
ПРОМЫСЛОВЫЕ БИОРЕСУРСЫ

ЧЕРНОГО
И АЗОВСКОГО
МОРЕЙ

**НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО**

**ПРОМЫСЛОВЫЕ
БИОРЕСУРСЫ
ЧЁРНОГО И АЗОВСКОГО
МОРЕЙ**

**Севастополь
2011**

УДК [574(262.5)]

Промысловые биоресурсы Черного и Азовского морей / Ред. В. Н. Еремеев, А. В. Гаевская, Г. Е. Шульман, Ю. А. Загородняя; НАН Украины, Институт биологии южных морей НАН Украины. - Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011.-367 с.

Монография содержит результаты комплексной оценки современного состояния азово-черноморских промысловых биоресурсов (пелагических и демерсальных рыб, макрофитов, зообентоса), в том числе по физиолого-биохимическим показателям, отношению к гипоксии, нефтяному и другим формам загрязнения морской среды. Показаны роль первичной продукции как основы промысловой продуктивности водоёма, а также значение зоопланктона как кормовой базы рыб и одновременно их пищевого конкурента, раскрыта роль микробиологического и паразитологического мониторинга в условиях искусственного выращивания морских организмов.

Для гидробиологов, ихтиологов, зоологов, ботаников, паразитологов, микробиологов, биохимиков, экологов, практических работников рыбной отрасли.

Промислові біоресурси Чорного та Азовського морів / Ред. В. М. Єремєєв, А. В. Гаєвська, Г. Є. Шульман, Ю. А. Загородня; Інститут біології південних морів НАН України. - Севастополь: ЕКОСІ-Гідрофізика, 2011. - 367 с.

Монографія містить результати комплексної оцінки сучасного стану азово-чорноморських промислових біоресурсів (пелагічних та демерсальних риб, макрофітів, зообентосу), у тому числі за фізіолого-біохімічними показниками, відношенням до гіпоксії, нафтовому та другим формам забруднення морського середовища. Показано роль первинної продукції як основи промислової продуктивності водоюму, а також значення зоопланктону як кормової бази риб і одночасно їх харчового конкурента; розкрито роль микробиологічного та паразитологічного моніторингу в умовах штучного вирощування морських організмів.

Для гідробіологів, іхтіологів, зоологів, ботаніків, паразитологів, біохіміків, екологів, практичних робітників рибної галузі.

Biological resources of the Black Sea and Sea of Azov // Eds. V. N. Eremeev, A. V. Gaevskaya, G. E. Shulman, Ju. A. Zagorodnyaya; Institute of Biology of the southern Seas NAS of Ukraine. - Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2011.-367 pp.

Results of complex estimation of present status of biological resources including the plankton and demersal fishes, macrophytes, zoobenthos, from the Black Sea and the Sea of Azov on physiological and biochemical parameters, relation to hypoxia, oil and other kinds of pollution of marine environment are given. The role of primary production as the base of productivity of these seas, and also the significance of zooplankton as the trophic base of fish and simultaneously their trophic concurrent are shown. The role of microbiological and parasitological monitoring in conditions of artificial cultivation of marine organisms are shown.

The book is aimed at hydrobiologists, ichthyologists, zoologists, botanists, parasitologists, biochemists, ecologists, specialists in fishery.

ISBN 978-966-02-6138-9

© Промысловые биоресурсы
Чёрного и Азовского морей, 2011
© Коллектив авторов, 2011

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	5
Глава 1 РЫБНЫЙ ПРОМЫСЕЛ В АЗОВО-ЧЕРНОМОРСКОМ БАССЕЙНЕ: ПРОШЛОЕ, НАСТОЯЩЕЕ, БУДУЩЕЕ - <i>А. Р. Болтачёв, В. Н. Еремеев</i>	7
Глава 2 ПЕЛАГИЧЕСКИЕ РЫБЫ ЧЁРНОГО МОРЯ: СОСТАВ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ЗАПАСОВ - <i>Г. В. Зуев</i>	26
Глава 3 СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ УВЕЛИЧЕНИЯ УЛОВОВ МОРСКИХ ДЕМЕРСАЛЬНЫХ РЫБ В ВОДАХ УКРАИНЫ	
3.1. Состояние запасов и украинского промысла демерсальных рыб в Чёрном море - <i>М. В. Чесалин</i> . 66	
3.2. Жизненный цикл, особенности размножения и роста пиленгаса <i>Liza haematocheilus</i> (сем. Mugilidae) в Азово-Черноморском бассейне - <i>Т. Л. Чесалина, Н. И. Пустоварова</i>	85
3.3. Численность, видовое разнообразие ихтиопланктона и особенности питания личинок рыб в прибрежной акватории юго-западного Крыма в 2000 - 2009 гг. - <i>Т. Н. Климова, И. В. Вдодович</i>	101
Глава 4 МОРСКИЕ РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ - <i>Н. А. Мильчакова, Н. В. Миронова, В. Г. Рябогина</i>	
4.1. Современное состояние ресурсов макрофитов крымского побережья.....	117
4.2. Многолетняя динамика ресурсов макрофитов.....	129
4.3. Морские растительные ресурсы и рациональное природопользование. Научно-практические рекомендации.....	134
Глава 5 СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ЗООРЕСУРСОВ БЕНТАЛИ АЗОВО- ЧЕРНОМОРСКОГО БАССЕЙНА	
5.1. Макрозообентос украинского шельфа Чёрного моря - <i>Н. К. Ревков</i>	140
5.1.1. Таксономический состав макрозообентоса украинского шельфа Чёрного моря.....	141
5.1.2. Количественное развитие макрозообентоса и его многолетняя динамика.....	144
5.1.3. Промысловые и потенциально промысловые виды зообентоса.....	152
5.2. Современное состояние зообентоса Феодосийского залива	
5.2.1. Макрозообентос Феодосийского залива - <i>Н. А. Болтачева, Е. А. Колесникова,</i> <i>С. А. Мазлумян</i>	163
5.2.2. Мейобентос Феодосийского залива - <i>Н. Г. Сергеева, С. А. Мазлумян, Е. А. Колесникова</i> . . .	169
5.2.3. Состояние популяции рапаны в Феодосийском заливе - <i>Я. С. Костенко, С. П. Алексеева,</i> <i>Н. А. Болтачева</i>	172
5.3. Современное состояние популяций рапаны (<i>Rapana venosa</i>) в крымской части ареала - <i>И. П. Бондарев</i>	177
5.4. Ростовые, морфометрические и биохимические характеристики анадары <i>Anadara inaequalis</i> в Чёрном море (акватория Голубого Залива, ЮБК) - <i>О. Ю. Вялова</i>	189
Глава 6 МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ И ПАРАЗИТОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ БИОТЕХНОЛОГИИ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ МОЛЛЮСКОВ В ЧЁРНОМ МОРЕ	
6.1. Микробиологические и паразитологические аспекты биотехнологии культивирования гигантской устрицы (<i>Crassostrea gigas</i>) в Чёрном море - <i>А. В. Гаевская, М. В. Лебедевская</i>	193
6.2. Эпизоотологический мониторинг пилотной мидийной фермы как основа рационального ведения марихозяйства - <i>В. К. Мачкевский</i>	209
Глава 7 ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ КАК ОСНОВА ПРОМЫСЛОВОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ	
7.1. Оценка биомассы фитопланктона и первичной продукции в Черном море по спутниковым данным - <i>З. З. Финенко, Т. Я. Чурилова, В. В. Суслин</i>	220
7.2. Оценка биомассы фитопланктона в Чёрном море за период 1948 - 2001 гг. - <i>А. В. Пархоменко,</i> <i>О. В. Кривенко</i>	237
7.3. Сезонные изменения отношения органического углерода к хлорофиллу <i>a</i> и оценка биомассы фитопланктона по концентрации хлорофилла <i>a</i> в прибрежных водах Чёрного моря - <i>Л. В. Стельмах</i>	249

Глава 8 ЗООПЛАНКТОН КАК КОРМОВАЯ БАЗА ПРОМЫСЛОВЫХ ПЕЛАГИЧЕСКИХ РЫБ - <i>Ю. А. Загородняя, В. К. Морякова</i>	257
Глава 9 ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ МЕЛКИХ ПЕЛАГИЧЕСКИХ РЫБ И ИХ КОРМОВОЙ БАЗЫ ПО ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИМ ПОКАЗАТЕЛЯМ	
9.1. Физиолого-биохимические исследования состояния ресурсов черноморских рыб и беспозвоночных - <i>Г. Е. Шульман</i>	270
9.2. Влияние желетельных хищников на кормовую базу мелких пелагических рыб	
9.2.1. Современное состояние популяции гребневиков <i>Mnemiopsis leidyi</i> как пищевых конкурентов промысловых рыб в прибрежных районах крымского побережья Чёрного моря - <i>Г. А. Финенко, Г. И. Аболмасова, З. А. Романова, Н. А. Дацык, Б. Е. Аннинский</i>	271
9.2.2. Выедание мезозoopланктона медузой <i>Amelia aurita</i> L. в Чёрном море - <i>Б. Е. Аннинский, Г. И. Аболмасова, Н. А. Дацык</i>	276
9.3. Продукционные характеристики <i>Calanus euxinus</i> - важного компонента кормовой базы планктоноядных рыб Чёрного моря - <i>Л. С. Светличный, Е. С. Губарева</i>	283
9.4. Межгодовая изменчивость содержания липидов у шпрота и хамсы как показателя обеспеченности пищей мелких пелагических рыб Чёрного моря - <i>В. Н. Никольский, А. М. Щепкина, Т. В. Юнёва, Г. Е. Шульман</i>	293
9.5. Отношение запасов мелких пелагических рыб к биомассе фитопланктона как индикатор состояния экосистемы пелагиали Чёрного моря во второй половине XX - начале XXI столетий - <i>О. А. Юнее, Г. Е. Шульман, Т. В. Юнёва</i>	303
9.6. Влияние обеспеченности пищей на содержание незаменимых полиненасыщенных омега-3 жирных кислот в теле шпрота и хамсы в нагульный период 2005 - 2009 гг. у берегов Крыма - <i>Т. В. Юнёва, А. М. Щепкина, З. А. Романова, С. А. Забелинский</i>	313
Глава 10 СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА ТОЛЕРАНТНОСТИ К ГИПОКСИИ МАССОВЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ИХТИОФАУНЫ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ШЕЛЬФА ЧЁРНОГО МОРЯ - <i>А. А. Солдатов</i>	322
Глава 11 ЭКОТОКСИКОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ МАССОВЫХ ПРИБРЕЖНЫХ ВИДОВ ЧЕРНОМОРСКИХ РЫБ - <i>И. И. Руднева, Н. С. Кузьмина, Е. Н. Скуратовская, О. В. Рощина, С. О. Омельченко, Н. И. Дорохова, С. К. Костова</i>	329
11.1. Применение биомаркёров и биоиндикаторов для оценки состояния рыб в бухтах с разным уровнем антропогенной нагрузки.....	329
11.2. Применение биомаркёров и биоиндикаторов рыб для оценки их состояния в условиях загрязнения токсичными элементами.....	338
11.2.1. Морфофизиологические параметры как индикаторы состояния рыб при загрязнении ртутью.....	338
11.2.2. Ферменты антиоксидантной системы крови рыб как биомаркёры их состояния при загрязнении токсичными элементами.....	344
11.2.3. Ферменты сыворотки крови рыб как биоиндикаторы их состояния при загрязнении токсичными элементами.....	349
Глава 12 БИОРЕСУРСЫ ЧЁРНОГО МОРЯ И НЕФТЯНОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ - <i>О. Г. Миронов</i>	353
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	365

ВВЕДЕНИЕ

Фундаментальные и прикладные исследования биоресурсов Чёрного и Азовского морей начались в первой половине 20-го столетия с выдающихся работ академика С. А. Зернова и экспедиции под руководством академика Н. М. Книповича. Дальнейшее изучение азово-черноморской фауны и флоры с целью оценки состояния и запасов промысловых видов рыб, а также моллюсков, фитобентоса (работы Ю. Ю. Марти, В. Н. Майского, В. П. Воробьёва, В. А. Водяницкого, А. А. Майоровой, Н. Н. Данилевского, В. А. Костюченко, Т. В. Дехник, А. А. Калугиной-Гутник и многих-многих других выдающихся учёных-гидробиологов) привело к тому, что по степени изученности биоты и биоресурсов Чёрное и Азовское моря долгое время не имели равных среди других морских бассейнов бывшего Советского Союза и, возможно, всего Мирового океана.

Однако в последние десятилетия поступательное развитие науки потребовало перехода от описательного этапа, на котором исследовалась в основном структура популяций и видов, к этапу функциональному, задачей которого стало вскрытие закономерностей динамики численности и продуктивности, жизненных циклов, биоразнообразия морских объектов, их взаимоотношений с внешней средой. Этот этап в последнее время сомкнулся с системным этапом, когда стало ясно, что все элементы биоты являются компонентами экосистемы и лишь установление сложных взаимодействий между ними может объяснить закономерности и особенности их существования.

Всё это имеет прямое отношение к проблеме биоресурсов, тем более что на протяжении последних десятилетий Чёрное и Азовское моря подверглись мощному негативному воздействию таких антропогенных факторов, как нерегулируемая интенсификация промысла,

браконьерский лов, берегоукрепительные работы, включающие строительство разнообразных гидротехнических сооружений, загрязнение за счёт резкого увеличения промышленных и бытовых стоков, аварийные ситуации на транспорте в прибрежных акваториях, несанкционированный сброс судами балластных вод. В последнее время к ним можно добавить изменение климата, связанное с глобальным потеплением.

Вследствие всего этого в настоящее время актуальным является не столько увеличение эксплуатации биоресурсов, сколько их бережное и рациональное использование, включая научно обоснованные рекомендации по их сохранению и охране. Последнее невозможно без оценки современного состояния популяций массовых промысловых и перспективных для промысла объектов, для чего необходимо располагать подробной информацией о функционировании азово-черноморских экосистем на всех уровнях их организации.

Нельзя обойти вниманием и наблюдаемый в последние полвека процесс изменения видового состава животного и растительного мира в Чёрном и Азовском морях, во многом опять-таки связанный с деятельностью человека. Интенсивно развивающееся в последние десятилетия морское транспортное сообщение, сопровождающееся расширением географии межгосударственных и межконтинентальных связей, невольно содействует проникновению тех или иных организмов в новые для них водоёмы, последствия которых зачастую носят непредсказуемый характер (достаточно вспомнить появление в Чёрном море рапаны, анадарты, гребневиков мнемнопсиса и берое, десятка других видов беспозвоночных и позвоночных животных, а также водорослей). И, наконец, марикультура, связанная с преднамеренной интродукцией полезных, с позиции потребно-

стей человека, организмов, ещё явно недостаточно развитая в азово-черноморском регионе, также вносит свой вклад в изменение видовой структуры морских сообществ и трофических связей в них.

Учитывая то обстоятельство, что к настоящему времени в Институте биологии южных морей НАН Украины выполнен большой объём фундаментальных и прикладных исследований по биоресурсам Чёрного и Азовского морей, а также исходя из актуальности полученных результатов для решения задач диагноза и прогноза экосистемной динамики бассейна, коллектив авторов подготовил настоящую монографию. В ней дана оценка комплексного современного состояния азово-черноморских биоресурсов (пелагических и демерсальных рыб, макрофитов, зообентоса), в том числе по физиолого-биохимическим показателям, отношению к гипоксии, нефтяному и другим фор-

мам загрязнения морской среды. Показаны роль первичной продукции как основы промысловой продуктивности водоёма, а также значение зоопланктона как кормовой базы рыб и одновременно их пищевого конкурента, раскрыта роль микробиологического и паразитологического мониторинга в условиях искусственного выращивания морских организмов.

Полученные результаты в целом рассматриваются авторами как современная научная база данных и знаний, которая может эффективно использоваться для разработки долгосрочных адаптивных стратегий и принятия конкретных управленческих решений в области управления биоресурсным потенциалом азово-Черноморского бассейна.

Редакторы

*В. Н. Еремеев, А. В. Гаевская,
Г. Е. Шульман, Ю. А. Загородняя*

ГЛАВА 1

РЫБНЫЙ ПРОМЫСЕЛ В АЗОВО-ЧЕРНОМОРСКОМ БАССЕЙНЕ: ПРОШЛОЕ, НАСТОЯЩЕЕ, БУДУЩЕЕ

Глобальные проблемы обострения противоречий между возрастающими потребностями человечества в эксплуатации морских биологических ресурсов и ограниченным потенциалом их естественного воспроизводства весьма остро проявились в последние десятилетия в Азово-Черноморском бассейне. На фоне общеклиматических трансформаций экосистемы Азовского и Чёрного морей, в силу ограниченного водообмена с Мировым океаном и зависимости от континентального стока, в первую очередь подвержены различным формам антропогенного пресса. Основными факторами, оказавшими решающее влияние на катастрофическую деформацию запасов и структуры промысловых ресурсов региона, являются хроническое загрязнение, перелов, физическое уничтожение биотопов, вселение агрессивных аллохтонных гидробионтов и уменьшение естественного водного баланса водоёмов в результате зарегулирования стока рек. При формировании и внедрении концепции устойчивого развития азово-черноморской морской зоны особое значение имеет анализ становления, состояния и гармоничного совершенствования рыболовства, как важной отрасли экономики Украины. Вместе с тем, необходимо всестороннее изучение влияния различных видов промысла на экосистему морей с целью предотвращения их негативных последствий.

В историческом аспекте прослеживаются три основных этапа расцвета рыболовства в Азово-Черноморском бассейне: античный, средневековый и современный. Первые письменные свидетельства о рыболовстве в Чёрном море относятся к VII - VI вв. до н.э. и по времени совпадают с возникновением на его берегах эллинских колоний (Марти, 1941). Более подробные сведения об обилии в Понте и Меотиде ценных видов рыб, способах их лова, приготовления, особенностях торговли принадле-

жат перу таких знаменитых древнегреческих историков и географов, как Геродот (V в. до н. э.), Архестрат (IV в. до н.э.), Страбон (на рубеже старой и новой эры) (Губанов, 2008; Марти, 1941). Между древнегреческими, а позже римскими черноморскими античными колониями и Метрополиями существовала оживлённая торговля рыбой, прежде всего, осетровыми, сельдью и хамсой, ёмкости для засолки которых сохранились на территории Херсонеса и под Керчью. Возле Севастополя, наряду с хамсой, важное промысловое значение имели скумбрия, пелагида, тунцы, кефали, барабуля (Тихий, 1917, цит. по: Марти, 1941), на западном побережье Крыма, судя по многочисленным остаткам костей и чешуи, в массе заготавливались кефали (Щеглов, Бурдак, 1965). В средние века (XIII - перв. пол. XV вв.) в период активной колонизации Венецией и Генуей северного побережья Чёрного моря, Керченского пролива и Азовского моря рыбный промысел, значительно сократившийся к тому времени, возрождается. Икра осетровых, кефалей и солёная рыба в большом количестве экспортируются как в эти республики, так и другие страны Средиземноморья. В конце XV в. под натиском татар итальянские колонии пали, неассимилированное христианское население рыбаков (греки, армяне, итальянцы, молдаване и др.) эмигрировали, и промысел рыбы пришёл в упадок (Вельский, 2001). В 1637 г. донские казаки завоевали Азов и организовали активный промысел рыбы в низовьях Дона и в акватории нынешнего Таганрогского залива (Воловик и др., 2009).

Современный этап азово-черноморского рыболовства связан с присоединением приморских земель к России в конце XVIII в. и началом заселения побережья потомственными рыбаками, в первую очередь, греками, которым русское правительство разрешило селиться на

Глава 1

юге России, а также русскими и украинцами. Немаловажное значение для развития промысла имело материальное поощрение со стороны государства (Марти, 1941).

Первые более или менее достоверные сведения об объёмах вылова в Азовском бассейне в пределах размещения войска Донского относятся к началу XIX в. и принадлежат С. Ф. Номикосову (Воловик и др., 2009). Целе-направленные широкомасштабные рыбохозяйственные исследования Российской империи от северных до южных морей, включая озёра и реки, были выполнены во время первой российской экспедиции (1851 - 1870) под руководством К. М. Бэра. Непосредственно в Азовском и Чёрном морях эти работы проводил Н. Я. Данилевский (1871), который на основе материала, собранного в 1863 - 1864 гг., и всех имевшихся в его распоряжении дополнительных сведений, дал подробную характеристику рыболовства в Азовском море, включая низовья Дона и Кубани, несколько менее доскональную - побережья Крыма и фрагментарную - в устьях основных рек, лиманах и прибрежной северо-западной части Чёрного моря и кавказского побережья.

В 1927 г. видный экономист рыбного хозяйства Ф.А. Аверкиев положил начало регулярному сбору, систематизации и публикации статистических материалов по добыче водных живых ресурсов СССР в Азово-Черноморском бассейне, которые издавались в виде сводок, содержащих подробные сведения о ежегодном вылове каждой рыбохозяйственной организацией бассейна, динамике суммарных уловов СССР в основных промысловых районах в Азовском и Чёрном морях и Керченском проливе; объёмах добычи отдельных групп и видов водных живых ресурсов. При анализе вылова СССР в Азовском и Чёрном морях в период 1927 - 1959 гг. мы базируемся в основном на этих статистических данных (Аверкиев, 1960). Дальнейшее развитие вплоть до настоящего времени эти работы получили в трудах сотрудников Азовского НИИ рыбного хозяйства С. П. Воловика, Ю. И. Зайдинера и др.

Сводная информация по рыболовству региона отражена в периодических изданиях трудов рыбохозяйственных институтов и филиалов АзЧерНИРО (ныне ЮгНИРО), АзНИИРХ, ВНИРО, в большом количестве монографий, аналитических справочников и статей, ссылки на которые приводятся ниже.

С начала прошлого столетия в развитых странах начали публиковаться национальные, региональные и международные промысловые сводки. Так, Статистическим отделом Лиги Наций вплоть до 1943 г. издавались таблицы морских уловов различных государств, а в бюллетене Международного совета по исследованию морей с 1903 по 1937 гг. анализировалось рыболовство в Северной Атлантике (Расе, 1947).

После второй мировой войны обработкой и усовершенствованием статистических данных о мировом промысле водных живых ресурсов (ВЖР) начало заниматься Рыболовное управление ФАО. Начиная с 1988 г., в публикациях (FAO Yearbook. Fishery statistics) и на сайте этой организации в Интернете (www.fao.org/Fisheries.Statistics) размещаются данные о вылове каждой из европейских стран. Заметим, что сведения, размещённые в различных сводках, по ряду причин могут существенно различаться и, как правило, ниже реального уровня изъятия (Моисеев, 1969). В связи с этим в настоящей работе при анализе рыболовства Украины за основу принимались данные ежегодных статистических сводок рыбохозяйственных организаций страны.

Прежде чем перейти к анализу промысловой информации необходимо подчеркнуть, что, согласно современной классификации ФАО, гидробионтов и околотовных животных делят на шесть групп, в том числе три группы рыб (пресноводные, проходные и морские), ракообразные, моллюски и «разные» (беспозвоночные гидробионты, морские млекопитающие и околотовные позвоночные - амфибии, черепахи, крокодилы и т.д.). В статистических сводках в советский и последующий периоды всех азово-черноморских промысло-

Рыбный промысел в Азово-Черноморском бассейне.

вых рыб объединяют в эти же группы, причём к морским рыбам причисляют как собственно морских (хамса, шпрот, кефалевые, камбаловые и многие другие) так и солоноватоводных (тюлька, бычки). Проходные в основном представлены осетровыми и сельдевыми, в незначительном количестве черноморским лососем и речным угрём; в некоторых сводках по Азовскому морю в эту группу включены рыбец и шемая. Третья группа сформирована за счёт полупроходных (судак, лещ, тарань и другие) и собственно пресноводных рыб.

В свою очередь, в статистических сводках одновременно приводятся сведения как по отдельным видам, имеющим практическое значение (шпрот, тюлька, лещ и другие), так и одновременно по нескольким родственным видам (бычки, кефали, сельди), при этом к ним применяют термины либо «объект промысла», либо «промысловая группа» (см.: Межжерин, 2008).

Следует подчеркнуть, что объёмы вылова в Керченском проливе большинство авторов включают в итоговый отчёт по Азовскому морю (Воловик и др., 1996; Зайдинер, Попова, 1997; Межжерин, 2008; Раса, 1948). В соответствии с принятым районированием, в украинском секторе Азовского моря выделяют три промысловых района: Керченский - от м. Такиль до м. Хрони, Азово-Крымский - от м. Хрони до пролива Тонкий и Азово-Украинский - в пределах границ Запорожской и Донецкой областей; в Чёрном море - два: Черноморско-Крымский - побережье Крыма от м. Такиль до границы с Херсонской областью в верхней части Каркинитского залива и Северо-Западный, простирающийся далее на запад вплоть до границы с Румынией (Аверкиев, 1960).

Несмотря на то, что Азовское и Чёрное моря объединяют в единый бассейн, они кардинально различаются по своим абиотическим и биотическим характеристикам, интенсивности и последствиям антропогенного пресса, структуре ВЖР, объёмам промысловых запасов и интенсивности их эксплуатации, в связи с

чем особенности рыболовства в этих морях, как правило, рассматривают отдельно.

Азовское море. Согласно нашим и литературным (Дерипаско, 2010) данным, ихтиофауна Азовского моря насчитывает 117 видов и подвидов рыб из 40 семейств.

До второй половины XX века Азовское море занимало первое место среди морей Мирового океана по уловам с единицы акватории (70 - 80 до 85 кг га²) (Воловик и др., 1996; Зенкевич, 1963). Основными факторами, определявшими его высокую рыбопродуктивность, на которые обращал внимание ещё Н. Я. Данилевский (1871), являлись:

- мелководность, при которой обеспечивался равномерный прогрев воды от поверхности до дна, способствовавший высокой скорости наиболее важных для биопродуктивности химических и биологических процессов, а также активное ветровое перемешивание, которое захватывало не только всю водную толщу, но и верхний 2 - 4-сантиметровый слой донных отложений, насыщенных органическим веществом и биогенными элементами (Воловик и др., 2009);
- большой сток пресных вод, составлявший в среднем 42 км³ в год или 12,5 % объёма моря, а в многоводные годы - 60 - 70 км³ (около 20 %) (Воловик и др., 2009), что обеспечивало низкую среднюю солёность (10,6 ‰) на большей части акватории моря, благоприятной для нагула ценных проходных и полупроходных видов рыб. Большие весенние паводки, охватывавшие обширные пойменные территории, обеспечивали высокую эффективность нереста и нагула молоди рыб;
- значительное поступление биогенных элементов с водами рек Дон и Кубань, составившими 1/10 часть от общего объёма биогенных элементов, находящихся в море, которые вместе с биогенами морского происхождения способствовали формированию высокой первичной продукции.

Первые официальные статистические сведения об объёмах вылова в Азовском море

относятся к первой четверти XIX в. и непосредственно связаны с рыболовством войска Донского. По данным С.Ф. Номикосова (цит. по: Воловик и др., 2009), в 1818 г. донскими казаками было поймано (без сельдей) 26,42 тыс. т, в 1822-м - 82,76 тыс. т рыбы, что, по его мнению, примерно на 50 % ниже фактического вылова. В середине XIX в. в Азово-Донском и Азово-Кубанском районах, по официальным сводкам, добывалось 1,28 тыс. т красной рыбы (осетровые) и 85 - 100 тыс. т белой (тарань, лещ, сазан, чехонь, шемая, другие карповые, судак, сом) рыбы, включая сельдей. По утверждению Н. Я. Данилевского (1871), эти показатели были занижены как минимум в 2 - 3 раза, и реальный вылов составлял 170 - 300 тыс. т. Имеются свидетельства, что вылов осетровых в этот период в Азовском море составлял 16,4

тыс. т (Воловик и др., 1996). Анализ видового состава уловов показывает, что в XIX в. их основу составляли проходные и пресноводные (полупроходные и туводные) рыбы.

К началу XX в. в результате перелома и нарушений условий размножения общие уловы в Азовском море упали в 4 - 6 раз, а осетровых - в 10 - 15 раз, что определённым образом стимулировало добычу менее ценных видов - азовского пузанка, бычков и морских рыб, в частности хамсы; вылов последней в 1903 г. в Керченском проливе достиг 6 тыс. т (Воловик и др., 2009; Зернов, 1902; Марти, 1941). Перед 1-й мировой войной общий улов в Азовском море оценивался в 48,9 - 59,2 тыс. т, но отличался видовым разнообразием и охватывал 21 вид и видовые родственные группы рыб (рис. 1) (Воловик и др., 2009; Межжерин, 2008).

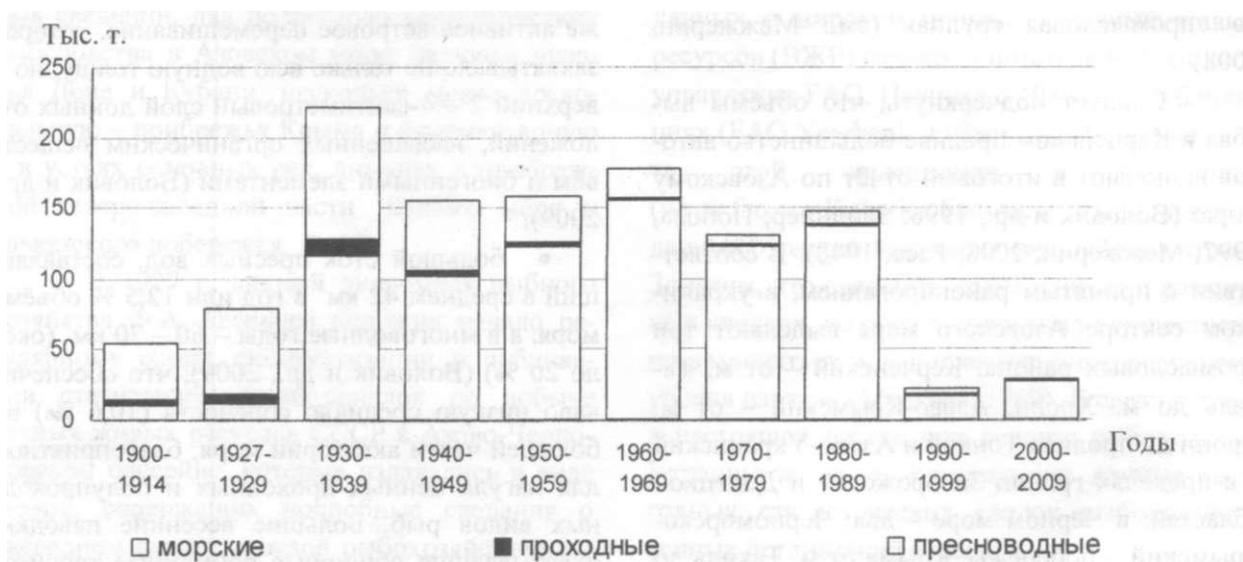


Рис. 1 Среднегодовые уловы основных промысловых категорий рыб в Азовском море (среднегодовой вылов в 1940 - 1949 гг. приводится без уловов в 1942 - 1943 гг.; в 2000 - 2009 гг. приведён среднегодовой вылов только Украины)

Для азовского взморья Крыма от м. Такиль до пролива Тонкий видовой состав уловов отличался наибольшим разнообразием и включал до 50 видов промысловых рыб, из которых основными были 3 вида сельдей, 4 вида кефалей, хамса и скумбрия; второстепенное значение имели бычки, тюлька, атерина (2 вида), ставрида, камбала-калкан и глосса и др. (Алек-

сандров, 1923; Зернов, 1902, 1903). В предвоенные годы здесь добывалось 10,6 - 10,8 тыс. т (рис. 1) (Воловик и др., 2009). В акватории современного Азово-Украинского промрайона облавливали осетровых, полупроходных карповых и судака, бычков, тюльку, кефалей в количестве от 3,1 тыс. т (1909 г.) до 10,8 тыс. т (1912 г.).

Рыбный промысел в Азово-Черноморском бассейне.

После окончания гражданской войны началось быстрое возрождение азовского рыболовства. Укрупнялись хозяйства, модернизировались орудия и флот, совершенствовалась техника лова. Широкое развитие получила рыбохозяйственная наука, в частности промысловая разведка рыбы. Уже в конце 1920-х годов вылов превзошел предвоенный и с 1927 по 1929 гг. в среднем составил 82,7 тыс. т (Аверкиев, 1960). В 1930-е годы в связи с появлением сейнеров и моторизацией флота уловы резко возросли и в 1936 г. достигли максимальных значений - 301 тыс. т, при этом с одного гектара в среднем добывалось около 80 кг рыбы в год. Это превосходило среднюю рыбопродуктивность Каспийского моря примерно в 7 раз, Чёрного - в 40 раз и Средиземного - в 160 раз (Межжерин, 2008). Среднегодовой вылов за 20 лет (без учёта данных за 1942 - 1943 гг.) с 1930 по 1951 гг. (до зарегулирования стока Дона) по разным оценкам был на уровне 195,6 - 212 тыс. т (рис. 1). Удельный вес азовского промысла от общего вылова СССР в Азово-Черноморском бассейне в первой половине XX в. составлял около 85 % (Аверкиев, 1960; Воловик и др., 2009; Зайдинер, Попова, 1997). С 1927 по 1951 гг. в Азовском море и Керченском проливе было выловлено 4250,2 тыс. т рыбы, а общая ихтиомасса в эти годы оценивалась в 600 - 900 тыс. т (Воловик и др., 2009).

В конце 1920-х годов промысел базировался на 14 видах и близкородственных группах рыб, удельный вес которых превышал 1 % от среднегодового вылова (Межжерин, 2008). Основу уловов составляли полупроходные виды - судак (45 %) и лещ (17,3 %), далее следовали хамса (10,5%), сельди (5,8 %), тюлька (5,5 %). В последующие два десятилетия ведущее положение в промысле заняли морские рыбы, составляя в среднем 133,8 тыс. т (63,1 % всего вылова), доля полупроходных и пресноводных видов сократилась до 1/3 улова - 71,7 тыс. т (33,8 %), проходных - осетровых и сельдевых ежегодно в среднем облавливали по 3,0 тыс. т и 3,5 тыс. т соответственно (совместно 3,1 %) (Воловик и др., 2009). В середине 1920-х

годов началось освоение запасов последнего многочисленного вида Азовского моря - тюльки. В 1930 - 1940-е годы по объёмам изъятия она вышла на первое место с ежегодным выловом в среднем 63,2 тыс. т, что составляло 29,8 % общего улова, за ней следовали хамса - 24,3 %, судак - 14,5 %, лещ - 11,1 % и бычки - 7,1 %. Существенно возросли в этот период и среднегодовые уловы в Керченском проливе - до 23,3 тыс. т, Азово-Крымском - до 12,3 тыс. т и особенно в Азово-Украинском районе - до 44,1 тыс. т.

Ко второй половине XX в. число главных промысловых видов и близкородственных групп рыб сократилось до 13. В связи с ухудшением условий нереста и переловом из уловов выпали 10 генетически пресноводных видов (стерлядь, пузанок, берш, шемая, синец и др.)-

Коренные изменения экосистемы Азовского моря начались после зарегулирования стоков Дона (1951), Кубани (1967), малых рек, и 1950 - 1960-е годы можно охарактеризовать как период формирования нового режима моря. В конечном итоге эти изменения привели не только к полному нарушению механизма естественного воспроизводства проходных и полупроходных рыб и падению их вылова более чем на порядок, но и общему снижению продуктивности морской экосистемы (Воловик, 2000). Важной особенностью этого периода является сохранение качественной структуры морских сообществ, при одновременном значительном изменении их количественных показателей. В 1950-х годах уловы снизились до 149,2 тыс. т в год, а в 1956-м составили всего 99,4 тыс. т, что, помимо вышеуказанных причин, было вызвано сокращением уловов хамсы и запретом на добычу тюльки, действовавшим с 1956 по 1962 гг. (рис. 1) (Межжерин, 2008). Основное значение с 1955 по 1960 гг. имели бычки, доля вылова которых в среднем составляла 61 % в год.

В 1960-е годы среднегодовые уловы увеличились до 178 тыс. т за счёт высокоурожайных поколений хамсы и тюльки, общая

добыча которых вместе с бычками составляла 86 % всего вылова. Вылов осетровых в эти два десятилетия в среднем составлял 0,8 тыс. т в год, сельдей - 1,2 тыс. т, полупроходных и пресноводных - 22,2 тыс. т (Воловик и др., 2009). Доля уловов в Азовском море сократилась примерно до 70 % от всего промысла в Азово-Черноморском бассейне (Межжерин, 2008).

В 1960 - 1980-е гг. значительно усилился антропогенный пресс на среду и биоту моря, вызвавший не только количественные, но уже и качественные изменения всей экосистемы моря, включая структуру его рыбных запасов. Основными негативными факторами и их последствиями были (Воловик, 2000):

- увеличение безвозвратного водопотребления, достигавшего 35 % годового стока Дона и 65 % - Кубани, что повлекло за собой осолонение моря и ухудшение условий обитания пресноводных и солоноватоводных рыб при одновременном широком расселении черноморских иммигрантов;
- интенсивное загрязнение воды и донных отложений ксенобиотиками (солями тяжёлых металлов, детергентами, пестицидами, нефтепродуктами и др. биологически активными веществами), приведшее, с одной стороны, к нарушению развития рыб и других гидробионтов, а с другой - к эвтрофированию, следствием которого стали регулярные губительные заморы;
- расширение транспортного судоходства, строительство портов, проведение масштабных дноуглубительных работ и дампинга, приведшие к физическому разрушению биотопов, мест нагула и нереста, в первую очередь, донных рыб (бычковых, камбаловых и др.);
- чрезвычайно высокая гибель молоди пресноводных рыб в водозаборах, количественно сопоставимая с выпуском искусственно выращенной на рыбоводных заводах.

В результате средний ежегодный вылов рыбы сократился до 131 тыс. т в 1970-х годах, а в последующее десятилетие - до 104 тыс. т (рис. 1). При этом из ключевых промысловых

видов выпали бычки, а двумя главными объектами промысла утвердились тюлька и хамса (Межжерин, 2008). Несмотря на широкомасштабные мероприятия по искусственному воспроизводству ценных рыб пресноводного происхождения, их вылов в эти два десятилетия значительно уменьшился и колебался от 5 до 15,3 тыс. т в год (Воловик и др., 1996). Исключение составили осетровые, добыча которых в 1980-е годы за счёт выпуска жизнестойкой заводской молоди возросла до 1,2 тыс. т и оставалась на этом уровне до середины 1990-х (Межжерин, 2008). Причём в связи с резким падением мирового вылова осетровых доля азовских уловов в эти годы достигла 10 % общемирового. В целом, удельный вес рыбного промысла в Азовском море от всего Азово-Черноморского в 1970-е гг. составил в среднем 41,9 %, а в последующие два десятилетия - уже около 30 %.

Последняя фаза антропогенных преобразований приходится на конец 1980-х - начало 1990-х гг. и связана с вселением и массовым развитием гребневика мнemiопсиса, который нарушил функционирование экосистемы пелагиали моря, оказал влияние на продукционно-деструкционные процессы и затронул бентосное население (Воловик и др., 1996). Падение уловов было катастрофическим - от 140,4 тыс. т в 1987 г. до 10,2 тыс. т в 1990-м (Зайдинер, Попова, 1997). В 1990-е годы среднегодовой вылов составил 22,4 тыс. т, из которых около 0,7 тыс. т составляли осетровые, менее 0,1 тыс. т - проходные сельди, около 4 тыс. т - полупроходные и пресноводные, при этом примерно половина уловов приходилась на долю судака (рис. 1) (Воловик и др., 2009). Основными видами морских рыб традиционно являлись тюлька (9,2 тыс. т) и хамса (5,0 тыс. т), значительно утратившие прежнее практическое значение, а также впервые вступивший в промысел пиленгас (2,4 тыс. т).

После развала СССР к середине 1990-х гг. в Азовском море массовый характер приобрёл несанкционированный вылов ценных видов рыб и, в первую очередь, осетровых. В

Рыбный промысел в Азово-Черноморском бассейне.

1995 - 1997 гг. официальные уловы осетровых сократились до 400 - 600 т, в последующие два года - до 200 - 300 т, а с 2000-го упали на порядок (рис. 1). При этом по неофициальным данным, браконьерами добывалось ежегодно до 10 тыс. т осетровых при их общем запасе в 1995 г. порядка 60 тыс. т (Межжерин, 2008). Если до 1990 г. неучтённый вылов осетровых был примерно равен легальному, то в 1996-м он превышал последний по северюге в 5,6, а осетра - в 11,6 раза (Зайдинер, Попова, 1997). Браконьерский перелов многих видов рыб в 1990-е годы очевиден, т.к. объём его вылова превышал официальный в 4 - 40 раз (Воловик, 2000).

Сведения об общем вылове рыбы в Азовском море в первое десятилетие 2000-х годов в литературных источниках различны. По информации одних (Межжерин, 2008), среднегодовой вылов в начале десятилетия находился на уровне 50 тыс. т., по другим данным, был ниже - от 9,8 до 32,0 тыс. т (Воловик и др., 2009). Согласно сводке Азовгосрыбоохраны (г. Бердянск), вылов рыб Украиной в Азовском море с 2000 по 2009 гг. колебался от 22,67 до 33,1 тыс. т и в среднем составлял 28,13 тыс. т в год. Доля проходных видов сократилась до 0,046 %, среднегодовой вылов осетровых составил 4,0 т, сельдей - 9,0 т (рис. 1). С июня 2009 г. все осетровые включены в «Красную книгу Украины» (2009), их промысел запрещён.

Значительно упали уловы пресноводных рыб, и в общем объёме их доля за последнее десятилетие составила около 3 %. Среди них доминировал судак, но его вылов также резко снизился - от 1715 т в 2002 г. до 28 т в 2009-м. В настоящее время предлагается ввести мораторий на эксплуатацию его запасов. Основной промысла в этот период являлись солоноватоводные тюлька (35,2 %), бычки (24,8 %) и морские - хамса (17,8 %), пиленгас (17,4 %).

Таким образом, можно констатировать, что в промысловой ихтиофауне Азовского моря, начиная со второй половины XX века, произошли коренные негативные процессы, как в

количественном, так и в качественном отношении, имеющие необратимый характер. Современный вылов Украиной и Россией различных промысловых видов в Азовском море и во впадающих в него реках уменьшился от 10 - 40 до 1000 раз по сравнению с серединой XX в. (Воловик и др., 2009). Катастрофически упали уловы, в первую очередь, проходных рыб (сельдевых, осетровых) - примерно в 1500 раз - и полупроходных (судака, леща, тарани, чехони и др.) - от сотен до тысячи раз.

Чёрное море. Согласно последним данным, в Чёрном море зарегистрировано 224 вида и подвида, относящихся к 64 семействам морских, солоноватоводных, проходных и пресноводных рыб (Болтачёв, 2003; Болтачёв и др., 2009; Васильева, 2007; Раса, 1993). Данные по рыболовному промыслу в Чёрном море в XIX в. довольно ограничены, что связано с бурным историческим прошлым региона в тот период. Как указывалось выше, первые официальные сведения опубликованы Н. Я. Данилевским (1871), согласно которым возле черноморских берегов Крыма вёлся сезонный лов около 60 видов рыб. Среди них массовыми были скумбрия, кефаль, хамса, а локальное значение имели калкан и барабуля. По объёму вылова выделялась Балаклавская бухта, в которой круглогодично промыслили морских рыб. Кефалей и скумбрию добывали в основном под Феодосией и Евпаторией (Данилевский, 1871; Марта, 1941). О высокой численности некоторых видов в отдельные годы возле Крыма можно судить по таким свидетельствам, как, например, «сельдей в Феодосии случается иногда такое множество, что женщины собирают их руками по берегу моря и уносят домой столько, сколько каждая в состоянии с собой взять» (Кораблев, Сиряков, 1855, стр. 91). В 1859 г. во время осенней миграции хамса зашла в Балаклавскую бухту в таком огромном количестве, что, по свидетельству жителей, не было видно воды, и в результате вся рыба в бухте погибла, а процесс её разложения продолжался около года (Данилевский, 1871).

От Тендровской косы до Дуная в значи-

тельном количестве традиционно ловили скумбрию и кефалей, в устьях рек и лиманах - осетровых, карповых и окунёвых, причём основной вылов приходился на Днепровско-Бугский лиман (Данилевский, 1871). Однако, по сравнению с Азовским морем, по мнению Н. Я. Данилевского, рыбопродуктивность Чёрного моря была значительно ниже.

Сведения о рыболовстве в Чёрном море в первой четверти XX века немногочисленны. Исключение составляет прибрежное рыболовство Крыма, обстоятельному обзору которого посвящен ряд работ (Александров, 1923; Зернов, 1902, 1903, 1904; Пузанов, 1923). С внедрением в 1910 г. активных орудий лова - аламанов, заимствованных из Турции, сначала в Керченском проливе, а затем вдоль черноморского побережья Крыма, существенно увеличились уловы хамсы (Марти, 1941). К 1913 г. её среднегодовой вылов составил 7,4 - 8,2 тыс. т, из которого 50 - 60 % уловов приходилось на керченский район и 25 - 30 % - на севастопольский (Александров, 1923). В 1919 - 1922 гг. хамса в массе зимовала у южных берегов Крыма и буквально спасла местное население от жестокого голода, поразившего Украину и юг России (Пузанов, 1923). Второе место в крымском рыболовстве занимали сельди - 3,3 тыс. т; основной объём их вылова (75 - 80 %) также приходился на Керчь. Из 1,3 тыс. т кефалей около половины добывали в районе м. Тарханкут и в Каркинитском заливе, а четвертую часть - под Севастополем (Александров, 1923; Зернов, 1903). Столько же вылавливали барабули, в основном в керченском и севастопольском районах, а также возле Феодосии. Возле западных и южных берегов Крыма активно добывались скумбрия (до 1,2 тыс. т), камбалкалкан (650 т), а также ставрида, ласкирь, сарган, пелагида, горбыль, луфарь и др. - всего до 650 - 820 т ежегодно (Александров, 1923; Зернов, 1903). В этот же период вдоль южных берегов Крыма получил развитие зимний крючковой лов белуги, который за путину составлял более 800 т (Зернов, 1904). Общий ежегодный вылов рыбы, по разным оценкам, измерялся от

18,8 до 27,3 тыс. т, при этом около 75 % зарегистрированного улова приходилось на Керченский участок, 12 % - на Севастопольско-Балаклавский (Александров, 1923). Видовой состав уловов включал около 50 видов. Наибольшее значение имели кефали (4 вида), скумбрия, сельди (3 вида), хамса, белуга и осётр, на долю которых приходилось примерно 60 % общего вылова. Более 20 % уловов составляли камбала, султанка, ставрида, севрюга, тюлька и бычки. Промысел у берегов Крыма базировался на морских и проходных рыбах (осетровые, сельди), доля которых составляла соответственно около 70 и 30 %.

В 1920 - 1930-х гг. объём вылова в Чёрном море, по сравнению с Азовским, был существенно ниже. По данным Ф. В. Аверкиева (1960), по мере модернизации флота и орудий лова происходило увеличение объёмов добычи рыбы Советским Союзом: с 1927 по 1929 гг. от 14,2 до 28,3 тыс. т (в среднем 20,8 тыс. т), в 1930-е годы от 22,5 до 39,6 тыс. т (в среднем 32,6 тыс. т) (рис. 2). За этот период удельный вес черноморских уловов составлял 10,8 - 25,9 % всего вылова СССР в Азово-Черноморском бассейне. Промыслом было охвачено около 45 видов рыб, из которых 18 видов и близкородственных групп имели долю в уловах более 1 %. Явно доминирующие виды в эти годы отсутствовали. В 1920-е годы более половины вылова составляли проходные (5,9 %), полупроходные и пресноводные (49,8 %) рыбы; на долю морских приходилось 44,3 %. Наибольший удельный вес в уловах имели хамса (17,1 %), бычки (8,7 %), щука (6,6 %), лещ (5,3 %), тарань (5 %) и сельди (3,4 %). В 1930-е годы лидирующее положение заняли морские виды (68,5 %), доля проходных осталась на прежнем уровне (5,8 %), а пресноводных и проходных снизилась почти в два раза (25,7 %). Более трети уловов приходилось на хамсу (34,2 %), за ней следовали бычки (9,3 %), тюлька (5,6 %) и скумбрия (3,4 %). Проходные сельди составляли 4 % вылова, а из пресноводных рыб выделялись щука (3,7 %), лещ и тарань (по 2,3 % каждый).

Рыбный промысел в Азово-Черноморском бассейне.



Рис. 2. Среднегодовые уловы основных промысловых категорий рыб в Чёрном море (среднегодовой вылов в 1940 - 1949 гг. приводится без уловов в 1942 - 1943 гг.; в 2000 - 2009 гг. приведён среднегодовой вылов только Украины)

Основным промысловым районом в эти годы был Северо-Западный, уловы в котором изменялись от 10,1 (1927 г.) до 22,3 (1935 г.) тыс. т, что составляло 32,6 - 74,4 % всего черноморского промысла СССР. Возле Крыма вылавливали ежегодно от 2,4 (1927 г.) до 11,4 (1934 г.) тыс. т рыбы, в среднем 6,1 тыс. т, что существенно ниже, чем в начале XX в. В уловах лидировала хамса, уловы которой изменялись от 0,5 до 9,4 тыс. т, составляя в отдельные годы до 86,8 % всего промысла в Черноморско-Крымском районе. На втором месте стабильно были кефали, их максимальная добыча отмечена в 1938 г. - 1,4 тыс. т.

В 1920-е годы турецкими рыбаками в среднем добывалось 15,0, болгарскими - 1,5 тыс. т (Вылканов, 1983; Раса, 1949). По данным Т.С. Расса (1949), во второй половине 1930-х годов всеми черноморскими странами в среднем вылавливалось 62,4 тыс. т. рыбы в год. Советским Союзом добывалось около половины (29,3 тыс. т), далее следовали Турция (примерно 15 тыс. т), Румыния (13,6 тыс. т) и Болгария (4,5 тыс.т). Согласно другим данным, среднегодовой вылов рыбы СССР в 1936 - 1938 гг. был несколько выше - 32,2 (Аверкиев, 1960), а болгарские уловы были ниже - 2,4 тыс. т (Вылканов, 1983).

В 1940-е годы среднегодовой вылов рыбы составил 25,5 тыс. т., но его падение было связано с 2-ой Мировой войной (рис. 2). Предвоенного уровня вылов достиг в 1947 г. и по 1949 г. в среднем добывалось 32,2 тыс. т в год. Видовой состав уловов остался примерно прежним, но несколько изменилось соотношение основных промысловых категорий рыб, а именно: доля морских увеличилась до 73,9 %, проходных снизилась до 3,4 %, пресноводных - до 22,7 %. Хамса заняла доминирующее положение - 42,6 %, на второе место вышла ставрида (3,3 %), почти столько же вылавливали тюльки (3,2 %). Доля сельдей сократилась до 1,9 %, шуки - до 2,1 %, тарани - до 1,8 %. Основной промысел в 1940 г. и послевоенные годы концентрировался в Северо-Западном районе (44,1 - 61,6 %). Доля крымского рыболовства колебалась от 9,5 до 24,8 %. Сразу после войны вылов здесь был весьма мал и составлял 2 - 3,3 тыс. т, и только в 1949 г. поднялся до 9,6 тыс. т. Следует отметить, что в эти годы в Чёрном море произошла вспышка численности ставриды. Её вылов возле берегов Крымского п-ова к концу десятилетия достиг 1,6 тыс. т. В целом, основными промысловыми объектами в этом районе в послевоенные годы являлись хамса, ставрида и кефали.

В 1950-е годы объём добычи СССР в Чёрном море увеличился до 53,0 тыс. т, причём доля морских видов возросла до 78,1 %, а проходных и пресноводных снизилась соответственно до 2,8 и 19,2 % (рис. 2) (Аверкиев, 1960). По-прежнему, преобладала хамса (36,3 %), существенно увеличилась доля крупной формы ставриды (14,2 %), уловы которой в середине десятилетия (1954 - 1957) достигли рекордных за всю историю черноморского рыболовства величин - 11,6 - 14,0 тыс. т. Аналогичная промысловая ситуация сложилась и с пелагидой, среднегодовой удельный вес которой в уловах достиг 3,8 %, а максимальный вылов составил 8,6 тыс. т. За ними по объёму вылова следовали тюлька (3,5 %) и скумбрия (2,1%). Добыча проходных сельдей была на уровне 1,1 %, а из пресноводных видов выделялись лещ (2,4 %), щука (2 %) и тарань (1,2 %). В целом, около 20 видов в разные годы составляли более 1 % в общем объёме добытой рыбы.

На Северо-Западный промысловый район приходилось в среднем 43,8 % уловов Советского Союза, а на Черноморско-Крымский - 17,8 %. В последнем районе уловы значительно колебались - от 3,8 до 18,2 тыс. т в год. У берегов Крыма максимальный вылов основных пелагических видов отмечался: хамсы в 1951 г. (11,4 тыс. т), пелагиды в 1957-м (6,8 тыс. т), ставриды в 1950 г. (5,3 тыс. т) и кефалей в 1953-м (1,4 тыс. т.), среди донных рыб - барабули в 1950 г. (4,4 тыс. т.), камбалы-калкана в 1951-м (1,2 тыс. т). Из проходных видов рыб здесь добывали до 580 т осетровых.

По другим черноморским странам имеются данные о среднегодовом объёме вылова Болгарии, который составил в 1940-е годы 3,5 тыс. т, а в 1950-е - 4,6 тыс. т (Вылканов, 1983).

В последующие десятилетия обобщающие статистические данные по качественному и количественному составу уловов СССР, аналогичные сборнику В.Ф. Аверкиева (1960), отсутствуют, и при обзоре нами использованы различные доступные литературные источники, статистический материал ФАО, размещён-

ный в интернете (www.fao.org: Fisheries.Statistics), а также ежегодные статистические отчёты, любезно предоставленные Госкомитетом рыбного хозяйства Украины, бассейновыми и территориальными органами рыбоохраны, а также турецкими коллегами. Отметим, что статистический материал, публикуемый ФАО по ежегодному промыслу СССР, а позже Украины и России, включает суммарный вылов этими странами, как в Чёрном, так и в Азовском морях, а Турции - в Чёрном и Мраморном.

Согласно данным Н. Н. Данилевского с соавт. (1979), в 1960-е годы средний вылов СССР в Чёрном море остался на уровне предыдущего десятилетия - 52,5 тыс. т в год (рис. 2); по другим источникам, он увеличился в это десятилетие до 70 тыс. т (Межжерин, 2008). Доля морских видов достигла 83,8 %, проходных и пресноводных упала соответственно до 1,5 и 14,7 %. Благодаря росту количества сейнеров, специализировавшихся на лове стайных пелагических рыб модернизированными кошельковыми неводами, добыча СССР хамсы в Чёрном море в 1969 г. достигла 56,3 тыс. т, и в среднем в 1960-е годы около половины вылова (49,7 %) приходилось на этот вид (Данилевский и др., 1979). Далее по значимости в промысле следовали ставрида (16,8 %), шпрот (3,3 %), скумбрия (3,2 %), кефали (1,1 %), из донных морских видов выделялась камбалкалкан (2,3 %), из проходных - сельди (1,3 %). В целом до 1967 г. структура промысла оставалась прежней. Максимальные уловы мелкой формы ставриды достигали 13,9 тыс. т, шпрота - 4 тыс. т, скумбрии - 3,2 тыс. т, кефалей - 1 тыс. т, камбалы-калкана - 1,7 тыс. т, проходных сельдей - 1 тыс. т. Вылов пелагиды, султанки и осетровых был на уровне нескольких сотен тонн. Заметные изменения в качественном составе черноморских уловов начали проявляться примерно с 1968 г., когда число основных промысловых видов и близких видовых групп сократилось до 12. С этого года как объект промысла перестала существовать скумбрия, а к началу следующего десятилетия - пелагида и тунцы. Вылов осетровых

Рыбный промысел в Азово-Черноморском бассейне.

снизился до нескольких десятков тонн.

Существует три версии относительно исчезновения черноморской популяции скумбрии, а именно: 1) перелов, 2) вспышка численности в конце 1960-х хищного луфаря, в массе выедавшего её молодь (Данилевский и др., 1979). Третьей и наиболее реальной причиной, по мнению Ю. П. Зайцева (1998), является резко возросшее загрязнение промышленно-бытовыми отходами северной части Мраморного моря, где происходил нерест черноморской популяции скумбрии, а также Босфора. В результате пролив, как ключевой участок миграций пелагических видов, был перекрыт химическим барьером. Помимо хронического загрязнения непосредственно в Босфоре весьма часто происходили аварии, сопровождавшиеся залповыми выбросами нефтепродуктов, а в отдельных случаях и пожарами. По устному сообщению турецких коллег, с 1953 по 2002 гг. в Босфоре произошла 461 авария судов, в результате которых в воду попало более 200 тыс. т нефтепродуктов. Немаловажным отрицательным антропогенным фактором является мощный акустический пресс, являющийся следствием интенсивного транзитного и местного судоходства. Ежедневно через Босфор проходит от 100 до 140 судов и около 15000 поперечных проходов пассажирских паромов и катеров, а также сотен прогулочных и рыболовных маломерных судов (Atkten, 2003).

Сокращение вылова проходных видов связано, в первую очередь, с перекрытием нерестовых миграционных путей в реках, уничтожением нерестилищ, чрезмерным официальным и несанкционированным выловами.

Всеми черноморскими странами в 1960-е гг. добывалось в среднем 160,1 тыс. т рыбы в год, из них 32,8 % приходилось на долю СССР, по 3,6 % - на Болгарию и Румынию и 60 % - на Турцию (Данилевский и др., 1979).

