova V. I. *Rukovodstvo po izucheniyu pitaniya lichinok i mal'kov morskikh ryb v estestvennykh i eksperimental'nykh usloviyakh*. Kyiv : Naukova dumka, 1976, 134 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/7900>
 10. Иванов В. А., Белокопытов В. Н. *Океанография Чёрного моря*. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. 212 с. [Ivanov V. A., Belokopytov V. N. *Oceanography of the Black Sea*. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2011, 212 p. (in Russ.)]
 11. Климова Т. Н., Вдодович И. В., Аннинский Б. Е. Ихтиопланктон в планктонном сообществе западного сектора Чёрного моря в октябре 2005 г. // *Вопросы ихтиологии*. 2010. Т. 50, № 3. С. 349–355. [Klimova T. N., Vdodovich I. V., Anninskii B. E. Ichthyoplankton in the plankton community of the western sector of the Black Sea in October 2005. *Voprosy ikhtiologii*, 2010, vol. 50, no. 3, pp. 349–355. (in Russ.)]
 12. Климова Т. Н., Субботин А. А., Мельников В. В., Серебренников А. Н., Подрезова П. С. Пространственное распределение ихтиопланктона у Крымского полуострова в летний сезон 2013 г. // *Морской биологический журнал*. 2019. Т. 4, № 1. С. 63–80. [Klimova T. N., Subbotin A. A., Melnikov V. V., Serebrennikov A. N., Podrezova P. S. Spatial distribution of ichthyoplankton near the Crimean Peninsula in the summer spawning season 2013. *Morskoj biologicheskij zhurnal*, 2019, vol. 4, no. 1, pp. 63–80. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2019.04.1.06>
 13. *Морской портал Морского гидрофизического института* : сайт. [Marine Portal of the Marine Hydrophysical Institute : site. (in Russ.)]. URL: http://dvs.net.ru/mp/index_ru.shtml [accessed: 16.06.2020].
 14. Одум Ю. *Экология* : в 2 т. : пер. с англ. / под ред. В. Е. Соколова. Москва : Мир, 1986. Т. 2. 376 с. [Odum Yu. *Ekologiya* : in 2 vols / transl.