В 1970-е годы произошло резкое увеличение добычи рыбы Советским Союзом, в среднем до 150,8 тыс. т в год, за счёт интенсификации промысла мелких пелагических видов рыб (рис. 2) (Межжерин, 2008). Морские рыбы

в среднем составили 95,5 % вылова, проходные - 0,4 % и пресноводные - 4,1 %. При этом количество основных промысловых видов сократилось до 10. В процентном отношении состав уловов был следующим: хамса - 70,9 %, шпрот - 10,6 %, тюлька - 6,8 %, ставрида (мелкая форма) - 5,1 %; катран, скаты, мерланг, судак, лещ и тарань - около 1 % каждый. Из уловов исчезли крупные пелагические хищники, которые в это и последующие десятилетия облавливались в основном возле берегов Турции. За десятилетие средний вылов камбалы-калкана снизился до 336 т.

Увеличение вылова мелких пелагических рыб было связано, с одной стороны, с уменьшением пресса хищных рыб в связи с прекращением их миграций в высокопродуктивную и наибольшую по площади северную часть шельфа Чёрного моря, хорошей кормовой базой для короткоцикловых планктоноядных рыб, а с другой - с техническим перевооружением промысловых судов и увеличением их количества (Чашин, 1997). До середины 1970-х годов шпрот добывался преимущественно в прибрежной зоне ставными неводами максимально до 4 тыс. т в год. В результате целенаправленных и планомерных исследований в 1975 - 1976 гг. были обнаружены значительные запасы шпрота на шельфе Чёрного моря, определены участки и сроки образования им придонных скоплений, отработана тактика поиска и промысла вида, что позволило за короткий срок организовать активный траловый промысел, преимущественно в северо-западном и в северо-восточном районах моря (Гусар, Гетманцев, 1985). Вылов черноморского шпрота Советским Союзом стремительно увеличился от 1 тыс. т в 1975 г. до 57,9 тыс. т в 1979-м (Яковлев, 1995).

По вылову других стран за это десятилетие имеются отрывочные сведения. Так, согласно информации, любезно предоставленной нам турецкими коллегами, среднегодовой вылов 14 основных видов и близкородственных категорий морских рыб Турцией был равен 129,8 тыс. т, Болгарией - 7,9 тыс. т (FAO),

Румынией (с 1970 по 1976 гг.) - 6,3 тыс. т (Данилевский и др., 1979).

Наибольшие уловы за всю историю рыболовства в Чёрном море получены в 1980-е годы, когда среднегодовой вылов СССР достиг 200,4 тыс. т, а максимальный - 280 тыс. т - был зарегистрирован в 1988 г. (рис. 2). Более 98 % вылова составляли морские рыбы, первые десятилетия процента - проходные и около 1 % - пресноводные. Количество промысловых видов, вклад которых в промысел составлял не многим более 1 %, сократилось до 9 (Межжерин, 2008). В уловах доминировала хамса - 67,6 %, доля шпрота увеличилась до 22,8 %, ставриды составила 2,9 %, мерланга и катрана - около 1 % по каждому виду (Яковлев, 1995).

Основной отечественный промысел был сосредоточен на северо-западном шельфе, в меньшей степени в северо-восточной части моря. Мы не располагаем данными об общем вылове в этом десятилетии всеми странами только в Чёрном море. Т. С. Расе (1992) для системы Азовское - Чёрное - Мраморное моря указывает максимальный вылов, зарегистрированный в 1988 г., - около 987,5 тыс. т. По имеющимся сведениям, в тот год в Азовском море было добыто 99,4 тыс. т, а в Мраморном - 43,3 тыс. т; следовательно, в Чёрном было выловлено около 844,8 тыс. т.

Следует обратить внимание на существенные различия в сводках ЮгНИРО об объёмах промысла массовых видов рыб в 1980-е годы. Так, согласно Справочному пособию (Яковлев, 1995), среднегодовой вылов черноморской хамсы с 1980 по 1989 гг. составлял 408,03 тыс. т, тогда как А. К. Чашин (1997) указывает 392,35 тыс. т, т. е. на 15,68 тыс. т меньше. Так же разнятся данные по ставриде (с учётом её вылова в Мраморном море) соответственно 87,95 тыс. т и 91,21 тыс. т - больше на 3,26 тыс. т, черноморскому шпроту - соответственно 50,81 тыс. т и 52,37 тыс. т, т. е. больше на 1,56 тыс. т.

В 1989 г. и последующие два года произошёл обвал уловов доминирующего вида - хамсы, а также ставриды. В 1988 г. вылов чер-

номорской хамсы всеми странами (Зайдинер, Попова, 1997; Яковлев, 1995) был равен 488 тыс. т, в том числе Советским Союзом - 175 тыс. т. В 1989 г. вылов хамсы снизился соответственно до 280 и 60 тыс. т, а в 1990-м упал до 80 и 29 тыс. т. соответственно. На следующий год советскими рыбаками было добыто всего 7 тыс. т хамсы. Промысел ставриды СССР сократилась от 35,3 тыс. т в 1985 г. до 0,3 тыс. т в 1989-м.

Среднегодовой вылов камбалы-калкана в первой половине 1980-х находится на уровне 0,1 тыс. т. С 1986 г. в СССР был введён запрет на её лов (Яковлев, 1995). Уменьшилась добыча мерланга - с 4,7 тыс. т до 0,6 тыс. т, барабули - с 0,9 тыс. т до 0,09 тыс. т, черноморских кефалей - до нескольких десятков тонн.

В целом, кроме шпрота, скатов, катрана и атерины, на рубеже 1980 - 1990-х гг. произошло значительное сокращение уловов практически всех промысловых рыб на один - три порядка, а многие виды, в первую очередь, крупные хищники, выпали из промысла.

Аналогичные изменения отмечены в промысле всех черноморских стран. С 1980 по 1988 гг. удельный вес хамсы в турецком промысле колебался от 60 до 72 %. В конце десятилетия её вылов сократился на порядок - с 295 тыс. т в 1988 г. до 97 тыс. т в 1989-м и 66 тыс. т в 1990-м. Средние уловы черноморской ставриды, ранее превышавшие 90 тыс. т, снизились до 65 тыс. т в 1990 г. и до 20 тыс. т в 1991-м.

Общие среднегодовые уловы Болгарии в 1980-е годы были на уровне 14,2 тыс. т, Румынии - 13,1 тыс. т (Sorokin, 2002; FAO). Показательно, что в 1988 г. румынскими рыбаками было выловлено 3171 т черноморской хамсы и 2666 т ставриды, а в 1990 г. только 5 т и 165 т соответственно (Sorokin, 2002). В целом, средний вылов рыбы в Чёрном море всеми странами в 1980-е годы составил 623,3 тыс. т.

Таким образом, наметившаяся в 1960-е годы деградация черноморской экосистемы наиболее остро проявилась на рубеже 1980 - 1990-х годов, и её состояние оценивалось

Рыбный промысел в Азово-Черноморском бассейне.

как катастрофическое, по мнению же Т.С. Расса (2001), она вошла в фазу коллапса.

Основными причинами сложившейся драматической ситуации в черноморской экосистеме в целом и в промышленном рыболовстве в частности рассматривались следующие:

- Вселение с балластными водами и массовое бурное развитие гребневика мнемнопсиса (*Mnemiopsis leidyi*), биомасса которого в летний период колебалась от нескольких сот миллионов до миллиарда тонн (Яковлев, 1995). Мнемнопсис не только составил жёсткую пищевую конкуренцию рыбам-планктофагам, но также выедал их икру и личинок.

- Перелов, который затронул запасы большинства промысловых видов, за исключением шпрота, атерины и, возможно, скатов и катрана. Например, в отдельные 1980-е годы добыча черноморской хамсы совместно Турцией и СССР достигала 500 тыс. т, что соответствовало изъятию более 60 % запаса (Яковлев, 1995).

- Резко возросшее загрязнение прибрежных вод и донных отложений разными видами загрязнителей, которые вызвали повышенную смертность, в первую очередь, икры и личинок рыб. В результате суммарного негативного воздействия химического и биологического загрязнения численность икры и личинок рыб на шельфе сократилась на два - три порядка. Если в 1960 - 1970-е годы на глубинах до 20 - 30 м средняя многолетняя концентрация икры составляла 210 экз. м⁻², личинок - 60 экз. м⁻², то в 1990 г. в северо-западной части Чёрного моря эти показатели были менее 1 экз. м⁻², а возле Крыма - 6 и 1 экз. м⁻² соответственно (Гордина, Климова, 1996). Аналогичные величины были характерны как для всего шельфа, так и для глубоководной зоны моря.

- Заморные явления, вызванные эвтрофированием, и оказавшие наиболее губительное влияние на гидробиоценозы в самой продуктивной северо-западной части моря. Впервые обширная зона гипоксии площадью 3,5 тыс. км² была зарегистрирована в 1973 г. меж-

ду дельтой Дуная и Днестровским лиманом. В последующие годы площадь заморов возросла до 30 - 40 тыс. км² (Зайцев, 1998). С 1973 по 1990 гг., по подсчётам Ю.П. Зайцева (1998), в этом районе в результате гипоксии погибло около 60 млн. т гидробионтов, включая 5 млн. т рыб донно-придонного комплекса.

- Донные траления при добыче шпрота, следствием которых явилось уничтожение донных биоценозов мягких грунтов на обширных площадях шельфа. Основными поражающими факторами донных тралений являются: а) непосредственный вылов промысловых видов пелагических, придонных и донных видов рыб, бентосных беспозвоночных животных и макрофитов; б) физическое уничтожение донных организмов конструктивными элементами тралов; в) взмучивание мелкодисперсных осадков (пелитовой фракции) с последующим заиливанием значительных пространств поверхности дна. По мнению Ю.П. Зайцева (1998), последний фактор является наиболее губительным для гидробионтов. Большие массы поднятых частиц осадков могут переноситься течениями на расстояние до 150 - 200 км и оседать на площади в тысячи км². К западу от м. Тарханкут и в нижней части Каркинитского залива в местах хронического оседания взвеси толщина слоя ила превышала 2 - 5 см, а на отдельных участках достигала 50 см (Зайцев и др., 1992). Помимо заиливания происходит вторичное загрязнение воды ранее осевшими различными загрязнителями, уменьшение прозрачности воды и, соответственно, освещённости у дна. Под воздействием вышеуказанных негативных явлений произошла деградация Филлофорного поля Зернова. Были уничтожены поясные биоценозы мидиевого и фазеолинового илов на всём доступном для тралового промысла шельфе Украины, включая Крым, а также локальные сообщества мидии, харовой водоросли и других донных биоценозов песчаных и ракушечных грунтов в Каркинитском заливе (Болтачёв, 2006; Зайцев и др., 1992). В конечном итоге биоценозы мягких

грунтов потеряли свою значимость как места нагула, нереста и зимовки для донных и придонных морских, а также проходных (осетровых) рыб, что отрицательно отразилось на численности их популяций.

- Перекрытие плотинами, шлюзами и другими гидротехническими сооружениями русел практически всех рек, что резко ограничило возможности эффективного нереста проходных рыб и кормовых миграций полупроходных.

1990-е годы, и особенно их первая половина, были наиболее драматичными в истории отечественного рыболовства. Развал Советского Союза повлек уничтожение всей инфраструктуры рыбного хозяйства. Перестройка, реформирование, необоснованная приватизация, значительная потеря рыбодобывающего и полное уничтожение научного рыбопоискового флотов, разрушение управляемости морского рыболовства, научного контроля состояния промысловых ресурсов с одновременным введением режима наибольшего благоприятствования для импорта морепродуктов нанесли тяжёлый урон отрасли. Прекратили своё существование такие научные рыбопромысловые организации, как «Югрыбпоиск», СЭЖБ «Гидронавт», а деятельность головного морского рыбохозяйственного института ЮГБИРО (Керчь) сократилась до минимума. Всё это происходило на фоне резкого уменьшения запасов большинства промысловых рыб и обеднения видового состава.

Если в 1990 г. Советским Союзом было добыто 92,0 тыс. т, то на следующий год почти в три раза меньше - 32,8 тыс. т, а в 1994-м Украина, Россия и Грузия добыли совместно только 23,2 тыс. т (Зайдинер, Попова, 1997). В 1990-х гг. среднегодовой вылов СНГ составил 40,6 тыс. т, причём большая часть рыбы (74,3 %) добывалось украинскими рыбаками (рис. 2). Удельный вес уловов СССР - СНГ в общечерноморском промысле рыбы был на уровне 12,3 % и занимал второе место после Турции. На долю морских видов приходилось 94,6 %, проходных - 0,1 % и пресноводных -

5,3 %. Безусловное лидерство занял шпрот (55 %), за ним следовали оба подвида хамсы (26,9 %) и тюлька (6,1 %). Около 1 % среднего вылова приходилось на катрана и атерину, а из пресноводных количественно выделялся полупроходной лещ - 1,4 %.

Уловы проходных осетровых (русского осетра, севрюги) составляли от 1,6 до 14 т, сельдей - от 3 до 75 т. В связи с восстановлением запасов камбалы-калкана к началу 1990-х годов полный запрет на его промышленный лов, введённый в водах СССР в 1986 г. на 10 лет, был частично снят. Во второй половине 1990-х годов Украиной добывалось в среднем 46 т камбалы-калкана ежегодно. В эти же годы начался её несанкционированный массовый промысел турецкими рыбаками с приловом осетровых в пределах экономической зоны Украины не только на шельфе, но и в территориальных водах. С февраля по май турецкие рыболовные суда облавливали нерестовые скопления камбалы-калкана от о. Змеиный до м. Тарханкут, в Каламитском заливе, а также в северо-восточной части Чёрного моря от Феодосии до Анапской банки. В экономической зоне Украины одновременно регистрировались десятки (до 150) турецких судов. В общем объёме они выставляли сотни и тысячи километров камбальных сетей (Болтачёв, 2003).

О масштабах изъятия ценных видов рыб можно судить по результатам выполненных нами анализов уловов турецких шхун, арестованных пограничниками. В феврале 1999 г. на судне, доставленном в Севастополь, было обнаружено 225 особей камбалы-калкана и 3 белуги - вида, занесённого в Красную книгу Украины. В марте 2000 г. были задержаны два турецких рыболовных судна, на одном из которых найден 431 экз. камбалы-калкана общей массой 1422 кг, на втором - около 600 экз. калкана массой более 2 т, а также три белуги. По статистике ФАО, в 1990-е годы в Чёрном море турецкими рыбаками добывалось в среднем около 1,54 тыс. т калкана в год, но реальный объём её добычи, очевидно, был существенно выше.

Рыбный промысел в Азово-Черноморском бассейне.

Одновременно с турецким, широкое развитие получил отечественный браконьерский промысел, как в прибрежной зоне, так и на шельфе, что губительно отразилось на запасах осетровых, камбаловых и других видах крупных рыб (пиленгас, катран, скаты, морской петух), а также дельфинов, особенно, азовки. Последняя в значительном количестве попадает в камбальные сети и погибает. К сожалению, массовое браконьерство продолжается и в настоящее время. Существенный урон запасам рыб донно-придонного комплекса, населяющих биотопы мягких грунтов, нанёс траловый лов. Если в 1980 - 1990-е годы, по неофициальной информации рыбаков, при тралении в касании с грунтом весьма часто в уловах присутствовала камбала-калкан, а в Каламитском заливе, северо-западном и северо-восточном районах моря - осетровые, то к настоящему времени калкан встречается в прилове крайне редко, а осетровые практически не регистрируются.

Лидирующее положение в промышленном рыболовстве в 1990-е годы окончательно перешло к Турции, среднегодовой вылов которой составлял 277,6 тыс. т (84,6 %). Болгарией добывалось в среднем 6,6 тыс. т (2 %) Румынией - 3,5 тыс. т (1,1 %) рыбы в год (FAO).

В конце 1990-х годов произошло некоторое улучшение общей экологической ситуации в прибрежной черноморской зоне, что нашло отражение в восстановлении видового разнообразия ихтиофауны, увеличении численности и биомассы кормового зоопланктона, росте величины запасов летнерестующих пелагофильных рыб в связи с повышением эффективности выживания их икры и личинок (Шляхов, Гришин, 2009). Этот процесс был обусловлен вселением с балластными водами в Чёрное море гребневика берое (*Beroe ovata*), являющегося естественным врагом мнемипсиса, что, в конечном итоге, оказало существенное влияние на снижение негативного влияния последнего на черноморскую экосистему. Другим положительным фактором явилось уменьшение сбросов промышленных и

сельскохозяйственных поллютантов в связи с общеэкономическим кризисом, поразившим, в первую очередь, страны СНГ (Болтачёв, 2003). За последнее десятилетие (2000 - 2009) наиболее полная и достоверная информация по черноморскому рыболовству имеется в нашем распоряжении только по экономической зоне Украины, которая основывается на ежегодных статистических отчетах бассейновых организаций Госрыбохраны и Госкомитета рыбного хозяйства Украины. По другим странам есть только статистическая информация FAO до 2007 г. Нужно отметить, что постоянные реорганизации структуры органов рыбоохраны и перераспределение подотчётных им акваторий и форм отчётности весьма осложнили анализ статистического материала по промыслу живых водных ресурсов. В отдельные годы вылов пресноводных полупроходных и туводных рыб в лиманах включали в общий объём добычи в морском бассейне, в другие - во внутренних водоёмах. Среднегодовой вылов Украиной в Чёрном море морских и проходных видов рыб в первом десятилетии XXI в. составил 40,7 тыс. т, из которых на долю проходных приходилось около 0,05 %. Если в 2000 г. официально было выловлено 8 т севрюги и русского осетра, то во второй половине десятилетия - менее тонны в год. В июне 2009 г. все осетровые внесены в Красную книгу Украины, и их промысел прекращён (Червона..., 2009). Проходных сельдей добывалось в среднем 16,3 т. Имеются данные о вылове в 2000 и 2005 гг. пресноводных рыб в лиманах, который составил соответственно 13 % (542 т) и 14 % (598 т) от общего за эти годы. Судя по данным общих статистических сводок, в морских и внутренних водоёмах Украины межгодовые колебания добычи пресноводных рыб в этот период были относительно невелики, за исключением судака, вылов которого сократился на порядок. В 2008 - 2009 гг. во всех водоёмах Украины его добыли около 300 т. Таким образом, можно предположить, что удельный вес рыб пресноводного комплекса в черноморском промысле в первом десятилетии XXI в. не превышал 1,5 %.

Итак, за 100 лет качественный состав уловов в Северо-Западном и Черноморско-Крымском промысловых районах сократился до 4 видов, среднегодовой вылов которых превышал 1 % от общего: шпрот (76,2 %), хамса (17,9 %), тюлька (3,2 %) и атерина (1,4 %). Доля ставриды не превышала 0,9 %, камбалы-калкана - 0,5 %. Вклад всех остальных видов был менее половины процента.

Следует отметить, что, начиная со второй половины 1990-х годов, увеличился удельный вес вылова в Черноморско-Крымском промысловом районе; в первом десятилетии текущего века он колебался от 55 до 98,7 % (в среднем 79,3%) от всего черноморского промысла Украины. В свою очередь, лидирующее положение в крымском рыболовстве и, в целом, в Украине заняли севастопольские рыбаки. Если в 1993 г. объём добычи рыбы в Севастопольском районе составлял только 1,5 % от общекрымского, то в 1995 г. он увеличился до 31,8 %, в 1997-м достиг 41,5%, а в 2000 г. - 51,0 %. В первом десятилетии текущего века севастопольские рыбаки в среднем вылавливали 18,4 тыс. т в год, что соответствовало 57,8 % от среднего вылова в Черноморско-Крымском промысловом районе и 45,8 % общего объёма добычи рыбы Украиной в Чёрном море.

Среди черноморских стран более 80 % общего вылова с 2000 по 2007 гг. приходилась на Турцию (рис. 3), при этом среднегодовая добыча ВЖР за этот период изменялась от 200 до 661,1 тыс. т (Erdogan et al., 2010). По-прежнему, в уловах турецких рыбаков доминировала хамса, её ежегодная добыча колебалась от 119,2 до 336,4 тыс. т. Согласно последней статистической сводке FAO ([www.fao.org: Fisheries.Statistics](http://www.fao.org/Fisheries.Statistics)), в 2007 г. в Черноморском регионе, включающем Чёрное, а также Азовское и Мраморное моря, всеми странами выловлено 750,6 тыс. т, из которых на долю Турции приходится 88,1 %, на втором месте - Украина (5,9 %), далее следуют Россия (2,5 %), Грузия (2,2 %), Болгария (1,1 %) и Румыния (0,06 %). В Турции и Грузии основу уловов составляла хамса, в других странах - шпрот.

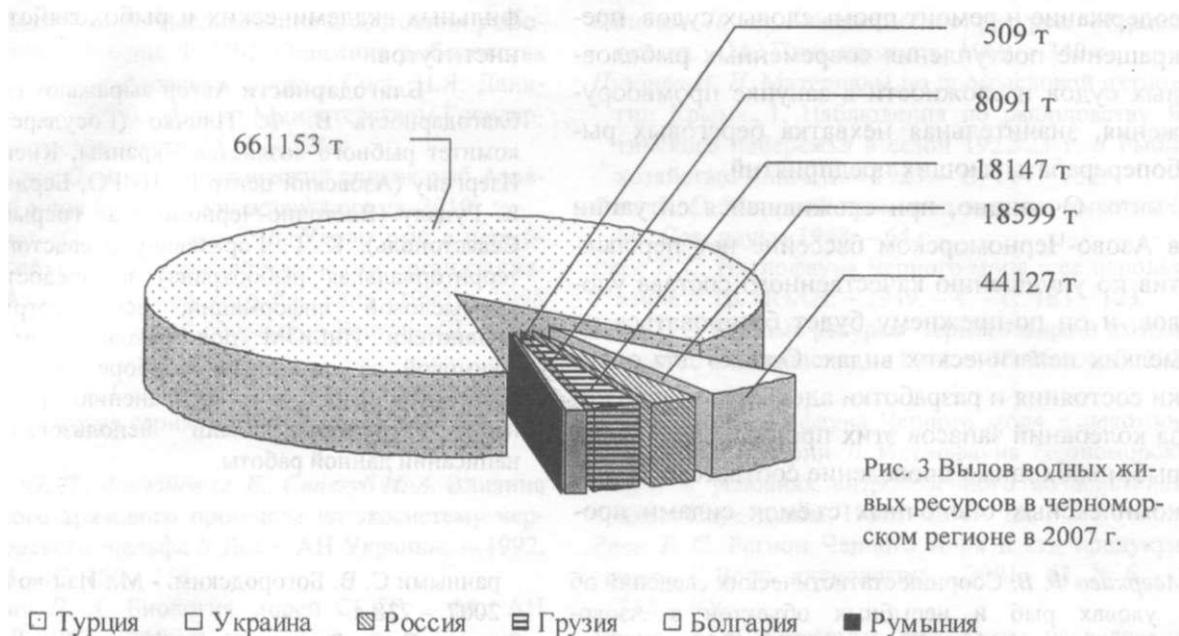
По данным Госкомитета рыбного хозяйства Украины, в 2007 г. в Азовском и Чёрном морях украинскими рыбаками выловлено 54933 т ВЖР, в том числе 52226 т рыбы. Несмотря на имеющиеся расхождения в отечественной и международной статистических сводках, общая информация об объёмах рыболовства каждой из черноморских стран представляет несомненный интерес.

Таким образом, к настоящему времени основу промысла в Чёрном море составляют два мелких короткоциклового вида: шпрот и хамса. Однако для монокультурного промысла характерны не только стремительный рост и значительные объёмы вылова, но и существенная нестабильность. Запасы мелких пелагических рыб с коротким жизненным циклом подвержены значительным межгодовым колебаниям, вплоть до двух порядков величин. В годы их снижения наблюдается падение эффективности промысла. Немаловажное значение в снижении величины запасов обоих видов имеет их чрезмерная эксплуатация. Аналогичные процессы наблюдались при промысле сельди-иваси, сардинопса, а на более локальном уровне - в Азово-Черноморском бассейне - хамсы, шпрота, ставриды и тюльки (Зуев и др., 2004; Кляшторин, Любушкин, 2005; Чашин, 1997). Например, в последнем десятилетии вылов Украиной в Чёрном море шпрота колебался от 18 до 48,9 тыс.т, хамсы - от 4,3 до 11,9 тыс. т, причём наименьшие уловы обоих видов пришлись на 2007 г., а наибольшие - на 2001 г.

Немаловажным фактором стабильной работы промыслового флота является научно обоснованная оценка состояния запасов промысловых объектов и прогнозирование их распределения, что на Азово-Черноморском бассейне было отработано ещё в 1920-е годы.

Ярким примером тому может служить квота вылова черноморского подвида хамсы на 2010 г. для украинских рыбаков в пределах морской экономической зоны Украины, которая была определена в 5 тыс. т и полностью выбрана уже в январе - начале февраля того года.

Рыбный промысел в Азово-Черноморском бассейне.



На основании всего вышеизложенного можно констатировать, что Азово-Черноморский бассейн утратил свое значение как рыбохозяйственный водоём промысла ценных видов рыб.

Осетровые региона находятся на грани полного исчезновения. Заготовка производителей, особенно белуги, для искусственного воспроизводства весьма проблематична. До минимума упали уловы полупроходных рыб, существенно сократились запасы пиленгаса в связи с ухудшением условий его естественного воспроизводства, а деятельность рыбоводных заводов по выпуску жизнестойкой молоди в Украине практически прекращена. Основная масса мигрирующих крупных хищных рыб вылавливается Турцией в Прибосфорском районе. Запасы камбалы-калкана находятся в неустойчивом состоянии и без принятия эффективных мер по борьбе с браконьерством и донными тралениями могут сойти на нет. Расширению районов промысла шпрота мешают таможенные правила, согласно которым промысловые суда, выходящие за 12-мильную зону, должны проходить таможенный досмотр, что влечёт за собой значительную потерю промыслового времени и серьёзные финансовые затраты. В

результате рыбаки вынуждены эксплуатировать отдельные прибрежные популяции шпрота, что явно не способствует стабильности промысла.

С другой стороны, для развития отечественного рыболовства существуют и иные проблемы. Так, импорт рыбы в Украину из Эстонии и Латвии осуществлялся беспрепятственно, а из ряда других государств - по льготным тарифам, что, при отсутствии государственной поддержки развития рыбохозяйственной отрасли, негативно отразилось на конкурентной способности отечественной продукции (Болтачев, 2007). Так, в отдельные годы стоимость черноморского и балтийского шпрота была примерно одинаковой, но последний отличался более крупными размерами и потому пользовался у населения повышенным спросом. В результате черноморский шпрот, который, как указывалось выше, являлся основным объектом промысла Украины в Чёрном море, имел ограниченный сбыт, что приводило к сокращению его добычи и значительным финансовым потерям украинских рыбаков.

На эффективность работы добывающего флота крайне отрицательное влияние оказывают также высокие цены на топливо,

содержание и ремонт промысловых судов, прекращение поступления современных рыболовных судов и сложности в закупке промвооружения, значительная нехватка береговых рыбоперерабатывающих предприятий.

Очевидно, при сложившейся ситуации в Азово-Черноморском бассейне нет перспектив по улучшению качественного состава уловов, и он по-прежнему будет базироваться на мелких пелагических видах. Однако для оценки состояния и разработки адекватного прогноза колебаний запасов этих промысловых видов рыб, необходимо проведение соответствующих комплексных оценочных съёмок силами про-

фильных академических и рыбохозяйственных институтов.

Благодарности Автор выражают глубокую благодарность В. Ф. Пличко (Государственный комитет рыбного хозяйства Украины, Киев), Л. В. Изергину (Азовский центр ЮгНИРО, Бердянск), Д. К. Гуцалу (Восточно-Черноморская госрыбоохрана, Севастополь), К. Г. Горалевичу (Севастопольская территориальная рыбоохрана) за предоставление промысловой информации, всем сотрудникам библиотеки ИнБЮМ под руководством О. А. Акимовой за помощь в подборе литературы и бесценную работу по сохранению раритетных изданий, которые были использованы при написании данной работы.

Аверкиев Ф. В. Сборник статистических сведений об уловах рыб и нерыбных объектов в Азово-Черноморском бассейне за 1927 - 1959 гг. // Труды АзНИИРХ. - 1960. - 1, вып. 2. - 93 с.

Александров А. Крымское рыболовство (Краткий очерк) // Рыбное хозяйство. Книга II. - 1923. - С. 133 - 162.

Вельский А. В. Появление старообрядческих рыбацких деревень на Керченском полуострове и связанные с ним экологические проблемы // Естественно-биологические и экологические проблемы Восточного Крыма. Керчь - Симферополь: ТНУ, 2001. - С. 149- 156.

Болтачёв А. Р. Таксономическое разнообразие. Ихтиофауна черноморского побережья Крыма // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (Черноморский сектор). - Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. - С. 364 - 379.

Болтачёв А. Р. Разнообразие промысловой ихтиофауны. Ихтиофауна черноморского побережья Крыма // Ред. В. Н. Еремеев, А. В. Гаевская. Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). - Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. - С. 409 - 417.

Болтачёв А. Р. Траловый промысел и его влияние на донные биоценозы Черного моря // Морск. экол. журн. - 2006. - 5, № 3. - С. 45 - 56.

Болтачёв А. Р. Аналитический обзор современного состояния мирового рыболовства и аквакультуры // Морск. экол. журн. - 2007. - 6, № 4. - С. 5 - 17.

Болтачёв А. Р., Карпова Е. П., Данилюк О. Н. Находки новых и редких видов рыб в прибрежной зоне Крыма (Черное море) // Вопр. ихтиол. - 2009. - 49, № 3. - С. 318 - 332.

Васильева Е. Д. Рыбы Черного моря // Определитель морских, солоноватоводных, эвригалинных и проходных видов с цветными иллюстрациями, соб-

ранными С. В. Богородским. - М.: Изд-во ВНИРО, 2007. - 238 с.

Воловик Г. С., Воловик С. П., Косолапов А. Е. Водные и биологические ресурсы Нижнего Дона: состояние и проблемы управления. - Новочеркасск: СевКавНИИВХ, 2009. - 301 с.

Воловик С. П. Проблемы рыбного хозяйства Азово-Черноморского бассейна как составная часть комплексного управления прибрежными зонами // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна: Сб. научн. трудов (1998 - 1999 гг.). - Ростов-н/Д: БКИ, 2000. - С. 5 - 20.

Воловик С. П., Макаров Э. В., Семенов А. Д. Азовское море: возможен ли выход из экологического кризиса // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна: Сб. научн. трудов. - Ростов-н/Д: АзНИИРХ, 1996. - С. 115 - 125.

Вылканов А., Данов Х., Маринов Х., Владев П. и др. Черное море. - Л.: Гидрометиздат, 1983. - 408 с.

Гордина А. Д., Климова Т. Н. Динамика видового состава и численности ихтиопланктона в прибрежных и открытых водах Черного моря // Современное состояние ихтиофауны Черного моря: Сб. научн. трудов. - Севастополь, 1996. - С. 74 - 94.

Губанов Е. П. Становление и развитие морского рыбного хозяйства Украины. Вехи истории // Рыбн. хоз-во Украины. - 2008. - № 2/3. - С. 2 - 8.

Гусар А. Г., Гетманцев В. А. Черноморский шпрот. - М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1985. - 229 с.

Данилевский Н. Н., Иванов Л. С., Каутиш И., Вериготи-Маринеску Ф. Промысловые ресурсы // Основы биологической продуктивности Черного моря.-К.: Наук, думка, 1979.-С. 291 -299.

Рыбный промысел в Азово-Черноморском бассейне.

- Данилевский Н. Я. Исследования о состоянии рыболовства в России. Т. VIII: Описание рыболовства на Черном и Азовском морях / Сост. Н.Я. Данилевским. - СПб.: Издано Министерством Государственных имуществ, 1871. - 326 с.
- Дерпашке О. А. Систематический список рыб Азовского моря // <http://www.aznauka.org.ua>, 2010
- Зайдинер Ю. И., Попова Л. В. Уловы рыб и нерыбных объектов рыбохозяйственными организациями Азово-Черноморского бассейна (1990 - 1995 гг.). Статистический сборник. - Ростов-н/Д., 1997. - 100 с.
- Зайцев Ю. П. Самое синее в мире. Черноморская экологическая серия. - Нью-Йорк: ООН, 1998. - 6. - 142 с.
- Зайцев Ю. П., Фесюнов О. Е., Синегуб И. А. Влияние донного тралового промысла на экосистему черноморского шельфа // Докл. АН Украины. - 1992. - **Ж 3.** - С. 156- 158.
- Зенкевич Л. А. Биология морей СССР. - М.: АН СССР, 1963.-769 с.
- Зернов С. А. Первый (предварительный) отчет по исследованию рыболовства Таврической Губернии. - Симферополь: Типография Спира, 1902. - 25 с.
- Зернов С. А. Второй (предварительный) отчет по исследованию рыболовства Таврической Губернии. - Севастополь: Типография Спира, 1903. - 39 с.
- Зернов С. А. Крючной лов белуги в Черном море по южному берегу Крыма. Третий отчет по исследованию рыболовства Таврической Губернии. - Симферополь: Типография Таврич. Губерн. Земства, 1904.-29 с.
- Зув Г. В., Болтачёв А. Р., Чесалин М. В. и др. Современное состояние «западно-крымской» популяции черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Pisces: Clupeidae) и проблемы её сохранения // Морск. экол. журн. - 2004. - 3, № 3. - С. 37-48.
- Кляшторин Л. Б., Любушкин А. А. Циклические изменения климата и рыбопродуктивности. - М.: ВНИРО, 2005.-235 с.
- Кораблев, Сиряков. Крым, с Севастополем, Балаклавою и другими его городами. С описанием рек, озер, гор и долин; с его историею, жителями, их нравами и образом жизни. - СПб.: Изд. Эдуарда Веймара, 1855.- 192 с.
- Марти В. Ю. Возникновение и развитие рыбного промысла в Азово-Черноморском бассейне // Природа. - 1941. -№ 5. - С. 78 - 83.
- Межжерин С. В. Животные ресурсы Украины в свете стратегии устойчивого развития: аналитический справочник. - К.: Логос, 2008. - 282 с.
- Моисеев П. А. Биологические ресурсы Мирового океана. - М.: Пищ. пром-сть, 1969. - 340 с.
- Пузанов И. И. Материалы по промысловой ихтиологии Крыма. 1. Наблюдения по рыболовству Ялтинского побережья в сезон 1922/23 г. // Рыбное хозяйство. Книга II. - 1923. - С. 114 - 132.
- Рассе Т. С. Мировой промысел водных животных. - М.: Сов. наука, 1948. -64 с.
- Рассе Т. С. Ихтиофауна Черного моря и ее использование // Тр. ИОАН. - 1949. -4.-С. 103 - 123.
- Рассе Т. С. Рыбные ресурсы Черного моря и их изменения // Океанология. - 1992. - 32, № 2. - С. 293 - 302.
- Рассе Т. С. Ихтиофауна Черного моря и некоторые этапы ее истории // Ихтиофауна Черноморских бухт в условиях антропогенного воздействия. - Киев: Наук, думка, 1993.-С. 6-16.
- Рассе Т. С. Регион Черного моря и его продуктивность // Вопр. ихтиологии. - 2001.- 41, № 6. - С. 742 - 749.
- Чащин А. К. Основные результаты исследований пелагических ресурсов Азово-Черноморского бассейна // Основные результаты комплексных исследований ЮгНИРО в Азово-Черноморском бассейне и Мировом океане (юбилейный выпуск). - Тр. ЮгНИРО. - 1997. - Вып. 43. - С. 60 - 67.
- Червона книга України. Тваринний світ / за ред. І. А. Акімова - Київ: Глобалконсалтинг, 2009. - 600 с.
- Шляхов В. А., Гришин А. Н. Состояние планктонного сообщества и промысла пелагических рыб в Черном море после вселения гребневиков *Mnemiopsis leidyi* и *Beroe ovata* // Рыбное хозяйство Украины. - 2009. -№ 5. -С. 53 -60.
- Щеглов А. Н., Бурдак В. Д. О промысле рыбы у берегов Тарханкута в античную эпоху // Рыбное хозяйство. - 1965.-№ 3. - С. 21 - 23.
- Яковлев В. Н. Состояние биологических ресурсов Черного и Азовского морей (справочное пособие). - Керчь: ЮгНИРО, 1995. - 64 с.
- Akten N. The Strait of Istanbul (Bosphorus): The sea-way separating the continents with its dense shipping traffic // Turk. J. Mar. Sc. - 2003. - 9 (3). - P. 241 - 265.
- Erdogan N, Duzgunes E., Ogut H. Black Sea fisheries and climate change // Climate forcing and its impacts on the Black Sea Marine Biota. - CIESM Workshop Monographs, No 39. - Monaco: CIESM, 2010. - P. 113-120.
- FAO // www.fao.org: Fisheries.Statistics.
- Sorokin Yu. I. The Black Sea ecology and oceanography. - Leiden: Backhuys Publ, 2002. - 875 p.

ГЛАВА 2

ПЕЛАГИЧЕСКИЕ РЫБЫ ЧЕРНОГО МОРЯ: СОСТАВ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ЗАПАСОВ

Чёрное море - важный промыслово-хозяйственный водоём, с использованием биологических (живых) ресурсов которого в той или иной степени связана экономика всех прибрежных государств региона. В сравнительном плане продуктивность Чёрного моря выше по сравнению с остальными морями Средиземноморского бассейна, кроме Азовского. Основу черноморских биоресурсов составляют рыбы, их доля превышает 85 % общего объёма вылова морепродуктов. По разным оценкам, абсолютные значения запаса черноморских рыб варьируют от менее одного до почти 6 млн. т, однако чаще называют 2 - 3,5 млн. т (Водяницкий, 1954; Новиков, Серобаба, 2001; Серобаба, 1999). Более 85 % этого запаса приходится на долю видов пелагического комплекса и лишь менее 15 % - демерсального. При этом среднее значение годового Р/В-коэффициента принимают равным 0,5 - 0,65, а величину общего допустимого улова (ОДУ) оценивают в 500 - 700 тыс. т.

В Чёрном море известно около 200 видов и подвидов рыб (Расе, 1993, 2001), но только немногим более 30 из них служат объектами промысла. Всё многообразие ресурсов черноморских рыб подразделяют (Новиков, Серобаба, 2001) на:

- особо ценных рыб (осетровые, камбала-калкан, кефали и сельдевые);
- традиционных промысловых рыб (мелкие пелагические виды - черноморская хамса, шпрот, ставрида, а также в последние годы пиленгас);
- рыб-мигрантов Мраморного моря (относительно крупные хищники - атлантическая и японская скумбрии, пелагида, луфарь, которые зимуют и размножаются преимущественно в Мраморном море, откуда весной и летом мигрируют в Чёрное море для нагула);

- малоиспользуемых промысловых видов (мерланг, акула-катран, скаты, сарган);
- рыб лиманно-эстуарного комплекса (атерина, черноморско-азовская тюлька, полупроходные карповые, судак и некоторые виды бычков);
- рыб любительского лова (прибрежные виды, как правило, не образующие скоплений или ведущие одиночный образ жизни, а также мигрирующие к берегу весной и осенью).

Начало широкомасштабным исследованиям рыбных ресурсов Чёрного моря было положено на рубеже 1940 - 1950 гг. Их приоритет принадлежал бывшему Советскому Союзу, усилиями которого в 1948 г. была организована широкомасштабная Черноморская научно-промысловая экспедиция, которая продолжала свою работу в течение нескольких лет. Вплоть до начала 1990-х годов рыбохозяйственные исследования Азово-Черноморского бассейна проводились регулярно, и только с распадом СССР их эффективность резко снизилась. По данным результатов анализа многолетней (1970-е годы - настоящее время) динамики запаса основных промысловых видов рыб Чёрного моря, его величина в этот период испытывала весьма существенные изменения (Еремеев, Зуев, 2005; Prodanov et al., 1997). В соответствии с их характером выделяются три последовательных этапа:

- период увеличения промыслового запаса;
- период резкого (катастрофического) сокращения промыслового запаса;
- период частичного восстановления и относительной стабилизации промыслового запаса.

Начало первого этапа приходится на конец 1960-х - начало 1970-х годов. С этого времени величина промыслового запаса последовательно возрастала, среднегодовые темпы его прироста составляли около 6 %. В резуль-

Пелагические рыбы Чёрного моря.

тате в 1979 г. его объём увеличился более чем в 1,5 раза (с 1,3 до 2,2 млн. т) (Еремеев, Зуев, 2005). Однако в 1980 г. произошло сокращение величины запаса, которое в последующие 11 лет продолжалось во всё больших масштабах.

В 1991 г. промысловый запас рыб в Чёрном море сократился, по сравнению с 1979 г., в 3,5 - 4 раза (с 2,2 до 0,6 - 0,7 млн. т), что и привело к катастрофической ситуации в черноморском рыболовстве. Так, зимой 1990/1991 гг. вылов хамсы - традиционно основного промыслового вида - всеми странами составил менее 90 тыс. т (для сравнения: максимальные выловы хамсы в Чёрном море превышали 500 тыс. т). Относительно причин «коллапса» уловов существуют разные точки зрения. Основные среди них:

- последствия существенных структурно-функциональных изменений черноморской экосистемы, вызванных техногенной деятельностью, в частности, нарушением водообмена между Азовским, Чёрным и Мраморным морями в результате сокращения и зарегулирования стока рек, комплексным загрязнением и эвтрофикацией вод и др. (Расе, 2000, 2001);
- сокращение кормовой базы рыб-планктофагов в результате массового развития атлантического вселенца гребневика *Mnemiopsis leidyi* (Agassiz) (Губанов, Серобаба, 2005);
- массовое потребление гребневиком пелагической икры и личинок рыб (Kideys et al., 2000);
- совпадение перелова хамсы в конце 1980-х годов с вспышкой численности мнемиипсиса (Архипов и др., 1995);
- чрезмерно интенсивный и недостаточно регулируемый промысел (Grishin et al., 2007; Gucii, 2002; Prodanov et al., 1997);
- неблагоприятные климатические изменения (Niermann et al., 1999).

По-видимому, каждый из этих факторов сыграл негативную, но разную по масштабам роль; однако, по нашему мнению, главным всё-таки следует признать чрезмерно интенсивную эксплуатацию промыслового запаса,

что и привело к его подрыву (Еремеев, Зуев, 2007).

Относительно часто встречающейся в публикациях точке зрения о совпадении перелова черноморских рыб-планктофагов и массового развития гребневика-мнемиипсиса как главной причины упадка черноморского рыболовства в конце 1980-х годов, можно возразить следующее. Как известно, «феномен» массовой вспышки численности мнемиипсиса произошел в 1988 г. и достиг своего апогея в 1989-м, то есть спустя шесть лет после его первого (в 1982-м) обнаружения в Чёрном море, что можно рассматривать как прямое следствие резкого снижения биомассы мелких рыб-планктофагов (хамсы, ставриды и др.), произошедшее к тому времени в результате их многолетнего систематического перелова. К 1988 г. промысловый запас черноморских рыб, основу которого составляли виды-планктофаги, сократился по сравнению с 1979 г. более чем в полтора раза - с 2200 тыс. до 1400 тыс. т (Еремеев, Зуев, 2005). В итоге занимаемая ими экологическая ниша оказалась частично свободной и, соответственно, согласно правилу обязательности заполнения экологических ниш (Реймерс, 1990), была занята мнемиипсисом.

В соответствии с законами общей экологии, многолетний перелов рыб в Чёрном море, по нашему мнению, следует рассматривать как один из примеров проявления так называемого «принципа катастрофического толчка», то есть крупномасштабной (в данном случае, региональной) антропогенной катастрофы, которая сопровождалась существенными структурно-функциональными перестройками экосистемы, естественными и относительно прогрессивными в новых условиях, но, к сожалению, оказавшимися крайне нежелательными в хозяйственном отношении. Именно так можно интерпретировать ситуацию, наблюдавшуюся в результате замещения в трофической цепи «хозяйственно-ценных» рыб-планктофагов «бесполезным» гребневиком мнемиипсисом. Показательно, что в данном случае экологическое дублирование (или замещение) произошло в

полном соответствии с классической схемой, когда наиболее высокоорганизованные формы (рыбы) были замещены менее организованными (кишечнополостными), давшими колоссальную вспышку численности. В результате гребневик на определённый период времени превратился в главный фактор, не только регулирующий состояние и численность рыбного сообщества, но и состояние черноморской экосистемы в целом.

Началом третьего - современного периода следует считать 1992 г., когда наметилась тенденция увеличения промыслового запаса, которая в последующие годы продолжала сохраняться, что привело к его частичному восстановлению на уровне, близком к 1960-м годам. К сожалению, в результате существенного сокращения в последнее десятилетие рыбохозяйственных исследований рядом причерноморских стран (прежде всего, бывшим СССР) следует признать, что реальная оценка величины и состояния промыслового запаса рыб в Чёрном море к настоящему времени отсутствует. Однако, принимая во внимание значительную амплитуду межгодовых колебаний

черноморских уловов в 1993 - 2005 гг. (300 - 500 тыс. т), можно полагать, что в настоящее время ресурсы основных промысловых видов рыб (за рядом исключений) используются, по видимому, достаточно полно и требуется чёткое регулирование режима их промысла как на национальном, так и на международном уровнях.

Периодичность изменений абсолютной величины промыслового запаса, начиная с 1960-х годов, сопровождалась существенными изменениями таксономического (видового) состава и структуры уловов. Так, увеличение вылова в 1970-х годах произошло за счёт резкого увеличения в уловах доли мелких рыб-планктофагов - хамсы и ставриды, что стало возможным благодаря резкому сокращению численности их потребителей - крупных и среднеразмерных хищных рыб, таких как луфарь, скумбрия, пеламида, а также дельфинов в результате интенсивного промысла и других причин. В начале 1970-х годов доля крупных хищных рыб в уловах составляла около 1/3, а в конце 1980-х не превышала нескольких процентов (табл. 1) (Ivanov, Beverton, 1985).

Вид	Конец 1960-х – начало 1970 гг.		Конец 1980-х гг.	
	тыс. т	%	тыс. т	%
Хамса	53,6*	69,8	67,7*	93,4
Шпрот	1,6*		8,6*	
Ставрида	12,5*		12,6*	
Мерланг	2,1*		4,5*	
Пеламида	16,1	30,2	1,7	6,6
Скумбрия	1,2		1,5	
Луфарь	3,2		1,2	
Сельдь	0,8		0,2	
Камбала-калкан	2,0		0,2	
Колочая акула	1,5		0,7	
Скаты	0,9		0,2	
Кефали	2,6		0,3	
Барабуля	1,7		0,5	
Осетровые	0,2		~0,01	
Итого	182,8	100	777,315	100

Табл. 1 Видовой состав черноморских уловов в конце 1960-х – начале 1970-х и в конце 1980-х годов (%) (Ivanov, Beverton, 1985)

* - мелкие короткоцикловые виды рыб

Основу современного ресурса черноморских рыб (более 80 %) составляют представители группы традиционных промысловых

видов - черноморская хамса и шпрот. Запас шпрота в Чёрном море сосредоточен в его северо-западной мелководной части, на крым-

Пелагические рыбы Чёрного моря.

ском шельфе и в керченском предпроливном районе. На протяжении последних лет (1992 - 2005) его величина сохраняется на достаточно высоком уровне (по результатам гидроакустических съёмок ЮгНИРО 1999 и 2002 гг., его значения составляли 700 - 800 тыс. т). На протяжении последних 35 лет более высокие значения зарегистрированы 5 - 6 раз, максимальная величина отмечена в 1986 г. - 1650 тыс. т (Шляхов, Чашин, 2000). Величина общего допустимого улова (ОДУ) в 2003 и 2004 гг. была определена в 200 - 250 тыс. т, а возможного допустимого улова (ВДУ) - в 70 тыс. т.

Существует мнение (Архипов и др., 1995, Шляхов, 2007), что запас черноморского шпрота постоянно недоиспользуется промыслом, и, соответственно, рассматривается в качестве реального резерва для дальнейшего развития рыболовства. Вместе с тем, результаты наших исследований не позволяют полностью с этим согласиться. Поггуляционно-экологические исследования внутривидовой структуры шпрота, выполненные в Институте биологии южных морей НАН Украины с помощью эколого-географического и структурно-биологического подходов, показали, что в пределах непрерывного видового ареала выделяются постоянно существующие пространственно обособленные группировки, которые отвечают географическим и биолого-экологическим требованиям, предъявляемым к популяции как элементарной эволюционной единице (Зуев, Мельникова, 2007). Из этого можно заключить, что промысловый запас шпрота не является единым, а распадается на отдельные самостоятельные структурные единицы, требующие независимых мер контроля и управления.

Основной промысловый объект в Чёрном море - это хамса (анчоус), на долю которой приходится до 70 % общего вылова рыб. Максимальные уловы хамсы, превышающие 500 тыс. т, зарегистрированы в 1984 и 1988 гг. Основной промысел традиционно осуществляется у берегов Турции и Грузии, куда хамса мигрирует на зимовку. Начиная с 1992 г., запас хамсы у побережья Грузии последовательно

возрастал. Согласно результатам гидроакустических съёмок ЮгНИРО, в 1992 г. его величина составляла 165 тыс. т., в 1998 - 2003-м - 190 - 380 тыс. т. Для зимнего сезона 2004/2005 гг. его величина была определена в 200 тыс. т (Shlyakhov, Charova, 2006). Оценки запаса хамсы в турецких водах в последние годы неизвестны, однако следует отметить, что, согласно данным FAO (FAO Fisheries Department, 2007), среднегодовой вылов хамсы в Чёрном море в 1992 - 2003 гг. составлял около 280 тыс. т, варьируя в разные годы от 180 тыс. (1992 г.) до 400 тыс. т (в 1995-м). При условии промыслового изъятия, близкого к оптимальному (45 - 50 % промыслового запаса), расчётная величина промыслового запаса хамсы в эти годы могла изменяться от 350 до 800 тыс. т (Shlyakhov, Charova, 2006).

У крымского побережья массовые зимовальные скопления хамсы формируются не ежегодно. В последнее десятилетие они имели место в 2002/2003, 2005/2006 и 2007/2008 гг. При этом, согласно нашим данным, они состояли, главным образом, из двух популяций (рас) хамсы - черноморской и формы, близкой по своим морфологическим признакам (в частности, величине индекса отолита) к азовской хамсе (Зуев и др., 2007). Предположительно, последняя из них - это постоянно обитающая в северо-западной части Чёрного моря так называемая «реликтовая» форма азовской хамсы, о существовании которой упоминается в литературе (Калнина, Калнин, 1984).

Запас азовской популяции хамсы в последнее десятилетие частично восстановился до уровня 1980-х годов, однако продолжает оставаться в крайне неустойчивом состоянии, испытывая постоянное воздействие мнемипсиса. Величина её запаса варьирует от 40 до 180 тыс. т. В 2003 г. она составила 75 тыс. т, прогноз на 2005 г. - 90 тыс. т. (Губанов, Сербобаба, 2005; Shlyakhov, Charova, 2006).

Запас черноморской ставриды (мелкой формы) во второй половине XX столетия испытывал заметные флуктуации. Своей максимальной величины он достигал в 1984 г.

(690 тыс. т), минимальной - в 1990 г. (136 тыс. т). Начиная с 1991 г., наметилось его восстановление, и в 1994 г. величина запаса, по данным FAO, превысила 200 тыс. т. Тем не менее, в северной половине моря, в частности у крымского побережья, до 2001 г. ставрида в массовом количестве не встречалась. Лишь в последние годы в небольших количествах (десятки - сотни тонн) она отмечается в качестве прилова при промысле шпрота и хамсы. Запас зимовального скопления ставриды в 2002/2003

гг. у южного побережья Крыма (ЮБК), по данным ЮгНИРО, составил 4800 т, прогноз на 2004 г. - 2400 т. Зимой 2005/2006 гг. вновь отмечено появление ставриды у ЮБК.

Согласно (FAO Fisheries Department, 2007), вылов рыбы Украиной в Чёрном море в последние два десятилетия (начиная с 1988 г.) варьировал от 16737 (1991 г.) до 116453 т (1988 г.), т.е. размах его колебаний достигал 7 раз (табл. 2).

Табл. 2 Общий объём вылова рыбы (т) в Чёрном море и вылов Украины в 1988 - 2009 гг. (FAO Fisheries Department, 2007)

Год	Общий вылов	Вылов Украины		
		всего	хамса	шпрот
1988	783222	116453	65872	39800
1989	440636	87325	15536	63239
1990	279047	55114	17392	33174
1991	195855	16737	1796	11094
1992	276981	27575	11507	11492
1993	325604	20781	8698	9154
1994	395721	28090	14500	12615
1995	487881	32158	15516	15218
1996	380296	24445	2898	20720
1997	304473	29078	7695	20208
1998	292826	34913	3367	30282
1999	408761	35694	5188	29238
2000	395765	46221	11720	32644
2001	422769	62269	11953	48938
2002	472209	56959	10450	45430
2003	397693	45379	12169	31366
2004	418282	37907	5947	30891
2005	246613	43833	6380	35707
2006	—	28397	4907	21308
2007	—	24095	3362	18012
2008	—	26777	3761	21110
2009	—	34296	8023	24603

В относительном выражении доля Украины в черноморском рыболовстве в этот период изменялась от 6,5 до 19,8 %, составляя в среднем 11,6 % (рис. 1). По сравнению с Турцией, вылов рыб которой в Чёрном море устойчиво сохраняется на уровне 75 - 80 %, доля Украины невелика, однако по сравнению с

другими причерноморскими государствами выглядит достаточно внушительной.

Список промысловых видов рыб, добываемых Украиной в Чёрном море, реально не превышает трёх десятков, причем большинство из них, будучи немногочисленными, являются объектами локального, прибрежного промысла.

Пелагические рыбы Чёрного моря.

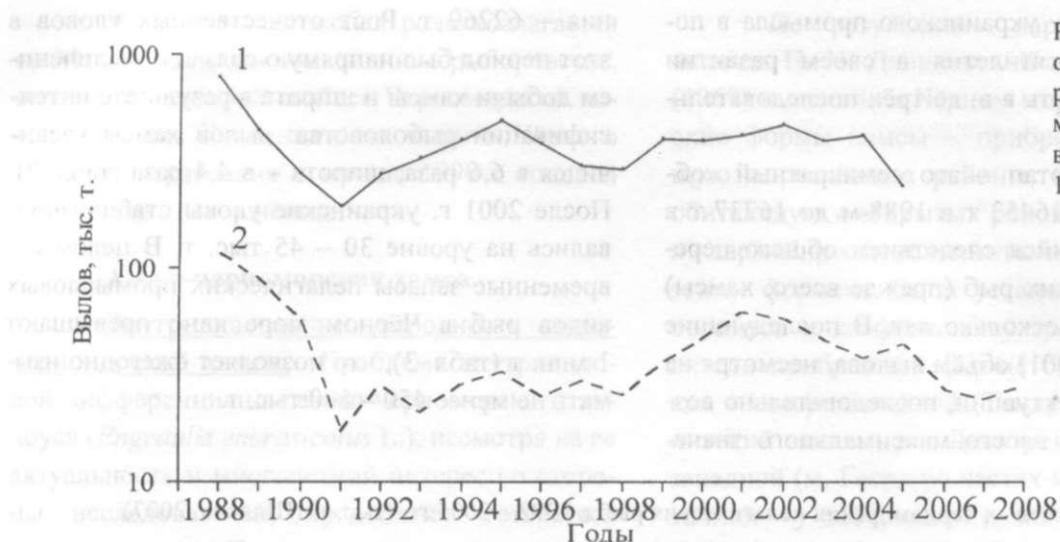


Рис. 1 Динамика общего вылова рыбы в Чёрном море (1) и вылова Украины (2) в 1988 – 2008 гг.

Доминирующее положение в составе украинских уловов принадлежит двум видам – азово-черноморской хамсе (черноморская популяция) и черноморскому шпроту. Их сум-

марная доля составляет почти 95 % всего украинского вылова (рис. 2). В свою очередь, среди этих двух видов почти 70 % принадлежит шпроту и только 30 % хамсе (рис. 3).

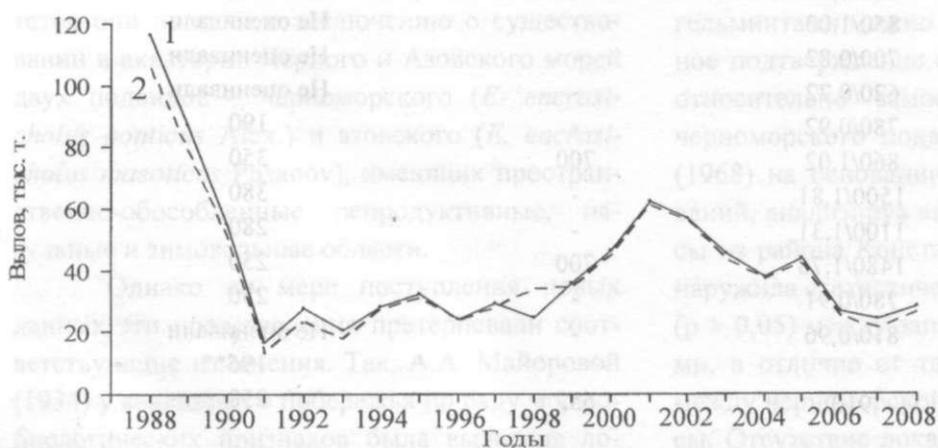
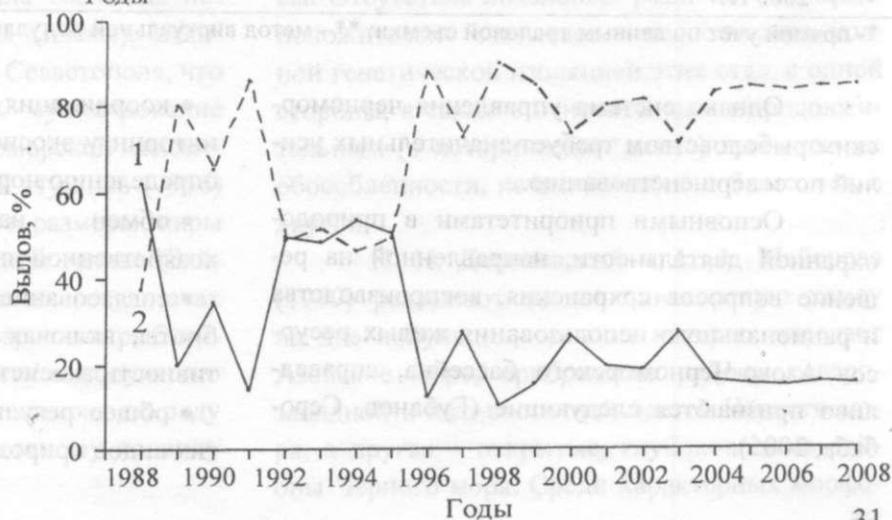


Рис. 2 Динамика общего вылова рыб в Украине (1) и вылова видов – доминантов – шпрота и хамсы (2) в 1988 – 2008 гг.

Рис. 3 Доля (%) хамсы (1) и шпрота (2) в уловах Украины



Динамику украинского промысла в последние два десятилетия в своем развитии можно представить в виде трёх последовательных этапов.

Первый этап - это семикратный «обвал» вылова с 116453 т в 1988-м до 16737 т в 1991 г., явившийся следствием общего перелома черноморских рыб (прежде всего, хамсы) в предыдущие несколько лет. В последующие 10 лет (1992 - 2001) объём вылова, несмотря на межгодовые флуктуации, последовательно возрастал и достиг своего максимального значе-

ния - 62269 т. Рост отечественных уловов в этот период был напрямую связан с увеличением добычи хамсы и шпрота в результате интенсификации рыболовства: вылов хамсы увеличился в 6,6 раза, шпрота - в 4,4 раза (табл. 2). После 2001 г. украинские уловы стабилизировались на уровне 30 - 45 тыс. т. В целом современные запасы пелагических промысловых видов рыб в Чёрном море явно превышают 1 млн. т (табл. 3), что позволяет ежегодно изымать не менее 450 - 500 тыс. т.

Табл. 3 Запасы массовых черноморских пелагических рыб в 1992-2005 гг. (тыс. т) (Шляхов, 2007)

Годы	Шпрот (воды Украины)		Черноморская хамса (воды Грузии)
	Регрессионные оценки по уловам на усилие (уловы за 1 час траления, т)		Гидроакустические съёмки и другие методы
1992	810/0,95	425,0*	165
1993	730/0,86	783,6	Не оценивали
1994	810/0,95	-	Не оценивали
1995	850/1,00	-	Не оценивали
1996	700/0,82	-	Не оценивали
1997	620/0,72	-	Не оценивали
1998	780/0,92	-	190
1999	860/1,02	700	350
2000	1500/1,81	-	380
2001	1100/1,31	-	280
2002	1480/1,78	700	250
2003	780/0,91	-	250
2004	810/0,96	-	Не оценивали
2005	-	-	196**
Среднее за 1992 - 2005 гг.	910	652	258

* - прямой учёт по данным траловой съёмки; ** - метод виртуальной популяции (VPA)

Однако система управления черноморским рыболовством требует значительных усилий по совершенствованию.

Основными приоритетами в природоохранной деятельности, направленной на решение вопросов сохранения, воспроизводства и рационального использования живых ресурсов Азово-Черноморского бассейна, справедливо признаются следующие (Губанов, Серобаба, 2005):

- координация научных исследований по мониторингу экосистем, оценке живых ресурсов, определению норм изъятия;
- обмен научной и промысловой хозяйственной информацией;
- согласование любых форм реконструкции биоты, включая вопросы повышения продуктивности экосистем;
- общее регулирование рыболовства и других видов природопользования.

Пелагические рыбы Чёрного моря.

В этом плане особая роль возлагается на Международную конвенцию о рыболовстве, подготовка которой ведётся Черноморской комиссией при Конвенции по защите Чёрного моря от загрязнения с начала 1990-х годов и уже близка к завершению.

Азово-черноморская хамса

Внутривидовая неоднородность азово-черноморской хамсы. Проблема внутривидовой дифференциации азово-черноморского анчоуса (*Engraulis encrasicolus* L.), несмотря на её актуальность и многолетний интерес со стороны исследователей, продолжает оставаться дискуссионной. Первые таксономические исследования были выполнены в 1920-х годах независимо друг о друга А. И. Александровым (1927) и И. И. Пузановым (1936). На основе подробного биометрического анализа хамсы из разных районов с использованием вариационно-статистических методов обработки результатов они пришли к заключению о существовании в акватории Чёрного и Азовского морей двух подвидов - черноморского (*E. encrasicolus ponticus* Alex.) и азовского (*E. encrasicolus maeoticus*, Pusanov), имеющих пространственно-обособленные репродуктивные, нагульные и зимовальные области.

Однако по мере поступления новых данных эти представления претерпевали соответствующие изменения. Так, А.А. Майоровой (1934) у кавказского побережья по ряду морфобиологических признаков была выделена локальная батумская популяция (племя), отличающаяся от хамсы из района Севастополя, что позволило ей предположить существование двух обособленных стад черноморской хамсы - западного и восточного. И. И. Пузанов (1956) на основе данных о строении и размерах икры хамсы, нерестующей в Одесском заливе (Зайцев, 1953), а также собственных результатах морфометрического анализа взрослых рыб выделит, в свою очередь, одесскую популяцию (племя) черноморской хамсы, которая по ряду признаков приближалась к азовскому подвиду и севастопольской хамсе.

По результатам паразитологического анализа Н. Н. Данилевский и Г. Г. Камбуров (1969) выделили в Чёрном море две экологические формы хамсы - прибрежную, населяющую опреснённые районы, и солоноводную, обитающую в открытых районах. Кроме степени заражённости гельминтами различия между этими формами были установлены по форме овоцитов и коэффициенту зрелости. Представители прибрежной формы были обнаружены как в северо-западной (Тендровский и Каркинитский заливы, р-н Днестровского лимана) и западной (м. Георгиу) частях моря, так и в восточной - у побережья Грузии южнее Гудауты. В зимнее время прибрежная хамса была обнаружена также у южного побережья Крыма вблизи Ялты.

Существенные отличия между солоноводной хамсой из открытых районов западной и восточной половины Чёрного моря по степени инвазии (экстенсивности и интенсивности) гельминтами можно рассматривать как косвенное подтверждение факта существования двух относительно самостоятельных стад хамсы черноморского подвида. Правда, В.Д. Бурдак (1968) на основании серологических исследований, анализируя выборки черноморской хамсы из района Констанцы и м. Пицунда, не обнаружила статистически достоверных различий ($p > 0,05$) между западным и восточным стадами, в отличие от таковых, обнаруженных ею между черноморской и азовской формами хамсы. Отсутствие локальных различий она предположительно связывает с недостаточно полной генетической изоляцией этих стад, с одной стороны, а также с относительно непродолжительным (в историческом плане) временем их обособленности, исчисляемым 5-6 тыс. лет, с другой.

Н. Н. Данилевский и А. А. Майорова (1979) разделяют азово-черноморскую хамсу на две популяции, одна из которых населяет Азовское море, прибрежные районы северо-западной и юго-восточной частей Чёрного моря, а другая - открытые, глубоководные районы Чёрного моря. Среди характерных морфо-

логических отличий между ними они указывают, в частности, форму отолитов. У представителей первой из них отолиты имеют более сферическую форму, у представителей второй - удлинённую.

Величину индекса отолитов (отношение длины к ширине) в качестве таксономического признака для разделения черноморской и азовской хамсы ранее использовала Е. П. Сказкина (1965). Согласно её данным, средняя величина индекса отолитов у азовской хамсы составляет 1,96 (пределы 1,45 - 2,35), у черноморской - 2,15 (пределы 1,85 - 2,65).

По результатам популяционно-генетических исследований на основе анализа распределения частот аллелей локусов двух ферментов - изоцитратдегидрогеназы и неспецифической эстеразы - были обнаружены значительные отличия между азовской и черноморской хамсой, а также внутренняя гетерогенность последних (Калинин, Калинина, 1985). Были выделены, по меньшей мере, 4 расы - азовская, черноморская, азово-черноморские гибриды и черноморская раса с механической или генетической примесью предположительно средиземноморской хамсы.

Хамса азовской расы, кроме Азовского моря, обнаружена также в северо-западном и юго-восточном прибрежных районах Чёрного моря. При этом хамса из северо-западной части является, по заключению авторов, «более азовской», чем азовская хамса из Азовского моря. «Реликтовый» характер северо-западной группировки они связывают с меньшими по масштабам экологическими изменениями этого региона по сравнению с изменениями в Азовском море, произошедшими после 1970-х годов в результате зарегулирования стока рек Дон и Кубань. Черноморская раса, в отличие от азовской, широко распространена по акватории Чёрного моря в его восточной и западной частях, тогда как области распространения азово-черноморских гибридов приурочены к районам симпатрии азовской и черноморской рас. Процесс межрасовой гибридизации обусловлен, по мнению авторов, нарушением географической

изоляции между черноморской и азовской хамсой под воздействием хозяйственной деятельности человека. В создавшихся условиях авторы не исключают возможности постепенного разрушения генофонда более древней азовской расы в результате её «генетического поглощения» черноморской.

Распространение черноморской хамсы с примесью средиземноморской ограничено в основном западной половиной Чёрного моря и районами, прилегающему к южному побережью Крыма. Кроме того, авторы предполагают существование обособленной локальной популяции черноморской хамсы в юго-восточной части моря, которая размножается у анатолийского побережья, а зимует у берегов южной Грузии.

Согласно результатам популяционно-генетических исследований с использованием метода электрофореза мышечных белков (Ivanova, Dobrovolov, 2006), азовская и черноморская формы хамсы являются популяциями европейского подвида анчоуса, хотя авторы не исключают, что в прошлом различия между ними имели подвидовой уровень, однако исчезли в результате интрогрессивной гибридизации.

Таким образом, как следует из всего вышеизложенного, внутривидовая структура азово-черноморской хамсы крайне неоднородна.

Внутривидовая структура промыслового запаса азово-черноморской хамсы, зимующей у побережья Крыма. Относительно внутривидовой принадлежности зимующей у побережья Крыма «украинской» хамсы единого мнения нет. Тем не менее, это крайне важно, поскольку размеры квот, устанавливаемых на вылов черноморской и азовской хамсы, раздельны и лимитируются величиной промыслового запаса каждой популяции. Их цель - избежать перелова, с одной стороны, и полностью использовать запас, с другой.

Одно из первых упоминаний о расовой принадлежности зимующей у крымских берегов хамсы принадлежит Н. Е. Максиму

Пелагические рыбы Чёрного моря.

(1913), полагавшему, что у побережья Крыма зимует мелкая азовская хамса, которая в разные годы распространяется до м. Сарыч и Севастополя и редко - до Евпатории, тогда как черноморская хамса встречается в этом районе с мая по октябрь - ноябрь.

Иного мнения придерживался С.А. Зернов (1913). По его словам, балаклавские рыбки по размерам и внешнему виду различают две формы хамсы - черноморскую и азовскую. Черноморская, или «чёрная хамса» появляется у Севастополя осенью (в октябре - ноябре), иногда даже в сентябре при понижении температуры воды до 14°C и держится здесь, пока та не опустится до 9°C, что чаще всего происходит в декабре. При дальнейшем понижении температуры хамса уходит из прибрежной зоны в более глубоководные районы. В годы с преобладанием южных ветров она, однако, может возвращаться к берегу в феврале - марте. Азовская хамса, в отличие от черноморской, имеет более светлую окраску. У Севастополя она появляется, как правило, лишь в конце зимы (январь - февраль) при повышении температуры воды до 7°C и исчезает, как только та превысит 9°C. Обычно это случается в конце марта - начале апреля. К сожалению, из-за отсутствия специальных исследований вопрос о таксономическом ранге различий между двумя этими формами остался открытым.

Согласно А. И. Александрову (1927), зимой у берегов Крыма может встречаться как черноморская, так и азовская хамса. Черноморская хамса мигрирует сюда из северо-западной части моря в октябре - ноябре и остаётся обычно до декабря. Затем она исчезает, уходя на глубины, а возможно, как предполагает автор, даже к Босфору, и вновь появляется только в конце зимы. Азовская хамса, выйдя из Керченского пролива, движется вдоль берегов Крыма, распространяясь в течение зимы на запад до м. Сарыч. В апреле начинается её миграция в Азовское море. Таким образом, по мнению А. И. Александрова, хамса, которую промышленно оседают и весной в Севастополе и Балаклаве как азовскую (по Н. Е. Максиму),

относится к черноморской форме, поскольку азовская хамса в октябре - ноябре ещё не успевает сюда подойти, а в марте - апреле её основная масса уже откочёвывает в восточные районы побережья.

Согласно Е. М. Малятскому (1934), у крымских берегов зимуют как азовская хамса, так и «западное племя» черноморской хамсы. Район зимовки азовской хамсы при этом в отдельные годы простирается до Севастополя и дальше на запад, однако чаще всего его границей является участок между мысами Сарыч и Айя. Правда, по разным причинам миграции азовской хамсы к крымским берегам происходят не ежегодно. Об этом ещё раньше писал И. И. Пузанов (1923). Черноморская хамса из западной и северо-западной части моря подходит к Севастополю в октябре, и именно в это время происходит её промысел, который в последующие месяцы ослабевает. Сезонные же миграции хамсы у крымских берегов он описывает следующим образом: осенью (в конце сентября - октябре) у Севастополя появляется черноморская хамса, мигрирующая сюда главным образом из открытых районов северо-западной части Чёрного моря (СЗЧМ), как правило, минуя Евпаторию. В течение последующих полутора - двух месяцев (до ноября, иногда декабря) она распространяется вдоль южного берега Крыма (ЮБК) вплоть до Феодосии. Затем исчезает и ненадолго появляется вновь только весной. Азовская хамса в конце сентября - ноябре выходит из Азовского моря через Керченский пролив и направляется на зимовку либо вдоль Крымского п-ова, либо вдоль кавказских берегов, а чаще в обоих направлениях одновременно. Перемещаясь вдоль крымского побережья, к весне она доходит до залива Ласпи и Балаклавы, редко до Севастополя. В апреле - начале мая начинается её весенняя миграция в обратном направлении. И. И. Пузановым были даже составлены диаграммы осенних миграций хамсы из Азовского моря к южному побережью Крыма в 1920 и 1921 гг.,- и рассмотрены метеорологические факторы, связанные с ними. Согласно его схеме миграции,

осенние уловы хамсы у Севастополя и Балаклавы (иногда очень значительные) должны быть представлены черноморской формой, поскольку азовская хамса доходит сюда довольно редко и не раньше весны. В то же время зимние и весенние уловы в районе ЮБК могут быть представлены смешанными скоплениями черноморской и азовской хамсы.

По данным А.А. Майоровой (1950, 1954), у крымского побережья зимует преимущественно черноморская хамса, которая появляется здесь в ноябре - декабре по мере охлаждения температуры воды в СЗЧМ. Основные места её зимовки - Балаклавский залив и юго-западный шельф полуострова до м. Аю-Даг, характеризующийся наличием близко подходящего к берегу крутого свала, образующего хорошо защищенные от штормов и течений участки моря (ямы).

Для убедительности сошлёмся на данные относительно распространения и количественного распределения разных рас хамсы в СЗЧМ и у крымских берегов, основанные на изучении промысловых уловов в 1926 - 1930 гг. (Пузанов, 1936). Согласно им, в районе Одессы и Евпатории ловилась исключительно черноморская (чёрная) хамса, тогда как в Севастопольско-Балаклавский район (между мысами Лукулл и Сарыч) часто подходила азовская хамса. В частности, на долю последней в эти годы пришлось 71 % вылова, а на долю черноморской только 29 %. И, наконец, в Ялтинско-Феодосийском районе черноморская хамса составила лишь незначительный прилов к азовской. При этом наибольшие уловы были получены в двух последних районах.

В свою очередь, А. К. Чашин (Чашин, Акселев, 1980), ссылаясь на результаты собственных многолетних (1975 - 1988) исследований расового состава азово-черноморской хамсы с использованием морфофизиологических и биохимических методов, указывает, что среди зимовавшей у ЮБК в 1976 - 1988 гг. хамсы ни разу не удалось зафиксировать сколько-нибудь существенного количества особей черноморской расы. Отсюда, по его мнению, сведения о

значительных зимовальных скоплениях и промысле черноморской хамсы, которые приводили в своих работах предыдущие авторы (в частности, Н. И. Данилевский и А. А. Майорова), могут быть следствием неправильного определения её расовой принадлежности.

Попробуем разобраться, так ли это. Действительно, заключение А.К. Чашина основано на результатах изучения комплекса морфофизиологических и биохимических показателей, включая скорость роста особей, степень их зараженности личинками нематоды *Hysterothylacium* (= *Contracaecum*) *aduncum*, частоты групп крови и аллелей изоцитратдегидрогеназы и эстеразы и посему не должно вызывать сомнения в его справедливости. Вместе с тем, представляется сомнительным, чтобы А.А. Майорова или Н. Н. Данилевский, на протяжении нескольких десятилетий подробно изучавшие этот вид, не могли отличить черноморскую хамсу от азовской. Кстати у А.А. Майоровой (1954) читаем: «У берегов Крыма промысел базируется как на черноморской, так и на азовской хамсе, которая, например, в 1951 г. составила основную часть улова» (стр. 27). Ясно, что она прекрасно различала черноморскую и азовскую формы. Не менее убеждает в этом и другая её фраза: «В северо-западной части Черного моря у берегов Украины основу промысла составляет исключительно черноморская хамса» (стр. 27). Из этих фраз следует, что если летние (в период нагула) уловы хамсы в СЗЧМ представлены черноморской хамсой, то зимние (у берегов Крыма) вполне могут состоять как из черноморской, так и азовской хамсы или же смеси этих двух форм. Среди имеющихся сведений о распределении и поведении разных форм хамсы во время зимовки это вполне объяснимо.

Так, согласно А. И. Александрову (1927) и И. И. Пузанову (1923), черноморская хамса подходит к западному и юго-западному побережью Крыма со стороны открытого моря (чаще всего на участке м. Херсонес - м. Аю-Даг), однако её пребывание здесь ограничивается полутора-двумя месяцами. Именно в это

Пелагические рыбы Чёрного моря.

время и в этом районе происходит её основной промысел. В отличие от черноморской, азовская хамса, следуя вдоль берегов восточного Крыма, появляется у ЮБК обычно позднее (в конце зимы - начале весны), и при этом лишь в редких случаях распространяется западнее м. Сарыч. В результате в районе Балаклавы - залива Ласпи её доля в уловах обычно незначительна. В то же время основу промысла в зимние месяцы, который развивается главным образом у южного побережья Крыма (к востоку от Ялты - м. Аю-Даг), чаще всего составляет азовская хамса, которая держится здесь до весны. Среди рыбаков даже бытует мнение, что в Севастополе и Ялте ловится разная хамса.

Таким образом, согласно вышеприведённым сведениям, большинство исследователей согласны с тем, что у берегов Крыма зимуют (или, по крайней мере, зимовали вплоть до 1960-х годов) обе формы хамсы - черноморская и азовская, образуя здесь в отдельные годы промысловые скопления. Однако районы и время их подхода к берегу и, соответственно, районы и время лова, как правило, не совпадали. Возможно, этим отчасти можно объяснить отсутствие в зимних скоплениях в 1976/1977, 1983/1984, 1984/1985 и 1987/1988 гг. черноморской хамсы.

Вместе с тем, принимая во внимание вышеприведённые представления (Данилевский, Камбургов, 1969; Данилевский, Майорова, 1979; Калнин, Калнина, 1985; Пузанов, 1957) о внутривидовой структуре азово-черноморской хамсы и географическом распространении разных популяций (рас), у крымского побережья могут зимовать одновременно представители, по меньшей мере пяти из них - это черноморская, азовская, северо-западная прибрежная, черноморская с примесью средиземноморской и азово-черноморские гибриды.

Согласно результатам наших предыдущих исследований внутривидового состава зимовавшей в 1999 - 2008 гг. у юго-западного и западного побережья Крыма (м. Лукулл - м. Меганом) хамсы, выполненных с помощью комбинированного метода, включающего изу-

чение индекса отолитов, его пространственно-временной изменчивости, а также районов и времени появления хамсы у побережья в разные годы, она была представлена здесь двумя формами - черноморской и северо-западной прибрежной. Относительная численность представителей разных форм, рассчитанная по методу расовых исследований А. В. Морозова (Сказкина, 1965), варьировала в разные годы от 45 до 100 % для черноморской хамсы и от 0 до 50 % - для северо-западной прибрежной (Зуев и др., 2007, 2009).

Следует, однако, заметить, что данный подход не лишён определённых недостатков. В частности, его применение предполагает наличие в составе исследуемой неоднородной совокупности не более двух компонентов. В результате, используя для расчёта процентного соотношения в составе смешанной совокупности хамсы представителей разных форм по методу А. В. Морозова, мы *a priori* вынуждены были принимать (по условиям метода) наличие в составе данной совокупности не более двух внутривидовых образований.

Межгодовая изменчивость индекса отолитов и внутривидовая неоднородность хамсы. Учитывая ограничение, заложенное в методе А. В. Морозова, с целью внутривидовой дифференциации хамсы, зимовавшей у крымского побережья в 1999 - 2009 гг., и количественного распределения разных внутривидовых образований в составе общей совокупности был использован графический метод вероятностной бумаги (Cassie, 1954; Harding, 1949) Концептуальной основой данного метода является условие нормального распределения признаков в биологически однородных совокупностях. Его достоинство состоит в том, что вывод о принадлежности к нормальной совокупности может быть сделан без знания численных значений параметров гипотетического распределения.

В качестве различительного внутривидового признака использовали, вслед за Е. П. Сказкиной (1965), величину индекса отолитов (l/d), представляющего собой отношение дли-

ны отолита к его ширине. Принимая во внимание исключительно большое значение величины индекса отолитов как внутривидового диагностического признака, предварительно исследовали изменение величины отношения l/d в онтогенезе. Было установлено, что форма отолитов (величина отношения l/d) в онтогенезе не остается постоянной: по мере увеличения размеров хамсы в процессе её роста величина отношения l/d изменяется в сторону её последо-

вательного увеличения. Свою окончательную форму отолиты приобретают лишь при достижении особями стандартной длины (до конца позвоночника) 7,5 - 8,0 см, у которых отношение l/d сохраняется постоянным с вероятностью 0,95 (табл. 4, рис. 4). По этой причине для внутривидовой идентификации хамсы использовали величину отношения l/d особей, имеющих стандартную длину 8,0 см и более.

Размерный класс, см	п, экз.	$l/d \pm m^*$
5,5 – 6,0	63	$1,984 \pm 0,027$
6,0 – 6,5	52	$2,054 \pm 0,021$
6,5 – 7,0	64	$2,061 \pm 0,026$
7,0 – 7,5	57	$2,089 \pm 0,029$
7,5 – 8,0	56	$2,140 \pm 0,034$
8,0 – 8,5	68	$2,154 \pm 0,028$
8,5 – 9,0	57	$2,154 \pm 0,024$
9,0 – 9,5	57	$2,159 \pm 0,030$
9,5 – 10,0	53	$2,181 \pm 0,029$
10,0 - 10,5	53	$2,176 \pm 0,027$
10,5 – 11,5	36	$2,157 \pm 0,043$

Табл. 4 Отношение l/d отолитов представителей разных размерных классов хамсы (из: Зуев и др., 2009):

*т - стандартная ошибка

Измерения отолитов производили с помощью окуляр-микрометра под микроскопом МБС-9 в проходящем свете при увеличении 8x2. Выполнены измерения 8952 экз. отолитов.

Объем материала, использованного для анализа размерно-возрастной структуры хамсы в осенне-зимний сезон 1999/2000 - 2008/2009 гг., представлен в табл. 5.

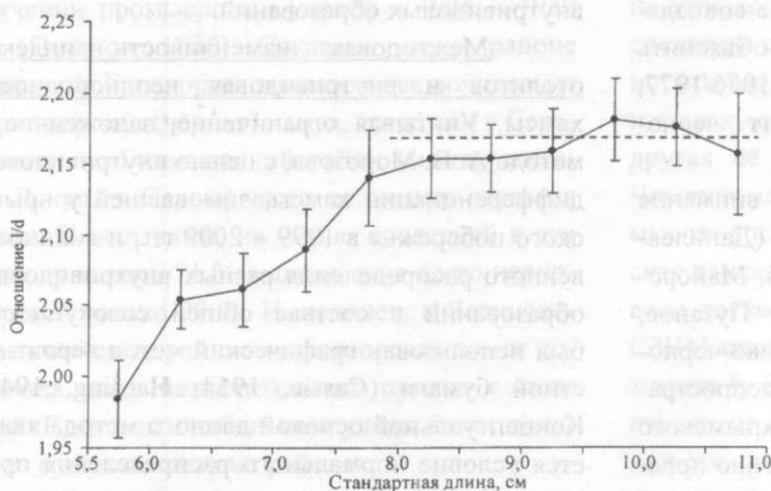


Рис. 4 Зависимость между отношением l/d отолитов и длиной хамсы (из: Зуев, и др., 2009)

В осенне-зимний сезон 1999/2000 г. хамса появилась у побережья Крыма в начале декабря в районе м. Лукулл, затем постепенно распространилась до м. Фиолент и Балаклавы, где оставалась до середины февраля. Её размерный ряд был представлен особями длиной 5,0 - 12,8 см (средняя стандартная длина 9,8 см) и включая представителей четырёх поколений - 1999, 1998, 1997 и 1996 гг. (табл. 6).

Наиболее многочисленны были трёхлетки (поколение 1997 г.) и двухлетки (поколение 1998 г.), составлявшие в сумме около 80 % общей численности.

Значения индексов отолитов особей, имеющих стандартную длину от 8 см и более, варьировали от 1,77 до 2,48 (среднее 2,09) (табл. 6).

Пелагические рыбы Чёрного моря.

Табл. 5 Количество экземпляров хамсы, использованных для анализа размерной структуры

Год	Кол-во проб	Кол-во экз.	Район	Месяцы
1999/2000	10	1583	м. Лукулл - м. Фиолент	XII - II
2000/2001	10	1484	м. Лукулл - м. Херсонес	XI-I
2001/2002	5	1589	Симеиз - Морское	XII - I
2002/2003	14	2227	м. Лукулл - м. Сарыч	I - IV
2003/2004	6	1062	м. Лукулл - Алушта	X - XI, II
2004/2005	7	848	м. Лукулл - Балаклава	XI-XIII II, V
2005/2006	28	5792	Евпатория - м. Ай-Тодор	XI-XII
2006/2007	6	822	м. Лукулл - м. Сарыч	XI
2007/2008	22	6767	м. Лукулл - м. Меганом	XI-IV
2008/2009	7	2089	м. Лукулл - м. Херсонес	XII - IV

Табл. 6 Районы и сроки осеннего подхода хамсы к побережью Крыма в 1999 - 2008 гг.

Год	Район появления хамсы	Срок появления	Длина стандарт., см	Отношение l/d
1999	м. Лукулл	начало декабря	5,0-12,8'	1,77-2,48
			9,8**	2,09
2000	м. Лукулл	начало ноября	5,5 - 12,4	1,73-2,42
			8,9	2,04
2001	м. Ай-Тодор	начало ноября	4,5-13,0	1,73-2,50
			7,8	2,08
2002	м. Лукулл	конец октября	5,6-12,9	1,73-2,48
			9,6	2,05
2003	м. Лукулл	конец октября	7,5-12,8	1,71-2,33
			10,5	2,08
2004	м. Лукулл	начало ноября	6,9-13,2	1,78-2,42
			10,2	2,09
2005	м. Сарыч- м. Ай-Тодор	середина ноября	4,1 - 12,0	1,77-2,62
			9,7	2,15
2006	м. Лукулл - Форос	конец ноября	8,3-12,2	1,87-2,52
			9,5	2,11
2007	м. Херсонес	середина ноября	4,6-12,1	1,75-2,59
			8,1	2,16
2008	м. Лукулл	начало декабря	4,9-12,4	1,75-2,62
			9,8	2,13

числитель - крайние значения; ' знаменатель - средние значения

Кривая их распределения одновершинная асимметричная (рис. 5 А). С помощью метода вероятностной бумаги общая совокупность хамсы в соответствии с законом нормального распределения значений l/d была дифференцирована на три совокупности (рис. 6). Средние значения l/d , их стандартные отклонения и численность хамсы каждой из этих совокупностей приведены в табл. 7.

В осенне-зимний сезон 2000/2001 гг. хамса появилась у побережья Крыма в начале ноября в районе м. Лукулл и оставалась здесь до начала февраля. Её размеры варьировали от 5,5 до 12,4 см (средняя длина 8,9 см) (табл. 6).

Некоторое снижение средней длины по сравнению с прошлым годом произошло за счёт заметного увеличения в составе промыслового стада сеголеток (25 против 4 %). Преобладающие по численности возрастные группы были представлены в основном 3-летками (поколение 1998 г.) и двухлетками (поколение 1999 г.). Значения индекса отолитов варьировали от 1,73 до 2,42 (среднее 2,04). Кривая их распределения одновершинная, близкая к асимметричной (рис. 5 Б). С помощью вероятностной бумаги внутри единой совокупности были выделены две совокупности хамсы (рис. 7, табл. 7).

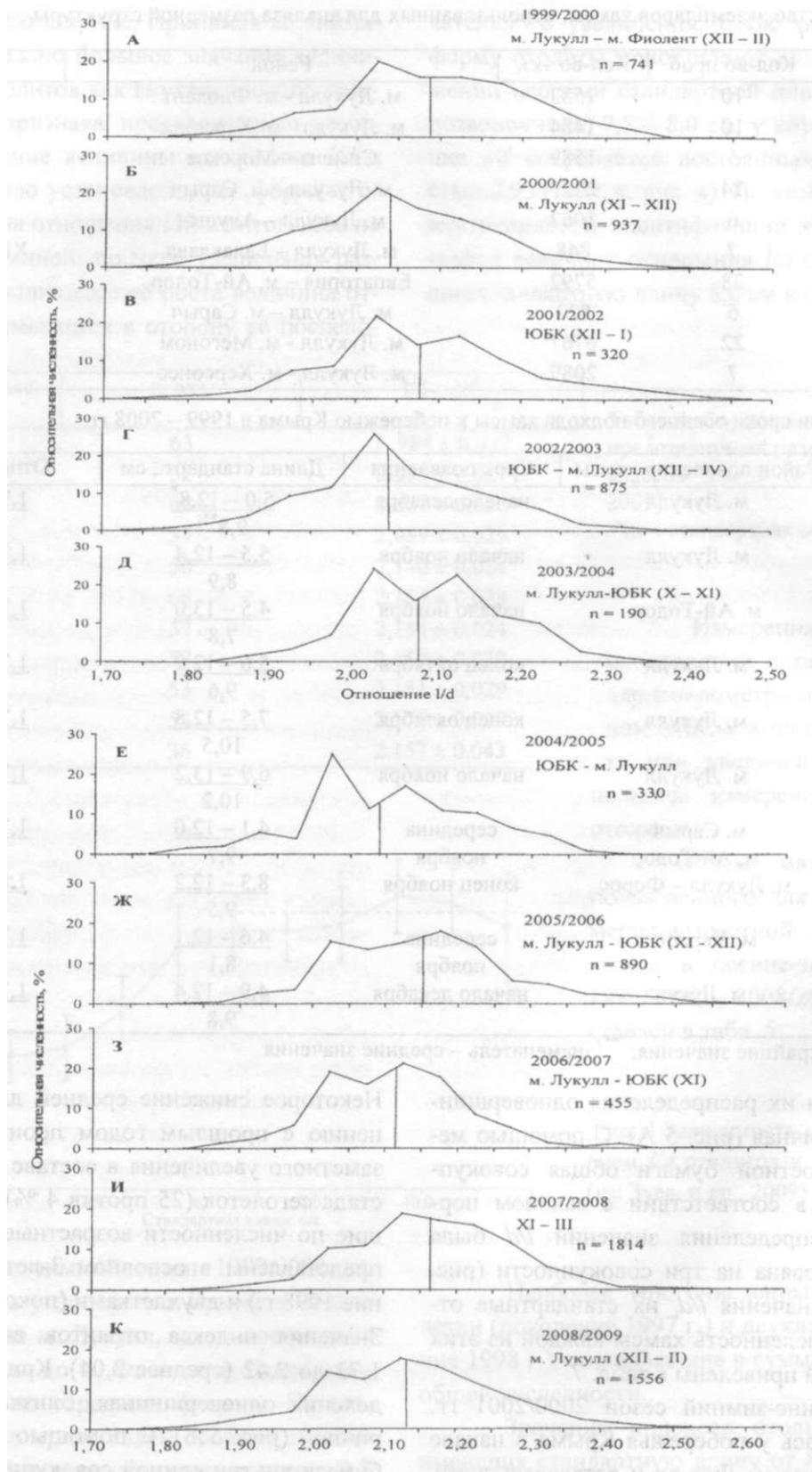


Рис. 5 Распределение отношения I/d отолитов общей совокупности хамсы в осенне-зимние сезоны 1999/2000 - 2008/2009 гг.

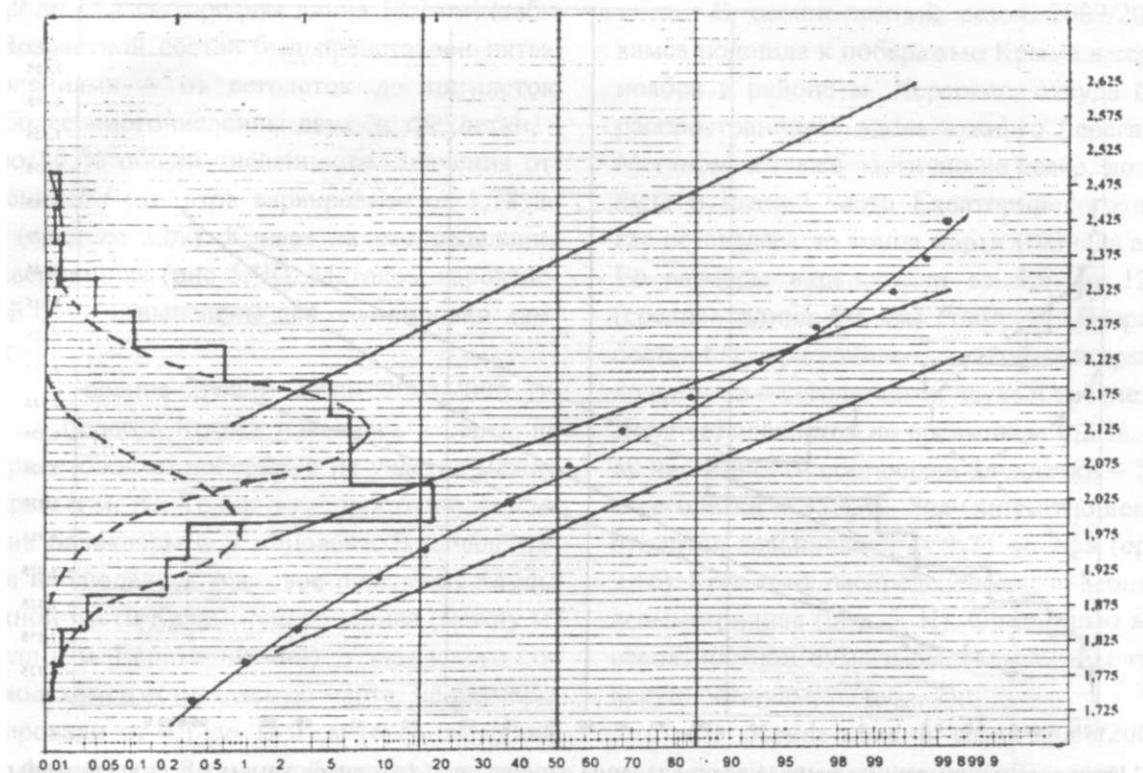


Рис. 6 Кумюлята и нормальные кривые распределения отношения l/d отолигов хамсы в осенне-зимний сезон 1999/2000 гг.

Сезон	l/d , средн.	$l/d (>8)$	$l/d (>8)$	$l/d (>8)$	п, экз.
1999/2000	2,09	$1,98 \pm 0,07$ 36,8*	$2,13 \pm 0,07$ 62,5	$2,39 \pm 0,09$ 0,7	741
2000/2001	2,04	$1,96 \pm 0,08$ 52,8	$2,12 \pm 0,10$ 47,2	-	937
2001/2002	2,08	$1,98 \pm 0,09$ 42,5	$2,15 \pm 0,10$ 57,5	-	320
2002/2003	2,05	$1,98 \pm 0,09$ 53,8	$2,11 \pm 0,08$ 45,4	$2,40 \pm 0,04$ 0,8	875
2003/2004	2,08	$2,01 \pm 0,07$ 35,8	$2,13 \pm 0,07$ 64,2	-	190
2004/2005	2,09	$2,00 \pm 0,09$ 38,4	$2,16 \pm 0,08$ 61,6	-	330
2005/2006	2,15	$1,94 \pm 0,09$ 3,6	$2,12 \pm 0,09$ 90,2	$2,40 \pm 0,07$ 6,2	890
2006/2007	2,11	$2,00 \pm 0,07$ 28,7	$2,13 \pm 0,07$ 70,0	$2,40 \pm 0,03$ 1,3	455
2007/2008	2,16	$1,94 \pm 0,07$ 5,2	$2,14 \pm 0,09$ 93,5	$2,42 \pm 0,05$ 1,3	1814
2008/2009	2,13	$1,98 \pm 0,08$ 24,7	$2,16 \pm 0,08$ 73,1	$2,40 \pm 0,07$ 2,2	1556

Табл. 7 Средние значения l/d отолигов общей совокупности хамсы, средние значения l/d совокупностей, выделенных с помощью вероятностной бумаги, их стандартные отклонения и относительная численность выделенных совокупностей (* в знаменателе - относительная численность, %)

В осенне-зимний сезон 2001/2002 гг. хамса появилась у побережья Крыма в начале ноября у м. Ай-Тодор (между Алушкой и Ялтой) и до середины февраля распространилась вдоль южного побережья на восток до Судака. Её размеры варьировали от 4,5 до 13,0 см. Средняя длина не превышала 7,8 см, что было связано с преобладанием младших возрастных групп сеголеток (поколение 2001 г.) и двухлеток (поколение 2000 г.) (почти - 80 % общей численности).

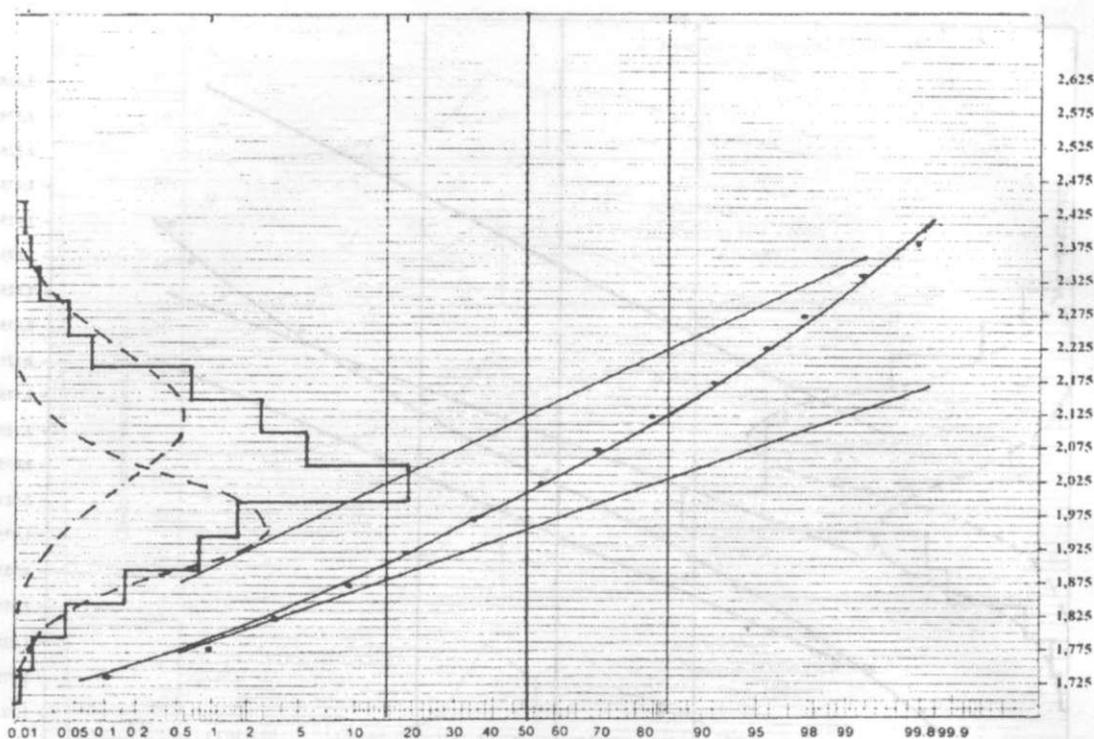


Рис. 7 Кумулята и нормальные кривые распределения отношения l/d отоликов хамсы в осенне-зимний сезон 2000/2001 гг.

Отношения l/d отоликов варьировали в пределах 1,73 - 2,50 (среднее 2,08). Кривая распределения их значений двухвершинная (рис 5 В). С помощью метода вероятностной бумаги выделены две совокупности хамсы (табл. 7).

В осенне-зимний сезон 2002/2003 гг. хамса у побережья Крыма появилась в конце октября вблизи м. Лукулл и затем распространилась вдоль ЮБК до м. Сарыч и далее к востоку, где оставалась до конца апреля. Ее размеры варьировали от 5,6 до 12,9 см (средняя длина 9,6 см) (табл. 6). Возрастной состав был представлен четырьмя поколениями - от сеголеток до четырёхлеток. Доминировали двух- и трёхлетки (поколения 2001 и 2000 гг.) - около 90 % общей численности. Доля сеголеток не превышала 3 %. Значения отношения l/d отоликов варьировали от 1,73 до 2,48 (среднее 2,05). Кривая их распределения одновершинная, асимметричная по форме (рис. 5, Г). С помощью метода вероятностной бумаги выделены три совокупности (табл. 7).

В осенне-зимний сезон 2003/2004 гг. хамса появилась у побережья Крыма в третьей декаде октября в южной части Каламитского залива севернее м. Лукулл и затем, обогнув м. Херсонес, распространилась далее на восток до Балаклавы, м. Сарыч и м. Ай-Тодор. Её размеры варьировали от 7,5 до 12,8 см (средняя длина 10,5 см) (табл. 6). Основу численности составляли трёхлетки (поколение 2001 г.) - около 70 %. В феврале в составе уловов появились сеголетки длиной 5,0 - 7,5 см, доля которых составляла около 10 %. Отношения l/d отоликов варьировали в пределах 1,71 - 2,33 (среднее 2,08). Кривая их распределения двухвершинная (рис 5, Д). С помощью метода вероятностной бумаги были выделены две совокупности (табл. 7).

В осенне-зимний сезон 2004/2005 гг. хамса у побережья Крыма появилась в конце первой декады ноября в районе м. Лукулл, откуда постепенно перемещалась в направлении м. Фиолент и далее в Балаклавский район, где оставалась до марта. Её размеры варьировали

от 6,9 до 13,2 см (средняя длина 10,2 см) (табл. 6). Возрастной состав был представлен пятью поколениями - от сеголеток до пятилеток. Наиболее многочисленны двух- и трёхлетки, - около 80 % общей численности. Значения отношения l/d отоликов варьировали от 1,78 до 2,42 (среднее 2,09). Кривая их распределения двухвершинная (рис 5, Е). Методом вероятностной бумаги выделены две группировки хамсы (табл. 5).

В осенне-зимний сезон 2005/2006 гг. хамса у берегов Крыма появилась в середине ноября у южного побережья на участке между м Сарыч и м. Ай-Тодор и распространилась до района Балаклавы и м. Фиолент. В начале декабря наблюдалось массовое появление хамсы в южной части Каламитского залива (между м. Лукулл и м. Евпаторийский). У крымского побережья хамса оставалась до марта. Её размеры варьировали от 4,1 до 12,0 см (средняя длина 9,7 см) (табл. 6). Возрастной состав был представлен четырьмя поколениями, основу численности составляли трёхлетки (поколение 2003 г.) - около 75 %. Доля сеголеток также была довольно значительной, у южного побережья она достигала 20 %. Значения отношения l/d отоликов варьировали от 1,77 до 2,62 (среднее 2,15). Кривая их распределения двухвершинная (рис. 5, Ж). С помощью метода вероятностной бумаги были выделены три совокупности хамсы (табл. 7).

В осенне-зимний сезон 2006/2007 гг. хамса у побережья Крыма появилась в третьей декаде ноября в Севастопольско-Балаклавском районе (между м. Лукулл и Форосом). Её размеры варьировали от 8,3 до 12,2 см (средняя длина 9,5 см) (табл. 6). Возрастной состав был представлен четырьмя поколениями. Основу численности составляли 2-летки (поколение 2005 г.) - около 65 %. Значения отношения l/d отоликов варьировали от 1,87 до 2,52 (среднее 2,11). Кривая их распределения двухвершинная и асимметричная (рис. 5, 3). С помощью метода вероятностной бумаги были выделены две совокупности хамсы с распределением значений l/d близким к нормальному (табл. 7).

В осенне-зимний сезон 2007/2008 гг. хамса подошла к побережью Крыма в середине ноября в районе м. Херсонес, откуда быстро распространилась вдоль южного берега до м. Меганом, а также частично на север, до м. Лукулл и южной части Евпаторийского залива, где оставалась до конца марта - начала апреля. Её размеры варьировали от 4,6 до 12,1 см (средняя длина 8,1 см) (табл. 5). Возрастной состав был представлен практически тремя поколениями - сеголетками, двух- и трёхлетками. Доля четырёхлеток не превышала 0,2 %. Основу численности составляли двухлетки - 51,5 % и сеголетки - 35,4 %. Значения отношения l/d отоликов варьировали от 1,75 до 2,59 (среднее 2,16). Кривая их распределения одновершинная асимметричная (рис. 5, И). С помощью метода вероятностной бумаги были выделены три совокупности хамсы (табл. 7).

В осенне-зимний сезон 2008/2009 гг. хамса появилась в конце первой декады декабря у м. Лукулл и в течение зимы распространилась вдоль южного берега полуострова до м. Аю-Даг. Её размеры варьировали от 4,3 до 12,4 см (средняя длина 9,8 см) (табл. 6). Возрастной состав был представлен четырьмя поколениями, среди которых доминировали двух- и трёхлетки (поколения 2007 и 2006 гг.). Доля сеголеток не превышала 10 %. Значения отношения l/d отоликов варьировали от 1,75 до 2,62 (среднее 2,13). Кривая их распределения двухвершинная, асимметричная (рис. 5, К). Методом вероятностной бумаги были выделены три группировки хамсы с близким к нормальному распределением значений l/d (табл. 7).

В соответствии с концепцией нормального распределения признаков в биологически однородной совокупности и на основании полученных графическим методом вероятностной бумаги результатов распределения отношения l/d отоликов как внутривидового различительного признака следует, что зимовавшая у крымского побережья в 1999 - 2009 гг. хамса была биологически неоднородной. Она включала в свой состав представителей разных внутривидовых образований. При этом степень

её внутренней гетерогенности не оставалась постоянной из года в год. Так, в осенне-зимние сезоны 1999/2000, 2002/2003, 2005/2006, 2006/2007, 2007/2008 и 2008/2009 гг. в состав общей совокупности хамсы входили три внутривидовые формы; в 2000/2001, 2001/2002, 2003/2004 и 2004/2005 гг. - только две.

В соответствии с особенностями распределения значений отношения l/d все выделенные с помощью метода вероятностной булги внутривидовые биологически однородные

совокупности образуют три группы (кластера). К первому кластеру относятся совокупности, значения l/d которых варьируют в пределах 1,94 - 2,01 (среднее 1,98), ко второму - со значениями l/d 2,11 - 2,16 (среднее 2,13), и, наконец, к третьему - те из них, значения l/d которых варьируют в пределах 2,39 - 2,42 (среднее 2,40) (рис. 8).

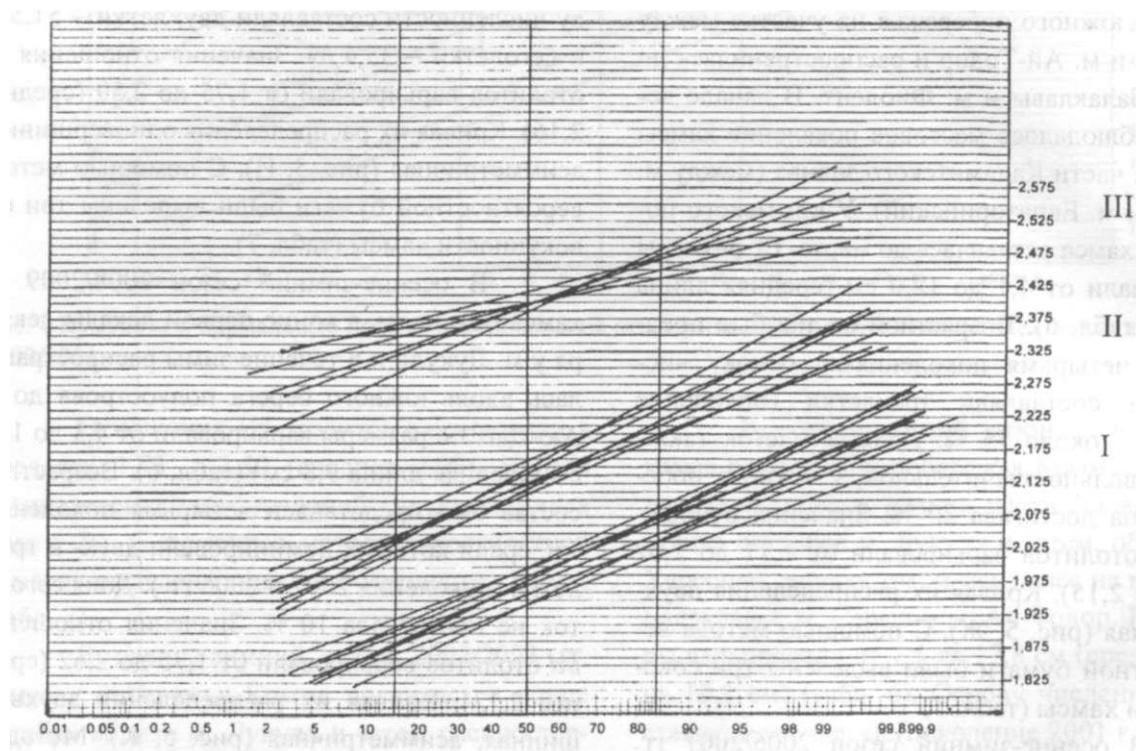


Рис. 8 Средние значения отношения l/d отолитов разных внутривидовых форм хамсы. I - кластер 1; II - кластер 2; III - кластер 3

При сопоставлении средних расчётных значений l/d разных кластеров хамсы с известными в литературе обнаруживается сходство по данному признаку между хамсой, относящейся к первому кластеру, с одной стороны, и азовской и северо-западной прибрежной расами, с другой (Данилевский, Майорова, 1979). Средние значения l/d отолитов хамсы, принадлежащей ко второму кластеру, соответствуют таковым представителям черноморской популяции (Данилевский, Майорова, 1979; Сказки-

на, 1965). Остаётся неясной популяционная принадлежность хамсы, выделенной в третий кластер.

В количественном (численном) выражении доли разных кластеров неоднозначны. Доминирующее положение принадлежит хамсе, входящей в состав кластера 2, её доля в разные годы составляла 45,4 - 93,5 % (среднее 66,5 %) общей численности. Менее многочисленна хамса, принадлежащая к кластеру 1, которая составляла 3,6 - 53,8 % (среднее 32,2 %).

Крайней немногочисленностью на их фоне отличается хамса, выделенная в кластер 3, её доля изменяется от 0,7 до 6,2 % (среднее 2,1 %). Средние многолетние значения численности хамсы кластеров 1, 2 и 3 составили 27,3, 71,1 и 1,6 % соответственно.

Промысел и промыслово-биологические характеристики хамсы у побережья Крыма, условия формирования промысловых скоплений. Лов хамсы у крымского побережья относится к числу традиционных видов черноморского рыбного промысла. Достаточно убедительно это доказывают результаты археологических раскопок Херсонеса Таврического (Тихий, 1917). О том, насколько велики были масштабы этого промысла ещё в античном мире, свидетельствуют объёмы вырубленных в скалах древнего города засолочных (пашенных) ям, которые вмещали до 500 - 1000 пудов рыбы.

Одно из первых документальных подтверждений массовой зимовки хамсы у юго-западного побережья Крыма приводит Н. Я. Данилевский (цит. по: Пузанов, 1936). Согласно его описанию, в Балаклавской бухте в 1859 г. хамсы было настолько много, что не было видно воды. В не столь впечатляющих масштабах это повторилось через восемь лет, - в 1867 г. Позднее о промысловом лове хамсы в районе Севастополя - Балаклавы в осенне-зимние сезоны 1902/1903, 1909/1910 и 1910/1911 гг. пишет М. И. Тихий (1917). Согласно его сведениям, в феврале 1911 г. только из Балаклавы в южные губернии России и Турцию отправили около 50 тыс. пудов (800 т) солёной хамсы. Известно, что общий вылов хамсы в Крыму в начале XX столетия достигал 75 - 83 тыс. ц (Тихий, 1914), при этом на Севастопольско-Балаклавский район приходилось до 20 - 25 тыс. ц.

Образование массовых зимовальных скоплений хамсы у крымских берегов происходит не ежегодно, что существенно осложняет планирование мероприятий по организации промысла. Так, её массовые подходы к южному побережью Крыма, наблюдавшиеся от зали-

ва Ласпи до Судака, зарегистрированы осенью 1920, 1921 и 1929 гг. (Пузанов, 1936). С конца 1940-х годов до настоящего времени массовые скопления отмечались не более 12-15 раз, то есть происходили со средней частотой раз в 4 - 5 лет, не обнаруживая при этом какой-либо строгой периодичности. В частности, хамса в промысловых количествах зимовала у крымских берегов в сезоны 1948/1949, 1949/1950, 1953/1954, 1958/1959, 1960/1961, 1962/1963, 1976/1977, 1983/1984 и 1987/1988 гг. (Данилевский, 1958; Данилевский, Майорова, 1979; Майорова, 1950, 1954; Пузанов, 1956; Сказкина, 1965; Тараненко, 1958).

В последние 10 лет массовые зимовальные скопления зарегистрированы трижды - в 2002/2003, 2005/2006 и 2007/2008 гг., когда объёмы вылова более чем в 4 - 5 раз превышали вылов в остальные годы этого периода. Максимальный размах межгодовых колебаний величины вылова достигал почти 7,5 раз (791 т в осенне-зимний сезон 2006/2007 гг. и 5848 т - в 2007/2008 гг.). Динамика вылова хамсы в осенне-зимний сезоны 1999/2000 - 2008/2009 гг. приведена на рис. 9.

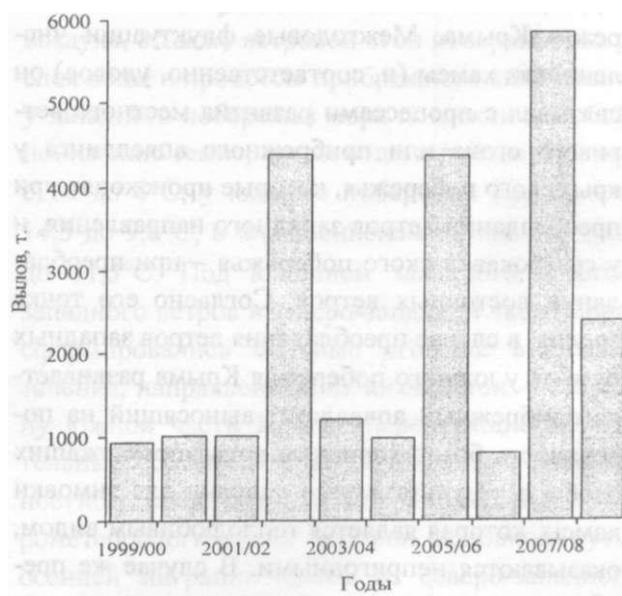


Рис. 9 Уловы хамсы у побережья Крыма в осенне-зимние сезоны в 1999/2000 - 2008/2009 гг. (из: Зуев и др., 2009)

Согласно данным промысловой статистики, любезно предоставленным Восточно-Черноморским управлением рыбоохраны в г. Севастополе, суммарный объём вылова хамсы у побережья Крыма в осенне-зимние сезоны 2002/2003, 2004/2005 и 2007/2008 гг. составил более 2/3 общего объёма её вылова за весь десятилетний период.

Нерегулярность массовых зимовок хамсы у побережья Крыма определяется взаимодействием ряда биотических и абиотических факторов (Данилевский, 1958). К числу первых относятся условия летнего нагула, которые определяются соотношением состояния кормовой базы и, соответственно, продолжительностью нагульного периода, вторых - метеорологические и гидрологические условия, и, прежде всего, направление, повторяемость и скорость ветра в осенний период, оказывающего влияние на направление переноса водных масс поверхностного слоя и особенности его температурного режима.