- from English / V. E. Sokolov (Ed.). Moscow : Mir, 1986, vol. 2, 376 p. (in Russ.)]
15. Трощенко О. А., Субботин А. А. Абиотические факторы и условия обитания гидробионтов прибрежной зоны Юго-Восточного Крыма. Гидрологические особенности // *Биология Чёрного моря у берегов Юго-Восточного Крыма* / под ред. Н. С. Костенко. Симферополь : АРИАЛ, 2018. С. 46–59. [Troshchenko O. A., Subbotin A. A. Abioticheskie faktory i usloviya obitaniya gidrobiontov pribrezhnoi zony Yugo-Vostochnogo Kryma. Hidrologicheskie osobennosti. In: *The Biology of the Black Sea Offshore Area at the South-Eastern Crimea* / N. S. Kostenko (Ed.). Simferopol : ARIAL, 2018, pp. 46–59. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5150>
 16. Трощенко О. А., Субботин А. А., Еремин И. Ю. Изменчивость основных лимитирующих факторов среды в процессе выращивания двустворчатых моллюсков на ферме в районе Севастополя // *Учёные записки Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского. География. Геология*. 2019. Т. 5 (71), № 2. С. 308–321. [Troshchenko O. A., Subbotin A. A., Eremin I. Yu. Variability of main limiting environmental factors in the process of bivalve mollusk cultivation at the mussel farm in Sevastopol. *Uchenye zapiski Krymskogo federal'nogo universiteta imeni V. I. Vernadskogo. Geografiya. Geologiya*, 2019, vol. 5 (71), no. 2, pp. 308–321. (in Russ.)]
 17. Финенко Г. А., Дацык Н. А. Репродуктивные особенности гребневика *Mnemiopsis leidyi* в шельфовой зоне Чёрного моря // *Морские биологические исследования: достижения и перспективы* : в 3 т. : сб. материалов Всерос. науч.-практ. конф. с международ. участием, приуроч. к 145-летию Севастопольской биологической станции, Севастополь, 19–24 сентября 2016 г. Севастополь, 2016. Т. 1. С. 317–319. [Finenko G. A., Datzyk 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 t. : sb. materialov Vseros. nauch.-prakt. konf. s mezhdunar. uchastiem, priuroch. k 145-letiyu Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii, Sevastopol, 19–24 Sept., 2016. Sevastopol, 2016, vol. 1, pp. 317–319. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/3048>
 18. Alonso-Fernández A., Vergara A., Saborido-Rey F. Embryonic development and spawning pattern of *Trisopterus luscus* (Teleostei: Gadidae) under controlled conditions. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2010, vol. 91, spec. iss. 6, pp. 1281–1287. <https://doi.org/10.1017/S0025315410000147>
 19. Anninsky B. E. Organic composition and ecological energetics of the jellyfish *Aurelia aurita* L. (Cnidaria, Scyphozoa) under Black Sea conditions. In: *Trophic Relationships and Food Supply of Heterotrophic Animals in the Pelagic Ecosystem of the Black Sea* / G. E. Shulman, B. Öztürk, A. E. Kideys, G. A. Finenko, L. Bat (Eds). Istanbul, Turkey : Black Sea Commission Publications, 2009, pp. 99–160.
 20. 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, vol. 24, iss. 1, pp. 259–272. <https://doi.org/10.1111/gcb.13872>
 21. *Copernicus Marine Service* : [site]. URL: <https://data.marine.copernicus.eu/products> [accessed: 02.11.2019].
 22. D'Ancona U. Order: Acanthini. Family 1: Gadidae. In: *Fauna and Flora of the Bay of Naples*. Monograph No. 38: Eggs, larvae and juvenile stages of Teleostei / S. Lo Bianco (Ed.). 1933, pt. II, pp. 188–261, plates XII–XV. (English transl. by Israel Program for Scientific Translations, 1969).
 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. Fincham J. I., Rijnsdorp A. D., Engelhard G. H. Shifts in the timing of spawning in sole linked to warming sea temperatures. *Journal of Sea Research*, 2013, vol. 75, pp. 69–76. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2012.07.004>
 25. Klimova T. N., Podrezova P. S. Seasonal distribution of the Black Sea ichthyoplankton near the Crimean Peninsula. *Regional Studies*

- in Marine Science*, 2018, vol. 24, pp. 260–269. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2018.08.013>
26. Margalef R. Information theory in ecology. *General Systems*, 1958, vol. 3, pp. 36–71.
27. McQueen K., Marshall T. C. Shifts in spawning phenology of cod linked to rising sea temperatures. *ICES Journal of Marine Science*, 2017, vol. 74, iss. 6, pp. 1561–1573. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsx025>
28. National Center for Environmental Information / National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA) : [site]. URL: <https://www.nodc.noaa.gov/SatelliteData/pathfinder4km> [accessed: 22.04.2018].
29. Parsons T. R., Lalli C. M. Jellyfish population explosions: Revisiting a hypothesis of possible causes. *La Mer*, 2002, vol. 40, pp. 111–121. http://www.sfjo-lamer.org/la_mer/40-3/40-3-2.pdf
30. Pielou E. C. Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession. *Journal of Theoretical Biology*, 1966, vol. 10, iss. 2, pp. 370–383. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(66\)90133-0](https://doi.org/10.1016/0022-5193(66)90133-0)
31. Purcell J. E., Uye S. I., Lo W. T. Anthropogenic causes of jellyfish blooms and direct consequences for humans: A review. *Marine Ecology Progress Series*, 2007, vol. 350, pp. 153–174. <https://doi.org/10.3354/meps07093>
32. Richardson A. J., Bakun A., Hays G. C., Gibbons M. J. The jellyfish joyride: Causes, consequences and management responses to more gelatinous future. *Trends in Ecology & Evolution*, 2009, vol. 24, iss. 6, pp. 312–322. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.01.010>
33. Robinson K. L., Ruzicka J. J., Decker M. B., Brodeur R. D., Hernandez F. J., Quiñones J., Acha E. M., Uye S., Mianzan H., Graham W. M. Jellyfish, forage fish, and the world's major fisheries. *Oceanography*, 2014, vol. 27, no. 4, pp. 104–115. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2014.90>
34. Russell F. S. *The Eggs and Planktonic Stages of British Marine Fishes*. London ; New York ; San Francisco : Academic Press, 1976, 524 p.
35. Shannon C. E., Weaver W. *The Mathematical Theory of Communication*. Urbana, IL : University of Illinois Press, 1949, 117 p.
36. Simpson E. H. Measurement of diversity. *Nature*, 1949, vol. 163, pp. 688. <https://doi.org/10.1038/163688a0>
37. Turan C., Erguden D., Gürlek M. Climate change and biodiversity effects in Turkish seas. *Natural and Engineering Sciences*, 2016, vol. 1, iss. 2, pp. 15–24. <http://dx.doi.org/10.28978/nesciences.286240>
38. Vinogradov M. E., Shushkina E. A., Mikaelyan A. S., Nezhlin N. P. Temporal (seasonal and interannual) changes of ecosystem of the open waters of the Black Sea. *Environmental Degradation of the Black Sea: Challenges and Remedies / S. Beşiktepe, Ü. Ünlüata, A. S. Bologna (Eds)*. Dordrecht : Kluwer Acad. Publ., 1999, pp. 109–129. (NATO Science Series: 2. Environmental Security ; vol. 56).