И.И. Пузановым (1923,1936) была обнаружена зависимость между повторяемостью ветров разных направлений и мощностью зимовальных скоплений хамсы у южного побережья Крыма. Межгодовые флуктуации численности хамсы (и, соответственно, уловов) он связывал с процессами развития местного ветрового сгона или прибрежного апвеллинга у крымского побережья, которые происходят при преобладании ветров западного направления, и у северокавказского побережья - при преобладании восточных ветров. Согласно его точке зрения, в случае преобладания ветров западных румбов у южного побережья Крыма развивается прибрежный апвеллинг, выносящий на поверхность более холодные воды нижележащих слоев, в результате чего условия для зимовки хамсы, которая является теплолюбивым видом, оказываются непригодными. В случае же преобладания ветров восточного направления апвеллинг развивается у северокавказского побережья, преграждая тем самым путь осенней миграции хамсы из северо-восточной части Чёрного моря, а также Азовского моря вдоль

восточного побережья, вынуждая её перемещаться вдоль крымского побережья в западном направлении. Однако данное объяснение следует признать справедливым лишь в том случае, если основу зимних скоплений у берегов Крыма составляет азовская хамса (именно так считал И.И. Пузанов). В случае же её отсутствия, как это установлено нашими исследованиями, данное объяснение теряет смысл.

Тем не менее, установленная И. И. Пузановым прямая зависимость между преобладанием ветров восточных направлений и мощностью зимовальных скоплений хамсы у крымских берегов, согласно результатам наших исследований, продолжает сохраняться, несмотря на отсутствие в составе последних азовской хамсы. Так, в осенне-зимние периоды 2002/2003 и 2005/2006 гг., когда формировались мощные зимовальные скопления хамсы, в северной части Чёрного моря преобладали ветры восточной половины горизонта. В районе м. Херсонес в эти периоды максимальные месячные величины повторяемости ветров северо-восточного направления достигали 27 - 33 %, отличаясь при этом не только большой продолжительностью (5 - 8 сут.), но и высокой скоростью (20 - 25 м/с) (рис. 10).

Казалось бы, это должно противоречить тому механизму, который предложил И.И. Пузанов. Однако никакого противоречия, по нашему мнению, в данном случае нет. Дело в том, что при сильных северо-восточных и восточных ветрах над северной половиной Чёрного моря в его восточной части под влиянием экмановского эффекта в поверхностном слое формируется сильное (90 - 100 см/с) течение, направленное с востока на запад. Одновременно в верхнем 50-метровом слое также усиливается поток Основного Черноморского течения. Эти течения перемещают вдоль южного побережья Крыма водные массы с более высокой температурой, что должно создавать в этом районе благоприятные условия для зимовки хамсы, которая нагуливалась в северо-западной части моря. Таким образом, режим преоблада-

Пелагические рыбы Чёрного моря.

ния ветров северо-восточного и восточного направлений в осенний период должен создавать одинаково благоприятные условия для

зимовки как хамсы, которая нагуливается в северо-западной части моря, так и для азовской хамсы.

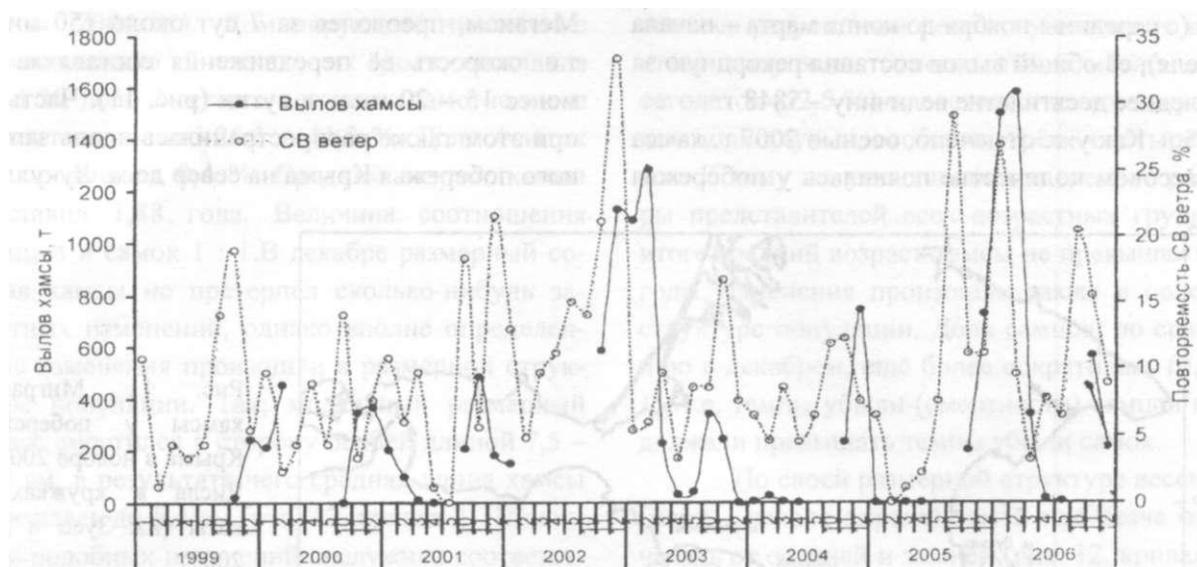


Рис. 10 Вылов хамсы (т) в районе ЮБК и повторяемость (%) северо-восточного ветра в холодные периоды 1999 – 2006 гг. по измерениям на станции Херсонесский маяк (данные МО УкрНИГМИ) (из: Зуев и др., 2009)

Однако наряду с данным, традиционным климатическим механизмом формирования промысловых скоплений хамсы у побережья Крыма существует и другой, связанный с аномальными погодными условиями, который в частности имел место в 2007 г. (Зуев и др., 2009). В этот год хамса в массовом количестве появилась у побережья Крыма 16 ноября у м. Херсонес. Это случилось спустя пять дней после сильнейшего шторма, вызванного средиземноморским циклоном, захватившим практически всю акватория Азово-Черноморского бассейна. Подобные осенние циклоны, движущиеся с запада на восток, в этом регионе случаются в 7 - 10 лет (Чернякова, 1965). По своим особенностям, происхождению и разрушительным последствиям они родственны тропическим ураганам. Предыдущий подобный циклон, который нанёс большой материальный ущерб в северо-западном регионе моря и Крыму, имел место в ноябре 1992 г.

В результате ноябрьского^ 2007-го года циклона температура воздуха в северо-западной части моря понизилась с 10 до 3 -

4°C, у западного побережья Крыма в районе Евпатории - с 13,8 до 5°C, у южного побережья (Севастополь-Ялта) - с 14 до 7 - 9°C.

Столь резкое снижение температуры воздуха, а также ветровой стгон поверхностного слоя воды и процессы прибрежного апвеллинга у западного побережья моря повлекли за собой понижение температуры воды в районе Одессы с 10 до 8°C, у южного побережья Крыма - с 14,5 до 9,6°C, в Феодосийском заливе - с 13,3 до 11,3°C. Под влиянием западного и юго-западного ветров в северо-западной части моря сформировались сильные стгонные ветровые течения, направленные на юго-восток в сторону южной части Крыма, переносящие значительные объёмы тёплых водных масс поверхностного слоя. В результате аномальных гидрометеорологических условий основной путь осенней миграции хамсы из северо-западной части моря к азиатскому побережью оказался непреодолимым, и она была вынуждена преждевременно начать движение в сторону Крыма.

В сезон 2007 - 2008 гг. хамса в силу своей многочисленности и благоприятных условий зимовки оставалась основным объектом промысла у крымского побережья в течение 4,5 мес (с середины ноября до конца марта - начала апреля); её общий вылов составил рекордную за последнее десятилетие величину - 5848 т.

Как уже отмечено, осенью 2007 г. хамса в массовом количестве появилась у побережья

Крыма вблизи м. Херсонес 16 ноября. В следующие несколько дней наблюдалось её быстрое распространение вдоль южного побережья на восток и уже 23 ноября она достигла м. Меганом, преодолев за 7 сут около 150 миль, т.е. скорость её передвижения составляла не менее 15 - 20 миль в сутки (рис. 11). Часть её при этом также распространилась вдоль западного побережья Крыма на север до м. Лукулл.

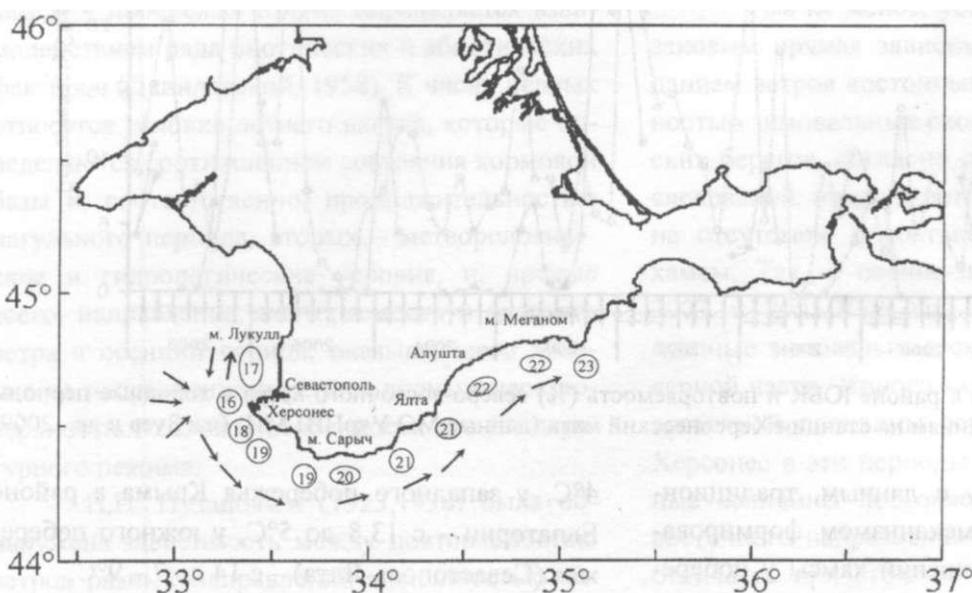
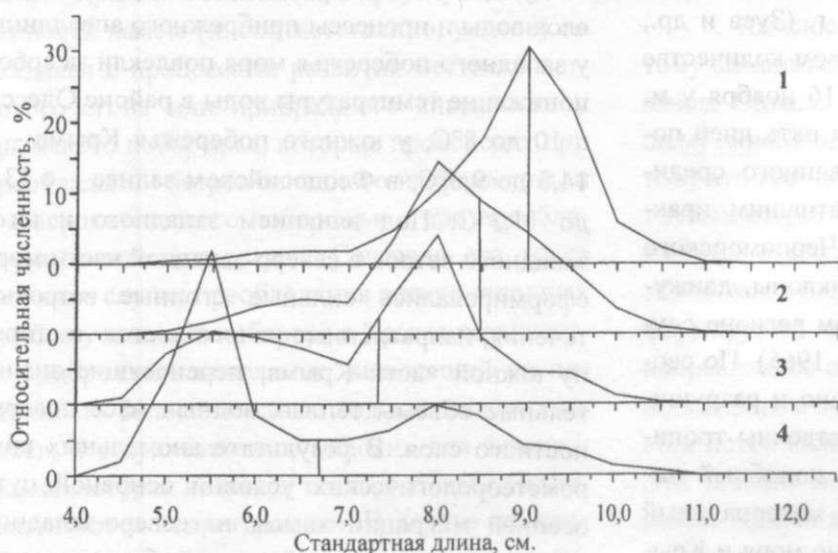


Рис. 11 Миграция хамсы у побережья Крыма в ноябре 2007 г. Числа в кружках – даты (из: Зуев и др., 2009)



Размерный состав ноябрьских уловов хамсы включал особей, имеющих стандартную длину (LS) 5,1 – 11,0 см. Кривая размерного состава одновершинная, модальный размерный класс достаточно хорошо выражен, представлен особями длиной 8,5 – 10,0 см. Их относительная численность составляла 70,1 % (рис. 12, кривая 1).

Рис. 12 Размерно-возрастная структура хамсы у побережья Крыма (зима 2007/2008 гг.). 1 – ноябрь; 2 – декабрь; 3 – январь – февраль; 4 – март (из: Зуев и др., 2009)

Пелагические рыбы Чёрного моря.

Возрастной состав был представлен четырьмя поколениями - сеголетками (поколение 2007 г.), 2-летками (поколение 2006 г.), 3-летками (поколение 2005 г.) и 4-летками (поколение 2004 г.). Доминирующее положение принадлежало 2-леткам, их доля составила 62,1 %, доли 3-леток и сеголеток заметно ниже - соответственно 26,3 и 11,2 %. Доля 4-леток не превышала 0,4 %. Средний возраст хамсы составил 1,88 года. Величина соотношения самцов и самок 1 : 1. В декабре размерный состав хамсы не претерпел сколько-нибудь заметных изменений, однако вполне определенные изменения произошли в размерной структуре популяции. Так, модальный размерный класс сместился в сторону особей длиной 7,5 - 9,5 см, в результате чего средняя длина хамсы снизилась до 8,4 см (рис. 12, кривая 2). Причиной подобных изменений послужили соответствующие изменения возрастной структуры, а именно, количественное перераспределение разных возрастных групп. Так, в отличие от ноября, доля 2-леток сократилась с 62,1 до 60,0 %, 3-леток - с 26,3 до 12,9 %, тогда как доля сеголеток возросла с 11,2 до 26,9 %. В результате средний возраст хамсы составил 1,36 года. Одновременно произошло уменьшение средних размеров двухлеток, составлявших основу численности промыслового стада, - с 9,0 до 8,6 см. Изменения произошли также в половой структуре популяции. Величина соотношения полов сместилась в сторону снижения доли самцов (0,92:1), что должно свидетельствовать о более высоких темпах их смертности по сравнению с самками.

В январе и феврале кривая размерного распределения из одновершинной превратилась в двухвершинную (рис. 12, кривая 3). Наряду с модальной группой особей длиной 7,5 - 9,0 см появилась вторая, представленная мелкими экземплярами длиной 5,0 - 7,0 см, которые составили более трети (34,8 %) общей численности хамсы. При этом хамса крупнее 9,0 см почти исчезла из уловов, её доля не превышала 10 %, против 28 % в декабре и 60,8 % в ноябре. В результате средняя длина хамсы в

январе - феврале составила 7,5 см, т.е. произошло заметное измельчение хамсы по сравнению с осенними месяцами. Согласно анализу возрастной структуры, измельчение хамсы явилось результатом резкого увеличения в составе популяции относительной численности сеголеток (52,5 %) и, соответственно, сокращения доли двух- и, особенно, трёх- и четырёхлеток. К тому же уменьшились и средние размеры представителей всех возрастных групп. В итоге средний возраст хамсы не превышал 0,92 года. Изменения произошли также в половой структуре популяции. Доля самцов, по сравнению с декабрем, ещё более сократилась (0,80 : 1), т.е. темпы убыли (смертности) самцов продолжали превышать темпы убыли самок.

По своей размерной структуре весенняя (март - начало апреля) хамса ещё резче отличалась от осенней и зимней (рис. 12, кривая 4). Основу её размерного ряда (более 60 % численности) составляли мелкие, не более 7,0 см особи, в результате чего средняя длина не превышала 6,8 см. Популяция была представлена лишь тремя поколениями - сеголетками, двух- и трёхлетками, однако доля двух последних возрастных классов не достигала 1/3 общей численности, вследствие чего средний возраст сократился до 0,87 года и достиг своего наименьшего значения.

Итак, в период зимовки размерно-возрастная и половая структура популяции хамсы претерпела весьма существенные изменения (табл. 8). Наиболее показательные из них: снижение в 1,3 раза (с 9,0 до 6,8 см) средней длины особей; сокращение почти в 2,2 раза (с 1,88 до 0,87 года) среднего возраста, которое произошло в результате шестикратного увеличения доли сеголеток, сокращения более чем в 2 и 5,5 раз доли соответственно двух- и трёхлеток и полного исчезновения четырёхлеток; сокращение с 50 до 44 % доли самцов; и, наконец, снижение более чем в 1,5 раза (с 1,24 до 0,80) упитанности хамсы (рис. 13, 14). Столь существенные различия в размерно-возрастной и половой структуре, а также в упитанности между осенней и весенней хамсой дают осно-

вание усомниться в правильности разделения С. А. Зерновым (1913) крупной осенней (чёрной) и более мелкой весенней (светлой) хамсы на черноморскую и азовскую, соответственно. Правда, следует напомнить, что к такому заключению он пришел, опираясь исключительно

но на сведения местных рыбаков. К сожалению, специальные исследования таксономического ранга хамсы тогда не были проведены. Впрочем, подобные сомнения выражали и другие исследователи, в частности А. И. Александров (1927) и И. И. Пузанов (1936).

Табл. 8 Размерно-возрастная и половая структура популяции хамсы в осенне-зимний сезон 2007/2008 гг. (из: Зуев и др., 2009)

Месяц	п, экз.	Стандартная длина (LS), см	LS mod, см	Возраст, годы					КФ	l/d (>8 см)	♂/♀	Улов, т			
				0+	1+	2+	3+	Ср.							
XI	1089	5,1-11,5	8,5-10,0	7,30	9,00	9,78	10,87	1,88	1,24	2,170±0,020	1,0:1	1682,0			
		9,0	70,2*	11,2	62,1*	26,3*	0,4						743	28,8*	
XII	3118	4,9-12,1	7,5-9,5	7,26	8,62	9,76	11,08	1,36	0,98	2,161±0,022	0,92:1	1361,0			
		8,4	70,8*	26,9	60,0*	12,9*	0,2					565	23,3*		
		5,0-7,0	34,8*											1281,4	
I-II	2406	4,6-11,7	7,5-9,0	6,57	8,36	9,69	11,25	1,02	0,92	2,152±0,023	0,80:1	21,9*			
		7,5	48,9*	52,5	42,6*	4,8*	0,1					469	1222,5		
		5,0-6,5	53,8*											20,9*	
		7,5-9,0	48,9*											271,6	
III-IV	145	4,9-9,7	5,0-6,5	6,01	8,56	9,53	—	0,87	0,80	2,145±0,019	0,79:1	4,6*			
		6,8	24,5*	67,6	27,6*	4,8	92					29,7			
		7,5-9,0	24,5*											0,5*	

* в знаменателе указаны %; ** КФ – коэффициент упитанности по Фультону

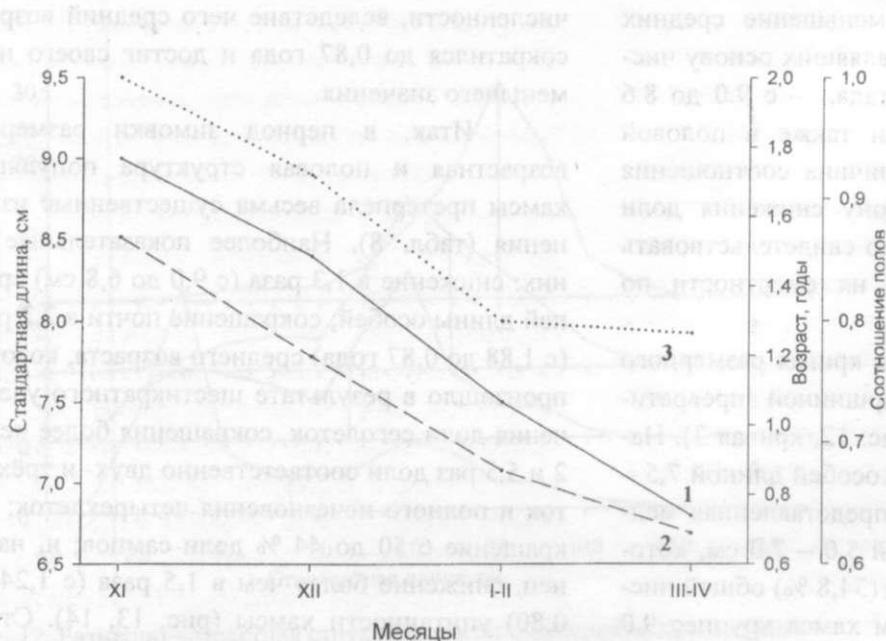


Рис. 13 Динамика показателей размерно-возрастной и половой структуры хамсы зимой 2007/2008 гг.: 1 – средняя длина, см; 2 – средний возраст, годы; 3 – соотношение самцов и самок (из: Зуев и др., 2009)

Динамика промысла хамсы в зимний сезон 2007/2008 гг. выглядела следующими образом. Основу вылова составила осенняя крупная хамса. Только за две недели ноября было выловлено 1682 т, или 28,8 % общего объема вылова. В последующие три месяца (декабрь – февраль) среднемесячные объемы вылова составляли 21 – 23 %, а в марте не превышали 5 % (271,6 т).

Пелагические рыбы Чёрного моря.

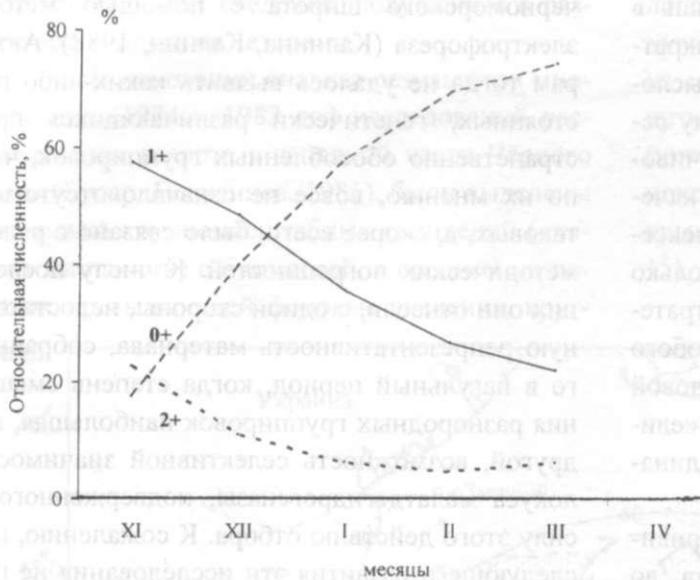


Рис. 14 Динамика возрастного состава хамсы зимой 2007/2008 гг. 0+ – сеголетки; 1+ – двухлетки; 2+ – трёхлетки (из: Зуев и др., 2009)

В общей сложности до конца февраля было выловлено 95 % хамсы. В переводе на среднесуточный объём, величина вылова с ноября по март снизилась на порядок (12,5 раз).

Распределение в составе уловов хамсы представителей разных возрастных групп представлено в табл. 9.

Табл. 9 Распределение разных возрастных классов хамсы в улове (из: Зуев и др., 2009)

Возрастной класс	Поколение, год	Средняя длина, см	Средняя масса, г	Доля в улове, %	
				численность	масса
0+	2007	6,17	2,28	35,4	14,7*
1+	2006	8,66	6,30	51,5	59,7
2+	2005	10,56	11,42	12,9	25,1
3+	2004	11,88	16,26	0,2	0,5

* Для расчёта зависимости между длиной тела и массой хамсы использовали уравнение $W = 0,0097 LS^{2,9978}$ (Чесалин и др., 2001).

Как видно, по численности преобладают двухлетки и сеголетки (поколения 2006 и 2007 гг., соответственно), составляющие в общей сложности 86,6 %. Доля 3-леток значительно ниже (всего 12,9 %), 4-летки представлены единичными экземплярами. В то же время по массе основу вылова составляют представители лишь одного поколения 2006 г. - двухлетки. Их доля составляет почти 60 %, тогда как на долю сеголеток и трёхлеток в сумме приходится менее 40 %.

Черноморский шпрот

Внутривидовая структура и промыслово-биологические характеристики шпрота. Черноморский шпрот (*Sprattus sprattus phalericus* Risso) является одним из основных промысловых объектов, устойчиво занимающим в

последнее десятилетие второе место в Азово-Черноморском бассейне по объёму вылова после анчоуса (хамсы). Его доля в общем улове всех черноморских государств в этот период в разные годы составляла 7,4 - 15,8 %. В составе уловов Украины шпрот занимает первое место, его доля достигает 69,9 - 87,7 % (FAO Fisheries Department, 2007).

Согласно биологической концепции (Майр, 1974), вид представляет собой совокупность популяций географически или экологически обособленных самовоспроизводящихся группировок особей с общим генофондом популяций. Исходя из этого, логически следует, что оценки величины запасов, поколений, смертности и величины допустимого изъятия, без которых невозможны любые формы рационального природопользования (в частности,

морское' рыболовство), имеют смысл лишь в том случае, когда определяются для конкретной популяции. Применительно к промысловым объектам популяция благодаря своему основному свойству - независимому устойчивому самовоспроизведению - выступает в качестве элементарной «единицы запаса» (Алексеев, 1984). Отсюда можно понять, насколько важным для разработки оптимальной стратегии управления промысловым запасом любого вида является изучение его внутривидовой структуры, выделение самостоятельных «единиц запаса», определение их величины и динамики, условий формирования.

Специальные исследования внутривидовой структуры черноморского шпрота до настоящего времени, насколько нам известно, не проводились. Принято считать (Юрьев, 1979), что в пределах своего ареала вид представлен единым образованием (суперпопуляцией), т.е. является биологически однородным. Вместе с тем, имеются сведения как о региональных (географических), так и локальных (экологических) различиях шпрота - по разным признакам и свойствам, которые вызывают серьезные основания для сомнений в его биологической однородности. Так, у побережья Болгарии по ряду морфо-экологических и биохимических признаков известны две формы: прибрежная мелководная и глубоководная (Доброволов, 1988; Стоянов, 1960). На юго-западном шельфе Крыма обнаружен ряд локальных группировок, различающихся по размерно-возрастной и половой структуре, а также степени зараженности гельминтами (Зуев и др., 1999). Существование различий в средних размерах тела установлено у шпрота из района Болгарии, о. Змеиный, южного побережья Крыма и кавказского побережья (Овен и др., 1997). По результатам многолетних физиолого-биохимических исследований, по уровню жиронакопления выделяются три региональные группировки этого вида - западная, крымская и кавказская (Минюк и др., 1997).

В 1980-х годах была предпринята попытка популяционно-генетического анализа

черноморского шпрота с помощью метода электрофореза (Калнина, Калнин, 1988). Авторам тогда не удалось выявить каких-либо постоянных, генетически различающихся пространственно обособленных группировок, что, по их мнению, вовсе не означало отсутствие таковых, а, скорее всего, было связано с рядом методических погрешностей. К числу последних они отнесли, с одной стороны, недостаточную репрезентативность материала, собранного в нагульный период, когда степень смешения разнородных группировок наибольшая, а с другой, возможность селективной значимости локуса малатдегидрогеназы, подверженного в силу этого действию отбора. К сожалению, последующего развития эти исследования не получили.

Пространственная и биологическая структура шпрота в западной части Чёрного моря. Исследования внутривидовой структуры черноморского шпрота с целью предварительного выделения популяций в качестве эквивалента самостоятельных «единиц запаса» начаты в Институте биологии южных морей НАН Украины в конце 1990-х годов. Для этого был разработан комплексный эколого-географический подход, основанный на ряде обязательных требований, которым должна соответствовать популяция как элементарная эволюционная единица - это, в частности, пространственная (территориальная) обособленность, функциональная полноценность ареала (наличие собственной репродуктивной и нагульной областей), наличие всех фаз жизненного цикла (онтогенетических стадий развития), биологическая (физиолого-экологическая) специфичность и др. (Алексеев, 1984; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Шварц, 1980; Яблоков, 1987). В соответствии с данными требованиями были изучены особенности пространственной организации шпрота, его размерно-возрастной состав и структура, межгодовая динамика численности, сезонные миграции, наличие географических и экологических изолирующих факторов (Зуев и др., 2000, 2005; Зуев, Мельникова, 2007). Наряду с собственными данными использованы

соответствующие сведения, полученные в разное время другими авторами.

На основании анализа результатов многолетних (1974 - 1983 гг.) исследований распределения шпрота в западной части Чёрного моря (Гусар, Гетманцев, 1985), были выделены несколько крупномасштабных скоплений («пятен» плотности) с биомассой, в среднем на порядок превышающей фоновые значения, круг-

лодично сохраняющих свою пространственную устойчивость (Зуев и др., 2000). Основные из них (названия условные): «болгарское» (к юго-востоку от м. Калиакра), «румынское» (южнее и юго-восточнее о. Змеиный), «западнокрымское» (в Каламитском заливе), «южнокрымское» (у южного побережья Крыма) (рис. 15).

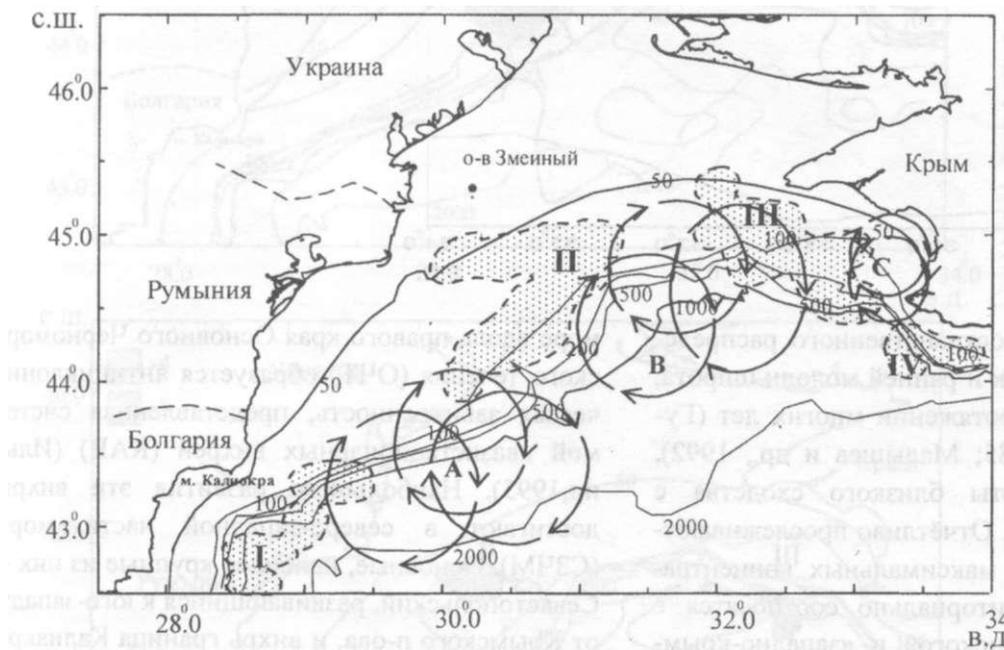
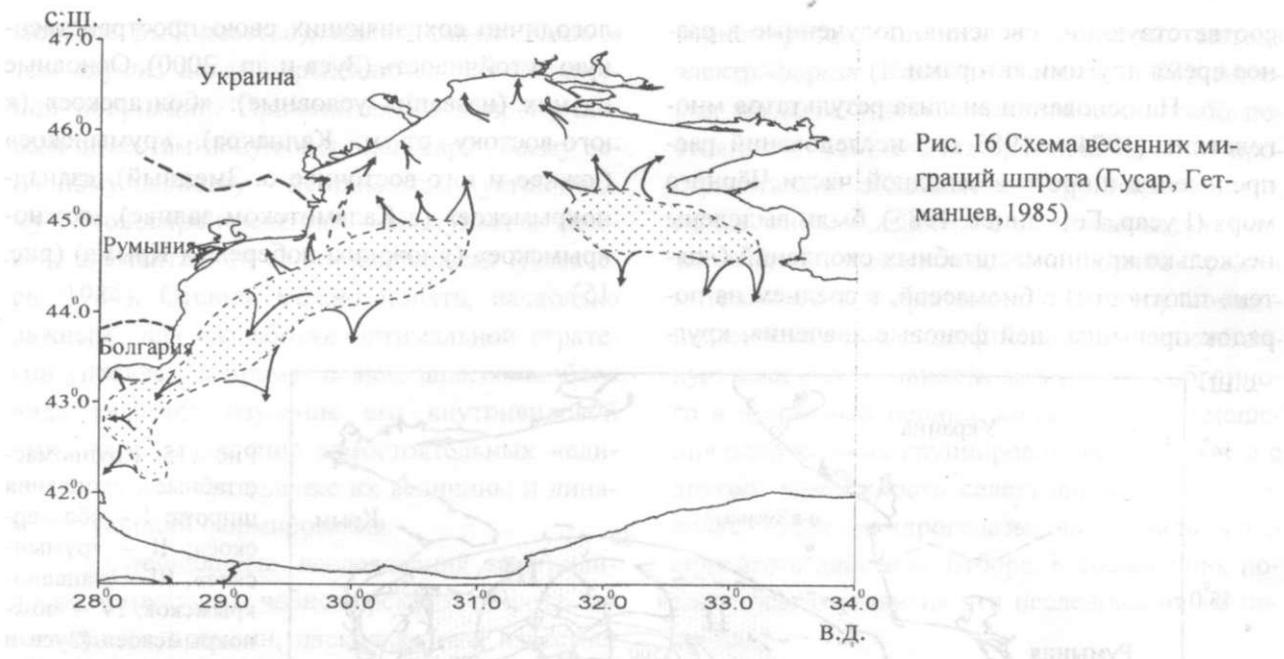


Рис. 15 Крупномасштабные скопления шпрота: I - «болгарское»; II - «румынское»; III - «западнокрымское»; IV - «южнокрымское» (Зуев и др., 2005); А, В и С - квазистационарные антициклонические круговороты (Ильин, 1995; Pyin et al., 1998) (из: Зуев, Мельникова, 2007)

В период размножения (октябрь - март) выделенные районы скоплений являются местами нереста. С позиции функциональной структурированности ареала их следует рассматривать в качестве основы репродуктивной части видового ареала, занимающего фактически всю акваторию моря, за исключением прибрежных участков с температурой воды в зимнее время ниже 6°C. В нагульный период (апрель - сентябрь) общая картина распределения шпрота принципиально не изменяется. Отчётливо выделяются две крупномасштабные пространственно обособленные области высоких концентраций его численности и биомассы: одна - у западного побережья моря, другая - у побережья Крыма. В этот период шпрот распространяется на большей акватории, повсеместно приближаясь к берегу, что напрямую свя-

зано с более высокой кормностью прибрежных районов.

Согласно схеме сезонных миграций (Гусар, Гетманцев, 1985), отнерестившийся у западного побережья Крыма шпрот мигрирует в Каркинитский залив, к Тендровской косе и в Одесский залив, а также частично в сторону открытого моря. В западной части моря сезонные миграции шпрота имеют несколько иной характер - из районов нереста у побережья Румынии он перемещается в основном в район междуречья Днестр - Дунай, а также к побережью Болгарии (рис. 16). Пространственная структурированность видового населения, сохраняющаяся в течение всего года, явно противоречит мнению о том, что шпрот в Чёрном море представлен единой супертюпуляцией, мигрирующей в пределах всего ареала.



Характер пространственного распределения икры, личинок и ранней молоди шпрота, наблюдаемый на протяжении многих лет (Гусар, Гетманцев, 1985; Малышев и др., 1992), демонстрирует черты близкого сходства с взрослыми особями. Отчётливо прослеживаются два «пятна» их максимальных концентраций, которые территориально соотносятся с положением «румынского» и «западно-крымского» нерестовых скоплений (рис. 17 А, Б).

Отсюда следует, что состав населения в каждом из этих скоплений представлен всеми стадиями жизненного цикла, что свидетельствует о большой вероятности их самовозрождения, то есть репродуктивной самостоятельности.

Возникает вопрос, какие природные механизмы обеспечивают это явление. Как известно (Беклемишев, 1961), при формировании биотопических условий существования пелагических видов гидробионтов определяющим фактором является динамика водных масс. В подвижной водной среде для длительного и устойчивого существования пелагического населения обязательным является наличие круговоротов, то есть замкнутой системы циркуляции вод. Только в этом случае можно сохранить постоянными границы ареала. В Чёрном

море вдоль правого края Основного Черноморского течения (ОЧТ) образуется антициклоническая завихренность, представленная системой квазистационарных вихрей (КАВ) (Ильин, 1995). Наибольшего развития эти вихри достигают в северо-западной части моря (СЗЧМ). Основные, наиболее крупные из них - Севастопольский, развивающийся к юго-западу от Крымского п-ова, и вихрь граница Калиакра в западной части моря, напротив болгарского побережья. Каждый из них может состоять из нескольких ядер (рис. 18).

При сопоставлении распределения разных онтогенетических стадий развития шпрота со схемой мезомасштабной циркуляции вод в СЗЧМ отчётливо видно, что места его массовых скоплений располагаются на периферии и за пределами вод, занятых КАВ. Участки вод с антициклонической завихренностью служат как бы естественными барьерами, разделяющими разные группировки шпрота. Так, граница между «болгарским» и «румынским» скоплениями совпадает с положением вихря Калиакра, между «румынским» и «западно-крымским» с положением западного ядра Севастопольского вихря.

Пелагические рыбы Чёрного моря...

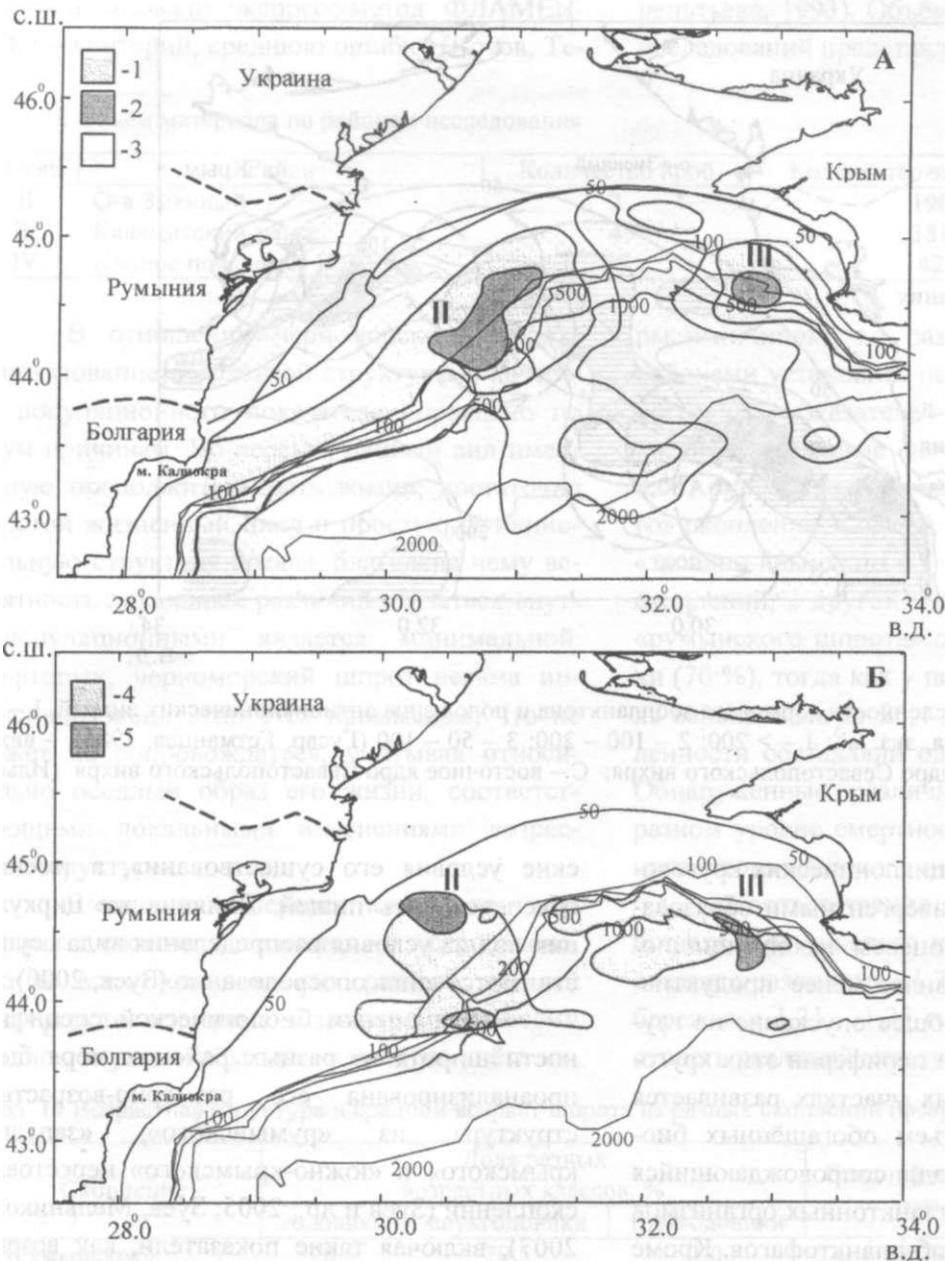


Рис. 17 Распределение икры (А), личинок и мальков (Б) шпрота; концентрация икры: 1) 20-30, 2) 10-20, 3.) 5-10 экз. 10 M^2 (Гусар, Гетманцев, 1985); 4 - 5 - концентрация личинок и мальков, экз./лов: 4 - > 10 тыс.; 5 - > 1 тыс. (Мальшев и др., 1992); (из Зуев и др., 2000)

Принимая во внимание приоритетность трофических отношений в сообществах, была прослежена связь между количественным распределением кормового зоопланктона и положением КАВ в СЗЧМ. Согласно данным о распределении численности кормового зоопланктона в зимний период 1979 - 1984 гг. (Гусар, Гетманцев, 1985) и результатам спутниковых наблюдений антициклонических вихрей у свала глубин в зимне-весенний период 1993 и 1994 гг. (Ильин, 1995), прослеживается вполне опреде-

лённая зависимость: большинство наиболее плотных концентраций (пятен) зоопланктона находятся в основном за пределами или на периферийных участках вод, занятых квазистационарными антициклоническими вихрями.

В соответствии с классической схемой гидродинамической модели формирования биологической продуктивности вод (Беклемишев, 1969), механизм влияния циркуляционных процессов на распределение шпрота можно объяснить следующим образом.

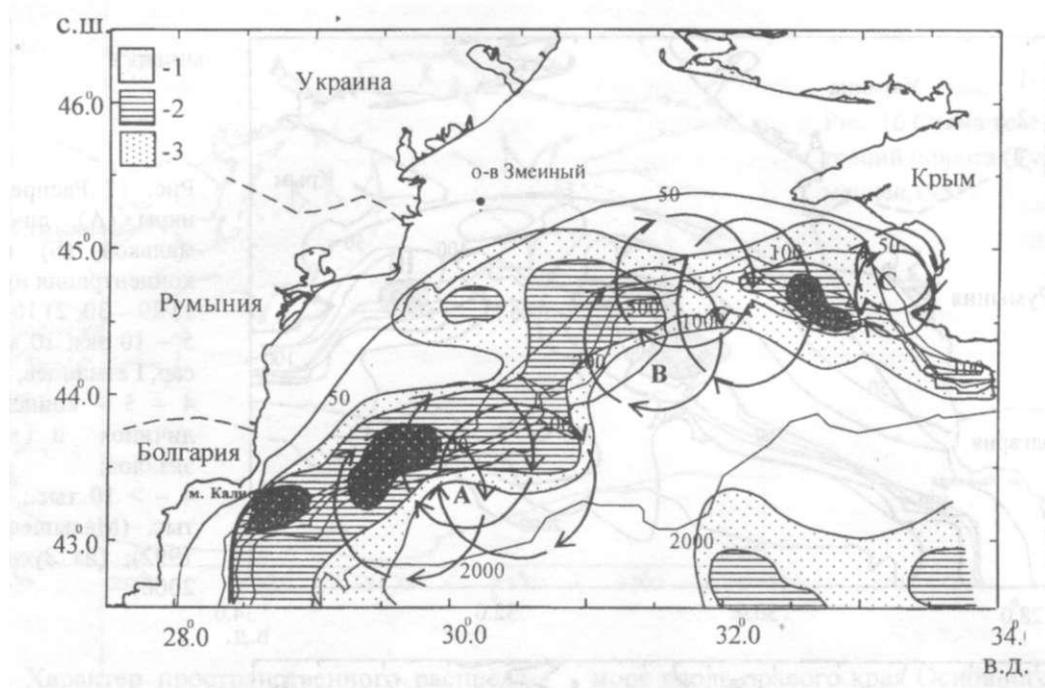


Рис. 18 Распределение численности кормового зоопланктона и положение антициклонических вихрей. 1 - 3 - численность зоопланктона, экз. м³: 1 - > 200; 2 - 100 - 200; 3 - 50 - 100 (Гусар, Гетманцев, 1985). - вихрь Калиакра; В - западное ядро Севастопольского вихря; С - восточное ядро Севастопольского вихря (Ильин, 1995) (из Зуев, 2000)

В центрах антициклонических- круговоротов, являющихся конвергентными образованиями, происходят процессы накопления поверхностных, как правило, менее продуктивных вод и их последующее опускание на глубину, в то время как на периферии этих круговоротов и прилегающих участках развивается компенсационный подъем обогащенных биогенами глубинных вод, сопровождающийся развитием фито- и зоопланктонных организмов и их потребителей - рыб-планктофагов. Кроме того, известно (Юнева и др., 1999), что в местах подъема вод пищевая ценность зоопланктонных организмов, характеризуемая уровнем накопления в их теле жировых включений, более высока по сравнению с районами с антициклонической завихренностью, что должно создавать здесь более благоприятные условия для питания шпрота. Таким образом, непосредственной причиной, определяющей количественное распределение шпрота на северо-западном шельфе, и, в частности, образование промысловых скоплений, следует считать биотиче-

ские условия его существования, а именно, обеспеченность пищей. Влияние же циркуляции вод на условия распределения вида осуществляются лишь опосредованно (Зуев, 2000).

Для оценки биологической специфичности шпрота из разных районов моря была проанализирована его размерно-возрастная структура из «румынского», «западно-крымского» и «южно-крымского» нерестовых скоплений (Зуев и др., 2005; Зуев, Мельникова, 2007), включая такие показатели, как возрастной состав, т.е. общее количество поколений (годовых классов), соотношение численности разных поколений, средний возраст населения, средние размеры (стандартная длина тела) представителей одновозрастных классов. Во избежание возможного искажения результатов, связанных с проявлением временной (межгодовой, сезонной) изменчивости возрастной структуры в разных районах, соблюдался принцип одновременности сбора данных (февраль - март 2004 г.). Для оценки степени достоверности различий по каждому из показате-

лей использовали экспресс-метод ФЛАМЕНКО, t - критерий, среднюю ошибку (Котов, Тер

рентьева, 1993). Объём материала по районам исследований представлен в табл. 10.

Табл. 10 Объём материала по районам исследования

Месяц	Район	Количество проб	Количество экземпляров
II	О-в Змеинный	2	190
III	Каламитский залив	4	381
IV	Южное побережье Крыма	15	1425

В отношении черноморского шпрота использование возрастной структуры в качестве популяционного показателя оправдано по двум причинам. Во-первых, данный вид имеет малую продолжительность жизни, достаточно простой жизненный цикл и простую функциональную структуру ареала, благодаря чему вероятность локальных различий оказаться внутрипопуляционными является минимальной. Во-вторых, черноморский шпрот весьма интенсивно эксплуатируется промыслом, что не может не сопровождаться, учитывая относительно оседлый образ его жизни, соответствующими локальными изменениями возрастной структуры.

В отношении первого показателя - возрастного состава населения, — установлено, что во всех исследованных районах данный вид представлен тремя возрастными классами - одно-, двух- и трёхгодовиками (без учёта ик-

ры и личинок), т.е. различий между разными районами установить не удалось. В отношении остальных показателей обнаружены статистически достоверные по каждому из них ($p < 0,05$) различия между шпротом из «румынского» скопления, с одной стороны, и шпротом из «западно-крымского» и «южно-крымского» скоплений, с другой. Так, основу численности «румынского шпрота» составляли двухгодовики (70 %), тогда как у побережья Крыма их доля варьировала от 26,4 до 31 %, а основу численности составляли одногодовики (табл. 11). Обнаруженные различия свидетельствуют о разном уровне смертности представителей одного и того же поколения в этих регионах.

Соответственно, и средний возраст шпрота у румынского и крымского побережья оказался различным: 1,73 года у западного побережья и 1,31 - 1,33 года у крымского (вероятность различий между ними $> 0,95$).

Табл. 11 Возрастная структура и средний возраст шпрота из разных скоплений (февраль - март 2004 г.)

Скопление	Доля разных возрастных классов, %			Средний возраст, годы	Количество, экз.
	годовики	двухгодовики	трёхгодовики		
«Румынское»	28,5	70,5	1,0	1,73	190
«Западно-крымское»	68,0	31,0	1,0	1,33	381
«Южно-крымское»	71,2	26,4	2,4	1,31	1425

Достоверные различия обнаружены также в размерах между годовиками и двухгодовиками шпрота из западной части моря и у крымского побережья, что указывает на разную скорость их роста. «Румынский» шпрот растёт быстрее и достигает более крупных размеров по сравнению с более мелким «крымским» шпротом (табл. 12).

В свою очередь, отсутствие различий по всем вышеуказанным показателям у шпрота из «западно-крымского» и «южно-крымского» скоплений должно указывать на его биологическую однородность. Отсюда можно сделать вывод, что эти скопления, несмотря на пространственную обособленность, составляют единую биологически однородную совокупность.

Глава 2

Скопление	Стандартная длина, см (M ± t)		
	Годовики	Двухгодовики	Трёхгодовики
«Румынское»	7,06 ± 0,059 54*	8,30 ± 0,039 134	9,25 ± 0,177 2
«Западно-крымское»	6,35 ± 0,031 259	7,66 ± 0,061 118	9,00 ± 0,125 4
«Южно-крымское»	6,29 ± 0,014 1015	7,57 ± 0,038 377	9,13 ± 0,071 33

Табл. 12 Средняя стандартная длина представителей одновозрастных классов шпрота из разных скоплений
* - количество исследованных особей

Исследования межгодовой (1998 - 2001 гг.) динамики численности возрастного состава шпрота из Каламитского залива («западно-крымское» скопление) и от южного побережья Крыма («южно-крымское» скопление) также не выявили различий между ними. Относительная численность двухгодовиков из этих районов

испытывала синхронные колебания (табл. 13), подчиняясь общей закономерности (Зуев и др., 2002). Данный факт может служить дополнительным аргументом в пользу существования у южного и западного побережий Крыма единой, биологически однородной группировки шпрота.

Нерестовый сезон, гг.	Доля двухгодовиков, %	
	«Западно-крымское»	«Южно-крымское»
1998- 1999	<u>58,0</u> 3298*	<u>56,2</u> 777
1999- 2000	<u>67,4</u> 2077	<u>65,0</u> 882
2000- 2001	<u>83,5</u> 1763	<u>71,0</u> 643
2001 -2002	<u>76,0</u> 3520	<u>63,0</u> 1809

Табл. 13 Межгодовая динамика относительной численности двухгодовиков шпрота «западно-крымского» и «южно-крымского» скоплений
* в знаменателе - количество исследованных особей

Итак, в соответствии с основными требованиями, предъявляемыми к популяции как элементарной эволюционной единице, в северо-западной части Чёрного моря полностью отвечают им только «румынское» скопление у северо-западного побережья и «крымское» из акватории, прилегающей к западному и южному побережью Крыма. Пространственно обособленные «западно-крымскую» и «южно-крымскую» группировки следует рассматривать как внутривидовые образования, входящие в состав единой «крымской» популяции. Внутривидовой статус (ранг) «болгарского» скопления из-за недостатка сведений требует дальнейшего уточнения.

Предлагаемая схема внутривидовой дифференциации черноморского шпрота носит предварительный характер. По мере поступления новых знаний и использования новых методов анализа она может видоизменяться и уточняться. Тем не менее, на данном этапе

предлагается рассматривать ее в качестве основы при разработке плана организации любых природоохранных действий в отношении данного вида.

Современное состояние «крымской» популяции шпрота. На основе анализа динамики промысловых характеристик и структурно-функциональных показателей шпрота «крымской» популяции в период 2001 - 2009 гг. была выполнена оценка её современного состояния и тенденций изменения с учётом факторов риска. После рекордно высоких уловов 2001 и 2002 гг. (19,5 - 20,3 тыс. т соответственно), превысивших вдвое уловы нескольких предыдущих лет, в последующие за ними два года (2003 и 2004) объёмы вылова сократились более чем в 1,5 раза; в 2003 г. - до 13,4 тыс. т и в 2004-м - до 12,5 тыс. т (табл. 14).

Одновременно с этим произошло заметное снижение средней величины улова на траление. Объяснить это можно тем, что для

Пелагические рыбы Чёрного моря.

шпрота, который в массовом количестве вступает в состав промыслового стада в возрасте одного года, имея промысловую продолжительность жизни не более двух лет, чтобы разрушить биологическую структуру популяции и подорвать её запас достаточна эксплуатация в режиме перелова в течение всего двух промысловых сезонов. Возможно, это и произошло в 2001 и 2002 гг., когда абсолютные уловы вдвое превышали выловы нескольких предыдущих лет. Довольно убедительным подтверждением данной точки зрения, то есть признания в качестве основной причины сокращения вылова

шпрота в 2003 - 2004 гг. снижение численности промыслового стада в результате двухлетнего перелова, можно считать наше заключение, основанное на результатах анализа биологического состояния популяции в 2003 г., относительно проблематичности улучшения промысловой обстановки в 2004 г. (Зуев и др., 2004), которое, к сожалению, подтвердилось. По сравнению с 2003 г. объём вылова шпрота у крымского побережья в 2004 г. был ниже, а общий его вылов Украиной составил лишь 44 % (30,8 тыс. т) от прогнозируемого.

Табл. 14 Промыслово-биологические показатели «крымской» популяции шпрота в апреле - октябре 2001 - 2007 гг.

Год	Вылов тыс. т.	Возраст			Сред. длина, см	Сред. масса, г	Сред. возраст, год	Кол-во трален., тыс	Улов/трал т
		сеголетки	двухлетки	трехлетки					
2001	19,5	7,4*/16,8**	8,1*774,7**	9,3*/8,4**	8,0	3,76	1,92	7,5	2,6
2002	21,3	7,2/22,8	7,9/73,6	9,0/3,5	7,8	3,91	1,81	7,4	2,9
2003	13,5	6,6/63,6	8,1/34,1	9,2/2,2	7,1	3,21	1,39	7,8	1,7
2004	12,5	6,6/90,0	7,6/8,7	8,9/1,3	6,7	3,34	1,11	5,6	1,9
2005	17,8	6,3/84,3	7,5/15,7	9,5/<0,1	6,5	3,27	1,16	5,6	—
2006	14,7	6,3/83,8	7,7/15,4	9,4/0,8	6,5	2,97	1,0	4,2	—
2007	11,4	6,4/91,4	7,8/8,3	9,1/<0,03	6,5	2,50	0,61	3,5	—
2008	15,3	6,4/93,9	7,98/5,4	8,9/0,7	6,5	2,15	0,57		
2009	20,4	6,5/81,1	7,5/18,9	8,7/<0,1	6,7	2,70	0,57		

* - стандартная длина, см.; ** - относительная численность, %

Однако в 2005 г. вновь наметилась тенденция к увеличению вылова, который достиг 17,8 тыс. т. Причиной этого, по нашему мнению, послужило частичное восстановление промыслового запаса популяции в результате снижения промысловой нагрузки в 2004 г. ввиду низкой рентабельности промысла, о чём свидетельствует сокращение общего количества тралений почти в полтора раза (данные Севастопольского территориального отдела рыбнадзора). Однако уже в следующем году (2006) вылов вновь сократился до 14,7 тыс. т, что следует рассматривать как следствие неустойчивого состояния популяции. В 2007 г. на крымском шельфе было выловлено лишь 78 % шпрота от вылова предыдущего года (11,4 тыс. т). Правда, в 2008 - 2009 гг. уловы вновь возросли.

Существенные изменения за это время произошли в биологической структуре популяции. Особенно заметный сдвиг претерпела возрастная структура (рис. 19). В частности, произошло более чем четырёхкратное увеличение в составе нерестовой части популяции доли представителей младших возрастных классов - так называемых «рекрутов». Так, доля сеголеток увеличилась с 16,8 - 22,8 % в 2001 - 2002 гг. до 81,1 - 93,9 % в 2008 - 2009-м. Одновременно резко сократилась доля старших возрастов. Если в 2001 и 2002 гг. 3-летки составляли 3,5 - 8,4 %, то в 2008 и 2009 гг. - меньше 1 %. В результате средний возраст популяции (её нерестовой части) сократился в 3 раза - с 1,72 года в 2001 г. до 0,57 - в 2008 и 2009 гг. «Омоложение» популяции на фоне сокращения общего вылова (и вылова на усилии) представ-

ляет собой классический пример последствий перелома (Никольский, 1974).

Наряду с изменениями возрастной структуры существенные изменения претерпели размерные и весовые характеристики шпрота (рис. 20).

Произошло заметное снижение средних линейных размеров представителей всех возрастных классов и, соответственно, средней промысловой длины, которая за восемь лет сократилась с 8,0 см до 6,7 см (рис. 21).

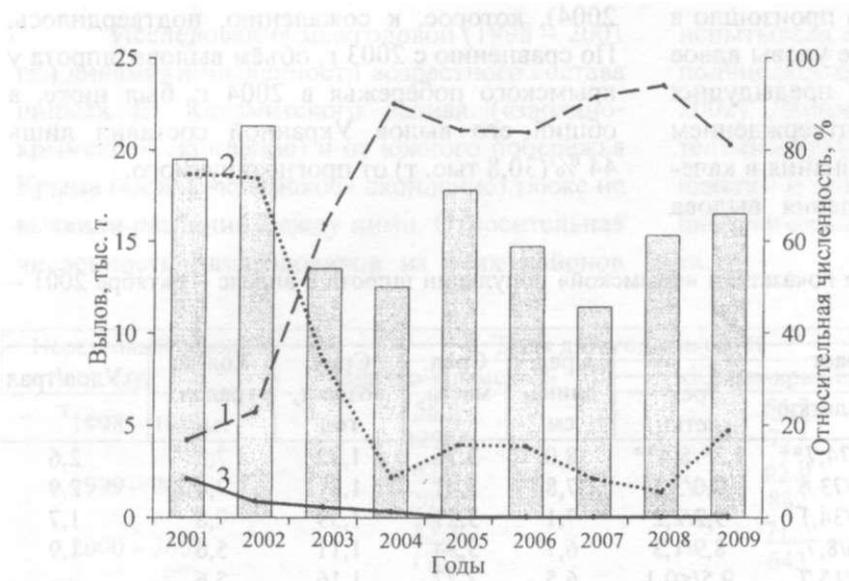
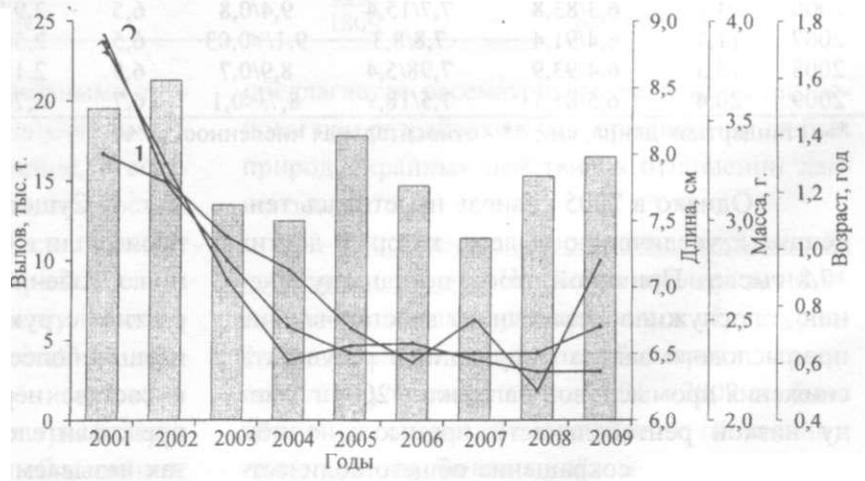


Рис. 19 Динамика вылова и возрастная структура «крымской» популяции шпрота в 2001 - 2009 гг. (апрель - октябрь). 1 - сеголетки; 2 - двухлетки; 3 - трехлетки

Рис. 20 Биологические показатели шпрота «крымской» популяции в 2001 - 2009 гг. (апрель - октябрь). 1 - средняя длина, см; 2 - средняя масса, г; 3 - средний возраст, год



Прямое воздействие промысла на популяцию шпрота, ведущее к непосредственному сокращению ее численности и изменению биологической структуры, сопровождалось также косвенным негативным эффектом. Лов шпрота в придонном слое разноглубинными травами приводит к взмучиванию огромных масс мелкозернистых пелитовых осадков и, соответственно, снижению прозрачности воды, тем са-

мым существенно нарушая нормальные условия его жизни, в частности, условия питания. В результате шпрот прекращает питаться и рассеивается в толще воды или покидает район активного тралового промысла. В конечном счете это приводит к нарушению устойчивости его скоплений и ухудшению промысловой обстановки в местах концентрации большого количества траулеров.

Пелагические рыбы Чёрного моря.

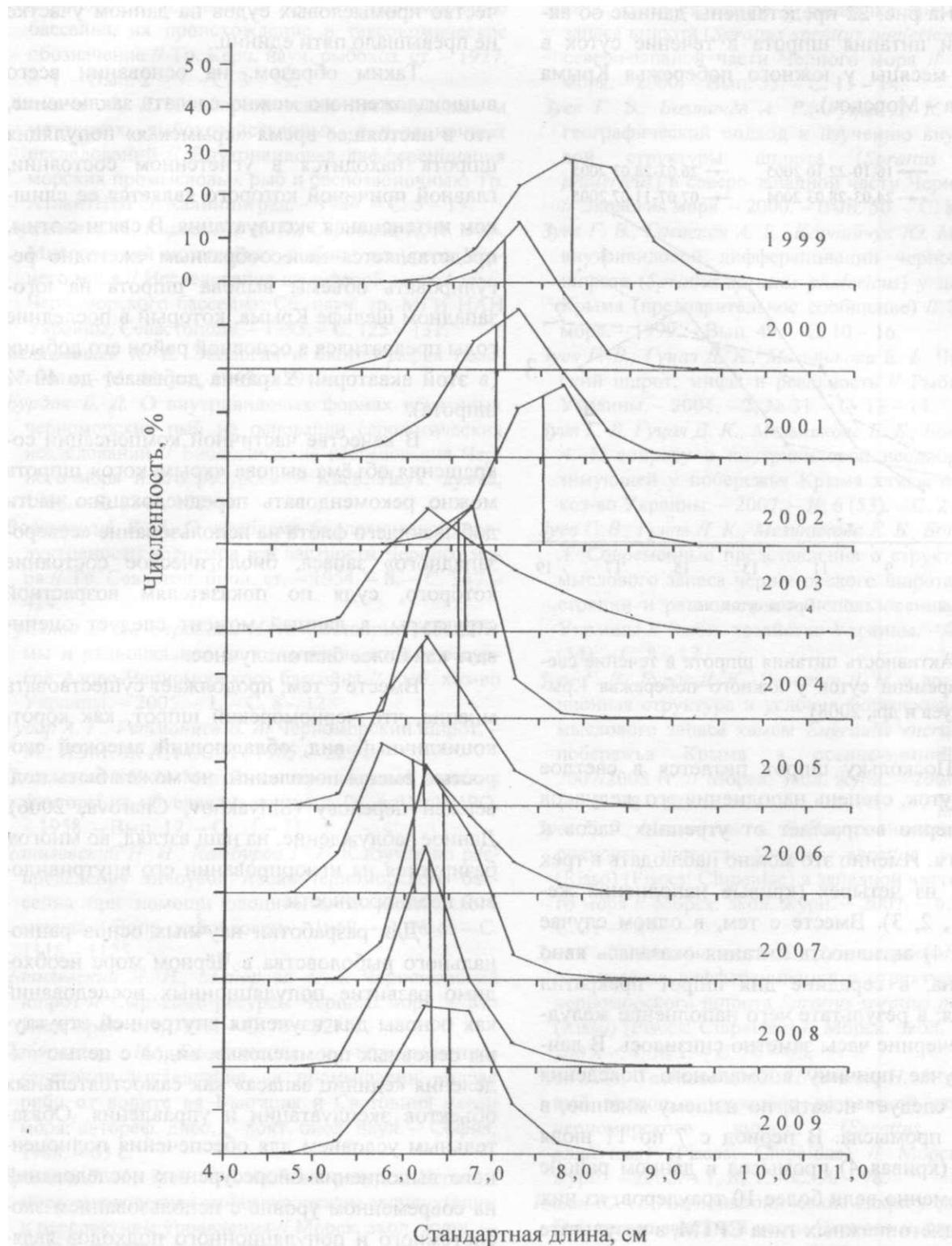


Рис. 21 Динамика размерного состава черноморского шпрота в 1999 – 2009 гг. (июнь – июль)

На рис. 22 представлены данные об активности питания шпрота в течение суток в разные месяцы у южного побережья Крыма (Алушта - Морское).

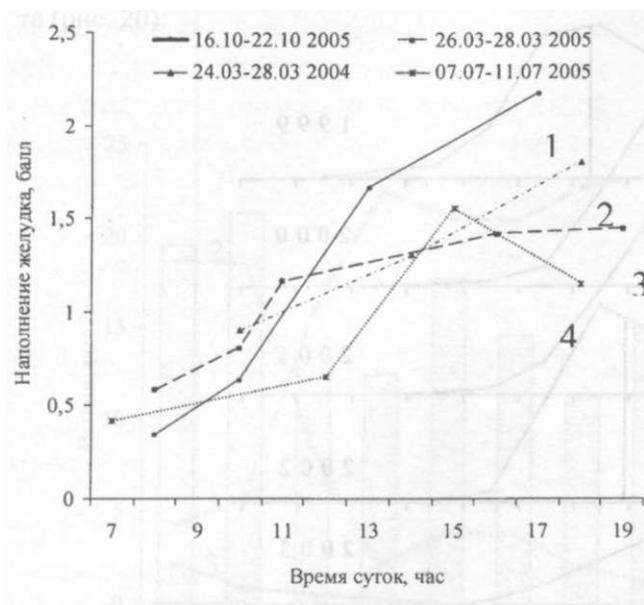


Рис. 22 Активность питания шпрота в течение светового времени суток у южного побережья Крыма. (из: Зув и др., 2008)

Поскольку шпрот питается в светлое время суток, степень наполнения его желудков закономерно возрастает от утренних часов к вечерним. Именно это можно наблюдать в трех случаях из четырех (кривые наполнения желудка 1, 2, 3). Вместе с тем, в одном случае (кривая 4) активность питания оказалась явно нарушена, в середине дня шпрот прекратил питаться, в результате чего наполнение желудков в вечерние часы заметно снизилось. В данном случае причину аномального поведения шпрота следует искать, по нашему мнению, в режиме промысла. В период с 7 по 11 июля 2005 г. (кривая 4) промысел в данном районе одновременно вели более 10 траулеров, из них три среднетоннажных типа СРТМ, в результате чего вся 50-метровая толща воды оказалась замутненной поднявшимися со дна мелкозернистыми осадками, что не могло не нарушить нормальные условия питания шпрота в придонном слое. Во всех остальных случаях коли-

чество промысловых судов на данном участке не превышало пяти единиц.

Таким образом, на основании всего вышеизложенного можно сделать заключение, что в настоящее время «крымская» популяция шпрота находится в угнетенном состоянии, главной причиной которого является ее слишком интенсивная эксплуатация. В связи с этим, представляется целесообразным ежегодно регулировать объемы вылова шпрота на юго-западном шельфе Крыма, который в последние годы превратился в основной район его добычи (в этой акватории Украина добывает до 40 % шпрота).

В качестве частичной компенсации сокращения объема вылова «крымского» шпрота можно рекомендовать передислокацию части добывающего флота на использование «северо-западного» запаса, биологическое состояние которого, судя по показателям возрастной структуры, в данный момент следует оценивать как более благополучное.

Вместе с тем, продолжает существовать мнение, что черноморский шпрот, как короткоциклический вид, обладающий высокой скоростью смены поколений, не может быть подвержен перелову (Shlyakhov, Charova, 2006). Данное заблуждение, на наш взгляд, во многом базируется на игнорировании его внутривидовой неоднородности.

Для разработки научных основ рационального рыболовства в Чёрном море необходимо развитие популяционных исследований как основы для изучения внутренней структуры основных промысловых видов с целью выделения «единиц запаса» как самостоятельных объектов эксплуатации и управления. Обязательным условием для обеспечения полноценного выполнения биоресурсных исследований на современном уровне с использованием экосистемного и популяционного подходов является консолидация сил и тесное сотрудничество представителей фундаментальной академической и рыбохозяйственной наук, а также обмен научной и промысловой информацией.

Пелагические рыбы Чёрного моря.

- Александров А. И. Анчоусы Азовско-Черноморского бассейна, их происхождение и таксономическое обозначение // Тр. Керч. науч. рыбохоз. ст. - 1927. - 1.-Вып. 2-3. - С. 3-99.
- Алексеев Ф. Е. О теоретических предпосылках и методиках рыбохозяйственных популяционных исследований // Внутривидовая дифференциация морских промысловых рыб и беспозвоночных: Тр. АтлантНИРО, Калининград. - 1984. - С. 5 - 19.
- Архитов А. Г., Кирносова И. П., Серобаба И. И. и др. Многолетний мониторинг рыбных ресурсов Чёрного моря // Исследования шельфовой зоны Азово-Черноморского бассейна: Сб. науч. тр. МГИ НАН Украины, Севастополь. - 1995.-С. 125-131.
- Беклемишев К. В. Экология и биогеография пелагиали. - М.: Наука, 1969.-291 с.
- Бурдак В. Д. О внутривидовых формах некоторых черноморских рыб на основании серологических исследований // Биологические исследования Черного моря и его ресурсов. - Киев: Наук, думка, 1968.-С. 174-178.
- Водяницкий В. А. О проблеме биологической продуктивности водоемов и в частности Черного моря // Тр. Севастоп. биол. ст. - 1954. - 8. - С. 347 - 424.
- Губанов Е. П., Серобаба И. И. Состояние экосистемы и рациональное использование живых ресурсов Азово-Черноморского бассейна // Рыб. хоз-во Украины. -2005. - 1. - С. 8- 12.
- Гусар А. Г., Гетманцев В. А. Черноморский шпрот. - М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1985. - 229 с.
- Данилевский Н. И. Миграции черноморской хамсы и факторы их обуславливающие // Тр. АзЧерНИРО. - 1958.-Вып. 17.-С. 51-71.
- Данилевский Н. Н., Камбуров Г. Г. К изучению распределения анчоусов Азово-Черноморского бассейна при помощи овоцитопаразитологического метода // Вопр. ихтиологии. - 1969. - 9, № 6. - С. 1118- 1125.
- Данилевский Н. И., Майорова А. А. Черноморский шпрот // Сырьевые ресурсы Черного моря. - М.: Пищ. пром-сть, 1979. - С. 73 - 92.
- Доброволов И. Биохимични и популяционно-генетични изследвания на промышлени видове риби от водите на България и Световния океан моря: автореф. дисс... докт. биол. наук. - София, 1988.-63 с.
- Еремеев В. Н., Зуев Г. В. Рыбные ресурсы Черного моря: многолетняя динамика, режим эксплуатации и перспективы управления // Морск. экол. журн.. - 2005.-4, № 2. - С. 5-21.
- Зайцев Ю. П. Опыт количественного учета икры хамсы // Докл. АН СССР, 1953. - 93, № 4. - С. 729 -739.
- Зернов С. А. К вопросу об изучении жизни Черного моря // Зап. Импер. Ак Наук. -1913.-32, 1. -287 с.
- Зуев Г. В. О структуре и динамике промыслового запаса шпрота (*Sprattus sprattus phalericus* Risso) в северо-западной части Черного моря // Экология моря. - 2000. - Вып. 53. - С. 11 - 14.
- Зуев Г. В., Болтачёв А. Р., Гуцал Д. К. Эколого-географический подход к изучению внутривидовой структуры шпрота (*Sprattus sprattus phalericus*) в северо-западной части Черного моря // Экология моря. - 2000. - Вып. 50. - С. 8 - 14.
- Зуев Г. В., Гаевская А. В., Корнийчук Ю. М. и др. О внутривидовой дифференциации черноморского шпрота (*Sprattus sprattus phalericus*) у побережья Крыма (предварительное сообщение) // Экология моря. - 1999. - Вып. 49. - С. 10 - 16.
- Зуев Г. В., Гуцал Д. К., Мельникова Е. Б. Черноморский шпрот: мифы и реальность // Рыбн. хоз-во Украины. -2004. -2, №31. -С. 12-14.
- Зуев Г. В., Гуцал Д. К., Мельникова Е. Б., Бондарев В. А. К вопросу о внутривидовой неоднородности зимующей у побережья Крыма хамсы // Рыбное хоз-во Украины. - 2007. - № 6 (53). - С. 2 - 9.
- Зуев Г. В., Гуцал Д. К., Мельникова Е. Б., Бондарев В. А. Современные представления о структуре промыслового запаса черноморского шпрота, его состоянии и рациональном использовании в водах Украины // Рыбн. хозяйство Украины. - 2008. - 1 (54).-С. 8- 12.
- Зуев Г. В., Гуцал Д. К., Пенетин Л. Н. и др. Популяционная структура и условия формирования промыслового запаса хамсы *Engraulis encrasicolus* у побережья Крыма в осенне-зимний сезон 2007/2008 гг. // Морск. экол. журн. - 2009. - 8, № 1.-С. 42-53.
- Зуев Г. В., Мельникова Е. Б. Внутривидовая неоднородность шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) (Pisces: Clupeidae) в западной части Черного моря // Морск. экол. журн. - 2007. - 6, № 4. — С. 31 —41.
- Зуев Г. В., Мельникова Е. Б., Пустоварова Н. И. Биологическая дифференциация и структура запаса черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) (Pisces: Clupeidae) // Морск. экол. журн.. - 2005.-. 4, № 1. - С. 55 - 65.
- Зуев Г. В., Салехова Л. П., Шевченко Н. Ф. и др. Новый подход к изучению возрастной структуры черноморского шпрота (*Sprattus sprattus phalericus*) (Pisces: Clupeidae) // Морск. экол. журн.. - 2002. - 1, № 1. - С. 90 - 98.
- Ильин Ю. П. Антициклонические вихри у свала глубин северо-западной части Черного моря: формирование поверхностных образцов и спутниковые ИК-наблюдения в весенне-летний сезон // Исследования шельфовой зоны Азово-Черноморского бассейна: Сб. научн. тр. МГИ НАНУ, Севастополь, 1995.-С. 22-31.

- Калнин В. В., Калнина О. В. Генетическая дифференциация и репродуктивные взаимоотношения азовской и черноморской рас европейского анчоуса. Сообщение III. Интрогрессивная гибридизация рас и популяционная структура анчоуса Черного моря // Генетика. - 1985. - 21, № 8. - С. 1352 - 1360.
- Калнина О. В., Калнин В. В. Генетическая дифференциация и репродуктивные взаимоотношения азовской и черноморской рас европейского анчоуса. Сообщение II. Генетические отличия и внутренняя гетерогенность Азовской и Черноморской рас анчоуса // Генетика. - 1984. - 20, № 2, - С. 309 - 313.
- Калнина О. В., Калнин В. В. Полиморфизм малатдегидрогеназы у черноморского шпрота. Частоты аллелей на ареале // Генетика. - 1988. - 24, № 12. - С. 2187 - 2196.
- Котов В. И., Терентьева Н. Г. Классифицирование в биологии. Экспресс - метод ФЛАМЕНКО. - Киев: Наук, думка, 1993. - 68 с.
- Майорова А. А. Таксономическое положение хамсы, ловимой у берегов Грузии // Тр научн. рыбохоз. станции Грузии, 1934. - 1. - С. 1 - 15.
- Майорова А. А. Распределение и промысел черноморской хамсы (предварительные сообщения) // Тр. АзчерНИРО. - 1950, - Вып. 14. - С П - 34.
- Майорова А. А., Чугунова Н. И. Биология, распределение и оценка запаса черноморской хамсы // Тр. ВНИРО. - 1954. - 28 - С. 5 - 33.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. - М.: Мир, 1974. - 460 с.
- Максимов Н. Е. Образ жизни промысловых рыб и их лов у берегов Болгарии и Румынии в западной части Черного моря // Ежегодн. зоол. музея импер. Акад. Наук. - 1913. - 18, № 1. - С. 1 - 52
- Мальшев В. И., Елизаров Л. Г., Золотарев П. Н. и др. Океанологические основы формирования биологической продуктивности // Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Черное море. - Санкт-Петербург: Гидрометеоздат, 1992. - 4. - Вып. 2. - С. 173-216.
- Малятский С. М. К вопросу о миграциях некоторых рыб Черного моря // Тр. научн. рыбохоз. и биол. станции Грузии. - 1934. - 1. - Вып. 1. - С. 211 - 236.
- Минюк Г. С., Шульман Г. Е., Щепкин В. Я., Юнёва Т. В. Черноморский шпрот. - Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 1997. - 137 с.
- Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. - М.: Пищ. Пром-сть, 1974. - 447 с.
- Новиков Н. П., Серобаба И. И. Стратегия использования биоресурсов Черного моря на современном этапе // Рыб. хоз-во Украины. - 2001. - 5. - С. 7 - 10.
- Овен Л. С., Шевченко Н. Ф., Гиригосов В. Е. Размерно-возрастной состав, питание и размножение шпрота (*Spraluss sprattus phalericus* (Clupeidae) в разных районах Черного моря // Вопр. ихтиологии. - 1997. - 37, № 6. - С. 806-815.
- Пузанов И. И. Материалы по промысловой ихтиологии Крыма // Рыбн. хоз-во. - 1923. - Кн. II. - С. 10 - 16.
- Пузанов И. И. Анчоус. Опыт научно-промысловой монографии // Уч. Зап. Горьковского Гос. Ун-та. - 1936. - Вып. 5. - С. 3-64.
- Пузанов И. И. О местных популяциях черноморского анчоуса // Научн. ежегодник Одесск. гос. унив. (1956). - 1957. - С. 254-257.
- Расе Т. С. Ихтиофауна Черного моря и некоторые этапы ее истории // Ихтиофауна севавтопольских бухт в условиях антропогенного воздействия. — Киев: Наук, думка, 1993. — С. 6 — 16.
- Расе Т. С. Регион Черного моря и его продуктивность // Вопр. ихтиологии. - 2001. - 41, № 6. - С. 742 - 749.
- Реймерс Н. Ф. Природопользование: Словарь - справочник. - М.: Мысль, 1990 - 637 с.
- Серобаба И. И. Современное состояние и использование промысловых ресурсов Азово-Черноморского бассейна // Экологические проблемы Черного моря. — Одесса: ОЦНТИ. - 1999. - С. 268 — 273.
- Сказкина Е. П. Различия азовской и черноморской хамсы по отолитам // Вопр. ихтиологии. - 1965. - 5-Вып. 4 (37). - С. 600-605.
- Стоянов Ст. А. Състояние на запаса на черноморската тридона, ловена по българското крайбрежие през периодите 1945 - 1950 и 1955 - 1959 г. // Тр. на централния научноизслед. Институт по рибоводство и рибол. - Варна, 1960. - № 3. - С. 1 - 40.
- Тараненко Н. Ф. Поведение хамсы на местах ее зимовок в Черном море // Труды АзЧерНИРО. - 1958. - Вып. 17. - С. 111-140,
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. - М.: Наука, 1973. - 227 с.
- Тихий М. И. Несколько слов об анчоусе // Вестник рыбопромышленности. - 1914. - 1. - С. 50 - 68.
- Тихий М. И. Анчоус Херсонеса Таврического // Вестник Рыбопромышленности. - 1917 - 13. - С. 1 - 41.
- Чащин А. К, Акселев О. И. Миграции скоплений и доступности черноморской хамсы для промысла в осенне-зимний период // Биол. ресурсы Черного моря. // Сборник научн. трудов ВНИРО. - 1980, - С. 80-92.
- Чернякова А. П. Типовое поле ветра Черного моря // Сборник работ БГМО ЧАМ. - 1965. - Вып. 34. - С. 78-121.

Пелагические рыбы Чёрного моря.

- Чесалин М. В., Зуев Г. В., Царин С. А. Биологическое состояние хамсы (*Engraulis encrasicolus* L.) на юго-западном шельфе Крыма в зимний период 2000-2001 гг. // Экология моря. - 2001. - Вып. 56. - С. 13 - 17.
- Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. — М: Наука, 1980, — 278 с.
- Шляхов В. А. Морские ресурсы рыболовства Украины // Рібна природа. Спец. Выпуск. - Киев: научно-поп. екологічн. журнал. - Киев: Тов. «Гнозіс», - 2007 - С 30-33.
- Шляхов В. А., Чащин А. К. О состоянии запасов основных промысловых рыб Азовского и Черного морей в 2000 году и перспективах их промысла в 2002 году // Тр. ЮгНИРО. - 2000. - 45. - С 11 - 20.
- Юнева Т. В., Юнев О. А, Бингел Ф. и др. О связи между содержанием липидов у черноморского калануса *Calanus euxinus* и динамической активностью водной среды его обитания // Докл. РАН. - 1999. - № 5. - С. 715 - 717.
- Юрьев Г. С. Черноморский шпрот. Сырьевые ресурсы Черного моря. - М.: Пищевая пром-сть, 1979. - С. 73 -92.
- Яблоков А. В. Популяционная биология. - М.: Высшая школа, 1987. - 303 с.
- Cassie R. M. Some Uses of Probability Paper in the Analysis of size Frequency Distribution // Austr. J. Mar. Freshwater Res. - 1954. - № 5 (3). - P. 513 - 524.
- Eremeev V. N., Zuyev G. V. Commercial Fishery Impact on the Modern Black Sea Ecosystem: a Review // Turk. J. Fish. & Aquatic Sciences. - 2007. - № 7. - P. 75 - 82.
- Fishery information, data and statistics service (FIDS) [Electronica reusource] // FAO Fisheries Department. - 2007. - Way of access: <http://www.fao.org/fi/struct/fidi.Asp#FIDS>.
- Grishin A., Daskalov G., Shlyakhov V., Mihneva V. Influence of gelatinous zooplankton on fish stocks in the Black Sea: analysis of biological time-series // Морск. экол. журн. - 2007. - 4, № 2. - С. 5 - 24.
- Gucii A. C. Can Overfishing be Responsible for the Successful Establishment of *Mnemiopsis leidyi* in the Black Sea // Estuarine, Coastal and Shelf Science. - 2002. - № 54. - P. 439-451.
- Harding J.P. The use of the probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions // J. mar. biol. Ass. U.K. - 1949. - 28. - P. 141 - 153.
- Ilyin Yu. P., Besiktepe S., Ivanov V. A. et al. Western Black Sea Currents by the Ship Measurements and Satellite Imagery // Ecosystem Modeling as a Management Tool for the Black Sea. - 1998. - № 2. P. 119- 129.
- Ivanov L., Beverton R. The fisheries resources of the Mediterranean . Part two: Black Sea // Stud. Rev. Roma, FAO. - 1985. - № 60. - 135 pp.
- Ivanovo P.P., Dobrovolev I. Population-genetic structure on European anchovy (*Engraulis encrasicolus* Linnaeus, 1958) (Osteichthyes: Engraulidae) from Mediterranean Basin and Atlantic Ocean // Acta Adriat. - 2006. - № 47 (1). - P. 13 - 22.
- Kideys A. E., Kovalev A. V., Shulman G. E. et al. A review of zooplankton investigations of the Black Sea over the last decade // J. Mar. Syst. - 2000. - № 24 - P. 355 -371.
- Niermann V., Kideys A. E., Kovalev A. V. et al. Fluctiation of pelagic species of the open Black Sea during 1980 - 1995 and possible teleconnections // Environmental degradation of the Black Sea: challenges and remedies. - Dordrecht: Kluwer Academic Publisher, 1999.-P. 147- 173.
- Prodanov K, Mikhailov K, Daskalov G. et al. Environmental management of fish resources in the Black Sea and their rational exploitation // Studies and Reviews, GFCM. Rome, FAO. - 1997. - 68. - 178 p.
- Shlyakhov V., Charova I. Scientific data on the state of the fisheries resources of Ukraine in the Black Sea in 1992 - 2005 // Commission on the Protection of the Black Sea against Pollution, 1st Biannual Sci. Conf. Black Sea Ecosystem 2005 and Beyond, 8-10 May 2006, Istanbul, Turkey. - Istanbul, 2006. - P. 131 - 134.

ГЛАВА 3

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ УВЕЛИЧЕНИЯ УЛОВОВ МОРСКИХ ДЕМЕРСАЛЬНЫХ РЫБ В ВОДАХ УКРАИНЫ

3Л. Состояние запасов и украинского промысла демерсальных рыб в Чёрном и Азовском морях

Биологические ресурсы Чёрного и Азовского морей играют существенную роль в экономике всех причерноморских стран. Однако оценка рыбных ресурсов этих морей разными авторами весьма противоречива. В. Г. Дацко (1959) определил биомассу рыб в Чёрном море в 5,7 млн. т: 5 млн. т пелагических и 0,7 млн. т донных. П. А. Моисеев (1989) оценивал общие запасы черноморских рыб в 0,5 - 0,6 млн. т, что оказалось значительно меньше, чем показали последующие уловы. По оценке украинских, российских и турецких специалистов, суммарный запас пелагических рыб в Чёрном и Азовском морях в конце XX в. оценивался в 2 - 3 млн. т, демерсальных - 0,3 - 0,7 млн. т (Состояние биологических ресурсов..., 1995; Чашин, 1997; Ivanov, Beverton, 1985; Prodanov et al., 1997). Наибольшее количество биоресурсов в Азовском и Чёрном морях добывалось в 1980-е годы: суммарные уловы рыб, беспозвоночных и водорослей достигали тогда 0,8 - 0,9 млн. т, из них на долю рыб приходилось 0,6 - 0,8 млн. т (FAO, 2010).

В последние десятилетия в азово-черноморском бассейне запасы многих видов рыб и других морских биологических ресурсов резко снизились в результате чрезмерного промысла, эвтрофикации, загрязнения акваторий, зарегулирования и сокращения речного стока и, соответственно, нарушения нерестовых и нагульных площадей, вселения чужеродных видов и ряда других негативных факторов. Особенно негативно это сказалось на демерсальных (донных) рыбах, населяющих прибрежные биоценозы. Общая добыча биоресурсов в Азово-Черноморском бассейне в 1990 - 2006 гг. снизилась до 0,3 - 0,5 млн. т (FAO, 2010).

Основную часть рыбы и других морских

живых ресурсов в регионе вылавливала Турция (почти 80 %), среднегодовые уловы которой в 1992 - 2006 гг., по данным официальной статистики, составили 331 тыс. т. Среднегодовая добыча биоресурсов в морской экономической зоне Украины в этот же период составляла около 55 тыс. т (12,6 %), доля Российской Федерации - 5,1 %, а Болгарии, Румынии и Грузии - около 1 %. В изъятии водных живых ресурсов в Азовском и Чёрном морях абсолютно доминировали рыбы - 94,4 %, вторую позицию занимали моллюски (5,6 %), добыча ракообразных и водорослей была незначительной.

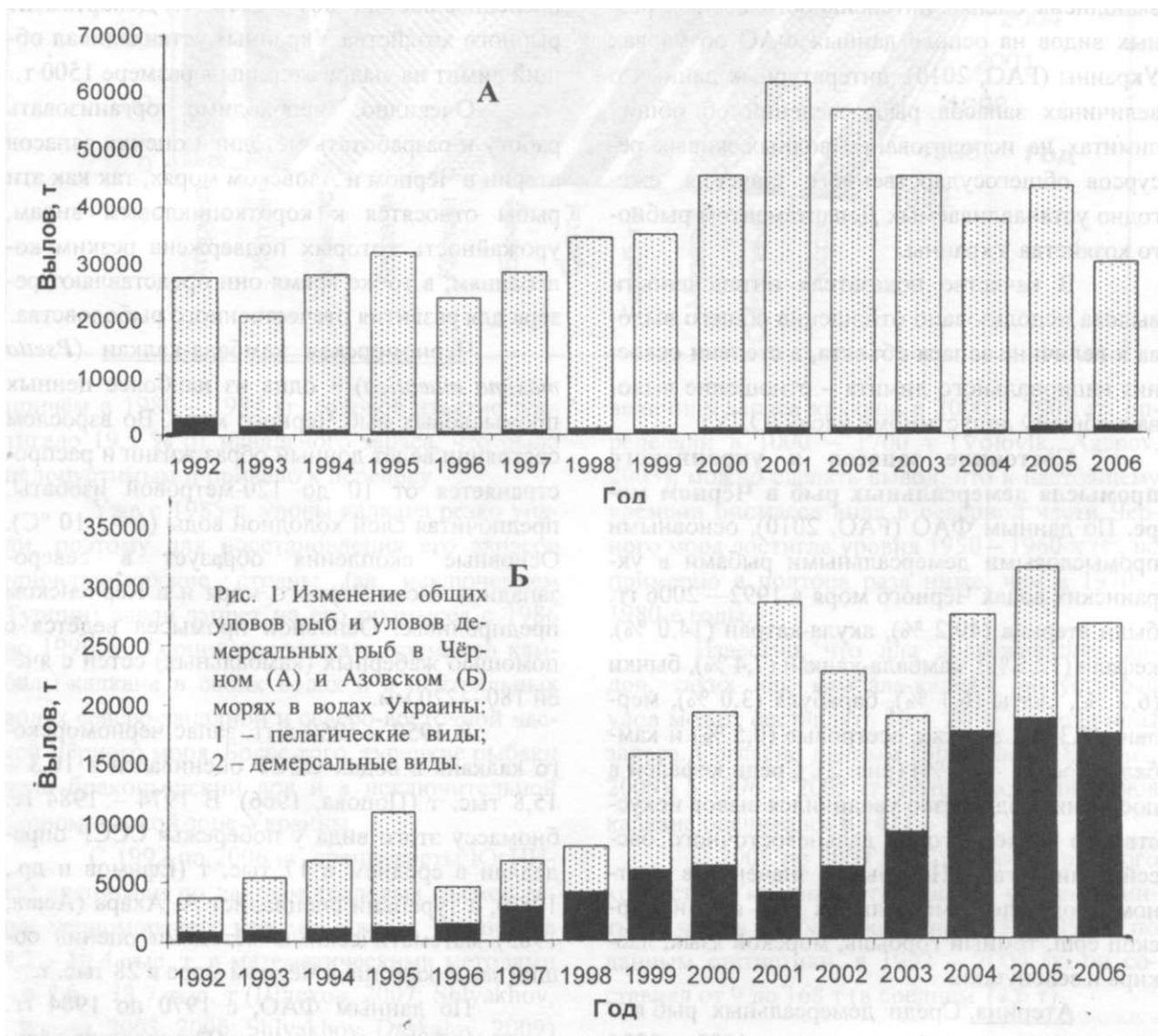
Рыбные ресурсы по характеру местобитания условно можно разделить на две группы - пелагического и демерсального сообществ. Демерсальные рыбы абсолютно доминируют в ихтиофауне Украины. Согласно нашим оценкам, в пределах исключительной (морской) экономической зоны Украины обитает 171 вид рыб (Чесалин, 2009), среди которых 28 видов относятся к пелагическому комплексу, а 143 - к демерсальному (донному и придонному). К демерсальным рыбам принадлежат такие богатые по видовому составу семейства, как бычковые (28 видов), собачковые (7), губановые (7), игловые (7), кефалевые (6) и осетровые (5). К демерсальному комплексу относятся также почти все пресноводные карповые рыбы, многие из которых встречаются в лиманах и эстуариях рек.

Украина ежегодно предоставляет статистические данные в FAO по уловам 34 видов и групп рыб, из которых 7 - пелагические, а 27 - демерсальные. Такие демерсальные рыбы, как осетровые, камбала-калкан, акула-катран, кефали, наиболее ценны в пищевом отношении и имеют наиболее высокую рыночную стоимость. Однако доля демерсальных рыб

Современное состояние и перспективы увеличения уловов морских демерсальных рыб

в общих промысловых уловах в морских водах Украины значительно ниже, чем пелагических. По данным Госкомстата Украины, с 1997 по 2009 гг. уловы рыб во внутренних водоёмах были относительно стабильными на уровне 40 тыс. т, а в морской экономической зоне Украины варьировали от 30,2 до 134,6 тыс. т, составив в среднем 60,0 тыс. т. По данным ФАО, в 1992 - 2006 гг. в уловах морских рыб в Украине доминировали пелагические виды (85,6 %), среди которых преобладали мелкоразмерные шпрот, хамса и тюлька. Уловы демерсальных рыб изменялись от 3,5 до 32,0 тыс. т (в среднем 15,6 тыс. т), что в среднем составило 14,4 % от

общих уловов морских рыб. В 2004 - 2006 гг. доля демерсальных рыб в украинских уловах в азово-черноморском бассейне возросла до 30 %, в основном за счёт увеличения добычи бычков и пиленгаса в Азовском море. В Чёрном море годовые уловы демерсальных рыб в 1992 - 2006 гг. составляли в среднем около 1 тыс. т (рис. 1, А), а их доля от общих рыбных уловов не превышала 2 %, почти половина вылова приходилась на мелкоразмерную атерину. В Азовском море демерсальные рыбы имели большее значение в уловах: с 2000 по 2006 г. они возросли с 6,3 до 18,5 тыс. т (рис. 1, Б), а их доля превысила 60 % от общего вылова.



Очень низкая доля демерсальных рыб в рыбных уловах в Чёрном море связана с тем, что донные и придонные виды населяют преимущественно узкую прибрежную зону, многие участки которой недоступны для промысла. Демерсальные рыбы не облавливаются наиболее эффективными орудиями лова - разноглубинными тралами, кошельковыми и кольцевыми неводами, их уловы сетями, ставными неводами и донными ловушками мало результативны, а донные траления запрещены.

Для анализа современного состояния промысла демерсальных рыб в Азовском и Чёрном морях и перспектив его развития нами выполнена оценка интенсивности вылова разных видов на основе данных ФАО об уловах Украины (ФАО, 2010), литературных данных о величинах запасов рыб, сведений об общих лимитах на использование водных живых ресурсов общегосударственного значения, ежегодно устанавливаемых Департаментом рыбного хозяйства Украины.

В качестве показателя интенсивности вылова использовано отношение общего вылова к величине запаса объекта, а степени освоения национального лимита - отношение вылова к общему допустимому улову (ОДУ).

Состояние запасов и украинского промысла демерсальных рыб в Чёрном море. По данным ФАО (ФАО, 2010), основными промысловыми демерсальными рыбами в украинских водах Чёрного моря в 1992 - 2006 гг. были атерина (40,2 %), акула-катран (14,0 %), кефали (12,5 %), камбала-калкан (7,4 %), бычки (6,2 %), скаты (6,1 %), барабуля (3,0 %), мерланг (2,3 %), а также осетровые (0,5 %) и камбала-глосса (0,2 %) (рис. 2). Среди кефалей в последние годы резко увеличился вылов искусственно вселённого из дальневосточного бассейна пиленгаса. Небольшое значение в местном промысле демерсальных рыб имели морской ёрш, тёмный горбыль, морской язык, ласкирь и зеленушки.

Атерина. Среди демерсальных рыб в уловах Украины в Чёрном море в 1992 - 2006 гг. преобладала атерина; её ежегодные уловы

варьировали от 143 до 937 т. Атерина представлена 3 видами - средиземноморской (*Atherina hepsetus*), черноморской (*A. pontica*) и коричневой (*A. bonapartii*). В промысловых уловах в большинстве случаев доминировала средиземноморская атерина, изредка преобладала черноморская. Эти мелкоразмерные рыбы являются малоценными в пищевом отношении, и их в основном перерабатывали на кормовую муку.

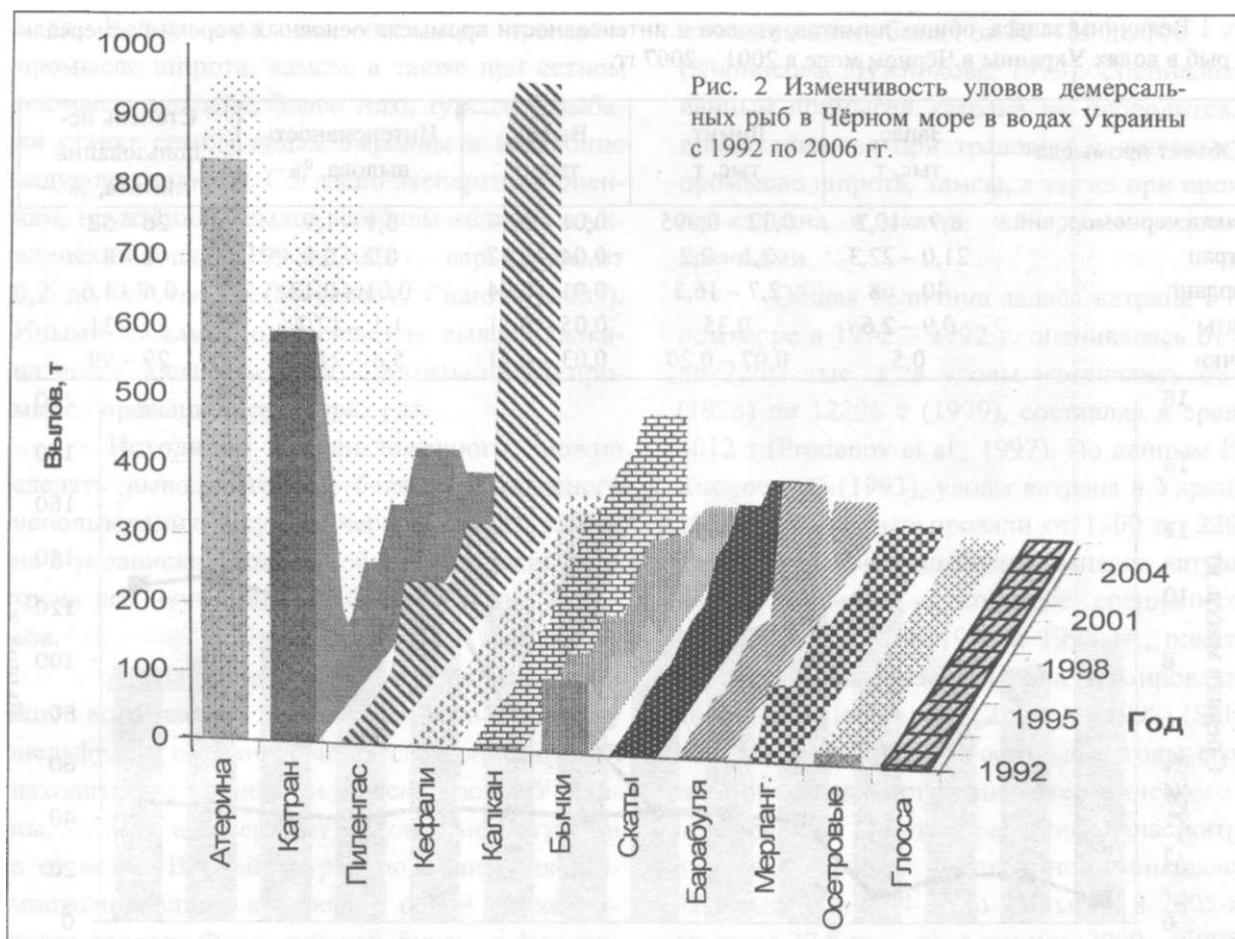
Несмотря на их промысел, оценка запасов атерин - массовых прибрежных рыб - не проводится, а добыча не регулируется существующими правилами и режимами рыболовства в Чёрном и Азовском морях. Тем не менее, в последнее время (2001 - 2010 гг.) Департамент рыбного хозяйства Украины устанавливал общий лимит на вылов атерины в размере 1500 т.

Очевидно, необходимо организовать работу и разработать методики оценки запасов атерин в Чёрном и Азовском морях, так как эти рыбы относятся к короткоцикловым видам, урожайность которых подвержена резким колебаниям; в то же время они представляют резерв для развития отечественного рыболовства.

Черноморская камбала-калкан (*Psetta maxima maeotica*) - одна из наиболее ценных промысловых рыб Чёрного моря. Во взрослом состоянии ведёт донный образ жизни и распространяется от 10 до 120-метровой изобаты, предпочитая слой холодной воды (6 - 10 °С). Основные скопления образует в северо-западной части Чёрного моря и в Керченском предпроливье. Основной промысел ведётся с помощью жаберных (камбальных) сетей с ячейкой 180-220 мм.

В 1950 - 1960-х гг. запас черноморского калкана в водах СССР оценивался в 10,3 - 15,8 тыс. т (Попова, 1966). В 1974 - 1984 гг. биомассу этого вида у побережья СССР определяли в среднем в 17 тыс. т (Ефимов и др., 1989), а турецкий специалист А. Акара (Асага, 1985) математическими методами оценил общий запас калкана в Чёрном море в 28 тыс. т.

По данным ФАО, с 1970 по 1984 гг. ежегодный вылов калкана в Чёрном море варьировал от 1,0 до 5,3 тыс. т (в среднем 3,1 тыс. т),



причём в 1980 - 1984 гг. годовое изъятие достигало 19,5 % от начального запаса, что было недопустимым и привело к перелову.

Уже с 1985 г. уловы калкана резко упали, поэтому для восстановления его запасов причерноморские страны (за исключением Турции) ввели запрет на его промысел с 1986 по 1996 гг. Турция продолжала промысел камбалы-калкана в своих водах и в нейтральных водах северо-западной и северо-восточной частей Чёрного моря. Более того, турецкие рыбаки вели браконьерский лов и в исключительной экономической зоне Украины.

С 1992 по 2006 гг. специалисты ЮгНИРО оценивали по данным траловых съёмок запас черноморского калкана в водах Украины в 8,2 - 10,4 тыс. т, а математическими методами - в 7,6 - 13,7 тыс. т (Шляхов, 2007; Shlyakhov, Charova, 2003, 2006; Shlyakhov, Daskalov, 2009) (табл. 1, рис. 3). Учитывая, что в водах России

величину запаса калкана в 2000 - 2002 гг. определяли в 1000 - 1700 т (Volovik, Agarov, 2003), можно сделать вывод, что к настоящему времени биомасса вида в северной части Чёрного моря достигла уровня 1950 - 1960-х гг., но примерно в полтора раза ниже, чем в 1970 - 1980-е годы.

Известно, что для долгоживущих видов, таких как камбала-калкан, допустимый улов может составлять 10 - 20 % от величины запаса. Согласно данным (Shlyakhov, Daskalov, 2009), в 1996 - 2005 гг. потенциальный вылов калкана оценивался в 1411 - 1744 т.

С 2001 по 2009 гг. Госкомитет рыбного хозяйства Украины устанавливал общие лимиты на вылов камбалы-калкана в 320 - 395 т; по данным статистики, в 1992 - 2006 гг. он составлял от 9 до 168 т (в среднем 74,6 т).

Табл. 1 Величины запаса, общих лимитов, уловов и интенсивности промысла основных морских демерсальных рыб в водах Украины в Чёрном море в 2001 - 2007 гг.

Объект промысла	Запас, тыс. т	Лимит, тыс. т	Вылов, тыс. т	Интенсивность вылова, %	Степень использования лимита, %
Калкан черноморский	8,9 – 10,2	0,32 – 0,395	0,01 – 0,17	0,1 – 1,9	26 – 52
Катран	21,0 – 22,3	2,1 – 2,2	0,04 – 0,17	0,2 – 0,8	2 – 8
Мерланг	40 – 68	2,7 – 16,3	0,01 – 0,04	0,01 – 0,12	0,6 – 1,6
Скаты	0,9 – 2,6	0,35	0,05 – 0,11	1,1 – 12,2	14 – 31
Бычки	0,5	0,07 – 0,20	0,03 – 0,11	5,6 – 21,8	29 – 99

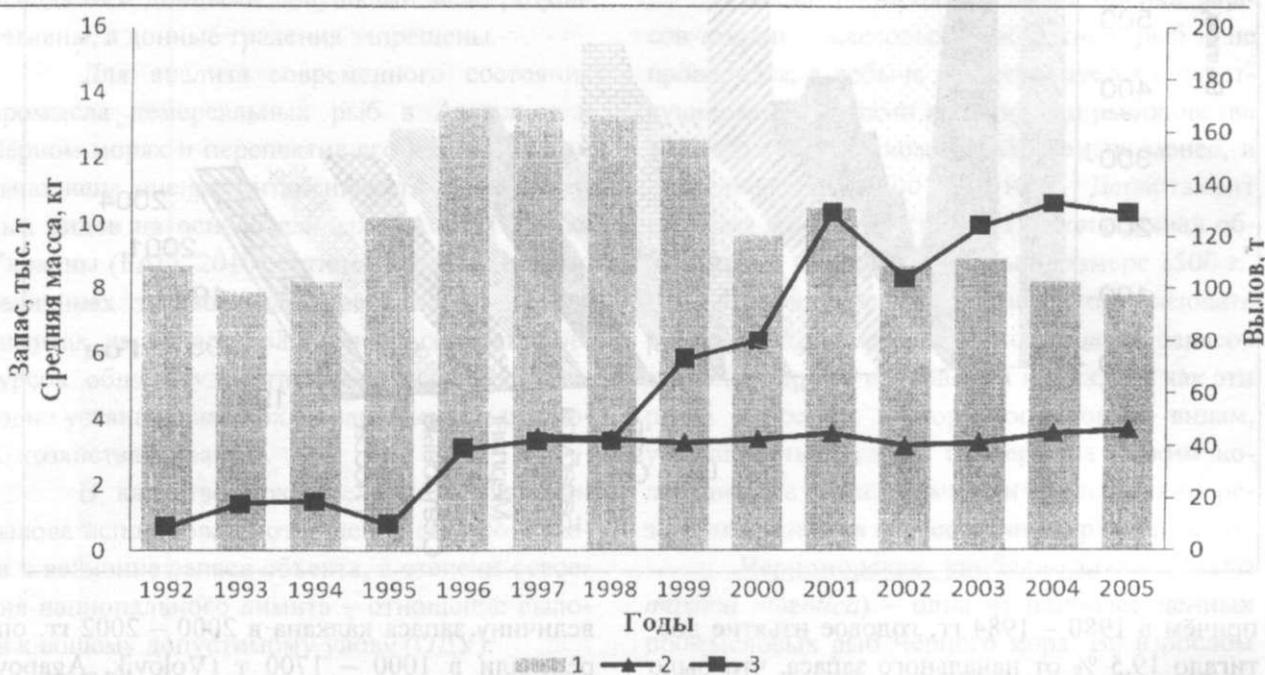


Рис. 3 Изменение запасов (по: Shlyakhov, Charova, 2003; Shlyakhov, Daskalov, 2009) (1), средней массы (2) (по: Shlyakhov, Daskalov, 2009) и уловов (3) черноморского калкана в водах Украины в Чёрном море в 1992 – 2005 гг.

Таким образом, интенсивность промысла калкана была довольно низкой - 0,1 – 1,9 %, а степень использования национального лимита колебалась от 26 до 52 %.

Согласно (Shlyakhov, Daskalov, 2009), в 1997 - 2005 гг. средние размерно-массовые характеристики выловленных особей калкана были относительно стабильными (42 - 43 см и 3,2 - 3,7 кг), что свидетельствовало об эффективности предпринимаемых мер и отсутствии перелова вида. Однако существуют и другие данные, показывающие, что на шельфе юго-западной части Крыма с 1998 по 2007 гг. средняя масса калкана в уловах снизилась с 4,8 до 2,1 кг, а средний возраст рыб - с 7,8 до 6,2 лет

(Еремеев, Зуев, 2005; Гиригосов и др., 2007). Одновременно произошло резкое изменение половой структуры популяции: доля взрослых самок с более чем 50 % в 1998 г. сократилась до 5 % в 2003 г., что не могло не снизить репродуктивный потенциал популяции. Кроме того, негативное влияние на калкана оказывает траловый промысел черноморского шпрота, который ведется в придонном варианте на глубинах 30 - 90 м с касанием дна, что приводит к нарушению донных биоценозов мидиевого и фазеолинового ила, в состав которых входит камбала калкан (Болтачѳев, 2006).

Официальные данные по уловам не учитывают браконьерский лов данного ценного

Современное состояние и перспективы увеличения уловов морских демерсальных рыб

вида. Калкан прилавливается при траловом промысле шпрота, хамсы, а также при сетном промысле катрана; более того, турецкие рыбаки ставят сети в водах Украины и незаконно ведут лов калкана. Согласно экспертным оценкам, неучтённый вылов камбалы-калкана в украинских водах в 1992 - 2002 гг. варьировал от 0,2 до 0,8 тыс. т (Shlyakhov, Charova, 2003). Иными словами, интенсивность вылова калкана могла достигать 10 %, а лимиты на его промысел превышались до трёх раз.

Исходя из вышеизложенного, можно сделать вывод, что для более эффективного использования ресурсов черноморского калкана в украинских водах необходим строгий контроль его неучтённых и браконьерских выловов.

Акула-катран (*Squalus acanthias ponticus*) встречается по всему черноморскому шельфу, но основные места его концентраций находятся за пределами морской зоны Украины, хотя он и совершает регулярные миграции в её воды. Весной катран подходит для размножения ближе к берегу в район Каркинитского залива, Феодосийской бухты и Керченского пролива, а осенью собирается для откорма на зимующих скоплениях хамсы и ставриды в районе южного берега Крыма (Кирносова, Шляхов, 1988). Зимующие скопления катрана

отмечали на глубинах от 70 - 80 до 100 — 120 м (Кирносова, Лужникова, 1990). Специализированный промысел катрана не проводится. Он прилавливается при траловом и кошельковом промысле шпрота, хамсы, а также при промысле калкана и скатов жаберными сетями и крючьями.

Общая величина запаса катрана в Чёрном море в 1972 - 1992 г. оценивалась от 79,3 до 226,7 тыс. т, а уловы изменялись от 646 (1975) до 12296 т (1979), составляя в среднем 4012 т (Prodanov et al., 1997). По данным И. П. Кирносовой (1993), уловы катрана в Украине в 1983 - 1992 г. варьировали от 1500 до 2200 т. Траловые съёмки по оценке запасов катрана в водах Украины, проводимые специалистами ЮгНИРО в 1992 - 1994 и 1998 гг., показали, что величины запаса катрана варьировали от 56,9 тыс. т (1992) до 30,2 тыс. т (1998) (Shlyakhov, Charova, 2003). В остальные годы его запас определяли методами математического моделирования. По этим расчётам, запас катрана в водах Украины постепенно уменьшался с 42,1 тыс. т в 1994 г. до 21 тыс. т в 2005-м (в среднем 27,8 тыс. т), в период 2000 - 2005 гг. он стабилизировался на уровне 21-22 тыс. т (Шляхов, 2007; Shlyakhov, Daskalov, 2009) (рис. 4).

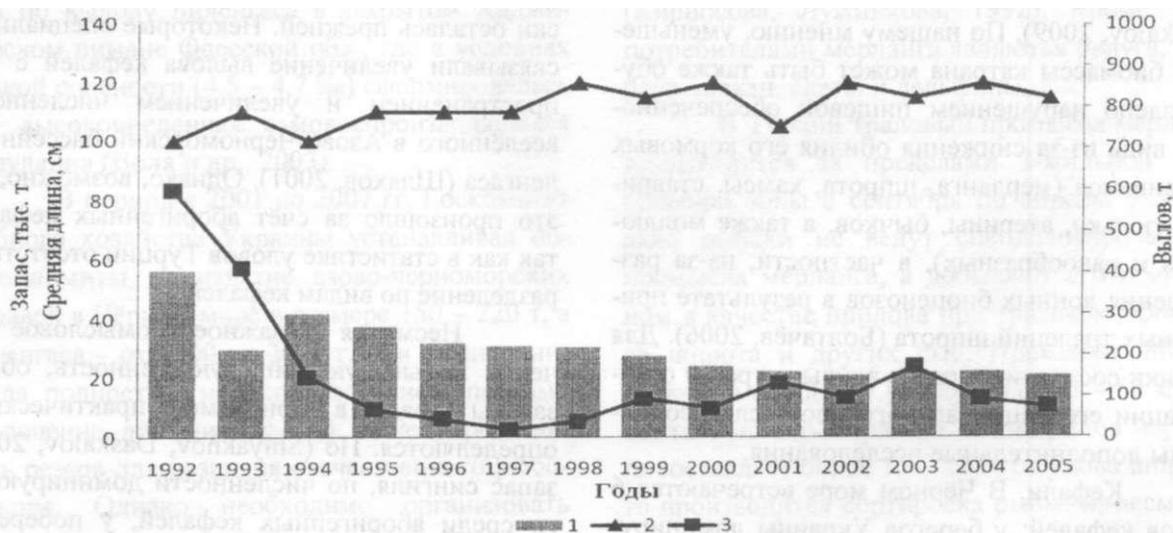


Рис. 4 Изменение запасов (по: Шляхов, 2007) (1), средней длины (2) (по: Shlyakhov, Daskalov, 2009) и уловов (3) катрана в Чёрном море водах Украины в 1992 – 2005 гг.

С 2001 по 2009 г. общие лимиты на промысел катрана в Чёрном море для украинских рыбаков устанавливались в размере 2,1 - 2,2 тыс. т, т.е. примерно на уровне 10 % от величины запаса. Однако уловы были невелики и, по данным официальной статистики, изменялись от 45 до 172 т (в среднем 95,3 т). Таким образом, интенсивность вылова катрана составила всего 0,2 - 0,8 %, а степень использования его лимита - 2 - 8 % (см. табл. 1).

Казалось бы, запас катрана в украинских водах недоиспользуется и его можно считать резервом для развития украинского рыболовства. Однако к такому выводу надо относиться весьма осторожно. Катран представляет собой активно-мигрирующий донно-пелагический вид, более 70 % его вылова в Чёрном море приходится на долю Турции, а общий вылов всеми причерноморскими странами в последнее десятилетие снизился с 3,1 до 0,7 тыс. т. Кроме того, по некоторым оценкам, прилов калкана при траловом промысле шпрота в два раза превышает данные статистики о его специализированном промысле (Shlyakhov, Charova, 2003). Причину снижения запасов и уловов катрана некоторые авторы связывают не с его переловом, а с загрязнением Чёрного моря и уменьшением воспроизводительной способности самок (Shlyakhov, Charova, 2003; Shlyakhov, Daskalov, 2009). По нашему мнению, уменьшение биомассы катрана может быть также обусловлено нарушением пищевой обеспеченности вида из-за снижения обилия его кормовых организмов (мерланга, шпрота, хамсы, ставриды, тюльки, атерины, бычков, а также моллюсков и ракообразных), в частности, из-за разрушения донных биоценозов в результате придонных тралений шпрота (Болтачёв, 2006). Для оценки состояния запасов акулы катран и организации его рационального промысла необходимы дополнительные исследования.

Кефали. В Чёрном море встречаются 6 видов кефалей; у берегов Украины доминируют аборигенные виды - сингиль (*Liza aurata*) и лобан (*Mugil cephalus*), а также акклиматизированный пиленгас (*Liza haematocheilus*). Запасы

азово-черноморских кефалей резко уменьшились ещё в 1960 - 1970-х годах. Для их восстановления в азовских и черноморских лиманах в те годы было создано 12 кефалево-выростных хозяйств, но надежды и затраты не оправдались. Это связано с тем, что черноморские кефали размножаются и нагуливаются в прибрежной зоне и лиманах в тёплый период года, а на зимовку уходят в южные районы Чёрного моря, преимущественно к берегам Турции, где и вылавливаются турецкими рыбаками. Возврат же молоди и взрослых рыб в воды Украины был непрогнозируемым.