**STATE OF THE ICHTHYO-, MESO-, AND MACROPLANKTON COMPLEXES
OFF THE CRIMEAN PENINSULA (THE BLACK SEA)
IN CONNECTION WITH THE HYDROBIOLOGICAL REGIME FEATURES
IN OCTOBER 2016**

T. N. Klimova¹, B. E. Anninsky¹, A. A. Subbotin¹, I. V. Vdodovich¹, and P. S. Podrezova

¹A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation
E-mail: tnklim@mail.ru

The changes in the Black Sea hydrological regime recorded since 1990s have altered the state of epipelagic complexes of marine organisms, primarily the seasonal variability of their biological cycles. This largely affected the spawning phenology of natural fish populations, as well as ichthyoplankton species diversity and spatial distribution, and established trophic relationships within the plankton community. The interactions between links of the food chain in epipelagic complexes, as well as their seasonal and interannual variations, ultimately affect fish spawning efficiency, especially that of mass commercial species, and determine the replenishment of their new generations. To establish

ichthyoplankton species composition, abundance, and spatial distribution, the study was carried out in shelf and open areas of the Black Sea (the Crimean coast) during the 89th cruise of the RV “Professor Vodyanitsky” (30 September – 19 October, 2016). Eggs and larvae of fish and the biomass of meso- and macroplankton were analyzed. Ichthyoplankton and macroplankton were sampled with Bogorov–Rass net (inlet area of 0.5 m²; mesh size of 300 μm) by vertical sampling technique. In the shelf areas, sampling was carried out from the bottom up to the surface, while in the deep-sea areas, from the lower boundary of the oxygen zone up to the surface. Ichthyoplankton was fixed with 4% neutralized formaldehyde and investigated under microscope to determine taxonomic composition and, if possible, to analyze contents of fish larvae intestines. Species composition and spatial distribution of ichthyo-, meso-, and macroplankton in October 2016 were studied, as well as the feeding of fish larvae of the Black Sea off the Crimean coast. The research covered the initial phase of the autumn hydrological season. In samples, eggs and larvae of 9 warm-water fish species and 6 temperate-water fish species were found. The mean abundance of eggs was 2.92 ind.·m⁻², and the mean abundance of larvae was 3.56 ind.·m⁻². The low percentage (30%) of dead eggs of the warm-water European anchovy *Engraulis encrasicolus* and the presence of its different-sized larvae evidenced the ongoing productive spawning. The zooplankton biomass increased from the shelf towards the deep-sea areas. Small plankton organisms prevailed in the shelf areas providing enough food for fish larvae to survive. Despite the significant biomass of gelatinous plankton feeders in October 2016, their effect on ichthyoplankton complexes of the Black Sea was apparently minor.

Keywords: ichthyoplankton, mesoplankton, gelatinous macroplankton, feeding of fish larvae, species diversity, spatial distribution, Black Sea