В украинском секторе Чёрного моря основные скопления кефалей образуются в северо-западной части (Придунайский район, Каркинитский залив) и в Прикерченском районе. Добычу кефалей ведут как активными (кошельковые, кольцевые и закидные невода, тралы, волокуши), так и пассивными орудиями лова (ставные невода, подъёмные заводы, каравки, жаберные сети, ловушки, гарды).

Общие уловы кефалей в Чёрном море в период с 1970 по 1990 гг. составляли в среднем 2,5 тыс. т, причем около 86 % приходилось на долю Турции (Prodanov et al., 1997). С 1993 г. уловы кефалей значительно возросли и в 1993 - 2005 гг. составляли от 4,1 до 16,7 тыс. т (среднее 8,3 тыс. т), при этом доля Турции практически осталась прежней. Некоторые специалисты связывали увеличение вылова кефалей с распространением и увеличением численности вселённого в Азово-Черноморский бассейн пиленгаса (Шляхов, 2001). Однако, возможно, что это произошло за счёт аборигенных кефалей, так как в статистике уловов Турции отсутствует разделение по видам кефалей.

Несмотря на важное промысловое значение и высокую пищевую ценность, общие запасы кефалей в Чёрном море практически не определяются. По (Shlyakhov, Daskalov, 2009), запас сингиля, по численности доминирующего среди аборигенных кефалей, у побережья Крыма с 1996 по 2005 гг. увеличился примерно с 0,5 до 3,7 тыс. т, при этом возросли средние размеры рыб в уловах - с 23 до 30 см (рис. 5).

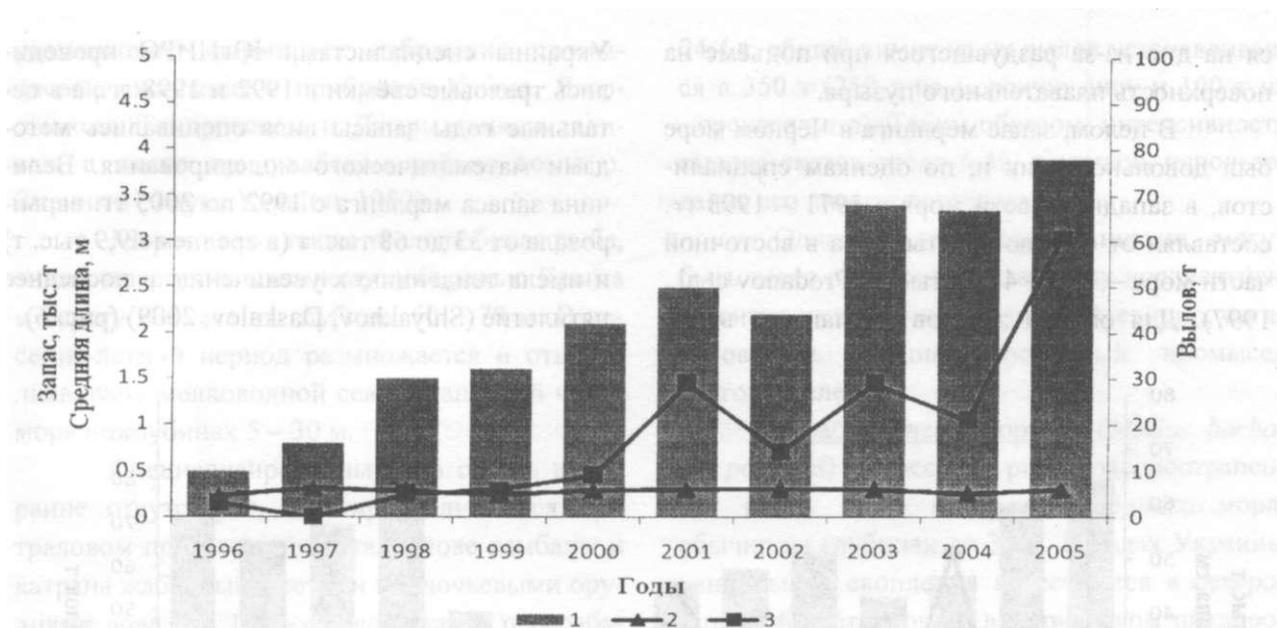


Рис. 5 Изменение запасов (1), средней длины (2) (по: Shlyakhov, Daskalov, 2009) сингиля и уловов (3) азово-черноморских кефалей у побережья Крыма в 1996 – 2005 гг.

По данным статистики, в 1996 - 2005 гг. ежегодные уловы аборигенных кефалей в водах Украины в Чёрном море находились на очень низком уровне, постепенно увеличиваясь от 0,5 до 61 т, в среднем составив 21,7 т.

Согласно данным (FAO, 2010), вылов акклиматизированного пиленгаса в Чёрном море с 1996 по 2004 гг. изменялся от 8 до 118 т, а в 2005 - 2006 гг. резко увеличился до 616 - 668 т. Возможно, что в эти данные включены сведения по вылову пиленгаса в закрытом Хаджибейском лимане Одесской обл., где в условиях низкой солёности (4,5 - 4,7 ‰) сформировалась его высокочисленная самовоспроизводящаяся популяция (Воля и др., 2003).

В период с 2001 по 2007 гг. Госкомитет рыбного хозяйства Украины устанавливал общие лимиты на изъятие азово-черноморских кефалей в Чёрном море в размере 150 - 220 т, а пиленгаса - от 1000 до 2000 т. Эти лимиты никогда полностью не использовались, поэтому увеличение добычи кефалей может представлять резерв для развития отечественного рыболовства. Однако необходимо организовать оценку запасов этих ценных видов рыб.

Мерланг (*Merlangius merlangus euxinus*) - массовая демерсальная рыба Чёрного моря.

Это - холодолюбивый вид, предпочитающий температуру воды от 5 до 15 - 16°C и обитающий преимущественно на глубинах 60 - 120 м. Продолжительность жизни 6 - 7 лет. Запасы подвержены значительным колебаниям, которые обусловлены различиями в урожайности поколений и уровнем естественной смертности, связанной в основном с обилием хищников. По некоторым оценкам, только катран ежегодно потребляет около 70 тыс. т мерланга (Кирносова, Лужникова, 1992). Кроме того, потребителями мерланга являются белуга, камбала-калкан, скаты и дельфины.

В Турции траловый промысел мерланга производится за пределами 3-мильной прибрежной зоны с сентября по апрель. Украинские рыбаки не ведут специализированного промысла мерланга, а добывают его в основном в качестве прилова при траловом промысле шпрота и других рыб. Промысел шпрота ведется в основном на глубинах 40 - 60 м, где обитает молодь мерланга. Если прилов мерланга составляет более 10-20 % от улова шпрота, то производится сортировка рыбы, и, несмотря на запрет Правилами рыболовства, часть мерланга выбрасывается в море, где он гибнет и поедается птицами, так как не может опустить-

ся на дно из-за раздувшегося при подъёме на поверхность плавательного пузыря.

В целом, запас мерланга в Чёрном море был довольно велик и, по оценкам специалистов, в западной части моря в 1971 - 1993 гг. составлял от 65,8 до 209 тыс. т, а в восточной части моря - 73,0 - 489,3 тыс. т (Prodanov et al., 1997). Для оценки запасов мерланга в водах

Украины специалистами ЮгНИРО проводились траловые съёмки в 1992 и 1998 гг., а в остальные годы запасы вида оценивались методами математического моделирования. Величина запаса мерланга с 1992 по 2005 гг. варьировала от 33 до 68 тыс. т (в среднем 49,9 тыс. т) и имела тенденцию к увеличению в последнее пятилетие (Shlyakhov, Daskalov, 2009) (рис. 6).

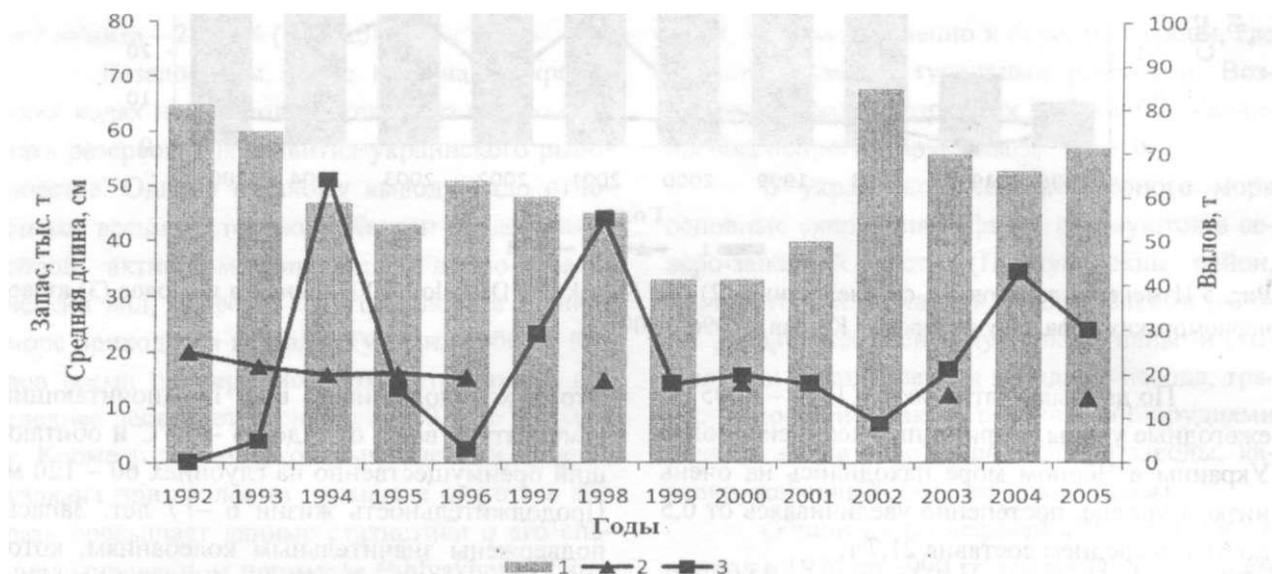


Рис. 6 Изменение запасов (по: Шляхов, 2007) (1), средней длины (2) (по: Shlyakhov, Daskalov, 2009) и уловов (3) мерланга в Чёрном море в водах Украины в 1992 – 2005 гг.

Общие уловы мерланга причерноморскими странами в 1970 - 1988 гг. возрастали с 4,4 до 31,5 тыс. т, а затем постепенно снизились к 2005 г. до 6,9 тыс. т, при этом доля Турции в среднем составила 86 %. Госкомитетом рыбного хозяйства Украины с 2001 по 2007 гг. устанавливались лимиты на вылов мерланга в размере от 2,7 до 16,3 тыс. т, но по данным ФАО, уловы украинских рыбаков были на очень низком уровне, - от 9 до 43 т.

Согласно этим материалам, интенсивность вылова мерланга в водах Украины оценена нами в 0,1 %, степень использования лимита - около 1 % (см. табл. 1). Такие низкие величины можно объяснить отсутствием специализированного промысла мерланга из-за низкой потребности населения и низкой рыночной стоимости этой рыбы. Таким образом, ресурсы мерланга недоиспользовались и могут

представлять резерв для развития отечественного рыболовства. В то же время имеются сведения, что неучтённый прилов мерланга при траловом промысле шпрота и других рыб в 1996 - 2002 гг. мог составлять 0,65 - 1,8 тыс. т (Shlyakhov, Charova, 2003), т.е. интенсивность вылова мерланга достигала 2 - 6 %, а степень использования его лимита - почти 85 %.

Для развития промысла мерланга в Украине необходимо изучение состояния его запасов, а также разработка новых методов специализированного лова без нарушения донных сообществ.

Скаты. В Чёрном море обитает два вида скатов - морская лисица (*Raja clavata*) и морской кот (*Dasyatis pastinaca*). Морская лисица - слабо мигрирующий вид. Весной подходит к берегу на глубины 10 - 40 м, а осенью отходит на глубину более 40 м. Летом в период

Современное состояние и перспективы увеличения уловов морских демерсальных рыб

размножения формирует небольшие промысловые скопления в прибрежье Крыма, Ягорлыцком, Тендровском и Джарылгацком заливах, а также придунайском районе возле о. Змеиный (Фауна Украины, 1980).

Морской кот также теплолюбивая рыба, зимой мигрирует к южному побережью Крыма и берегу Кавказа на глубины 50 - 70 м. В весенне-летний период размножается и откармливается в мелководной северо-западной части моря на глубинах 5 - 30 м.

Специализированный лов скатов в Украине отсутствует, они прилавливаются при траловом промысле шпрота, отлове камбалы и катрана жаберными сетями и крючьевыми орудиями лова. До 1990-х годов скатов перерабатывали на кормовую муку, с конца XX века эту относительно дешёвую рыбу стали употреблять в пищу.

Общие запасы скатов в Чёрном море в начале 1990-х оценивались около 6 тыс. т (Rogdanov et al., 1997). В 1992, 1994 и 1998 гг. ЮгНИРО оценило траловым методом запасы морской лисицы в водах Украины в 0,9 - 1,1 тыс. т (Шляхов, 1997). Возможно, что с помощью этого метода недооценивалось количество рыб, обитающих на глубинах менее 20 м. Математическими методами (виртуального популяционного анализа) величина запаса морской лисицы в водах Украины в 1992 г. была определена в 2,6 тыс. т (Shlyakhov, Charova, 2003). Оценку запасов морского кота не проводили.

С 2001 по 2007 гг. украинские уловы скатов варьировали от 47 до 108 т, в среднем

74,4 т, общий лимит на их вылов устанавливался в 350 т (250 т на морскую лису и 100 т на морского кота). Таким образом, интенсивность вылова скатов около 6 %, а степень использования его лимита достигала 31 %.

Однако запасы скатов низкие, могут быть легко переловлены, поэтому перспективы развития их добычи невелики. Очевидно, организовывать специализированный промысел скатов не следует.

Барабуля черноморская (*Mullus barbatus ponticus*) - массовая рыба, распространенная вдоль всего побережья Чёрного моря, обычно на глубинах до 30 м. В водах Украины наибольшие скопления встречаются в северо-западной части моря и в Керченском предпроливье. Специализированный промысел вида в Украине отсутствует. Барабуля встречается в уловах ставных орудий лова (ставные невода, ловушки), её также прилавливают при траловом промысле шпрота и хамсы. Благодаря высоким вкусовым качествам, является ценным промысловым объектом.

В Чёрном море барабулю в основном добывают в водах Турции, где по уловам демерсальных рыб она находится на втором месте после мерланга. В 1990-х годах ежегодные турецкие уловы вида в среднем составляли около 1600 т, в 2000 - 2006 гг. снизились до 870 т. С 1992 по 2006 гг. украинские рыбаки вылавливали от 2 до 48 т (в среднем 19 т) (рис. 7). Госкомитет рыбного хозяйства с 2001 по 2010 гг. устанавливал лимиты на изъятие барабули от 50 до 75 т.

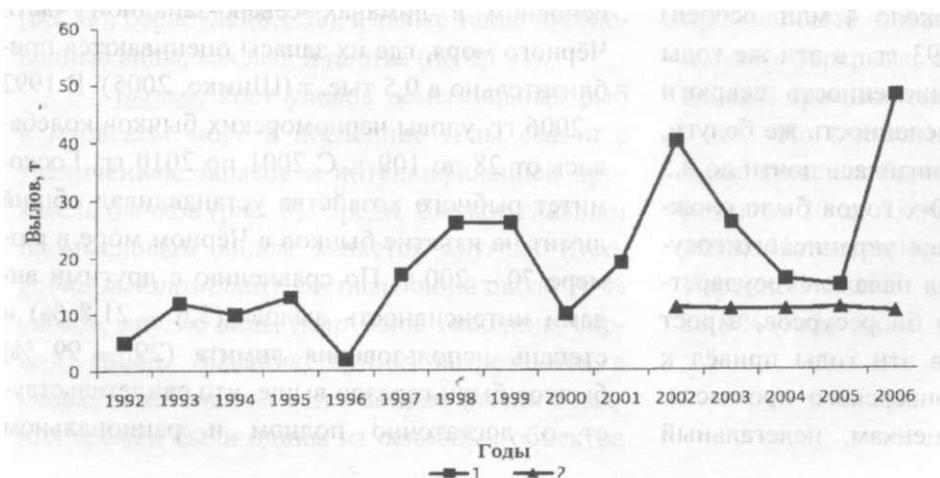


Рис. 7 Уловы (1) барабули в Чёрном море в водах Украины в 1992 - 2006 гг. и средняя длина (2) рыб в уловах донных ловушек в районе Севастополя в 2002 - 2006 гг. (наши данные)

В последние годы наблюдается тенденция к улучшению состояния султанки севастопольского стада, проявившаяся в увеличении численности рыб, подходящих в прибрежную зону для нереста и нагула, и в восстановлении возрастного состава, свойственного данному виду (Овен и др., 2009).

Осетровые. В Чёрном море среди осетровых рыб - наиболее ценных среди демерсальных видов - чаще встречаются русский осётр (*Acipenser gueldenstaedlii*), севрюга (*Acipenser stellatus*) и белуга (*Huso huso*), а также искусственно выращенные гибриды. Стерлядь и шип в последние 40 лет практически не отмечались в уловах. В настоящее время все азово-черноморские осетровые занесены в Красную Книгу Украины и их промысел запрещён.

Естественное размножение осетровых происходит в Дунае и Днепре, а искусственное размножение осуществляется на Днепровском опытно-экспериментальном осетровом рыбноводном заводе и в небольших частных предприятиях. Начиная с 1985 г., Днепровский завод ежегодно выпускал около 2 - 2,5 млн. мальков осетровых в Днепр, Днепровский и Днепровско-Буи ский лиманы.

Численность осетровых с 1981 г. по настоящее время определяли специалисты ЮгНИРО и ОдО ЮгНИРО на основе траловых съёмок и методами математического моделирования (Шляхов, Акселев, 1993; Shlykhov, 2003). Согласно этим оценкам, в украинском секторе Чёрного моря максимальная численность русского осетра (около 4 млн. особей) наблюдалась в 1992 - 1993 гг., в эти же годы была максимальной и численность севрюги (около 2 млн. особей), численность же белуги, наоборот, в этот период снизилась почти до 0,5 млн. особей. Начало 1990-х годов было сложным периодом становления украинского государства, когда еще не был налажен государственный контроль добычи биоресурсов, а рост численности осетровых в эти годы привёл к бурному развитию браконьерского промысла. Согласно экспертным оценкам, нелегальный

вылов осетровых Украиной, Румынией, Болгарией и Югославией только в районе нижнего Дуная в 1997 - 1998 гг. достигал 300 - 400 т (Navodaru et al., 1999), тогда как по данным официальной статистики общий вылов этих стран не превышал 45 т. Браконьерский лов быстро привёл к перелову запасов и подрыву воспроизводительной способности популяций осетровых. С 2000 г. Украина запретила промысел осетровых в своих водах. Несколько тонн рыб добывается только для искусственного воспроизводства на осетровом заводе и в научно-исследовательских целях. К сожалению, несмотря на предпринимаемые меры, численность русского осетра и севрюги продолжает уменьшаться, их поголовье насчитывает менее 0,5 млн. особей. В то же время наблюдается небольшой рост численности белуги (0,1-0,15 млн. особей) (Shlykhov, 2003).

Вероятно, в ближайшие десятилетия не следует ожидать восстановления и развития промысла осетровых в водах Украины, а необходимо сосредоточить усилия на их искусственном разведении и товарном производстве. Решить проблему восстановления запасов осетровых в Чёрном море можно только на международном уровне, координируя усилия разных причерноморских стран, в частности, в регионе Дуная.

Бычки. Существенное значение в местном промысле имеют бычки. В Чёрном море встречаются бычки 31 вида, но основу запасов и уловов составляют кругляк (75 %), травяник (18 %) и песочник (8 %). Бычков добывают в основном в лиманах северо-западной части Чёрного моря, где их запасы оцениваются приблизительно в 0,5 тыс. т (Шимко, 2005). В 1992 - 2006 гг. уловы черноморских бычков колебались от 28 до 109 т. С 2001 по 2010 гг. Госкомитет рыбного хозяйства устанавливал общий лимит на изъятие бычков в Чёрном море в размере 70 - 200 т. По сравнению с другими видами интенсивность вылова (5,6 - 21,8 %) и степень использования лимита (29 - 99 %) бычков были гораздо выше, что свидетельствует о достаточно полном и рациональном

Современное состояние и перспективы увеличения уловов морских демерсальных рыб

использовании их ресурсов. К сожалению, оценки величин запасов бычков, как в Чёрном море, так и в причерноморских лиманах и низовьях крупных рек в Украине, не проводятся.

Прочие виды демерсальных рыб. Небольшое значение в местном промысле среди демерсальных рыб имели морской ёрш, смарида, тёмный горбыль, морской язык, глосса, ласкирь и зеленушки, сведения по запасам и уловам которых до настоящего времени отсутствуют.

Состояние запасов и промысла демерсальных рыб в Азовском море. Рыбный промысел Украины в Азовском море ведётся совместно с Российской Федерацией согласно национальным квотам, устанавливаемым Российско-Украинской комиссией по вопросам рыболовства в Азовском море. Эта комиссия на своих ежегодных сессиях на основе научных заключений профильных институтов (ЮгНИРО, АзЮгНИРО, АзНИИРХ) устанавливает ОДУ для разных видов рыб и делит квоты между двумя странами.

В Азовском море основу сырьевой базы рыболовства составляют мелкие пелагические рыбы - тюлька и азовская хамса. Среди демерсальных рыб в промысловых уловах Украины в Азовском море в 1992 - 2006 гг., по данным статистики ФАО (ФАО, 2010), абсолютно доминировали бычки (44,8 %) и пиленгас (41,1 %). Небольшую роль в промысле играли судак (9,6 %), атерины (1,5 %), осетровые (1,2 %), азовский калкан (1,1 %), камбала глосса (0,3 %), азово-черноморские кефали (0,2 %), перкарина (0,2 %), барабуля (0,1 %), а также такие пресноводные виды, как лещ и плотва (по 0,1 %).

Бычки. Рост уловов демерсальных рыб в Азовском море в последние годы связан с увеличением запасов и интенсификацией промысла бычков (рис. 8). Среди бычков главным промысловым видом является кругляк (*Neogobius melanostomus*), составляющий около 90 % уловов, другие виды (мартовик, песочник, сирман, гонец, травяник, цуцик) встречаются в уловах в небольших количествах. Бычки с давних времён были одним из основных объектов

промысла в Азовском море. В 1950 - 1960-е годы ежегодный вылов бычков составлял 40 - 90 тыс. т (в среднем 60 тыс. т) (Шимко, 2005). Однако уже в 1970-х годах произошло катастрофическое падение уловов бычков из-за осолонения Азовского моря (с 10 - 12 до 14 - 14,5 ‰), вызванного зарегулированием и уменьшением стока рек. Это привело к резкому сокращению нерестовых площадей и нарушило воспроизводительную способность бычков. Кроме того, негативную роль на воспроизводство бычков оказало загрязнение моря пестицидами и тяжёлыми металлами, влияющими на развитие икры, заиливание нерестилищ, разрушение донных сообществ из-за применения механизированных драг и донных тралов, а также уменьшение кормовой базы.

К концу 1970-х гг. уловы азовских бычков упали до 1 тыс. т. В 1980 - 1990-х гг. промышленный специализированный лов бычков в Азовском море отсутствовал, а ежегодные уловы составляли всего несколько десятков или сотен тонн. По данным комбинированных учётов тралами и бычковой драгой запасы азовских бычков с 1992 по 2000 гг. составляли всего от 0,9 до 4,0 тыс. т. (Шляхов, 2007).

В конце 1990-х годов наметилось увеличение численности бычков, что было связано распреднением Азовского моря, улучшением условий размножения и питания бычков, а также предпринимаемыми АзЮгНИРО мерами по созданию в Северном Приазовье искусственных нерестилищ (искусственных рифов). В 2001 и 2002 гг. были проведены научно-промысловые ловы, а с 2003 г., после 25-летнего перерыва, возобновлён специализированный промышленный лов бычков.

По оценкам ЮгНИРО и АзЮгНИРО, запас азовских бычков в 2001 - 2005 гг. варьировал от 20 до 73 тыс. т (Шляхов, 2007; Солод 2008). Интенсивность вылова азовских бычков Украиной в 2001 - 2005 гг. оценена в 6,2 - 20,8 % (табл. 2).

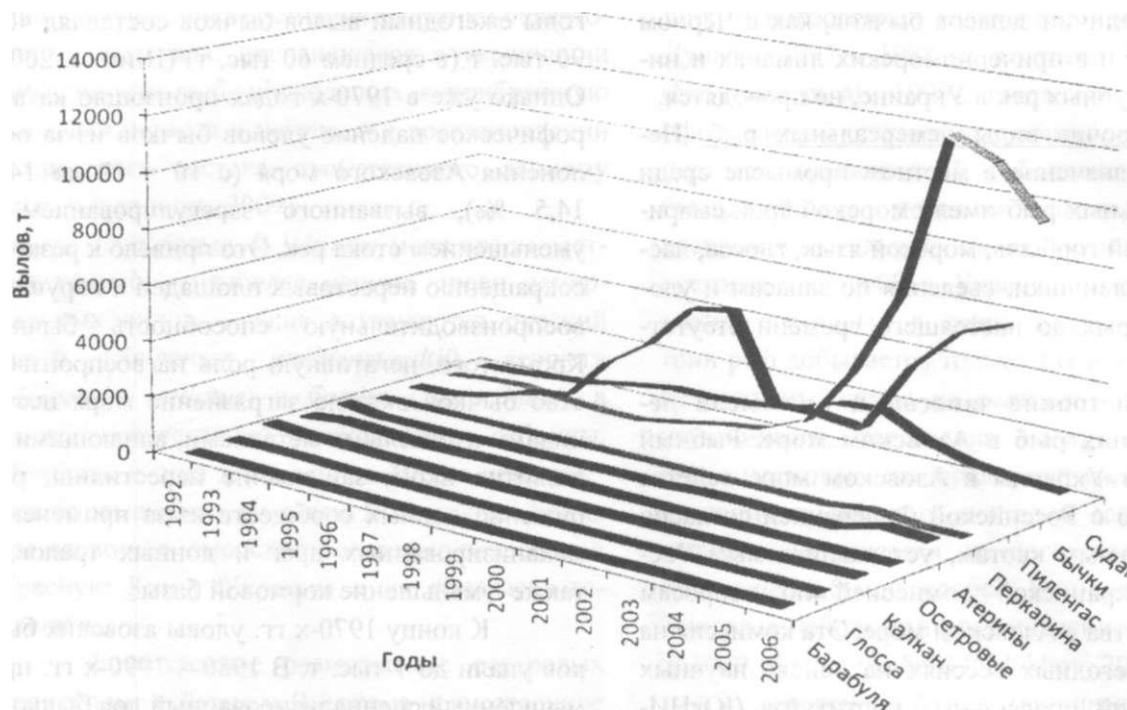


Рис. 8 Изменчивость уловов демерсальных рыб в Азовском море в водах Украины с 1992 по 2006 гг.

Табл. 2 Величины запаса, общих лимитов, уловов и интенсивности промысла основных морских демерсальных рыб в водах Украины в Азовском море в 1992 - 2006 гг.

Объект промысла	Запас, тыс. т	Лимит, тыс. т	Вылов, тыс. т	Интенсивность вылова, %	Степень использования лимита, %
Бычки	20-73	0,9 - 8,6	1,4-12,4	6-21	104-174
Пиленгас	15-29	2,5-6,5	2,2 -6,2	14-21	84-97
Судак	5-23	0,6 -5,8	0,06-1,7	0,8 - 10	51-87
Калкан азовский	1,3-2,3	0,22 - 0,29	0,04 -0,08	2-6	14-36

Департамент рыбного хозяйства Украины устанавливал общие лимиты на изъятие азовских бычков в 2001 - 2006 гг. от 900 до 8600 т, уловы же варьировали от 1411 до 12378 т (рис. 9).

Таким образом, степень использования национальной квоты ежегодно превышалась, составляя от 104 до 174 %. Органы рыбоохраны допускали превышение лимитов на вылов бычков в связи с возможностью их гибели из-за летних заморозов. В 2008 г. украинские рыбаки добыли 8587 т. азовских бычков, а общие лимиты на их изъятие в 2008 - 2010 гг. устанавливали от 8200 до 9250 т.

Запас азовских бычков не восстановился и далеко ещё не достиг уровня середины прошлого века, когда их среднегодовые уловы составляли 60 тыс. т. Поэтому состояние популяций бычков в Азовском море, несмотря на рост их численности и уловов, вызывает серьезную озабоченность из-за превышения лимитов на их добычу, ведения промысла механизированными драгами, разрушающими донные сообщества и кладки бычков, а также участвовавших случаев заморозов рыб, что без рационализации промысла и принятия восстановительных мер может снова привести к нарушениям воспроизводительной способности популяций азовских бычков и уменьшению их запасов.

Современное состояние и перспективы увеличения уловов морских демерсальных рыб

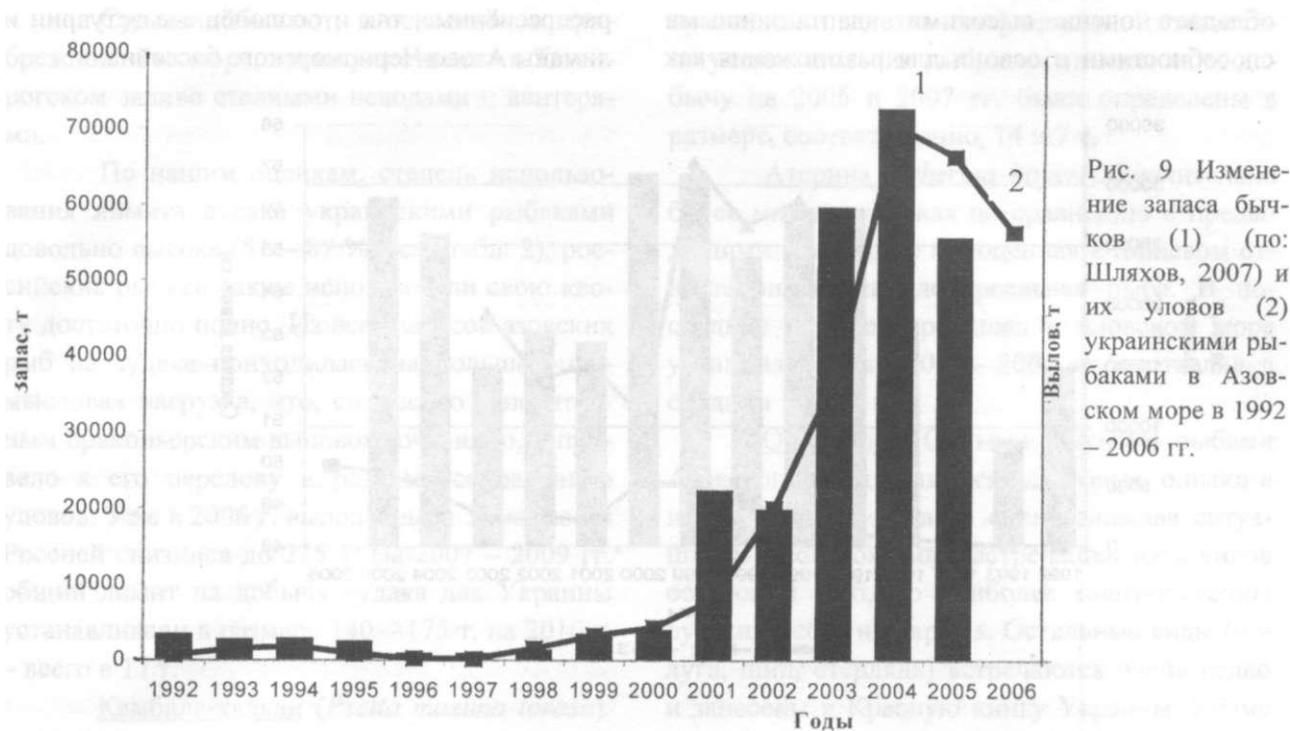


Рис. 9 Изменение запаса бычков (1) (по: Шляхов, 2007) и их уловов (2) украинскими рыбаками в Азовском море в 1992 – 2006 гг.

Пиленгас. В современном промысле демерсальных рыб в Азовском море первое-второе место вместе с бычком кругляком делит пиленгас. Успешная акклиматизация дальневосточного пиленгаса, проводившаяся в Чёрном и Азовском морях в 1970 - 1980-е гг., стала выдающимся достижением отечественной рыбохозяйственной науки и марикультуры. Пиленгас сформировал высокочисленную самовоспроизводящуюся популяцию и полностью натурализовался в Азово-Черноморском бассейне. Он не оказал заметного отрицательного влияния на морские экосистемы, занял свободную экологическую нишу и стал важнейшим объектом промысла. В сложный период развала плановой экономики, когда уловы украинских рыбаков в морской зоне Украины упали в 4 - 5 раз и произошло снижение обеспечения населения рыбной продукцией, добыча пиленгаса внесла существенный вклад в уменьшение дефицита рыбы и помогла выжить многим рыбакам в то сложное время. С 1994 по 2001 гг. пиленгас занимал первое место в украинских уловах демерсальных рыб в Азовском море.

По оценкам В. А. Шляхова (1998, 2007), промысловый запас пиленгаса в Азовском море

в конце прошлого века был близок к 25 - 30 тыс. т (рис. 10) и мог обеспечить вылов до 9 тыс. т, при допустимом уровне годового изъятия - 30,8 %. По расчётам Ю.В. Пряхина (2001), промысловый запас вида в этот период варьировал на уровне 30 - 40 тыс. т в начале зимовки и 25 - 35 тыс. т в конце. В 2001 - 2003 гг. запасы и уловы пиленгаса уменьшились, что было связано, по нашему мнению, с нарушением Правил рыболовства и выловом большого количества молоди размером менее 38 см (промысловая мера вида) и, как следствие, снижением средних размеров рыб в уловах. Согласно другим мнениям, запас пиленгаса в эти годы уменьшился из-за ухудшения условий его нереста в Молочном лимане (Шляхов, 2007), или же, наоборот, запас вида вырос, а его уловы снизились в результате сложных гидрометеорологических условий промысла и уменьшения количества промысловых судов (Шимко, 2005). По согласованным оценкам украинских (ЮгНИРО, АзЮгНИРО) и российских (АзНИИРХ) учёных, запас пиленгаса в Азовском море в 2004 - 2007 гг. увеличился до 35 - 50 тыс. т (Солод, 2008). Вид восстановил и даже увеличил свою численность, так как он

обладает очень высокими адаптационными способностями и освоил для размножения как

распреснённые, так и осолонённые эстуарии и лиманы Азово-Черноморского бассейна.

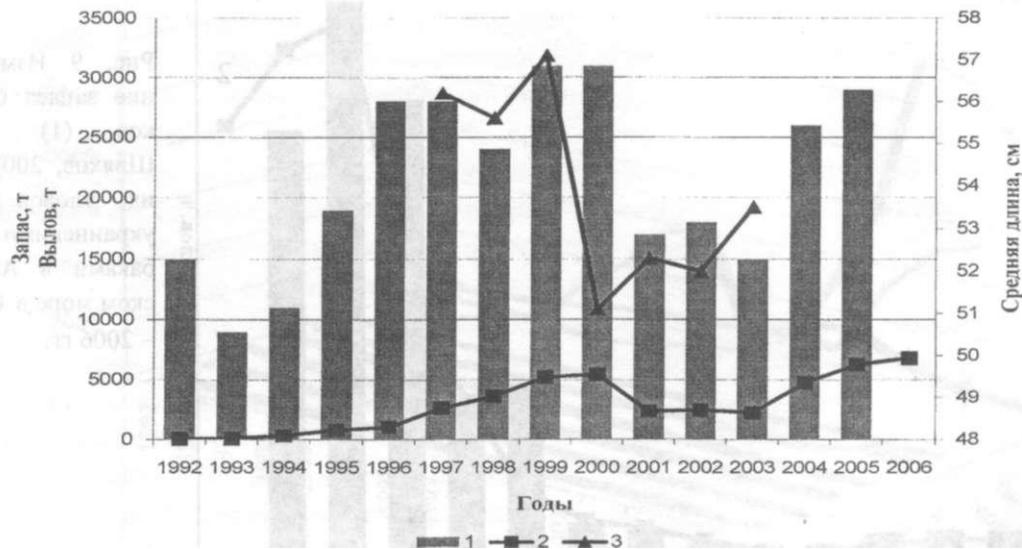


Рис. 10 Изменение запасов (1) (по: Шляхов, 2007), уловов (2) и средней длины (3) (наши данные) пиленгаса в украинских уловах в Азовском море в 1992 - 2006 гг.

На сессиях Российско-Украинской комиссии по вопросам рыболовства в Азовском море устанавливались, в соответствии с прогнозами специалистов, общие лимиты и национальные квоты на вылов пиленгаса, которые в конце XX в. составляли 8-9 тыс. т. Первоначально два государства ловили его в пределах общего лимита, затем Украина стала получать квоту в 65 %, а Россия - 35 %. С 2005 г., по расчётам специалистов, запас пиленгаса в Азовском море вырос, и в 2007 - 2009 гг. комиссия увеличила общий лимит на вылов этой рыбы до 15000 т, из которых на долю Украины приходилось 9750 т. На 2010 г. ОДУ пиленгаса уменьшено до 12000 т, и, соответственно, квота Украины - до 7800 т.

Интенсивность вылова пиленгаса в Азовском море составляет 6-21 % (см. табл. 2). Национальная квота Украины используется практически полностью, степень использования лимита пиленгаса в последние годы составляет 84 - 97 %. Однако при этом абсолютно не принимаются во внимание неучтённый

вылов и браконьерский лов, что также может привести к перелову этого ценного промыслового вида в Азовском море.

Судак (*Sander lucioperca*). Одним из основных объектов промысла в Азовском море является судак. Рост численности этого вида произошел в период уменьшения солёности Азовского моря. В 1950-е годы средний улов судака находился на уровне 40 тыс. т, но в конце 1960-х гг. в условиях зарегулирования стока рек сократился до 6 - 10 тыс. т. В 1990-е годы в связи с вселением гребневика-мнемипсиса и резкого сокращения численности тюльки и хамсы, основных объектов питания судака, его вылов Украиной и Россией уменьшился до 1 - 1,5 тыс. т. В период 1997 - 2002 гг. запас судака оценивался от 16 до 23 тыс. т (Шимко, 2005). Средние уловы Украины в это время составляли около 1,2 тыс. т, а вместе с уловами России - около 3 тыс. т. Эту ценную рыбу активно экспортировали в Европу (Польшу и Германию).

Современное состояние и перспективы увеличения уловов морских демерсальных рыб

Судака добывают, в основном, в прибрежной зоне моря, преимущественно в Таганрогском заливе ставными неводами и вентерями.

По нашим оценкам, степень использования лимита судака украинскими рыбаками довольно высока (51 - 87 %) (см. табл. 2), российские рыбаки также использовали свою квоту достаточно полно. Из всех запасов азовских рыб на судака приходилась наибольшая промысловая нагрузка, что, совместно с неучтённым браконьерским выловом, очевидно, и привело к его перелову и резкому сокращению уловов. Уже в 2006 г. вылов судака Украиной и Россией снизился до 225 т. На 2007 - 2009 гг. общий лимит на добычу судака для Украины устанавливали в размере 140 - 175 т, на 2010 г. - всего в 17 т.

Камбала-калкан (*Psetta maxima torosa*). Малочисленный вид. В 1999 г. его численность была оценена в 2,9 млн. особей, в 2002 г. она снизилась до 1,6 млн. особей (Demyanenko, Derypasko, 2003); запас составил ориентировочно 2300 и 1300 т. При 20 % уровне промыслового изъятия общий допустимый улов оценивается в 260 - 460 т. С 2000 по 2004 гг. уловы калкана составляли в среднем 50 т. Интенсивность вылова азовского калкана невелика (2 - 6 %), ОДУ также используется примерно на одну четверть. Общие лимиты на 2006 и 2007 гг. определены, соответственно, в 290 и 220 т. Можно считать, что азовский калкан представляет небольшой резерв для промысла в Азовском море. Однако неучтённый браконьерский вылов и постепенное опреснение Азовского моря, вызывающее уменьшение нерестовых площадей этого вида, урбанизация прибрежных территорий и другие негативные факторы заставляют осторожно относиться к возможному увеличению вылова азовского калкана, так как вполне вероятно снижение его запасов, что противоречит интересам устойчивого ведения рыбного хозяйства.

Камбала-гlossa (*Platichthys flesus maeoticus*). Еще более малочисленный промысловый вид Азовского моря. В последние годы она

практически исчезла из официальной статистики уловов азовских рыб, хотя лимиты на её добычу на 2006 и 2007 гг. были определены в размере, соответственно, 14 и 7 т.

Атерина (*Atherina boyeri*). Значительно более многочисленная по сравнению с предыдущими видами, но малоценная в пищевом отношении, мелкая демерсальная рыба. В последние годы её промысел в Азовском море увеличился и в 2000 - 2004 гг. составлял в среднем 100 т в год.

Осетровые. Самыми ценными рыбами Азовского моря являются осетровые, однако с их запасами сложилась очень сложная ситуация. В Азовском море встречается пять видов осетровых рыб, но наиболее многочисленны русский осётр и севрюга. Остальные виды (белуга, шип, стерлядь) встречаются очень редко и занесены в Красную книгу Украины. Кроме того, в Азово-Черноморском бассейне недавно был акклиматизирован ещё один вид осетрообразных - северо-американский веслонос. Предпринимаются попытки искусственного выращивания веслоноса в рыбоводных хозяйствах, часть мальков и молоди выпускается в море и известны редкие случаи их поимок.

В первой половине XX в. максимальные уловы осетровых в Азовском бассейне в отдельные годы превышали 10-15 тыс. т, в начале 1950-х они снизились до 2 тыс. т, а с 1970 по 1990 гг. - до 1 тыс. т. Совместные уловы Украины и России в начале 1990-х годов также были около 1 тыс. т, к середине 1995-х они уменьшились до 500 т, а к концу прошлого столетия - до 50 т. С 2000 г. в Украине и России принято решение запретить промысел осетровых в Азовском море. Лишь несколько тонн этих рыб (например, в 2007 г. 4 т русского осетра и 1 т севрюги) разрешается добывать в научно-исследовательских и рыбоводных целях. Тем не менее, согласно экспертным оценкам, незаконный промысел осетровых ежегодно достигает 200 т. В результате браконьерского промысла запасы осетровых рыб оказались практически разгромленными, а их естественное воспроизводство подорвано.

По данным траловых съёмок специалистов ЮгНИРО (Керчь), Азовского центра ЮгНИРО (Бердянск) и АзНИИРХ (Ростов-на-Дону), численность русского осетра с 1992 по 2001 г. снизилась более чем в десять раз (с 12 млн. 525 тыс. до 1 млн. 123 тыс. особей), а в 2002 г. немного возросла до 1 млн. 820 тыс. особей. Численность севрюги упала более чем в 20 раз (с 3 млн. 572 тыс. особей в 1992 г. до 166 тыс. особей в 2000 г.). В 2002 г. количество севрюги возросло до 340 тыс. особей (Demyanenko, Deripasko, 2003).

В России работают несколько осетровых заводов, которые проводят зарыбление Азовского моря. На Украине искусственное воспроизводство осетровых осуществляется на Днепровском опытно-экспериментальном осетровом рыбноводном заводе под Херсоном, а также в некоторых мелких рыбноводных предприятиях. В последние годы Украина выпускала около 1,5 млн. мальков осетровых в Азовское море. Однако такой уровень воспроизводства совершенно недостаточен и ожидать восстановления естественных популяций осетровых можно только через десятки лет.

Заключение. Сравнение величин запасов, общих лимитов на изъятие и уловов рыб позволило определить современное состояние промысла, выявить проблемы и наметить перспективные объекты для отечественного рыболовства, а также направления развития научных биоресурсных исследований в водах Украины.

Ретроспективный анализ показывает, что современные запасы практически всех видов демерсальных рыб ниже, чем в середине прошлого века. К сожалению, регулярные съёмки по оценке запасов рыб не проводятся, что не позволяет представить истинную картину. Госкомитет рыбного хозяйства Украины ежегодно устанавливает довольно высокие общие лимиты изъятия практически для всех видов рыб, а величины их уловов, по данным официальной статистики, оказываются значительно ниже. Однако это не означает, что можно в несколько раз увеличить вылов демер-

сальных рыб без подрыва их воспроизводительной способности. Запасы ряда промысловых демерсальных рыб находятся под угрозой, это относится, прежде всего, к наиболее ценным видам, таким как осетровые, черноморская камбала-калкан и судак. Необходимы строгие меры контроля промысла этих видов и недопущение браконьерства.

В целом ресурсы черноморских демерсальных рыб используются недостаточно и представляют резерв для развития украинского рыболовства. В последнее десятилетие у крымского побережья прослеживается довольно устойчивая тенденция к восстановлению разнообразия прибрежной ихтиофауны, увеличивается численность таких видов, как барабуля, смарида, морской ёрш и кефали. Однако добыча этих видов недостаточно регулируется современными нормативными документами, и практически не проводится оценка их запасов.

Перспективными для развития отечественного промысла в Чёрном море демерсальными рыбами являются мерланг, кефали, атерина, а также такие прибрежные виды, как барабуля, смарида и морской ёрш. Запасы таких крупных и долгоживущих рыб, как акула-катран и скаты, в водах Украины невелики и могут быть легко переловлены, поэтому организация их специализированного промысла нецелесообразна.

Ресурсы демерсальных рыб Азовского моря используются практически полностью и находятся в напряжённом состоянии. Промысел бычков и пиленгаса в настоящее время соответствует оптимальному уровню, но в случае превышения добычи из-за неучтённого лова, браконьерства и других причин, запасы и, соответственно, уловы этих рыб могут значительно уменьшиться.

Для организации рационального промысла всех вышеуказанных видов рыб следует ежегодно проводить съёмки по оценке их промысловых запасов (в том числе икорные, мальковые, нерестового запаса) и определять возможные величины изъятия. При этом оценки запасов должны устанавливаться не только в

Современное состояние и перспективы увеличения уловов морских демерсальных рыб

целом для вод Украины, но и дифференцировано для разных промысловых районов, так как интенсивность промысла в них различна и возможный перелов в каком-то районе может негативно сказаться на региональном рыболовстве.

В связи с тем, что большинство демерсальных рыб обитает на дне или в придонном слое воды, а донные траления, как наносящие ущерб донным биоценозам, запрещены, для развития отечественного рыболовства в Чёрном море предлагается шире использовать не активные (тралы), а пассивные орудия лова - ставные невода, жаберные сети, кефалевые заводы, донные ловушки, вентери и т.п. При этом необходимы строгие меры контроля промысла и недопущение браконьерства.

Необходимо изменить стратегию промысла и переходить от лова небольшого количества объектов к многовидовому промыслу. Этот процесс довольно сложный, так как требует разработки новых орудий и способов ло-

ва, но он вполне осуществим, и позволит не только увеличить объёмы вылова и расширить ассортимент добываемых рыб, но и оптимизировать управление биоресурсами Азовского и Чёрного моря.

Кроме того, необходимо развивать марикультуру в Чёрном и Азовском морях, в частности, создать сеть питомников для дальнейшего товарного выращивания ценных видов рыб и пополнения естественных популяций (осетровые, калкан, кефали), восстановить кефалевые зимовалы в причерноморских лиманах, организовать садковое выращивание рыбы.

И, наконец, совершенно необходимо выполнять комплексные исследования состояния абиотических факторов среды, кормового зоопланктона, конкурентных и хищных видов, чтобы оптимизировать управление биоресурсами Азово-Черноморского бассейна и сохранить его уникальную экосистему.

Болтачев А. Р. Траловый промысел и его влияние на донные биоценозы Чёрного моря // Морск. эколог. журн. - 2006. - **5**, № 3. - С. 45 - 56.

Воля Е. Г., Бушуев С. Г., Дручин А. И. Массовый нерест дальневосточной кефали пиленгаса в условиях низкой солёности в Хаджибейском лимане // Рибне господарство України. - 2003. - № 5 (28). - С. 2-3.

Гирагосов В. Е., Ханайченко А. Н., Ельников Д. В. Характер и причины изменчивости основных показателей состояния нерестовой популяции черноморской камбалы калкан на юго-западном шельфе Крыма // Современные проблемы экологии Азово-Черноморского региона. Мат. 3-й Междунар. конф. (10-11 окт. 2007 г., Керчь) - Керчь, 2007. - С. 4-9.

Дацко В. Г. Органическое вещество в водах южных морей СССР. - М.: АН СССР, 1959. - 271 с.

Еремеев В. #., Зуев Г. В. Рыбные ресурсы Чёрного моря: многолетняя динамика, режим эксплуатации и перспективы управления // Морск. эколог. журн. - 2005. - **4**, № 2. - С. 5-21.

Ефимов Ю. Н., Ревина Н. И., Шляхов В. А., Винарик Т. В. Состояние запасов камбалы-калкана в Чёрном море // Биологическая основа динамики численности и прогнозирование вылова рыб. - М.: ВНИРО, 1989. - С. 179-199.

Кирносова И. П. Состояние запасов и возможный вылов акулы катран в Чёрном море // Основные

результаты исследований ЮгНИРО в Азово-Черноморском бассейне и Мировом океане: Тр. ЮгНИРО. - Керчь, 1993. - **39**. - С. 69 - 76.

Кирносова И. П., Лушников В. П. Питание и пищевые потребности катрана *{Squalus acanthias L.}* // Биологические ресурсы Чёрного моря. - М.: ВНИРО, 1990. - С. 45-57.

Кирносова И. П., Шляхов В. А. Численность и биомасса акулы катран *Squalls acanthias L.* в Чёрном море // Вопр. ихтиологии. - 1988. - Вып. 28(1). - С. 38 - 43.

Моисеев П. А. Биологические ресурсы Мирового океана. М.: Агропромиздат, 1989. - 368 с.

Состояние биологических ресурсов Чёрного и Азовского морей (Справочное пособие). - Керчь: ЮгНИРО, 1995. - 64 с.

Овен Л. С., Салехова Л. П., Кузьмина Н. С. Современное состояние популяции черноморской султанки *Mullus barbatus ponticus*, обитающей в прибрежной зоне у Севастополя // Вопр. ихтиол. - 2009. - **49**, № 2. - С. 214-224.

Попова В. П. Некоторые закономерности динамики численности камбалы-калкана Чёрного моря // Тр. АзЧерНИРО. - 1966. - Вып. 24. - С. 87 - 95.

Пряхин Ю. В. Азовская популяция пиленгаса: вопросы биологии, поведение и организация рационального промысла: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук / К. 307.011.01. - Ростов-н/Д., 2001. - 24 с.

- Солод Р. А. Запасы, Уловы и экономическая значимость основных промысловых объектов, добываемых Украиной в Азовском море // Рыбне господарство України. - 2008. - № 5(58). - С. 23 - 25.
- Фауна України в 40-а т. Т. 8. Риби. Вип. 1. Личинкохордові (асцидії, апендикулярії, безчерепні (голого хордові), хребетні (круглороті, хрящові риби, костисті риби - осетрові, оселедцеві, анчоусові, лососові, харіусові, щукові, умброві / Павлов П.Й. - К.: Наук, думка, 1980. - 352 с.
- Чащин А. К. Основные результаты исследований пелагических ресурсов Азово-Черноморского бассейна // Основные результаты комплексных исследований ЮгНИРО в Азово-Черноморском бассейне и Мировом океане: Тр. ЮгНИРО. - Керчь, 1997. - **43**. - С. 60-67.
- Чесалин М. В. Общая характеристика ихтиофауны Украины // Сучасні проблеми теоретичної і практичної іхтіології: тези 2-й Міжнар. іхтіол. наук.-практ. конф. (м. Севастополь, 16-19 верес. 2009 р.). - Севастополь, 2009. - С. 179 - 182.
- Шимко Н. С. Изменение интенсивности вылова рыб Украиной в Азово-Черноморском бассейне в 1994-2003 гг. // Рыбне господарство України. - 2005. - № 3,4. - С. 49 - 56.
- Шляхов В. А. Результаты исследований ЮгНИРО по оценке запасов и параметров популяций рыб придонного комплекса в Чёрном и Азовском морях // Основные результаты комплексных исследований ЮгНИРО в Азово-Черноморском бассейне и Мировом океане: Тр. ЮгНИРО. - Керчь, 1997. - **43**. - С. 48-59.
- Шляхов В. А. Методика прогнозирования величины запаса и общего допустимого улова пиленгаса (*Mugil soiyu* Basilewsky) в Азовском море // Основные результаты комплексных исследований ЮгНИРО в Азово-Черноморском бассейне и Мировом океане: Тр. ЮгНИРО. - Керчь, 1998. - **44**. - С. 12-16.
- Шляхов В. А. Рыболовство Турции // Рыбне господарство України. - 2001. - № 5 (16). - С. 17 - 20.
- Шляхов В. А. Морские ресурсы рыболовства Украины // Рідна природа. - Спецвип. 2007. - С. 30 - 33.
- Шляхов В. А., Акселев О. И. Состояние запаса и эффективность размножения русского осетра в северо-западной части Чёрного моря // Основные результаты комплексных исследований ЮгНИРО в Азово-Черноморском бассейне и Мировом океане в 1992 г.: Тр. ЮгНИРО. - Керчь, 1993. - **39**. - С. 78 - 84.
- Acara A. The Black Sea turbot. T.S. Basbakanlic. Devlet planlama teskilati. - 1985. - P. 1 - 19.
- Demyanenko K. V., Deripasko O. A. The status of the demersal fish population in the Azov Sea // Workshop on demersal resources in the Black Sea & Azov Sea. - Publ. Turk. Mar. Res. Foundation, Istanbul, Turkey, 2003. - № 14. - P. 78-81.
- FAO Fisheries Department, Fishery Information, Data and Statistics Unit. Fishstat Plus, Ver. 2.3. 2000. GFCM capture production 1970 - 2006. <http://www.fao.org/fishery/statistics/software/fishstat>.
- Ivanov L. S., Beverton R. J. H. The fisheries resources of the Mediterranean. Part 2: Black Sea. - Rome: FAO Studies and Reviews, 60, 1985. - 135 p.
- Navodaru I. Staras M., Banks R. Management of sturgeon stocks of the low Danube river system / Romulus Stiuca, Iulian Nachersu (eds.) "The Delta's: State-of-the-art protection and management": Conf. Proceed., Tulcea, Romania, 26-31 July 1999. - P. 229 - 237.
- Prodanov K., Mikhailov K., Daskalov G. et al. Environmental management of fish resources in the Black Sea and their rational exploitation. - Studies and reviews. General Fisheries Council for the Mediterranean-Rome: FAO, 1997. - № 68. - 178 p.
- Shlyakhov V. On the current state of Acipenseridae stocks in the Ukrainian sector of the northwestern Black Sea // Workshop on demersal resources in the Black Sea & Azov Sea. - Publ. Turk. Mar. Res. Foundation, Istanbul, Turkey, 2003. - № 14. - P. 75 - 77.
- Shlyakhov V., Charova I. The status of the demersal fish population along the Black Sea coast of Ukraine // Workshop on demersal resources in the Black Sea & Azov Sea. - Publ. Turk. Mar. Res. Foundation, Istanbul, Turkey, 2003. - № 14. - P. 65 - 74.
- Shlyakhov V., Charova I. Scientific data on the state of the fisheries resources of Ukraine in the Black Sea in 1992-2005 // 1st Bilateral Scientific Conference "Black Sea Ecosystem 2005 and Beyond" (8-10 May 2006, Istanbul, Turkey). - 2006. - P. 131 - 134.
- Shlyakhov V. A., Daskalov G. M. The state of marine living resources // State of the environment of the Black Sea (2001-2006/7). Ed. T. Oguz. Publ. of the Commission on the Protection of the Black Sea Against Pollution (BSC), 2008-3. - Istanbul, Turkey. - P. 321 - 364.
- Volovik S. P., Agapov S. A. Composition, state and stocks of the demersal fish community of the Azov-Black Seas relating to the development of Russian sustainable fisheries // Workshop on demersal resources in the Black Sea & Azov Sea. - Publ. Turk. Mar. Res. Foundation, Istanbul, Turkey, 2003. - № 14. - P. 82-92.

3.2. Жизненный цикл, особенности размножения и роста пиленгаса *Liza haematocheilus* (сем. Mugilidae) в Азово-Черноморском бассейне

В прибрежных водах Крыма в настоящее время постоянно встречаются 4 вида кефалей: сингиль *Liza aurata* (Risso, 1810), остронос *L. saliens* (Risso, 1810), лобан *Mugil cephalus* L., 1758 и пиленгас *Liza haematocheilus* (Temminck & Shlegel, 1845) (Зайцев, Старушенко, 1997; Парин, 2003; Раса, 1993; Световидов, 1964; Чесалина, Чесалин, 2003). Пиленгаса в качестве перспективного объекта для аквакультуры и акклиматизации в южных морях СССР впервые рекомендовал проф. Б. Н. Казанский в конце 1960-х гг. При этом автор указывал, что этот вид, имея много общих черт с черноморскими кефалями, отличается от них более широкой экологической пластичностью, большей эвригалинностью и резистентностью к низким температурам, обладает кумулятивным ходом на зимовку в устья и нижние течения рек, размножается в эстуариях, лагунах и прибрежной зоне моря (Казанский, 1997а, б).

С 1972 по 1980 гг. вселение пиленгаса проводили в северо-западной части Чёрного моря в лиманах Днестровско-Дунайского междуречья. Всего за девять лет с Дальнего Востока было доставлено живыми 46,1 тыс. экз. сеголеток и годовиков. Анализ данных полевых исследований, проведённых в конце 1970-х годов, показал, что вид широко распространился в Чёрном море от устья реки Дунай на западе до Керченского пролива на востоке. Поимки разновозрастных рыб в Чёрном море и лиманах свидетельствовали о хорошей выживаемости вида в новых условиях и высоком темпе его линейно-массового роста. Отмечена зимовка пиленгаса у Южного берега Крыма и в Тузловской группе лиманов. В Шаболатском лимане, благодаря высокой холодоустойчивости вида, сформировалась разновозрастная популяция. Здесь было выловлено более 300 экз. в возрасте 1+...5+ (Грек, 1974; Зайцев, Старушенко, 1997; Казанский, Старушенко, 1980; Старушенко, 1977, 1998, 1999).

В 1977 г. решением Икhtiологической комиссии МРХ СССР пиленгас был рекомендован для интродукции в бассейн Азовского моря. Местом вселения был выбран Молочный лиман - самый крупный полузакрытый лиман северо-западной части Азовского моря, куда с 1978 по 1983 гг. с Дальнего Востока доставили около 7,0 тыс. экз. сеголеток и 175 экз. разновозрастных рыб (из них 50 пар производителей) (Яновский, Изергин, 1995). Параллельно с интродукцией сотрудниками АЗНИИРХа разрабатывалась биотехнология разведения пиленгаса в контролируемых условиях. В результате этих работ было сформировано ремонтно-маточное стадо, освоено заводское воспроизводство и с 1984 г. начат выпуск жизнестойкой молоди в лиман. Впервые много молоди пиленгаса было обнаружено в Молочном лимане осенью 1986 г. В 1987-м молодь наблюдали уже не только в Молочном лимане, но и в южной части Азовского моря. Окончательно очевидным образование самовоспроизводящейся популяции пиленгаса в Азовском море стало после появления в 1989 г. высокоурожайного поколения от естественного нереста в Молочном лимане. По разным оценкам, величина пополнения 1989 г. составила от 50 до 300 млн. шт. (Горелов, Есипова, 1992). Это поколение стало основой для промыслового использования пиленгаса в Азово-Черноморском бассейне.

Новые условия обитания оказались благоприятными для вида, он освоил всю акваторию Азовского моря, многие лиманы и нижние течения рек. Были зарегистрированы случаи миграции молоди и взрослых особей в Чёрное море через Керченский пролив, их отмечали в массовом количестве в Кизилташских лиманах Чёрного моря, расположенных между Керченским проливом и г. Анапа (Микодина, 1994).

В настоящее время эта кефаль встречается во всех пресноводных и солоноватоводных водоёмах северо-западного Причерномо-

рья: в Шабблатском, Тилигульском и Тузловских лиманах, в оз. Сасык, в реке Дунай до Вилково, в низовьях реки Днестр (Шумарин, 2002). Более того, пиленгас мигрировал вдоль восточных берегов Чёрного моря, вышел в Мраморное и Эгейское моря и был обнаружен у средиземноморских берегов Турции (Кауа, Mater, 1998) и Греции (Koutrakis, Economidis, 2000). Высокая эффективность размножения, хорошие условия нагула и высокая скорость роста способствовали формированию его промысловых стад в Азовском и Чёрном морях. В 1992 г. пиленгас был включен в реестр промы-

словых видов Азово-Черноморского бассейна. В 1993 г. была установлена промысловая мера (стандартная длина 38 см) и разработан порядок организации промысла. Согласно данным официальной статистики, вылов пиленгаса Украиной и Россией в Азово-Черноморском бассейне в 1992 г. составил 52 т, к 2000 г. он превысил 8 тыс. т, а к 2007-му только Украиной было выловлено около 7 тыс. т (Грибанова, Зайдинер, 2002; Пряхин, 2000; Шляхов, Любомудров, 1999; доступен элект. ресурс FAO) (табл. 1).

Табл. 1 Вылов пиленгаса Украиной и Россией в 1992 - 2007 гг. (в тоннах)

Год	Азовское море			Чёрное море		
	Украина	Россия	Всего	Украина	Россия	Всего
1992	36	16	52	-	-	-
1993	73	10	83	-	53	53
1994	334	60	394	15	70	85
1995	775	240	1015	13	43	56
1996	1031	175	1206	8	382	390
1997	2600	683	3283	118	480	598
1998	3597	2000	5597	64	100	158
1999	5159	2380	7539	212	150	362
2000	5406	2504	7910	161	87	248
2001	2378			50		
2002	2424			86		
2003	2244			30		
2004	4716			15		
2005	6228			615		
2006	7432*					
2007	6789*					

Примечание: * совокупный вылов в Азовском и Чёрном морях

В Азово-Черноморском бассейне пиленгас сохранил ряд биологических и поведенческих особенностей, присущих ему в нативном водоёме (Любомудров, 1994; Пряхин, 1996, 1997; Яновский, Изергин, 1995). Для него типичны кормовые, зимовальные и нерестовые миграции. В частности, осенью при понижении температуры воды до 6 - 8°C пиленгас прекращает питаться, собирается в косяки и мигрирует на зимовку. При этом молодь идёт в реки, где в ямах образует плотные скопления, а взрослый пиленгас зимует в основном в при-

брежной зоне в Обиточном заливе Азовского моря. В Азово-Кубанском районе массовую зимовку сеголеток пиленгаса отмечали в морских гирлах Черноерковского и Ахтарского водохранилищ, низовьях рек Кубанки, Гастогай и Сукко (Василенко, Цуникова, 1996). В Чёрном море взрослые рыбы и молодь могут зимовать в лиманах. В марте пиленгас мигрирует в прибрежные и мелководные водоёмы на нагул, а в конце апреля половозрелые особи активно перемещаются на основные нерестилища в Молочный лиман и Сиваш. На процесс

Современное состояние и перспективы увеличения уловов морских демерсальных рыб

гаметогебеза у пиленгаса значительное влияние оказывают факторы внешней среды, прежде всего, температура воды. Формирование расходного фонда половых клеток начинается осенью, приостанавливается зимой и возобновляется весной на фоне повышения температуры воды. Оптимальные для созревания температуры - от 15 до 23°C. Средняя плодовитость самок на III, III - IV стадиях зрелости варьирует в пределах 0,819 - 3,174 млн. икринок. Установлено, что для самок характерен одновременный тип нереста, а особенностью гаметогебеза самцов является отсутствие асинхронности развития половых клеток и догоняющей волны сперматогенеза, что обуславливает кратковременный характер их нереста (Глубокое, 1992; Дудкин, Колесникова, 2000; Моисеева, 1994; Моисеева, Любомудров, 1997).

Характеристика абиотических факторов размножения и адаптация пиленгаса в новых условиях. Как правило, для размножения рыб и развития потомства требуются определённые условия среды, которые могут отличаться от

обычных условий обитания взрослых особей. Диапазон факторов среды при размножении может сужаться, поэтому часто внутри общего ареала выделяются участки с оптимальными параметрами для развития ранних стадий онтогенеза, так называемые нерестилища, где и происходит массовое размножение рыб. Повышенная требовательность к условиям среды в период размножения может рассматриваться в качестве лимитирующего фактора распространения вида. В то же время происходят адаптации к новым условиям среды, которые в значительной степени определяются эколого-физиологической лабильностью организмов на ранних этапах онтогенеза. Известно, что пиленгас на всех этапах постэмбрионального развития может обитать как в пресной воде, так и в воде с повышенным содержанием соли (Казанский, 1989). Наиболее требовательным к условиям обитания вид становится в период размножения. Данные о параметрах среды размножения пиленгаса в Японском, Азовском и Чёрном морях представлены в табл. 2.

Табл. 2 Абиотические условия размножения пиленгаса (по данным о поимке икры и личинок) в Дальневосточном и Азово-Черноморском бассейнах

Дата	Место	Глубина, м	Солёность, ‰	Температура, °С	Автор
июль 1947	Зал. Петра Великого	23-29	-	16,6 - 17,1	Дехник, 1951
июль 1948		7-21		14,0 - 17,0	
июнь 1951	Уссурийский залив	13-20		14,8 - 15,4	Звягина, 1961
май 1952		10-30		7,0-- 16,0	
июнь 1957		25-50		14,0 - 16,4	
июнь - июль 1982	Амурский залив	5-20	29,9 -32,7	14,0 - 15,8	Мизюркина, 1984
		7-35	31,3 -32,8	10,5 -20,7	
1998	Азовское море	=7	10,0 - 12,0	-	Воловик, Пряхин, 1996
	Таганрогский залив	<6	6,4 -9,2	-	Пряхин, Воловик, 1997
июнь 1993 - 1998	Таганрогский залив	<6	3,0 -6,0	-	Надолинский, 1999
май - июнь 1999	Молочный лиман	0,8-2,3	13,5 - 17,5	13,2 - 19,0	Чесалина, Чесалин, 2001
май - июнь 1997	Лиман Донузлав	12	17,98 - 18,07	17,3 -21,0	Зуев, Болтачѳв, 1998
июнь 1996	Чёрное море, р-н Севастополя	20-100	17,6 - 18,0	15,3 -20,5	Чесалина, 1997

Абиотические факторы среды, при которых протекает нерест пиленгаса в разных районах Азово-Черноморского бассейна, в целом соответствуют таковым в Японском море,

за исключением более низкой солёности воды. Размножение вида в нативном ареале происходит при 29,9 - 32,8 ‰ (Дехник, 1951; Звягина, 1961; Ильина, 1951; Мизюркина, 1984;

Sha, Ruon, 1986). Поэтому, начиная работы по акклиматизации пиленгаса в Азово-Черноморском бассейне, большинство исследователей предполагало, что естественное воспроизводство его здесь невозможно. Проведённые в дальнейшем экспериментальные работы показали, что в период размножения и на ранних этапах онтогенеза солёность воды должна быть не менее 20 ‰, а эмбриональное и личиночное развитие лучше всего проходит при 23 ‰ и более. Таким образом, указывалось, что естественный нерест пиленгаса возможен в местах с солёностью воды более 20 ‰, а такие природные условия в пределах Азово-Черноморского бассейна весьма ограничены (Куликова, Федулина, 1993; Сабодаш, Семененко, 1998; Семененко и др., 1990).

Действительно, впервые живую икру и личинок пиленгаса обнаружили в 1989 г. в Молочном лимане Азовского моря, в котором солёность в разных участках варьировала от 14 до 27 ‰. В 1992 г. нерест был настолько интенсивным, что за 5-минутный лов икорной сетью Расса вылавливали до 12 тыс. личинок и мальков (Яновский, Изергин, 1995). Согласно нашим наблюдениям, в Молочном лимане икра пиленгаса была зарегистрирована при солёности выше 16 ‰, а основная доля икры (70,3 %) выловлена в участках лимана с солёностью около 17 ‰ (Чесалина, Чесалин, 2001). В последующие годы нерест пиленгаса отмечали уже не только в Молочном лимане, но и в Восточном Сиваше (Яновский, Изергин, 1995). Дальнейшие исследования показали, что вид нерестится и при меньшей солёности. Имеется информация о нахождении икры в открытой части Азовского моря (10 - 13 ‰), в центральной части Таганрогского залива Азовского моря (6 - 9 ‰), а также у Таганрога и Порт-Китона (3 - 6 ‰) (Воловик, Пряхин, 1997; Пряхин, 2001). В конце 1990-х появились сообщения о находках икры в Чёрном море при солёности 17,6-18,1 ‰ (Багнюкова, 1998; Зубков, Болтачёв, 1998; Чесалина, 1997; Gordina, Niermann, 1998). Естественное воспроизводство пиленгаса происходит и в Палиевском за-

ливе Хаджибейского лимана (5-6 ‰) (Турятко, Зубкова, 1997). Начиная с 2000 г., его регистрируют в Кизилташских лиманах (15 - 27 ‰) (Норвилло, Пьянова, 2002); есть данные о находках развивающейся икры, личинок и молоди в Дофиновском и Тилигульском лиманах (Шумарин, 2002). Таким образом, пиленгас нерестится, а его икра нормально развивается в разных участках Азово-Черноморского бассейна при солёности воды, которая в 2 - 6 раз ниже, чем в нативном водоёме.

Согласно Ю. П. Зайцеву (1960, 1964), обязательным условием нормального эмбрионального развития кефалей является взвешенное состояние пелагической икры, которое во многом определяется солёностью воды. Величина нейтральной плавучести икры тесно связана с диаметром икры, оводнённостью и, главным образом, с объёмом жировой капли.

Сравнительный анализ морфометрических характеристик икры из разных отличающихся по солёности участков ареала показал, что средние показатели диаметра икры из Азово-Черноморского бассейна несколько ниже, чем в Японском море. В то же время пределы крайних значений у них перекрываются. Что касается средних размеров жировой капли, то эти показатели выше в икре из Азово-Черноморского бассейна (рис. 1, табл. 3).

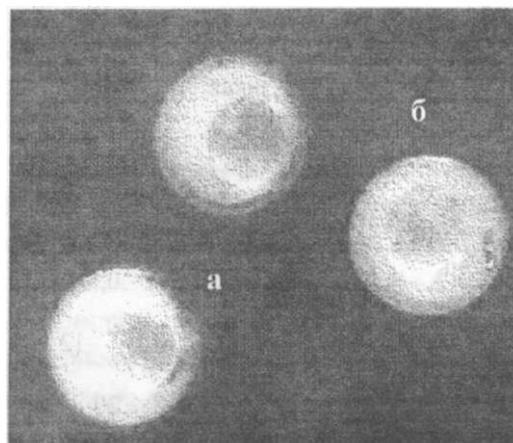


Рис. 1 Икра пиленгаса из Чёрного моря (а) и Молочного лимана Азовского моря (б)

Табл. 3 Размеры икры пиленгаса из разных районов обитания

Район	Диаметр икры, мм	Диаметр жировой капли, мм	Авторы
Амурский залив	0,85-1,05 0,95	0,35-0,55 0,44	Мизюркина, 1984
Залив Петра Великого	0,83-1,01 0,93	0,34 - 0,54 0,44	Дехник, 1951
Прибрежье Китая	0,84- 1,09	0,38-0,51	Yang, Kim, 1962
Чёрное море (Карадаг)	0,89	0,46	Багнокова, 1998
Чёрное море (Донузлав)	0,9	0,5	Климова, устн. сообщ.
Чёрное море (р-н Севастополя)	0,87-1,01 0,92	0,42 - 0,55 0,46	Чесалина, 1997
Азовское море	0,80 - 0,95	0,39-0,55	Семеновко, Булли, Шаповалова, 1990
Азовское море	0,68-0,85	-	Воловик, Пряхин, 1997
Азовское море	0,83 - 0,95	0,41-0,47	Чесалина, Чесалин, 2001
Азовское море (Молочный лиман)	0,87 0,87- 1,03 0,94	0,44 0,47 - 0,67 0,54	Чесалина, Чесалин, 2001

По нашим данным, относительный объём жировой капли у икры пиленгаса из Чёрного моря составил в среднем 14,7 %, из Молочного лимана - 19,0 %, а из Японского моря - около 10 %.

Таким образом, в процессе приспособления к новым условиям среды на ранних этапах онтогенеза у пиленгаса выработались определённые адаптации, которые проявились в увеличении относительного объема жировой капли, что повышает плавучесть икры и способствует её нормальному развитию в воде с меньшей солёностью.

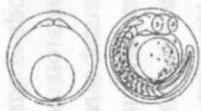
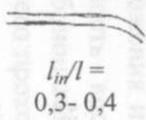
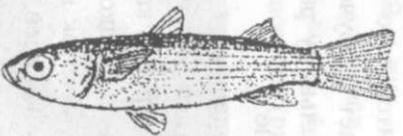
Развитие пиленгаса в онтогенезе (табл. 4). Икринки пиленгаса располагаются у самой поверхности воды жировой каплей кверху, они сферической формы с гладкой, тонкой и прозрачной оболочкой. Желток гомогенный с одной крупной жировой каплей.

Эмбриональное развитие пиленгаса внутри оболочки при температуре воды 20,5 - 22°C продолжается 41 - 43 ч.

Только что выклюнувшиеся предличинки имеют длину от 2,40 до 2,64 мм, что несколько больше, чем у личинок из Японского моря (Дехник, 1951; Чесалина, Чесалин, 2000). Тело короткое и высокое, голова плотно прижата к желточному мешку, глаза не пигментированы. В теле насчитывается 24 миомера, в

туловищном отделе - 10 - 11, в хвостовом - 13 - 14. Плавниковая кайма хорошо сформирована, начинается от головного отдела и тянется до ануса, который открывается на брюшной стороне за серединой тела. Антеанальное расстояние в среднем составляет 58 % длины тела. Сердце двухкамерное, число сердечных сокращений достигает 140 - 150 ударов/мин, кровь не окрашена. Имеются зачатки грудных плавников в виде бугорков. На голове, вокруг глаз, на темени и нижней челюсти расположены единичные точечные и звёздчатые меланофоры. Туловищный отдел и начало хвостового сильно пигментированы мелкими точечными и крупными звёздчатыми меланофорами, один ряд которых проходит по спинной стороне, а другой вдоль брюшной стороны тела. Задняя часть хвостового отдела, примерно с его середины, совершенно лишена пигмента. На желтке и жировой капле имеются единичные звёздчатые меланофоры. Верхняя часть кишечника сильно пигментирована меланофорами. Помимо чёрного пигмента, есть многочисленные пигментные клетки жёлто-коричневого цвета, которые сосредоточены преимущественно на брюшной стороне тела, частично на голове и спинной стороне, окрашивая эти участки в жёлтый цвет.

ЧО Табл. 4 Характеристика периодов онтогенетического развития пиленгас

Образ жизни	Период	Внешняя морфология	Размер, мм	Возраст	Рот	Кишечник	Тип питания	
Планктонный	Эмбриональный 2 - 3 сут		0,87 - 1,01	2 - 3 сут		Прямая трубка	Эндогенное	
	Личиночный 15 - 20 сут	 предличинка	2,40 - 2,64	1 сут	Неподвижный		Эндогенное	
			2,91 - 3,30	3 сут	Конечный			
		 личинка	6	10 сут	Конечный			
	Придонно-пелагический	Мальковый 6 мес. - 1 год		13 - 20	35 сут	Конечный выдвигной		Зоопланктон
				30 - 35	2 мес.	Полунижний		
Ювенильный 2 - 3 года			80 - 110	6 мес.	Полунижний выдвигной		Детрит, перифитон	
		Взрослый ♂ 7 - 8 лет ♀ 9 - 11 лет	♂ > 260 ♀ > 320	> 2 - 3 лет > 3 - 4 лет				3,5 - 4,4

Современное состояние и перспективы увеличения уловов морских демерсальных рыб

При длине 4,5 - 5,0 мм тело и особенно голова предличинки увеличиваются в высоту, глаза большие, чёрные. Рот вполне сформирован. В передней части тела над кишечником имеется плавательный пузырь. Плавниковая кайма в области головы редуцируется. Хорда в области хвостового плавника изгибается дорсально, начинается формирование уростиля и закладка лучей.

При длине 6 мм жировая капля резорбируется и личинки полностью переходят на экзогенное питание. Это происходит приблизительно на 10 - 11 сут после вылупления. Хвостовой плавник личинок принимает окончательный вид, в первом и втором спинных и анальном плавниках закладываются лучи. Брюшных плавников ещё нет, на их месте имеются небольшие кожные складки. Пигментация тела усиливается. На фоне коричневого пигмента имеется ряд крупных ветвистых меланофоров на голове и спине. По телу располагается значительное число более мелких ветвистых и звёздчатых меланофоров. Перитонеум густо пигментирован.

У личинок длиной 7,5 - 8,0 мм все плавники, за исключением брюшных, полностью сформированы. Голова сжата с боков, относительно большая, составляет в среднем 32,4 % длины тела. Рот конечный. Начинается дифференциация желудка на отделы, намечаются пилорические придатки в виде маленьких бугорков на границе желудка и кишки.

При длине 13 - 20 мм мальки вполне оформлены. Их тело покрыто циклоидной чешуёй и имеет серебристую окраску. Спина густо покрыта звёздчатыми меланофорами. Средний ряд меланофоров по бокам, протягивающийся по всему телу до спинного плавника, разделяет тёмную спинку и светлое брюшко. Тело и голова сравнительно сжаты с боков. Голова относительно большая, составляет около 31-32 % стандартной длины тела; отношение высоты головы к её ширине равно 1,5.

При длине 30 - 35 мм в строении малька происходят существенные изменения. В этот период отмечен рост передней и средней час-

тей туловища. Тело и голова становятся относительно ниже, голова расширяется. В пище мальков, наряду с планктонными формами, присутствуют детрит и ил. На этом этапе начинается переход от пелагического к придонно-пелагическому образу жизни.

Молодь, достигшая длины 80 - 110 мм, внешне напоминает взрослых рыб. Тело покрыто ктеноидной чешуёй, за исключением головы - там она циклоидная. Плавники приобретают положение, свойственное взрослым рыбам. Голова становится ниже и шире, лоб - более плоским. Увеличение и расширение передней части тела, уплощение головы в дорсо-вентральном направлении позволяют рыбе при незначительных усилиях легко опускать переднюю часть тела вниз - движение, наиболее часто совершаемое в процессе кормёжки, когда пиленгас располагается под углом примерно 45 % ко дну. Молодь нагуливается на мелководье в течение всего лета до середины осени (конец октября - середина ноября) и уходит на зимовку позже старших возрастных групп.

С наступлением половой зрелости начинается взрослый период. В Азово-Черноморском бассейне выявлено более раннее половое созревание пиленгаса, чем в нативном водоёме. По нашим данным, самки становятся половозрелыми к концу 3-го - на 4-м году жизни при длине более 32 см, самцы - к концу 2 - 3-го года при длине более 26 см.

Тело взрослых рыб торпедообразной формы, удлинённое, толстое (рис. 2). Крупная голова совершенно плоская, сильно расширена по сравнению с телом. Глаза маленькие, со слабо развитыми жировыми веками, которые расположены по бокам и далеко не доходят до зрачка. Радужина глаз оранжевая. Рыло короткое, массивное. Губы тонкие, без придатков, с мелкими кожными зубами. Передняя пара ноздрей имеет вид округлых отверстий, задняя - узких щелей. Туловищный и хвостовой отделы немного сжаты с боков. Профиль спины прямой, иногда слегка вогнутый за вторым-спинным плавником, полого спускающийся к короткому и широкому хвостовому плавнику.

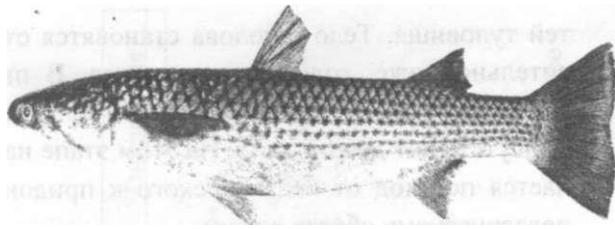


Рис. 2 Пиленгас. Чёрное море, р-н Севастополя. TL = 39,3 см (оригинал)

Спина и верхняя половина головы взрослых рыб тёмные, тёмно-серые или буровато-чёрные с зеленовато-синим отливом. Нижняя часть головы и бока тела золотисто-серые. Брюхо серебристо- или молочно-белое. На боках тела хорошо заметны 6 - 7 тёмных продольных полос, образованных скоплением чёрного пигмента на задней части каждой чешуйки. Между тёмными полосами проходят 5 - 6 продольных рядов желтовато-золотистых полосок. На верхней части жаберной крышки есть желтовато-бурое или золотистое пятно. Спинной и хвостовой плавники тёмно-серые, грудные и анальный - желтовато-белые, брюшные - беловатые, почти бесцветные. Во время размножения окраска становится более интенсивной и зачастую приобретает золотисто-металлический блеск у особей в Азовском море и серебристо-металлический блеск у рыб в Чёрном море.

D IV, I 8 - 9, *A* III 8 - 9, *Squ*, 36 - 46. Число жаберных тычинок увеличивается с ростом в среднем от 35 у мальков до 133 у взрослых особей. Количество пилорических придатков 6, все примерно одной длины. Ротовой аппарат полунижний, выдвигной, всасывающий. Заострённые края нижней челюсти имеют вид скребков. С их помощью рыбы, передвигаясь под углом ко дну, счищают с поверхности субстрата верхний слой с бентосными организмами (моллюсками, многощетинковыми червями, водорослями), которые, отфильтрованные жаберным аппаратом, попадают в пищевод.

Основной пищей взрослых рыб являются зообентосные организмы и детрит. Доля детрита от основной массы содержимого же-

лудка и кишечника может составлять от 72 до 95 % (Пряхин, 2001; Сабодаш, Семененко, 1998). Опубликованные в последнее время данные свидетельствуют о том, что в питании взрослого пиленгаса в Азовском море и лиманах северо-западного Причерноморья существенную роль стал играть кормовой зоопланктон, что может привести к его конкуренции с некоторыми промысловыми пелагическими рыбами (Воля, 2009; Чечун, 2003).

В Азовском и Чёрном морях вид нагуливается на мелководье, богатом органическими веществами. В Молочном лимане он нагуливается практически на всей его акватории, о чем свидетельствуют многочисленные поимки рыб в его разных участках. Осенью, когда температура воды опускается до 5 - 7°C, пиленгас завершает нагул, прекращает питаться, собирается в косяки и мигрирует к местам зимовки. Взрослые рыбы, отловленные в этот период, были хорошо накормленными, на внутренних органах содержалось много жира, гонады находились на II - III стадиях зрелости. В зимний период рыбы практически не питаются, а поддержание жизненных функций обеспечивается за счёт жировых накоплений, отложенных в период летне-осеннего нагула. Взрослые особи зимуют в основном в западной части Азовского моря, образуя здесь крупные скопления. Подвижность пиленгаса в это время ограничена, что позволяет вылавливать его в большом количестве. Часть взрослых рыб остаётся на зимовку в распреснённых участках Молочного лимана, а небольшая часть зимует вместе с молодью в реках Молочная и Ташенак.

Рост пиленгаса в Азово-Черноморском бассейне. В наших материалах из Азовского моря встречались особи пиленгаса из 11 возрастных групп: от сеголеток до десятилеток. Стандартная длина рыб варьировала от 1,5 до 71,2 см (общая длина 1,86 - 83,0 см). В Чёрном море отмечены особи пиленгаса из 9 возрастных групп - от сеголеток до восьмилеток. Их стандартная длина изменялась от 1,6 до 65,2 см (общая длина 1,9 - 77,4 см).

Современное состояние и перспективы увеличения уловов морских демерсальных рыб

Анализ динамики длины и массы пиленгаса на первом году жизни показал, что наиболее интенсивно сеголетки растут с июня по октябрь. В ноябре их длина продолжает увеличиваться, но темп роста замедляется. Увеличение массы наблюдается с июля по ноябрь. Средняя длина сеголетков пиленгаса в северо-западной части Азовского моря к началу зимы составляла $8,8 \pm 0,3$ см, масса - $8,4 \pm 0,6$ г (1,0 - 25,4 г). В зимние месяцы средняя масса уменьшилась до $7,5 \pm 0,5$ г, что свидетельствует о прекращении питания молоди, а её жизнедеятельность в этот период поддерживается за счёт расхода накопленных запасов.

К концу первого вегетационного периода (ноябрь) средняя длина сеголетков в Чёрном море возле Севастополя составляла $6,6 \pm 0,3$ см, масса - $6,9 \pm 0,4$ г. После зимы увеличение линейных и весовых размеров годовиков начинается с конца апреля - середины мая, когда они начинают питаться, мигрируя вдоль побережья в прогретые мелководные лагуны и эстуарии рек с обильной пищей. Средняя длина рыб к концу второго года жизни в Азовском море составляла 26,3 см, масса 197,4 г в Чёрном море - соответственно 22,9 см и 116,8 г (Чесалина, Чесалин, 2010).

Рост половозрелого пиленгаса. Несмотря на то, что годовики и двухгодовики пиленгаса в Чёрном море имеют меньшие размеры, чем в Азовском, средние размеры пиленгаса старших возрастных групп здесь несколько выше (табл. 5, 6). Анализ среднемесячных значений длины и массы пиленгаса разных поколений свидетельствует о неравномерности его роста в течение года (рис. 3).

Наиболее интенсивный рост половозрелых особей отмечен в посленерестовый период (июль - октябрь). Так, например, на четвертом году жизни с июля по октябрь длина рыб увеличивается в среднем на 6 см (с 33,7 до 39,8 см), тогда как с октября по июнь в среднем только на 2 см (с 39,8 до 41,8 см).

В предзимовальный период (ноябрь - декабрь) линейный рост рыб замедляется, но масса продолжает несколько увеличиваться за

счёт жиронакопления, о чем свидетельствует увеличение их упитанности.

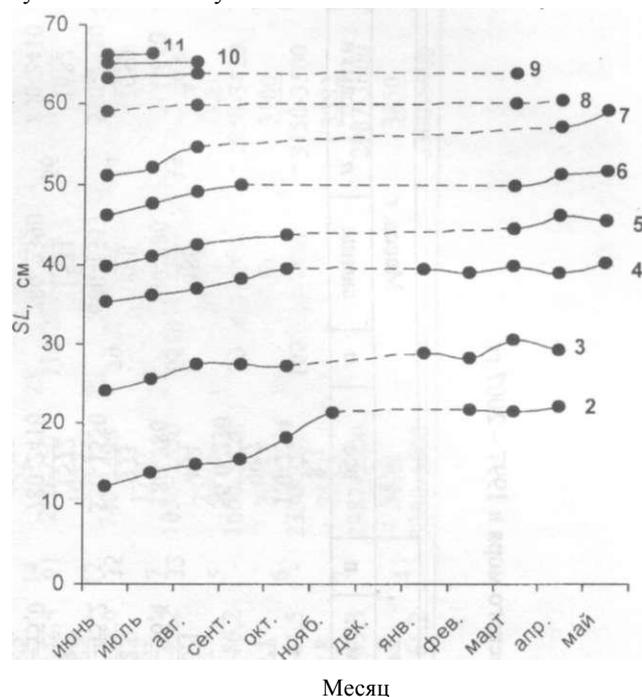


Рис. 3. Изменчивость длины разных возрастных групп (от 2 до 11 лет) пиленгаса в Азовском море по месяцам

Зимой и в начале весны (январь - март) показатели линейных размеров рыб остаются примерно постоянными. При этом во всех возрастных группах отмечено снижение массы тела, что объясняется расходом накопленных запасов, т. к. интенсивность питания резко снижается или прекращается вовсе. После зимовки и в преднерестовый период (апрель - май) половозрелые рыбы усиленно питаются, но, как правило, не растут в длину, а увеличение их массы происходит за счёт роста генеративных тканей. В период нереста половозрелые особи не питаются, и значительно теряют в весе после вымета половых продуктов. После икрометания вновь наступает период усиленного питания и роста.

Рост самок и самцов. Линейный и весовой рост самцов и самок заметно различается. В период со второго до третьего года жизни самцы в росте обгоняют самок. По нашим данным, в 3 года средняя длина самцов составляла 32,0, самок-30,1 см.

Табл. 5 Длина и масса разных возрастных групп пиленгаса в северо-западной части Азовского моря в 1997 - 2007 гг.

Возраст, лет	Длина общая, см						Длина стандартная, см						Масса, г					
	все	<i>n</i>	самцы	<i>n</i>	самки	<i>n</i>	все	<i>n</i>	самцы	<i>n</i>	самки	<i>n</i>	все	<i>n</i>	самцы	<i>n</i>	самки	<i>n</i>
1	<u>8,4</u> 4,3-14,5	165	-	-	-	-	<u>7,3</u> 3,6-11,6	16	-	-	-	-	<u>8,1</u> 1,0-25,4	165	-	-	-	-
2	<u>21,3</u> 16,7-30,1	59	-	-	-	-	<u>18,8</u> 11,3-25,2	59	-	-	-	-	<u>99,7</u> 56,0-230	59	-	-	-	-
3	<u>35,3</u> 25,8-43,4	65	<u>36,1</u> 30,0-43,4	33	<u>34,0</u> 25,8-38,3	32	<u>31,4</u> 22,4-38,2	65	<u>32,0</u> 26,9-38,2	33	<u>30,1</u> 22,4-36,4	32	<u>464</u> 180-780	65	<u>480</u> 180-780	33	<u>423</u> 211-650	32
4	<u>44,4</u> 38,2-53,0	79	<u>43,9</u> 38,2-51,3	44	<u>46,8</u> 39,0-53,0	35	<u>39,5</u> 33,4-46,8	79	<u>38,6</u> 34,1-46,8	44	<u>42,0</u> 33,4-45,2	35	<u>933</u> 550-1550	79	<u>898</u> 680-1357	44	<u>1050</u> 550-1550	35
5	<u>52,8</u> 43,5-60,2	117	<u>51,9</u> 44,1-59,3	56	<u>54,2</u> 43,5-60,2	61	<u>46,9</u> 37,5-55,0	11	<u>46,1</u> 37,5-53,7	56	<u>48,2</u> 39,5-55,0	61	<u>1572</u> 780-2410	117	<u>1531</u> 780-2390	56	<u>1682</u> 800-2410	61
6	<u>60,3</u> 53,4-64,0	148	<u>58,8</u> 53,4-62,0	49	<u>61,0</u> 59,3-64,0	99	<u>53,6</u> 48,2-57,0	14	<u>51,4</u> 48,2-56,5	49	<u>54,4</u> 55,4-57,0	99	<u>2350</u> 1520-3302	148	<u>2145</u> 1520-3120	49	<u>2426</u> 1710-3302	99
7	<u>65,3</u> 61,9-69,8	40	<u>64,5</u> 61,9-69,1	12	<u>67,5</u> 63,2-69,8	28	<u>58,1</u> 52,0-61,0	40	<u>56,4</u> 52,0-60,2	12	<u>59,9</u> 56,4-61,0	28	<u>2916</u> 2330-3665	40	<u>2680</u> 2330-3480	12	<u>3315</u> 2500-3665	28
8	<u>68,2</u> 63,2-72,2	31	<u>67,0</u> 63,2-69,1	5	<u>68,9</u> 65,2-72,2	26	<u>60,7</u> 54,4-66,3	31	<u>59,3</u> 54,4-60,3	5	<u>61,2</u> 56,0-66,3	26	<u>3420</u> 2120-3930	31	<u>3150</u> 2120-3420	5	<u>3709</u> 2900-3930	26
9	<u>70,9</u> 67,1-74,5	14	<u>69,0</u> 67,1-71,6	2	<u>72,0</u> 69,0-74,5	12	<u>63,1</u> 56,1-66,2	14	<u>60,5</u> 56,1-62,4	2	<u>64,0</u> 61,2-66,2	12	<u>3848</u> 2490-4350	14	<u>3485</u> 2490-3880	2	<u>4013</u> 3300-4350	12
10	<u>73,0</u> 70,4-76,2	8	-	-	<u>73,0</u> 70,4-76,2	8	<u>65,0</u> 57,7-68,8	8	-	-	<u>65,0</u> 57,7-68,8	8	<u>4205</u> 3750-5890	8	-	-	<u>4205</u> 3750-5890	8
11	<u>74,4</u> 72,0-83,0	5	-	-	<u>74,4</u> 72,0-83,0	5	<u>66,6</u> 60,5-71,2	5	-	-	<u>66,6</u> 60,5-71,2	5	<u>4553</u> 4100-6370	5	-	-	<u>4553</u> 4100-6370	5

Примечание: над чертой – среднее значение, под чертой – крайние значения, *n* – количество исследованных экземпляров.

Табл. 6 Длина и масса разных возрастных групп пиленгаса в Чёрном море в районе Севастополя в 1998 – 2006 гг.

Возраст, лет	Длина общая, см						Длина стандартная, см						Масса, г					
	все	n	самцы	n	самки	n	все	n	самцы	n	самки	n	все	n	самцы	n	самки	n
1	<u>7.7</u> 4,3-12,1	87	-	-	-	-	<u>6.6</u> 3,8-10,0	87	-	-	-	-	<u>6.9</u> 1,2-24,3	87	-	-	-	-
2	<u>21.9</u> 17,4-31,7	45	-	-	-	-	<u>19.0</u> 10,3-26,5	45	-	-	-	-	<u>116</u> 86-256	45	-	-	-	-
3	<u>37.8</u> 27,3-40,0	25	<u>38.5</u> 31,3-40,0	11	<u>37.5</u> 27,3-38,6	14	<u>31.8</u> 21,4-35,0	25	<u>32.1</u> 26,9-35,0	11	<u>30.5</u> 21,4-32,4	14	<u>532</u> 220-750	25	<u>560</u> 220-750	11	<u>491</u> 380-687	14
4	<u>46.7</u> 37,0-50,1	22	<u>45.4</u> 39,5-49,0	10	<u>48.1</u> 37,0-50,1	12	<u>40.1</u> 32,4-41,6	22	<u>39.2</u> 34,9-40,2	10	<u>40.9</u> 32,4-41,6	12	<u>1065</u> 740-1696	22	<u>1029</u> 750-1600	10	<u>1148</u> 740-1696	10
5	<u>54.3</u> 46,1-56,7	23	<u>53.2</u> 46,1-55,7	16	<u>55.3</u> 47,5-56,7	7	<u>47.8</u> 39,5-49,2	23	<u>46.3</u> 39,5-48,6	16	<u>48.5</u> 40,3-49,2	7	<u>1750</u> 1056-2650	23	<u>1670</u> 1056-1995	16	<u>1829</u> 1250-2650	7
6	<u>61.6</u> 52,3-64,5	12	<u>59.9</u> 52,3-60,0	7	<u>62.4</u> 60,3-64,5	5	<u>53.8</u> 47,8-56,2	12	<u>51.7</u> 47,8-52,5	7	<u>54.4</u> 48,0-56,2	5	<u>2500</u> 1600-3420	12	<u>2450</u> 1600-2900	7	<u>2567</u> 1850-3420	5
7	<u>66.8</u> 59,0-68,8	10	<u>64.9</u> 59,0-65,1	4	<u>67.6</u> 61,2-68,8	6	<u>58.3</u> 49,5-61,5	10	<u>55.4</u> 49,5-57,2	4	<u>59.1</u> 55,9-61,5	6	<u>3054</u> 2330-3500	10	<u>2975</u> 2330-3400	4	<u>3100</u> 3150-3500	6
8	<u>68.3</u> 63,5-69,8	7	-	-	<u>68.3</u> 63,5-69,8	7	<u>60.8</u> 53,4-63,3	7	-	-	<u>60.8</u> 53,4-63,3	7	<u>3582</u> 2987-3600	7	-	-	<u>3582</u> 2987-3600	7
9	<u>70.0</u> 67,5-77,4	4	-	-	<u>70.0</u> 67,5-77,4	4	<u>62.8</u> 56,7-65,2	4	-	-	<u>62.8</u> 56,7-65,2	4	<u>3850</u> 3300-5600	4	-	-	<u>3850</u> 3300-5600	4

Примечание: Обозначения как в табл. 7.3

Интенсивный рост самцов на 3-м году жизни способствует более раннему созреванию их половых продуктов. С наступлением половой зрелости линейный рост самцов замедляется. Самки же созревают в среднем на год позже (в возрасте 3-4 лет). Начиная с 4-летнего возраста, средние размеры самок во всех возрастных группах больше, чем у самцов. Сравнение средних показателей длины и массы самцов и самок каждой возрастной группы свидетельствует о том, что самки в одновозрастных группах крупнее самцов на 1,5 - 3,0 см, а их вес превосходит вес самцов на 100 - 500 г.

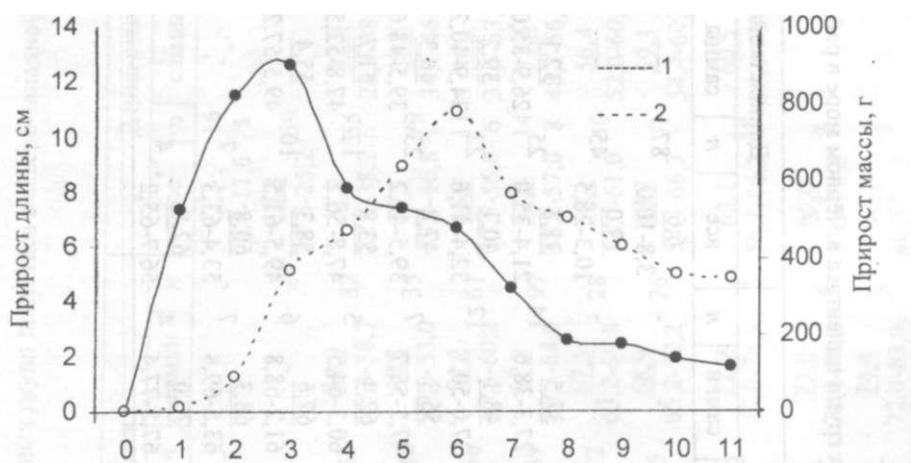
Тенденция превышения темпов роста самок над темпами роста самцов отмечена для пиленгаса из Амурского залива (Мизюркина, Мизюркин, 1983). Кроме того, согласно этим авторам, старшие возрастные группы пиленгаса (10 - 11 лет) представлены только самками.

В наших материалах 10- и 11-годовалые самцы пиленгаса также не встречались. В возрасте 10 лет средняя длина самок составляла 65,0 см, масса - 4205 г, в 11 лет - 66,2 см и 4553 г. Наиболее крупная измеренная нами самка пиленгаса из Обиточного залива достигала стандартной длины 71,0 см (общей длины 83,0 см) и массы 6370 г.

Продолжительность жизни самцов короче, чем самок. Предельный возраст, зарегистрированный нами у двух самцов из Обиточного залива со стандартной длиной 56,1 и 62,4 см и массой 2490 и 3880 г, составлял 9 лет.

Линейные и весовые приросты пиленгаса. Наиболее интенсивный линейный рост рыб отмечен в первые три года жизни с максимальными величинами на 2-м и 3-м годах жизни, т.е. до наступления половозрелости (рис. 4, А).

А



Б

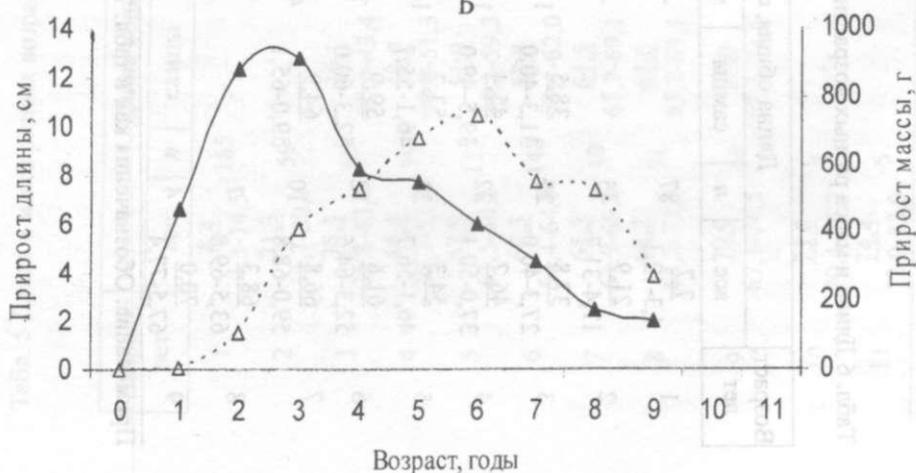


Рис. 4 Годовые линейные (1) и весовые (2) приросты пиленгаса в Азовском (А) и Чёрном (Б) морях

Современное состояние и перспективы увеличения уловов морских демерсальных рыб

Приросты пиленгаса в Чёрном море на второй и третий годы жизни оказались выше, чем у азовского пиленгаса. Так, на втором году жизни прирост стандартной длины у азовского пиленгаса в среднем составлял 10,9 см, а черноморского - 12,4 см, на третьем году - соответственно 12,6 и 12,8 см. Затем линейные приросты постепенно снижаются и у самых старших возрастных групп темп роста пиленгаса в Чёрном и Азовском морях примерно одинаков - около 1 - 2 см в год.

Как видно, наибольшие линейные приросты отмечены у неполовозрелых рыб, быстрый линейный рост которых объясняется тем, что до наступления половой зрелости основная часть поступающих в организм питательных веществ тратится на соматический рост и увеличение размеров тела, а сам период интенсивного линейного роста в течение года продолжительнее, чем у половозрелых. У неполовозрелых особей начало быстрого роста приходится на весну, а у половозрелых он сдвигается на середину лета (июль).

С наступлением половой зрелости интенсивность линейного роста снижается, в то время как весовые характеристики значительно увеличиваются. Увеличение весовых приростов у пиленгаса наблюдается до шестилетнего

возраста (рис. 4, Б). У шестилетних рыб величины весовых приростов достигают максимальных величин, составляя в среднем 750 - 800 г в год, затем они постепенно уменьшаются до 300 - 350 г у рыб в возрасте 9-11 лет. Таким образом, между линейными и весовыми приростами существует прямая связь, когда особи неполовозрелы или старше шести лет, и обратная, от наступления половой зрелости до шестилетнего возраста.

Сравнение роста пиленгаса из разных районов Японского, Чёрного и Азовского морей. Темп роста пиленгаса в Японском море значительно ниже, чем в Азово-Черноморском бассейне (Зайцев, Старушенко, 1997; Казанский, Старушенко, 1980; Царин, Зуев, 1999). Сравнение кривых линейного роста показало, что в обоих районах приблизительно одинаковы средние размеры годовиков, двух- и трехгодовиков, а резкие расхождения наблюдаются в старших возрастных группах (рис. 5).

Начиная с четырехлетнего возраста, линейный рост азово-черноморского пиленгаса примерно в 1,5 раза выше, чем у дальневосточного. Различия в темпах весового роста еще более существенны: темпы весового роста пиленгаса в Азовском и Чёрном морях выше в среднем в 2,3 раза, чем в Японском.

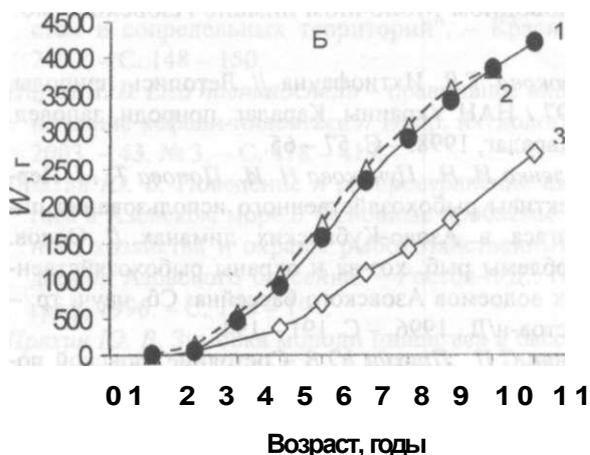
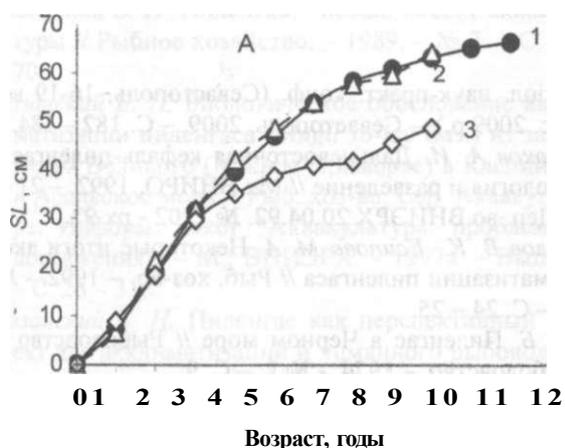


Рис. 5 Кривые линейного (А) и весового (Б) роста пиленгаса в разных районах: 1 - Азовское море (наши данные); 2 - Чёрное море (наши данные); 3 - Японское море (Мизюркина, Мизюркин, 1983)

Заключение. Целенаправленная интродукция дальневосточной кефали пиленгаса в Азово-Черноморский бассейн завершилась образованием его самовоспроизводящихся популяций. Пиленгас широко освоил акваторию Азовского и Чёрного морей, достиг высокой численности и стал одним из основных объектов промысла.

Абиотические факторы среды, при которых протекает нерест пиленгаса в разных районах Азово-Черноморского бассейна, в целом соответствуют таковым в Японском море, за исключением более низкой солёности воды. Эффективный нерест пиленгаса отмечен при солёности 4 - 21‰, которая значительно ниже, чем в Японском море. Адаптация вида к развитию икры при меньшей солёности проявилась в увеличении относительного объёма жировой капли (в Чёрном море он составляет в среднем 14,7%, в Молочном лимане - 19,0%, в Японском море - около 10%), что способствовало увеличению плавучести икры.

Нерест пиленгаса в Азово-Черноморском бассейне начинается раньше и проходит в более сжатые сроки, чем в Японском море. Начало нереста и его длительность определяют температурные условия, оптимум которых находится в диапазоне 16 - 23°C. В мелководном Молочном лимане Азовского мо-

ря нерест протекает с начала мая до конца июня, в Чёрном море - с середины мая до конца первой декады июля.

Наиболее интенсивный рост рыб происходит с июня по ноябрь. К началу зимы, стандартная длина сеголетков пиленгаса в северо-западной части Азовского моря составляет в среднем $7,3 \pm 0,3$ см, в Чёрном море - $6,6 \pm 0,3$ см. Наиболее интенсивный линейный рост рыб отмечен в первые три года жизни до наступления половой зрелости, когда максимальные значения приростов достигают 11-13 см в год. С наступлением половой зрелости линейные приросты значительно снижаются, с возраста 8 - 9 лет они практически остаются постоянными и составляют в среднем 1,5 - 2,5 см в год. В отличие от линейных увеличение весовых приростов наблюдается до 6-летнего возраста (до 700 - 800 г в год). Отмечены различия в темпах роста самцов и самок. До третьего года жизни самцы в росте обгоняют самок, а с 4 лет в одновозрастных группах самки крупнее самцов на 1,5 - 3,0 см, а их вес превосходит вес самцов на 100 - 500 г. Сравнение темпов роста пиленгаса в Азовском и Чёрном морях показывает их очень близкое сходство.

Багнюкова Т.В. Ихтиофауна // *Летопись природы, 1997 / НАН Украины, Карадаг, природы, заповед. -Карадаг, 1998.-С. 57-65.*

Василенко И. Н., Цуникова Н. П., Попова Т. М. Перспективы рыбохозяйственного использования пиленгаса в Азово-Кубанских лиманах // *Основы, проблемы рыб. хоз-ва и охраны рыбохозяйственных водоемов Азовского бассейна: Сб. науч. тр. - Ростов-н/Д., 1996.-С. 191-194.*

Воловик С.П., Пряхин Ю.В. Состояние азовской популяции пиленгаса и проблемы ее освоения // *Основные проблемы рыб. хоз-ва и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна: Сб. науч. тр. - Ростов-н/Д., 1997. - С. 210 — 217.*

Воля Е. Г. Питание трехлетнего пиленгаса в Хаджибейском лимане (2009) // *Сучасні проблеми теоретичної і практичної іхтіології: Тези 2-й Міжнар.*

іхтіол, наук-практ. конф. (Севастополь, 16-19 верес. 2009 р.). - Севастополь, 2009. - С. 182 - 184.

Глубокое А. И. Дальневосточная кефаль-пиленгас - биология и разведение // *М.: ВНИРО, 1992. - 21 с. - Деп. во ВНИЭРХ 20.04.92. № 1202 - рх 92.*

Горелов В. К., Есипова М. А. Некоторые итоги акклиматизации пиленгаса // *Рыб. хоз-во. - 1992. - № 2. - С. 24-25.*

Грек Б. Пиленгас в Черном море // *Рыбоводство и рыболовство. - 1974. - № 2. - С. 9.*

Грибанова С. Э., Зайдинер Ю. И., Ландарь Е. А. и др. Рыбодобывающая подотрасль российского Азово-черноморья в 1996-2000 гг. // *Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна: Сб. науч. тр. - М: Вопросы рыболовства, 2002. - С. 462 -472.*

- Дехник Т. В. Икра пиленгаса и ее развитие // Изв. ТИНРО. - 1951. - **34**. - С. 262 - 266.
- Дудкин С. И., Колесникова Л. В., Ковальчук Л. И. Физиолого-биохимические особенности формирования репродуктивного потенциала азовского пиленгаса в современный период // Основы, проблемы рыб. хоз-ва и охраны рыбохоз. водоемов Азово-Черноморского бассейна: Сб. науч. тр. (1998-1999). - Ростов-н/Д., 2000. - С. 136 - 145.
- Зайцев Ю. П. Особенности размножения кефалей (Mugilidae) Черного моря // Зоол. журн. - 1960. - **39**, вып. 10. - С. 1538- 1544.
- Зайцев Ю. П. О распределении и биологии ранних стадий развития кефалей (Mugilidae) в Черном море // Вопр. ихтиологии. - 1964. - **4**, вып. 3(32). - С. 512 -522.
- Зайцев Ю. П., Старушенко Л. И. Пиленгас (*Mugil so-iuy* Basilewsky, 1855) — новая промысловая рыба в Черном и Азовском морях // Гидробиол. журн. - 1997. - **33**, №3. - С. 29-37.
- Звягина О. А. Распределение икры скумбрии {*Pneumatophorus japonicus* (Houttuyn) и пиленгаса (*Mugil so-iuy* Basilewsky) в заливе Петра Великого // Тр. ИОАН. - 1961. - **40**. - С. 328 -336.
- Зув Г. В., Болтачѳв А. Р. Особенности жизненного цикла пиленгаса (*Mugil so-iuy* Basilewsky, 1855) у западного побережья Крыма // Экология моря. - Киев, 1998. - Вып. 47. - С. 29 - 33.
- Ильина П. В. Икринки и личинки рыб, собранные в Уссурийском заливе // Изв. ТИНРО. - 1951. - **35**. - С. 189- 194.
- Семененко Л. И., Булли А. Ф., Шаповалова Т. С., Сайфулина Е. Ю. Инструкция по разведению дальневосточной кефали пиленгаса. - Ростов-н/Д.: АзНИИРХ, 1990. - 77 с.
- Казанский Б. Н. Пиленгас - новый объект аквакультуры // Рыбное хозяйство. - 1989. - № 7. - С. 67 - 70.
- Казанский Б. Н. Биологическое обоснование акклиматизации пиленгаса (*Mugil so-iuy* Bas.) из залива Петра Великого (Южное Приморье) в Каспийское и Аральское моря // Рыб. хоз-во. Сер. Аквакультура: Информ. пакет "Аквакультура: проблемы и достижения". - М.: ВНИЭРХ. - 1997а. - Вып. 4-5 - С. 28-31.
- Казанский Б. Н. Пиленгас как перспективный объект для акклиматизации и лиманного рыбоводства в южных морях СССР // Рыб. хоз-во. Сер. Аквакультура: Информ. пакет "Аквакультура: проблемы и достижения". - М.: ВНИЭРХ. - 1997б. - Вып.4-5. -С. 31-32.
- Казанский Б. К., Старушенко Л. И. Акклиматизация пиленгаса в бассейне Черного моря // Биология моря. - 1980. - № 6. - С. 46 - 50.
- Куликова Н. И., Федулина В. К., Шекк П. В. Повышение эффективности искусственного воспроизводства кефали пиленгаса путем управления сроками его размножения // Основные результаты комплексных исследований ЮгНИРО в Азово-Черноморском бассейне и Мировом океане. - Керчь, 1993. - С. 89-92.
- Любомудров А. К. Распределение и миграции пиленгаса в Керченском проливе // Тр. ЮгНИРО. - 1994. - **40**. - С. 56 - 57.
- Мизюркина А. В. Нерест пиленгаса в Амурском заливе//Рыб. хоз-во. - 1984. - № 5. - С. 31.
- Мизюркина А. В., Мизюркин М. А. Пиленгас Амурского залива // Рыб. хоз-во. - 1983. - № 6. - С. 32 - 33.
- Микодина Е. В. Пиленгас Кизилташских лиманов Черного моря // Рыб. хоз-во. Сер. Аквакультура: Информ. пакет "Аквакультура: проблемы и достижения". - М.: ВНИЭРХ. - 1994. - Вып. 2. - С. 2 -9.
- Моисеева Е. Б. О плодовитости и формировании расходного фонда половых клеток у кефали - пиленгаса *Mugil so-iuy* Basilewsky // Тр. ЮгНИРО. - 1994. - **40**. - С. 91 -94.
- Моисеева Е. Б., Любомудров А. К. Морфофункциональная характеристика семенников пиленгаса *Mugil so-iuy*, акклиматизированного в Азово-Черноморском бассейне // Вопр. ихтиологии. - 1997. - **37**, №2. - С. 231 -241.
- Надолинский В. П., Луц Г. И., Рогов С. Ф. Ихтиопланктон морских рыб Азовского моря в современный период // Тр. XI Всерос. конф. по промышленной океанологии. - М.: ВНИРО, 1999. - С. 125 - 126.
- Норвилло Г. В., Пьянова С. В. О нересте пиленгаса *Mugil so-iuy* (Bas.) в системе Кизилташских лиманов Черного моря // Тр. Междунар. конф. "Актуальные вопросы экологии и охраны водных экосистем и сопредельных территорий". - Краснодар, 2002. - С. 148- 150.
- Парин Н. В. *Liza haematocheila* - правильное видовое название кефали-пиленгаса // Вопр. ихтиологии. - 2003. - **43**, №3. - С. 418-419.
- Пряхин Ю. В. Поведение и распространение пиленгаса в Азовском море // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азовского бассейна. - Ростов-н/Д.: Полиграф, 1996. - С. 188-191.
- Пряхин Ю. В. Зимовка молоди пиленгаса в бассейне Азовского моря // Рыбное хозяйство. - 1997. - № 2. - С. 49.
- Пряхин Ю. В. Состояния промысла пиленгаса и предложения по его организации // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна: Сб. науч. тр. (1998-1999). - Ростов-н/Д., 2000. - С. 96 - 99.

- Пряхин Ю. В. Азовская популяция пиленгаса: вопросы биологии, поведение и организация рационального промысла: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Ростов-н/Д., 2001. - 24 с.
- Расе Т. С. Ихтиофауна Черного моря и некоторые этапы ее истории // Ихтиофауна черноморских бухт в условиях антропогенного воздействия. - К.: Наук, думка, 1993. - С. 6- 16.
- Сабодаш В. М., Семененко Л. И. Еколого-біологічні основи акліматизації далекосхідної кефали-пиленгаса (*Mugil so-iuy* Basilewsky) у водоймах України // Вест. зоол. - 1998. - № 6. - С. 53.
- Сеетоеидое А. Н. Рыбы Черного моря. - М.-Л.: Наука, 1964.-546 с.
- Старушенко Л. И. Результаты акклиматизации дальневосточной кефали пиленгаса в Черном море // Рыб. хоз-во. - 1977. - № 1. - С. 26 - 28.
- Старушенко Л. И. Пиленгас может решить проблемы лиманного рыбоводства // Рыб. хоз-во. Сер. Аквакультура: Информ. пакет "Аквакультура: проблемы и достижения". - М: ВНИЭРХ, 1998. - Вып. 6. - С. 2 - 20.
- Старушенко Л. И., Шекк П. В., Куликова Н. И. Процесс акклиматизации дальневосточной кефали-пиленгаса *Mugil so-iuy* (Basilewsky) в западной части Черного моря // Рыб. хоз-во. Сер. Аквакультура: Информ. пакет "Аквакультура: проблемы и достижения". - М: ВНИЭРХ, 1997. - Вып. 4-5. - С. 3-22.
- Турятко И. Л., Зубкова Е. И. Вопросы выращивания и воспроизводства кефали *Mugil so-iuy* Basilewsky в условиях Палиевского залива // Тр. 2 з'їзду гідроекологічного товариства України. - 2. - Київ, 1997.-С. 57.
- Царин С. А., Зуев Г. В., Болтачев А. Р. Рост пиленгаса *Mugil so-iu* Basilewsky, 1855 (Mugilidae, Pisces) (Обзор) // Экология моря. - 1999. - Вып. 48. - С. 68-73.
- Чесалина Т. Л. О нересте пиленгаса *Mugil so-iuy* в Черном море // Вопр. ихтиологии. - 1997. - **37**, № 5. - С. 717-718.
- Чесалина Т.Л., Чесалин М.В. Эмбриональное и постэмбриональное развитие кефали пиленгаса *Mugil so-iuy* Basilewsky (Mugilidae) в Черном море // Вопр. ихтиологии. - 2000. - **40**, № 5. - С. 668 - 674.
- Чесалина Т. Л., Чесалин М. В. Особенности нереста, распределение икры и предличинок пиленгаса (*Mugil so-iuy* Basilewsky) в Молочном лимане (Азовское море) весной 1999 года // Экология моря.-2001. - Вып. 58.-С. 60-64.
- Чесалина Т.Л., Чесалин М.В. *Liza haematochila* (Temminck & Schlegel, 1845) - правильное латинское название кефали-пиленгаса *Mugil soiyu* Basilewsky, 1855 (Pisces: Mugilidae) // Экология моря.-2003.-Вып. 62.-С. 41 -45
- Чесалина Т. Л., Чесалин М. В., Пустоварова Н. И. Рост молоди пиленгаса (*Liza haematocheila*) в Азово-Черноморском бассейне // Мор. экол. журн. - 2009.-8, № 4. - с. 85-89
- Чечун Т. Я. Питание пиленгаса *Mugil soiyu* (Mugilidae) в Азово-Черноморском бассейне // Вопр. ихтиологии. - 2003. - **43**, вып. 4. - С. 521 -527.
- Шляхов В. А., Любомудров А. К, Солодовников А. А. и др. Результаты акклиматизации пиленгаса в Азово-Черноморском бассейне // Рыб. гос-во України. - 1999. - № 2. - С. 5 - 8.
- Шумарин Д. П. Кефаль пиленгас в водоемах северо-западного Причерноморья // Екологічні проблеми Чорного моря: Тр. 4-го Міжнародн. симп. - Одеса: ОЦНТЕІ, 2002. - С. 295 - 297.
- Яновский Э. Г., Изергин Л. В. Зимовка пиленгаса в реках Северного Приазовья // Рыбное хозяйство. - 1991. -№ 12.-С. 25 -26.
- Яновский Э. Г., Изергин Л. В. Формирование промысловой популяции пиленгаса // Рыбное хозяйство. - 1995.-№4.-С. 42-43.
- Fishstat Plus*: Universal software for fishery statistical time series. Version 2-30. FAO Fisheries, Fishery Information, Data and Statistic Unit. 2008.
- Gordina A.D., Niermann U., Kideys F. T. et al. State of summer ichthyoplankton in the Black Sea // Ecosystem Modeling as a Management Tool for the Black Sea. - Dordrecht, Boston, London, 1998. - **1**. - P. 367 - 377.
- Kaya M., Mater S., Korkut A. Y. A new grey mullet species "*Mugil so-iuy* Basilewsky" (Teleostei: Mugilidae) from the Aegean coast of Turkey // Turk. J. Zool. - 1998.-**22**.-P. 303 -306
- Koutrakis E. T., Economidis P. S. First record in the Mediterranean (North Aegean Sea, Greece) of the Pacific *Mugil so-iuy* Basilewsky, 1855 (Pisces, Mugilidae) // Cybium. - 2000. - **24**(3). - P. 299 - 302.
- Sha X., Ruon #., He G. Morphology characteristic of eggs and larvae of mugil *Liza so-iuy* // Oceanol. Limnol. Sin. - 1986. - 17, 5. - P. 386 - 393.
- Yang W. T., Kim B. A Preliminary report on the artificial culture of grey mullet in Korea // Proc. Indo-Pac. Fish. Counc. - 1962. - 9 (2 - 3). - P. 62 - 70.

3.3. Численность, видовое разнообразие ихтиопланктона и особенности питания личинок рыб в прибрежной акватории юго-западного Крыма в 2000 - 2009 гг.

Выживание рыб на ранних стадиях эмбрионального и постэмбрионального развития является определяющим в формировании поколений естественных популяций рыб. Данные по видовому разнообразию, численности, пространственному и вертикальному распределению икры и личинок рыб широко используются при оценке и прогнозировании рыбных ресурсов и нерестовых запасов рыб, а также при изучении трофодинамических процессов в море и оценке экологического состояния изучаемой акватории.

Нами проанализированы данные десятилетнего мониторинга видового состава и численности ихтиопланктона, а также питания личинок рыб в прибрежной акватории юго-западного Крыма (регион Севастополя) с 2000 по 2009 гг. Ихтиопланктон собирали с борта мотобота и ялика сетью Богорова-Расса (БР-80/113, ячея 400 - 500 мкм, площадь входного отверстия 0,5 м) в пределах 1,5 - 2 миль от берега над глубиной от 10 до 75 м. Вертикальные

ловы выполнялись в слое 0 - 10 м над глубиной до 20 м и в слое 0 - 25 м на глубоководных станциях, горизонтальные ловы - в поверхностном горизонте моря в режиме циркуляции при скорости 1 узел.

Весь ихтиопланктон определён до вида, в отдельных случаях до рода (Дехник, 1973). Видовые названия даны по Ю.С. Решетникову и др. (1989). Изучение питания личинок проводилось по методике (Дука, Синюкова, 1976). Качественный состав пищевого комка определяли, по возможности, до вида и стадии развития. При определении массы тела организмов, потреблённых личинками, использовали линейно-весовые соотношения, известные для различных представителей черноморского планктона (Петипа, 1957).

Видовой состав, численность и сезонное распределение ихтиопланктона. В период 2000 - 2009 гг. в прибрежной акватории юго-западного Крыма (Севастополь) отмечены икра и личинки 55 видов рыб из 32 семейств (табл. 1).

Табл. 1 Видовой состав ихтиопланктона в прибрежной акватории Севастополя в 2000 - 2009 гг.

Вид	Период исследований									
	I-XI 2000	III-XII 2001	II-IX 2002	V-IX 2003	IV-XI 2004	III-IX 2005	VI-XI 2006	I-X 2007	I-XII 2008	I-XII 2009
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Clupeidae										
<i>Sprattus sprattus</i> (Linnaeus)	+	+	+			+	+	+	+	+
Engraulidae										
<i>Engraulis encrasicolus</i> (Linnaeus)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Belonidae										
<i>Belone belone</i> (Linnaeus)				+	+	+	+			
Atherinidae										
<i>Atherina hepsetus</i> Linnaeus							+			
<i>A. mochon mochon</i> Eichwald		+		+	+	+	+	+	+	
Gadidae										
<i>Gaidropsarus mediterraneus</i> (Linnaeus)	+	+	+		+		+	+	+	+
<i>Merlangius merlangus euxinus</i> (Nordmann)	+	+			+	+		+	+	+
Ophidiidae										
<i>Ophidion rochei</i> Muller	+	+	+	+	+	+	+			+

Продолж. табл. 1

1	2	5	4	5	6	7	8	9	10	11
Syngnathidae										
<i>Hippocampus ramulosus</i> Leach				+	+	+	+	+		
<i>Syngnathus phlegon</i> Risso	+	+	+	+	+	+	+		+	+
Mugilidae										
<i>Liza aurata</i> (Risso)			+		+			+	+	
<i>L. haematochila</i> (Jemmik & Shlegel)	+	+	+						+	
<i>L. saliens</i> (Risso)							+			+
<i>Mugil cephalus</i> (Linnaeus)	+			+						
Serranidae										
<i>Serranus scriba</i> (Linnaeus)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Pomatomidae										
<i>Pomatomus saltatrix</i> (Linnaeus)	+		+	+	+	+	+	+	+	+
Centranchidae										
<i>Spicaraflexuosa</i> Rafinesque	+									+
Carangidae										
<i>Trachurus mediterraneus ponticus</i> Aleev	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Sparidae										
<i>Boops boops</i> (Linnaeus)			+	+	+		+	+	+	+
<i>Diplodus annularis</i> (Linnaeus)	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+
Sciaenidae										
<i>Sciaena umbra</i> Linnaeus			+	+	+	+	+		+	+
Mullidae										
<i>Mullus barbatus ponticus</i> Essipov	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Pomacentridae										
<i>Chromis chromis</i> (Linnaeus)						+			+	
Labridae										
<i>Ctenolabrus rupestris</i> (Linnaeus)	+		+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Symphodus cinereus</i> (Bonnaterre)	+	+	+		+	+		+	+	+
<i>S. ocellatus</i> (Forsskal)	+	+	+	+	+	+		+	+	+
<i>S. roissali</i> (Risso)		+		+	+	+		+	+	
<i>S. rostratus</i> (Bloch)	+			+						+
<i>S. tinea</i> (Linnaeus)	+	+	+	+	+	+		+	+	+
Uranoscopidae										
<i>Uranoscopus scaber</i> Linnaeus.	+	+	+	+	+	•+	+	+		+
Trachinidae										
<i>Trachinus draco</i> Linnaeus	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Blenniidae										
<i>Blennius pavo</i> Risso	+	+	+	+	+	+	+	4	+	+
<i>B. sanguinolentus</i> Pallas	+		+	+	+	+	+	+	+	+
<i>B. sphinx</i> Valenciennes			+	+	+	+			+	+
<i>B. tentacularis</i> Brunnich	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>B. zvonimiri</i> Kolombatovic	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Coryphoblennius galerita</i> (Linnaeus)		+								
Tripterygiidae										
<i>Tripterygion tripteronotus</i> (Risso)				+		+			+	+
Ammodytidae										
<i>Gymnammodytes cicerellus</i> (Rafinesque)	+								+	+
Callionymidae										
<i>Callionymus</i> sp.	+		+	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. lyra</i> Linnaeus					+		+			
Gobiidae										
<i>Aphia minuta</i> (Risso)	+									
<i>Gobius bucchichi</i> Steindachner	+					+		+		+
<i>G. niger</i> Linnaeus	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Современное состояние и перспективы увеличения уловов морских демерсальных рыб

Оконч. табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Knipowitschia longicaudata</i> (Kessler)					+					
<i>Pomatoschistus marmoratus</i> (Risso)	+	+		+	+	+	+	+	+	+
<i>P. pictus</i> (Malm)						+	+	+	+	
<i>P. minutus</i> (Pallas)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Scombridae										
<i>Sarda sarda</i> (Bloch)	+		+	+	+	+	+	+	+	+
Scorpaenidae										
<i>Scorpaena porcus</i> Linnaeus	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Triglidae										
<i>Trigla lucerna</i> (Linnaeus)				+						
Bothidae										
<i>Arnoglossus kessleri</i> Schmidt		+	+	+	+	+	+	+	+	
Pleuronectidae										
<i>Platichthys flesus luscus</i> (Pallas)									+	+
Scophthalmidae										
<i>Psetta maeotica</i> (Pallas)		+	+	+	+	+		+	+	+
Soleidae										
<i>Solea lascaris</i> (Pallas)	+		+	+	+	+	+	+	+	+
Gobiesocidae										
<i>Diplecogaster bimaclata</i> (Bonnaterre)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lepadogaster candollei</i> Risso					+		+	+	+	+
<i>L. lepadogaster</i> (Bonnaterre)					+		+			
Количество видов	36	30	34	40	40	41	38	37	43	41
Количество ловов	218	197	158	190	212	135	52	101	119	100

Видовой состав ихтиопланктона был сопоставим с таковым 1960 - 70 гг. (Дехник и др., 1970). По сравнению с данными начала 1990-х гг., когда, в связи с негативными изменениями в экосистеме черноморского шельфа наблюдалась деградация ихтиопланктона, количество видов икры и личинок рыб возросло в 1,8 раза. В исследуемый период в ихтиопланктоне были встречены два вида, чье размножение в Черном море подвергалось сомнению - *Callionymus lyra* и *Pomatoschistus pictus*, а также натурализовавшийся в конце 1990-х гг., представитель сем. Mugilidae - *Liza haematochila* (Гордина, 2006; Парин, 2003; Чесалина, 1997). Кроме того, видовой состав рыб, достоверно размножающихся в Черном море, можно расширить двумя видами сельдевых {*Sardinella aurita* Valenciennes и *Sardina pilchardus* (Walbaum)} икра и личинки которых были пойманы у берегов Турции (район Синопа) (Климова, Вдович и др., 2009). Эти виды были описаны В.А. Водяницким (1954), но факт их размножения в Черном море подвергался сомнению (Дехник, 1973). В декабре 2006 г. в районе

Феодосии была поймана личинка *Molva* sp. из сем. тресковых (Klimova et al., 2009), а в мае 2008 г. в районе Карадага сотрудницей отдела марикультуры Лисицкой Е.В. нейстонной сетью была поймана личинка коричневой атерины - *Atherina boyeri* Risso; данный вид сем. атериновых в последние 20 лет встречался очень редко и был незаслуженно вычеркнут из списка видов рыб Черного моря (Васильева, 2007).

Структура видовой состава икры и личинок рыб в летний период 2000 — 2009 гг. представлена по данным горизонтальных поверхностных ловов (табл. 2).

В 1960 - 1970-х гг. в летнем ихтиопланктоне прибрежной акватории Севастополя доминировали четыре промысловые вида-мигранта из семейств Engraulidae (*Engraulis encrasicolus*), Carangidae (*Trachurus mediterraneus ponticus*), Sparidae (*Diplodus annularis*) и Mullidae (*Mullus barbatus ponticus*), чья суммарная доля от общей численности в среднем превышала 80 % (Дехник и др., 1970; Дехник, Павловская, 1979).

Табл. 2 Структура видового состава икры (числитель) и личинок (знаменатель) рыб в летнем ихтиопланктоне прибрежной акватории Севастополя в процентах от общей численности

Видовой состав	Годы исследований									
	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Engraulis encrasicolus</i>	<u>19,3</u> 0	11,0 3,5	<u>44,9</u> 10,3	9,1 7,8	<u>40,4</u> 2,9	<u>30,3</u> 9,3	<u>40,5</u> 2,9	47,9 1,8	<u>39,0</u> 0	<u>36,8</u> 3,1
<i>Belone belone</i>	0	0	0	1,2	1,4	0,3	0,3	0	0	0
Atherinidae g. sp.	0	1,8	0	0	1,4	2,1	8,0	0,2	0,3	0
Gadidae g. sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ophidion rochei</i>	0,6 0	0,1 0	0	0,2 0	0,1 1,4	0,2 0	0,2 0	0	0,4 0	0
<i>Hippocampus gamsu</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Syngnathus phlegon</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mugilidae g. sp.	1,2 0	0,2 0	0,1 0	0,1 0	0 0,3	0,1 0	0 0	0	0	0,2 0,4
<i>Serranus scriba</i>	1,6 0	0,1 0	0,1 0	0,2 0	0,1 0	0,1 0	0,2 0	0,1 0	0,1 0	1,2 0
<i>Pomatomus saltatrix</i>	0,1 0	0,1 0	0,1 0	0,1 0	0,1 0	0,2 0,3	0,1 0	0,1 0	1,2 0	4,1 0
<i>Spicara flexuosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trachurus mediterraneus ponticus</i>	6,5 0	4,9 1,8	<u>11,7</u> 2,6	<u>27,2</u> 1,2	<u>13,7</u> 1,4	<u>20,1</u> 2,8	27,5 1,5	9,2 0	<u>13,8</u> 1,0	20,3 1,5
Sparidae g. sp.	<u>12,3</u> 3,6	<u>16,2</u> 1,8	<u>10,3</u> 2,6	<u>34,0</u> 2,5	<u>21,1</u> 0	<u>20,2</u> 2,5	14,5 0,3	1,2 2,3	<u>12,0</u> 2,4	5,2 0
<i>Sciaena umbra</i>	0 0	0 0	0,2 0	0,2 0	0,2 0	1,2 1,1	0,1 0	0 0	0,2 0	0,2 0
<i>Mullus barbatus ponticus</i>	<u>19,3</u> 0	<u>11,0</u> 3,5	22,9 0	<u>18,9</u> 1,2	<u>18,7</u> 4,2	<u>21,6</u> 8,1	<u>11,1</u> 4,1	<u>36,7</u> 0	<u>28,2</u> 1,6	26,9 6,0
<i>Chromis chromis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0,1	0
Labridae g. sp.	1,2 14,1	0,1 8,9	0,2 7,7	0,1 6,3	0,1 5,8	0,1 2,8	0,1 0,6	0,1 14,7	0,1 3,6	0,2 3,1
<i>Uranoscopus scaber</i>	0	0,1	0,2	1,1	0,1	0,1	0,2	0,1	0	0,2
<i>Trachinus draco</i>	1,2 0	1,1 0	0,2 0	2,1 1,3	0,1 0	0,2 0	1,2 0	0,2 0	1,1 0	0,2 0
Blenniidae g. sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tripterygion tripteronotus</i>	17,9 0	25,0 0	51,2 0	48,8 0	64,4 0	57,8 0	64,0 0	57,7 0	54,0 0	63,4 0
Callionymidae g. sp.	0	0	0	1,2	0	0,3	0	0	0,6	0,7
Gobjidae g. sp.	0,6 0	0,1 0	0,1 0	0,1 0	0,6 0	0 0	0,2 0	0,1 0	0,2 0	0,1 0
	46,4	51,8	20,4	22,5	12,9	11,4	15,3	22,9	32,8	20,6

Современное состояние и перспективы увеличения уловов морских демерсальных рыб

Оконч. табл. 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Sarda sarda</i>	OA 0	0,4 0	OA 0	OJ. 0	0 0	0 0	OA 0	OJ 0	O2 0	PJ 0
<i>Scorpaena porcus</i>	2A 0	OJ 1,8	52 2,6	12 0	2A 14	12 0	OA 0,3	O2 0	Li 0	12 0
<i>Trigla lucerna</i>	0 0	0 0	0 0	OJ 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	p 0
<i>Arnoglossus kessleri</i>	0 0	OA 0	O2 0	OA 0	O2 0	OA 0	OA 0	OJ. 0	OJ 0	p 0
<i>Psetta maeolica</i>	OA 0	OA 0	O2 0	OJ 0	O2 0	OJ 0	0 0	12 0	0 0	0 0
<i>Solea lascaris</i>	OA 0	0 0	O2 0	O2 0	O2 0	OA 0	OJ 0	OJ 0	p 0	PJ 0
Gobiesocidae g. sp.	0 3,6	0 1,8	0 2,6	0 3,7	0 1,4	0 0,3	p 1,2	0 0,2	p 0,3	P 1,2

Для сообществ в широтах с хорошо выраженной сезонностью характерно доминирование нескольких видов (Одум, 1986). Доля икры каждого из четырех доминирующих в ихтиопланктоне семейств обычно варьирует в зависимости от гидрологического режима в районе расположения станции, численности и нерестовой активности производителей. К началу 1990-х произошла деградация ихтиопланктона. На фоне общего снижения средней численности икры и личинок рыб (в 10 и 30 раз соответственно), количество видов сократилось почти вдвое. Сокращение нерестовых запасов хамсы привело не только к снижению численности ее икры и личинок в море, но и вытеснению ее в группу «прочих» видов. Наиболее существенно изменилась структура видового состава личинок рыб: более 70 % общей численности личинок приходилось на представителей двух семейств Blenniidae и Gobiidae. Негативные изменения в видовой структуре икры наблюдались вплоть до 2001 г. (Климова, 2010) (табл. 2). Начиная с 2002 г. доля икры четырех промысловых видов-мигрантов из семейств Engraulidae, Carangidae, Sparidae и Mullidae вновь доминировала в ихтиопланктоне, в то время как видовой состав личинок остался на уровне 1990-х гг.

Видовой состав черноморского ихтиопланктона, облавливаемого в тот или иной период, в основном зависит от сезона исследова-

ний. Начнем с характеристики зимнего периода (декабрь-февраль). Интенсивный нерест холодолюбивых видов наблюдается при температуре поверхности воды в море от 4 до 14°C. Холодолюбивые виды в ихтиопланктоне прибрежной акватории Севастополя представлены икрой и личинками рыб из сем. Clupeidae (*Sprattus sprattus*), Gadidae (*Gaidropsarus mediterraneus* и *Merlangius merlangus euxinus*), Pleuronectidae (*Platichthys flesus luscus*) и личинками из сем. Ammodytidae (*Gymnammodytes cicerellus*) и Gobiidae g. sp. (Горбунова, 1958; Дехник 1973; Дехник, Павловская, 1979). В зимнем планктоне преобладают икра и личинки шпрота. В начале и конце нерестового сезона холодолюбивых рыб (ноябрь, март) можно встретить икру и личинок и при температуре 17 - 19°C, кроме того, благодаря наличию в летний период холодного промежуточного слоя с постоянной температурой около 7°C, массовые холодолюбивые виды *S. sprattus* и *M. merlangus euxinus* нерестятся круглый год (Дехник 1973; Дехник, Павловская, 1979). В зимний период 2000 - 2009 гг. в прибрежной акватории у Севастополя икра и личинки зимненерестующих видов рыб встречались только единичными экземплярами. Исключение составлял зимний сезон 2008 - 2009 гг. Средняя численность икры в вертикальных ловах составляла 32,7, а личинок - 3,2 экз. м⁻², что сопоставимо со средними многолетними данными

Н. Н. Горбуновой (1958) и Т. В. Дехник (1979). Средняя численность икры шпрота составляла 28,3, а личинок - 3,6 экз. м⁻². Самая высокая численность как икры, так и личинок шпрота наблюдалась в декабре 2008 г. в 2-х милях от берега - 62,8 и 8,8 экз. м⁻² соответственно. Такая численность икры и личинок шпрота была отмечена в декабре 2006 г. в Феодосийском заливе (Klimova et al., 2009). В горизонтальных поверхностных ловах средняя численность икры составляла 214,1, а личинок - 23,3 экз./100 м³. Численность икры шпрота в декабре 2008 г. достигала 932,6, а в январе 2009 г. - 243 экз./100 м³.

Весенний период (март - III декада мая) обычно характеризуется затуханием нереста зимнерестующих и началом нереста летне-нерестующих рыб (Дехник, Павловская, 1979). К непосредственно весеннерестующим видам рыб можно отнести только камбалы-калкана - *Psetta maeotica*, нерест которой происходит с марта до середины июня в диапазоне температур от 7 до 20°C (Дехник, 1973). В прибрежной акватории Севастополя в период наших исследований были отмечены икра и личинки *Sprattus sprattus*, *Merlangius merlangus euxinus*, *Gaidropsarus mediterraneus*, *Psetta maeotica*, *Engraulis encrasicolus*, *Ctenolabrus rupestris*, *Callionymidae* g. sp., *Gobiidae* g. sp. Икра и личинки встречались единичными экземплярами. Наибольшая средняя численность икры и личинок рыб отмечалась в весенний период 2009 г. - 18,4 и 21,6 экз./100 м³ соответственно. В тот же период в 2-х милях от берега наблюдали высокую численность икры камбалы-калкана - 158 экз./100 м³, однако 98 % пойманной икры оказалась погибшей. Вспышка численности икры *P. maeotica* в планктоне наблюдалась в начале 1990-х гг., спустя пять лет после запрета на промысел калкана (Гордина, 1999; Климова, 1993). Однако уже после 1992 г. численность икры в море начала снижаться, а в период с 2000 по 2008 гг. она встречалась только единичными экземплярами. Уменьшение количества выметанной икры калкана является показателем сокращения численности

нерестового стада и нарушения его полового и возрастного состава (Гордина, 1999).

Наибольшее видовое разнообразие и численность ихтиопланктона характерны для летнего периода, поскольку ихтиопланктон Чёрного моря представлен в основном икрой и личинками тепловодных видов рыб, которые нерестятся с мая по сентябрь, в диапазоне температур +15 ... + 27°C (Дехник, 1973; Дехник, Павловская, 1979). Если с 1990 г. вплоть до 2001 г., численность пелагической икры в прибрежной акватории Севастополя колебалась от 0 до 50 экз./100 м³, составляя в среднем около 30 экз./100 м³, то, начиная с 2002 г. отмечалось стабильное восстановление численности до уровня 1960 - 1970 гг. (Дехник, 1973; Климова, 2010). Исключение составлял летний период 1998 и 1999 гг., когда в отдельных участках средняя численность икры достигала 200 экз./100 м³ (Гордина, Ткач и др., 2003). Особенно низкой была численность икры и личинок короткоциклических видов хамсы и ставриды в результате снижения их нерестовых запасов (Гордина, Климова, 1993, 1995; Климова, 2006, 2010; Чашин, 1992; Gucu, 2002; Prodanov et al., 2001).

В период 2000 - 2003 г. в летнем ихтиопланктоне наблюдалось постепенное увеличение средней численности пелагической икры рыб, а с 2003 по 2009 гг. она возросла на порядок (рис. 1). В первую очередь увеличилась численность икры промысловых видов-мигрантов. Суммарная доля икры четырех, доминирующих в ихтиопланктоне видов из сем. *Engraulidae*, *Carangidae*, *Sparidae* и *Mullidae*, составляла в среднем 90 % от общей численности икры всех видов. Средняя численность икры в поверхностном горизонте моря была сопоставима с данными Т. В. Дехник (1973). Это свидетельствовало о восстановлении нерестовых скоплений данных видов рыб до уровня 1960 - 1970-х гг. (Гордина и др., 2004; Дехник, 1970, 1973; Климова, 2010; Kideys et al., 1999; Prodanov et al. 2001). Одновременно отмечено увеличение численности пелагической икры остальных видов рыб (рис. 1).

Современное состояние и перспективы увеличения уловов морских демерсальных рыб

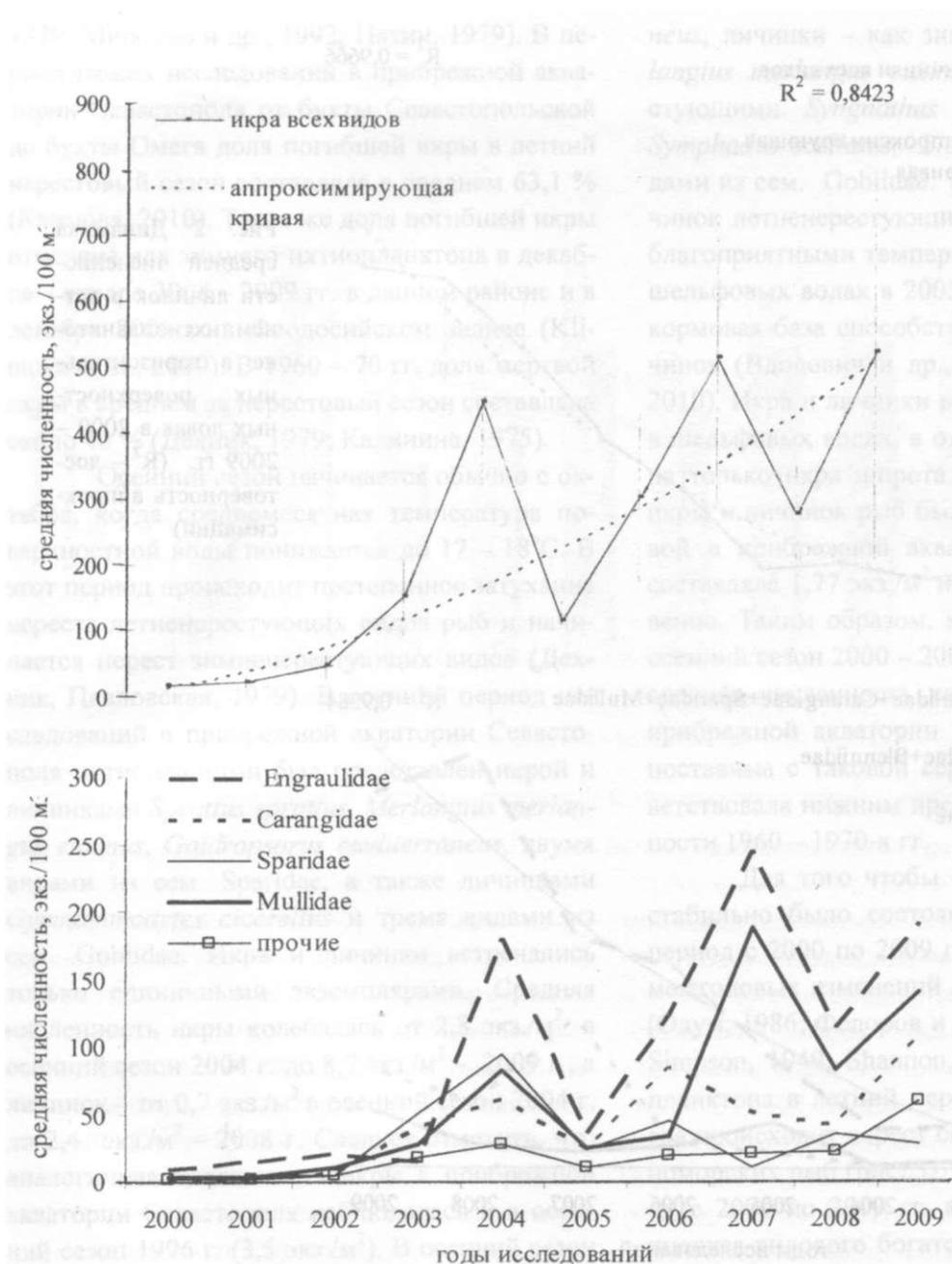


Рис. 1 Динамика средней численности икры в летнем ихтиопланктоне в горизонтальных поверхностных ловах в 2000 - 2009 гг. (R^2 - достоверность аппроксимации)

Начиная с 1990 г. и вплоть до 2004 г., средняя численность личинок за летний сезон не превышала 10 экз./100 м³. Исключение составил только летний сезон 1999 г., когда средняя численность личинок рыб превышала 15 экз./100 м³, а в открытой части моря у выхода из Севастопольской бухты достигла 27 экз./100 м³, что согласуется с отмеченной выше высокой численностью икры в тот же год (Гордина и др., 2003; Климова, 2005).

Стабильный рост численности личинок начался только с 2005 г., а в летний период 2008 и 2009 гг. она уже была сопоставима с таковой в 1960-х и 1980-х годах - от 66,5 до 72,5 экз./100 м³ соответственно (Дехник и др., 1970; Климова, 2005, 2010) (рис. 2).

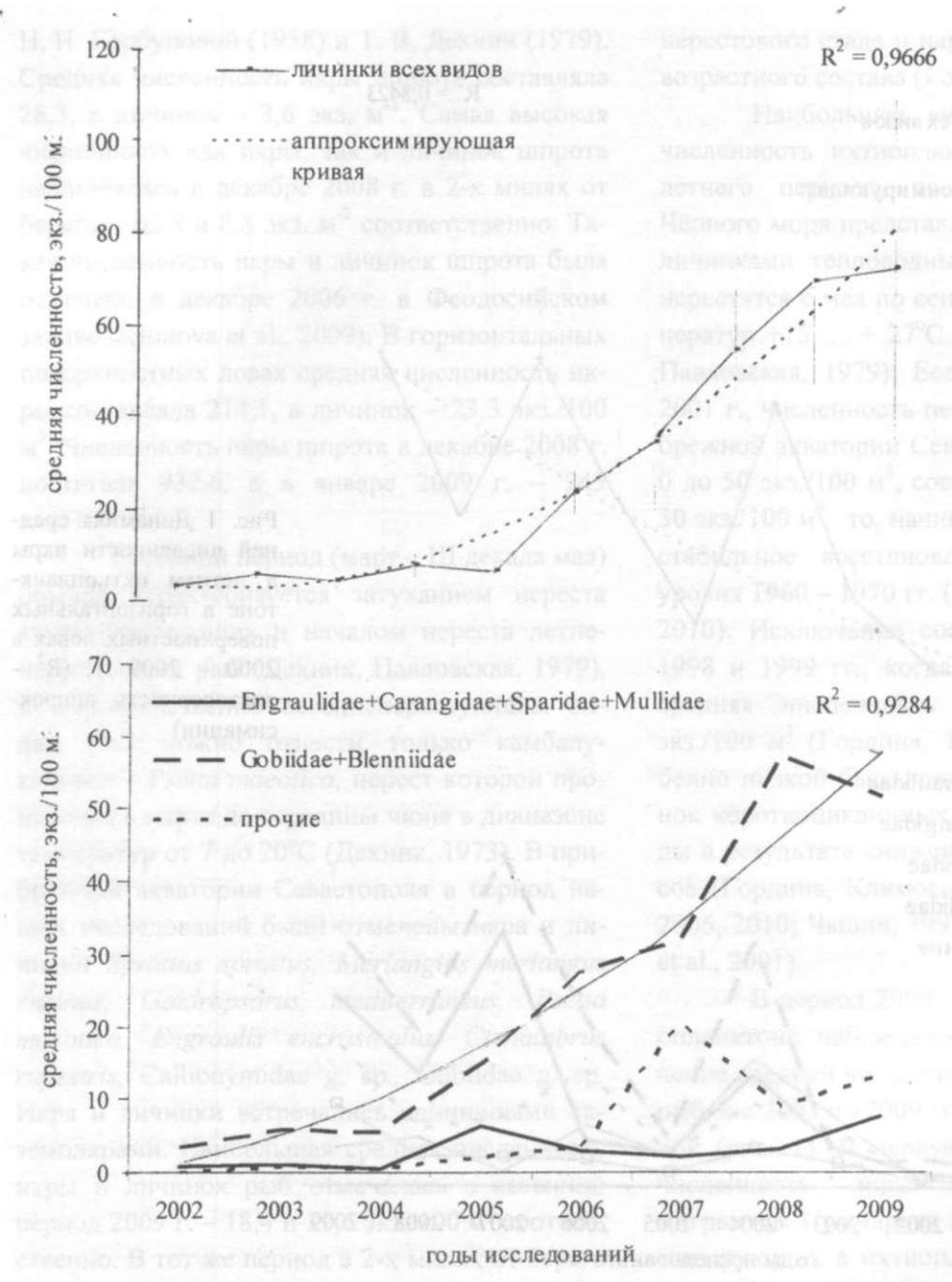


Рис. 2 Динамика средней численности личинок в летнем ихтиопланктоне в горизонтальных поверхностных ловах в 2000 - 2009 гг. (R^2 - достоверность аппроксимации)

Следует отметить, что увеличение средней численности личинок рыб в поверхностном горизонте моря происходило за счёт рыб из семейств Blenniidae и Gobiidae, постоянных обитателей прибрежных вод юго-западного Крыма, которые относятся к оседлым видам, не представляющим интереса для промысла (Климова, 2010) (рис. 2). Отмеченное выше увеличение численности пелагической икры промысловых видов-мигрантов в прибрежной акватории моря не привело к значительному

увеличению численности их личинок. Низкая численность личинок из пелагической икры, вероятно, связана с неблагоприятными условиями для эмбрионального развития в изучаемой акватории, а также с ухудшением качества половых продуктов производителей (Гордина и др., 2004; Губанов и др., 2002; Овен, 2004). Как известно, пелагическая икра с тонкой проницаемой оболочкой более подвержена влиянию различного рода загрязнителей, чем икра демерсальная (Гордина и др., 2004; Дехник и др.,

1970; Миронов и др., 1992; Патин, 1979). В период наших исследований в прибрежной акватории Севастополя от бухты Севастопольской до бухты Омега доля погибшей икры в летний нерестовый сезон составляла в среднем 63,1 % (Климова, 2010). Такая же доля погибшей икры отмечена для зимнего ихтиопланктона в декабре - январе 2008 - 2009 гг. в данном районе и в декабре 2006 г. в Феодосийском заливе (Климова et al., 2009). В 1960 - 70 гг. доля мертвой икры в среднем за нерестовый сезон составляла около 40 % (Дехник, 1979; Калинина, 1975).

Осенний сезон начинается обычно с октября, когда среднемесячная температура поверхностной воды понижается до 17 - 18°C. В этот период происходит постепенное затухание нереста летненерестующих видов рыб и начинается нерест зимненерестующих видов (Дехник, Павловская, 1979). В осенний период исследований в прибрежной акватории Севастополя ихтиопланктон был представлен икрой и личинками *Sprattus sprattus*, *Merlangius merlangus euxinus*, *Gaidropsarus mediterraneus*, двумя видами из сем. Sparidae, а также личинками *Gymnammodytes cicerellus* и тремя видами из сем. Gobiidae. Икра и личинки встречались только единичными экземплярами. Средняя численность икры колебалась от 2,8 экз./м² в осенний сезон 2004 г. до 8,7 экз./м² - 2009 г., а личинок - от 0,7 экз./м² в осенний сезон 2004 г. до 2,4 экз./м² - 2008 г. Следует отметить, что аналогичная численность икры в прибрежной акватории Севастополя наблюдалась и в осенний сезон 1996 г. (3,5 экз./м²). В осенний сезон 1960-70 гг. средняя численность икры у берегов Крыма колебалась от 2 до 48 экз./м², а личинки встречались только единично (Дехник, 1973).

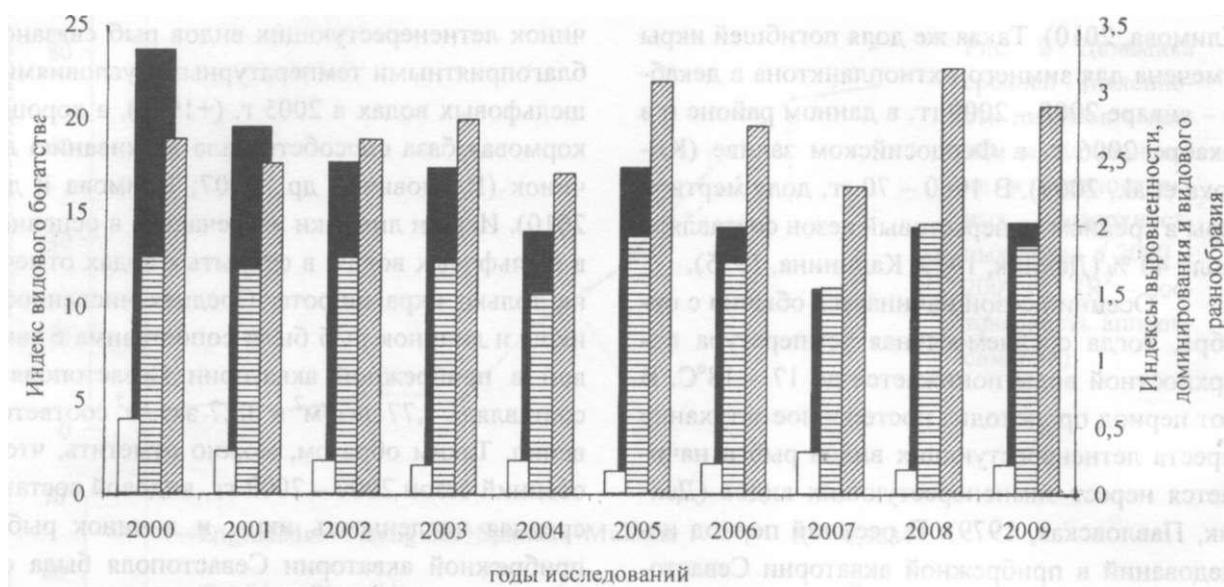
В октябре 2005 г. были проведены ихтиопланктонные исследования в западном секторе Чёрного моря (Климова и др., 2010). В ихтиопланктоне были отмечены икра и личинки 11 видов рыб, принадлежащих к 8 семействам. Икра представлена исключительно холоднотемпературными видами *Sprattus sprattus*, *Merlangius merlangus euxinus*, *Gaidropsarus mediterraneus*,

личинки - как зимненерестующим *Merlangius merlangus euxinus*, так и летненерестующими *Syngnathus schmidti*, *Mugil* spp., *Symphodus ocellatus*, *Blennius pavo* и тремя видами из сем. Gobiidae. Такое разнообразие личинок летненерестующих видов рыб связано с благоприятными температурными условиями в шельфовых водах в 2005 г. (+19°C), а хорошая кормовая база способствовала выживанию личинок (Вдодович и др., 2007; Климова и др., 2010). Икра и личинки встречались в основном в шельфовых водах, в открытых водах отмечена только икра шпрота. Средняя численность икры и личинок рыб была сопоставима с таковой в прибрежной акватории Севастополя и составляла 1,77 экз./м² и 3,27 экз./м² соответственно. Таким образом, можно отметить, что в осенний сезон 2000 - 2009 гг. видовой состав и средняя численность икры и личинок рыб в прибрежной акватории Севастополя была сопоставима с таковой середины 1990-х и соответствовала нижним пределам средней численности 1960- 1970-х гг.

Для того чтобы определить, насколько стабильно было состояние ихтиопланктона в период с 2000 по 2009 гг., мы провели оценку межгодовых изменений видового разнообразия (Одум, 1986; Федоров и др., 1980; Pielou, 1966; Simpson, 1949; Shannon, Weaver, 1949;) ихтиопланктона в летний период исследований, когда происходит нерест большинства видов черноморских рыб (рис. 3). Оказалось, что в период с 2000 по 2009 гг. происходило снижение индекса видового богатства или плотности видов (Simpson, 1949), что отражает увеличение численности ихтиопланктона при небольшом колебании количества видов, ее обеспечивающих. Наиболее благоприятным состоянием ихтиопланктона было в 2005, 2008 и 2009 гг., когда при максимальном количестве встреченных видов и минимальных индексах доминирования были отмечены самые высокие индексы видового разнообразия и выровненное™. Показатели индексов видового разнообразия и выровненности снижаются с увеличением доминирования одного или нескольких видов в

изучаемом сообществе (Одум, 1986). Если исключить 2004 и 2007 гг., когда наблюдалось максимальное доминирование четырёх преобладающих в летнем ихтиопланктоне видов (94

и 96 % соответственно), то можно отметить увеличение индексов видового разнообразия и выровненное™, начиная с 2003 г. (рис. 3).



• Индекс видового богатства • Индекс доминирования Н Индекс выровненности™ Е2 Индекс видового разнообразия

Рис. 3 Индексы разнообразия ихтиопланктона в летний сезон 2000 — 2009 гг.

Наиболее наглядно изменения в видовом разнообразии изучаемого ихтиопланктонного комплекса показывают кривые относительного обилия или доминирования (Одум, 1986; Федоров и др., 1980). Кривые доминирования разнообразия, построенные по данным 2000 - 2002 гг. (рис. 4), отличаются низкой модальной высотой и крутым наклоном по сравнению с кривыми, построенными по данным 2003 - 2009 гг., что может отражать стрессовое состояние изучаемого сообщества. Начиная с 2003 г., кривые доминирования практически накладываются одна на другую, демонстрируя логнормальное распределение особей среди видов, которое характерно для природных стабильных сообществ (рис. 4). Аналогичная картина наблюдалась в 1967 и 1986 гг. в районе бухты Омеги (Круглой) до деградации ихтиопланктона в данном районе исследований (Климова, 2006).

Питание личинок рыб. Если выживание икры и личинок до перехода на внешнее питание зависит от состояния половых продуктов

производителей, абиотических факторов среды и наличия хищников, то с переходом на экзотическое питание основным условием выживания для личинок является состояние кормовой базы (Никольский, 1961). Личинки черноморских бычков и собачек являются постоянными обитателями прибрежной акватории Чёрного моря, именно их оседлость позволила нам проследить долговременные изменения, происходящие в трофической структуре ихтиопланктона.

Питание личинок рыб изучалось с 2002 по 2008 гг. у доминирующих в ихтиопланктоне видов: *Gobius niger*, *Pomatoschistus marmoratus*, *P. minutus elongatus* из сем. Gobiidae и *Blennius sphinx*, *B. pavo*, *B. tentacularis*, *B. zvonimeri*, *B. sanguinolentus* из сем. Blenniidae. В 1960 - 1970 гг. Л. А. Дука и В. И. Синюкова (1970), изучая пищеварительную систему личинок этих семейств, сделали вывод, что употребляемая ими пища никогда не утилизируется до аморфной массы.

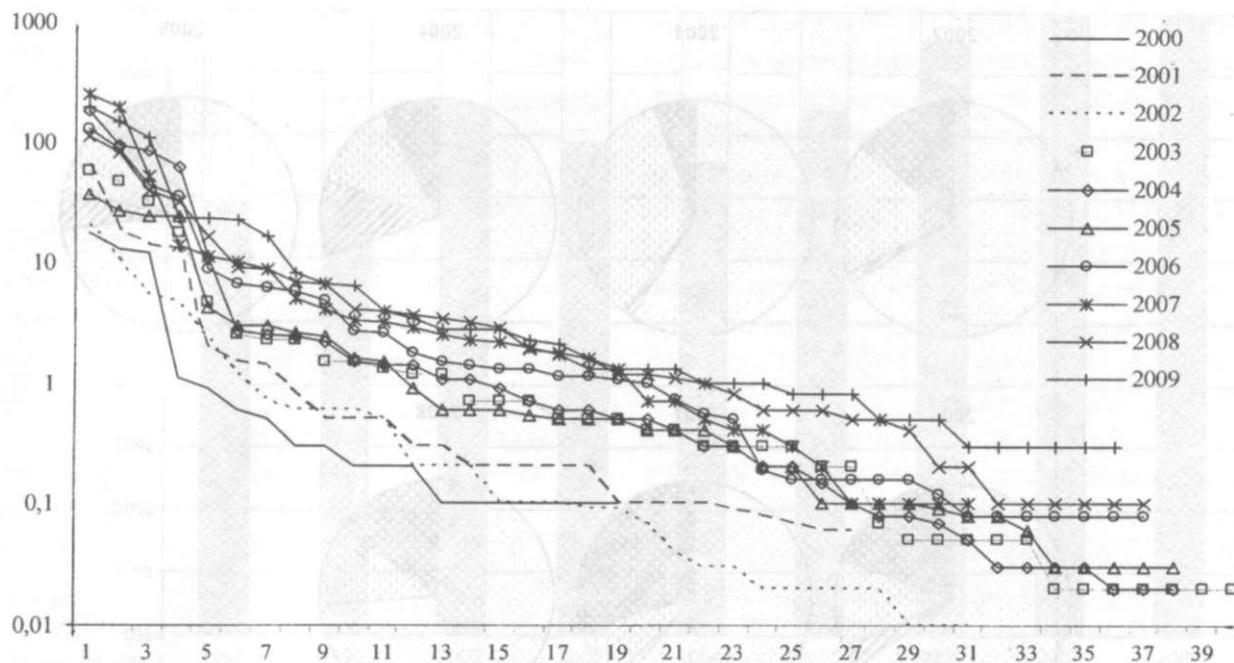


Рис. 4 Кривые доминирования-разнообразия икhtiопланктона в летний сезон 2000-2009 гг. (ось X - ранжированный ряд видов в порядке доминирования, ось Y - логарифм средней численности икhtiопланктона)

Заглатывание пищи происходит до тех пор, пока передняя часть кишечника не будет полностью заполнена, а захват новой порции происходит ещё до полного освобождения кишечника. Обилие свежезаглоченной пищи в кишечниках личинок рыб указанных семейств они связывали с хорошими кормовыми условиями. В 2002 - 2008 гг. основной пищей личинок с разными типами питания (смешанное и внешнее) были науплиальные стадии копепод, их доля по численности варьировала от 66 % в 2002 г. до 74 % в 2008-м. Вторым по обилию компонентом были копеподитные стадии копепод (от 11 % в 2005 г. до 34 % в 2003-м). По массе в пищевом комке преобладали кладоцеры, их доля колебалась от 33 % в 2004 г. до 65 % в 2007-м. Несмотря на то, что качественные показатели питания личинок рыб были однотипны, нами отмечены межгодовые особенности питания (рис. 5).

В 2002 г. в кишечниках личинок *Bleniidae* и *Godiidae* по численности преобладали науплии копепод, а по массе - копеподиты копепод и кладоцеры (рис.5). Пищевые объекты

были сильно переваренные. Аналогичные данные были получены А. В. Ткач (1993, 2002) в 1990-е годы, что автор связывала с плохими кормовыми условиями; это подтверждалось высокой долей личинок бычковых и собачковых с пустыми кишечниками (свыше 30 %). В 1990-е гг. большинство науплий копепод находились под термоклином, в слое 25 - 50 м, а не в слое 0 - 25 м, где обитают личинки летнерестующих рыб; кроме того, концентрация науплиусов в шельфовых водах была в 2,3 раза ниже, чем в глубоководных районах (Ковалёв и др., 1996). В 2002 г. количество кормового зоопланктона в море, по сравнению с 1990-ми гг., возросло вдвое и составляло 152 экз. м⁻³ (Губанова, 2004), хотя всё ещё было существенно ниже, чем в 1960-е гг. (Загородняя, Ковалёв 1989). Улучшение кормовой базы в летний период 2002 г., вероятно, способствовало снижению доли личинок с пустыми кишечниками вдвое по сравнению с летним периодом 1990-х гг. (рис. 6).

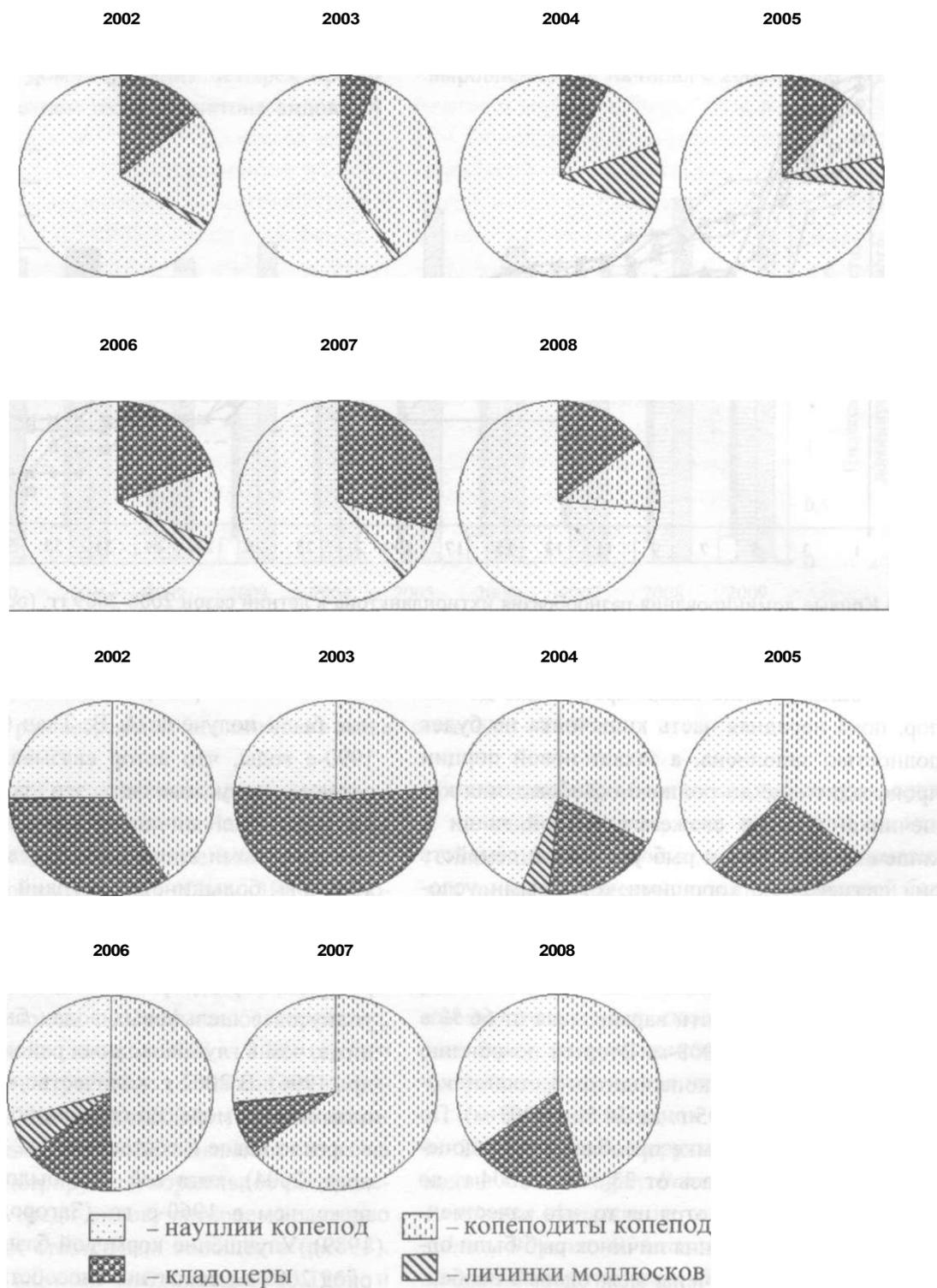


Рис. 5 Процентное соотношение пищевых объектов в кишечниках личинок рыб сем. Blenniidae и Gobiidae: сверху - по численности (от общего количества потребленных организмов); внизу - по массе (от восстановленного веса потребленных организмов)

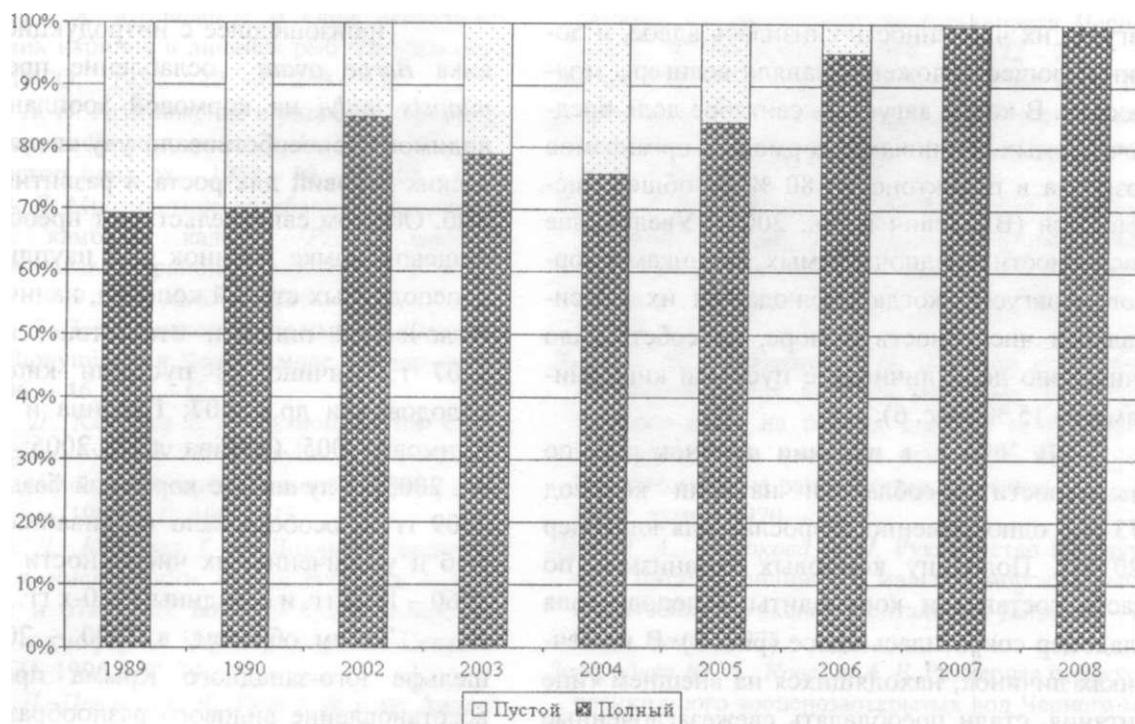


Рис. 6 Процентное соотношение личинок рыб с пустыми кишечниками от общего количества просмотренных на питание личинок

В 2003 г., также как и в 2002-м, в кишечниках личинок преобладали науплии копепод (59 %), существенно возросла доля копепод копеподитных стадий, которые составляли 34 % по численности и доминировали по массе - 53 % (рис. 5). Пищевые организмы в кишечниках встречались единичными экземплярами и были сильно переварены. 2003-й год характеризовался снижением среднегодовых величин уровня воды, по сравнению с 2002 г., на 10 см и снижением среднегодовых величин температур воды на 1°C (Иванов и др., 2006). Планктонные исследования, проведенные в этот период в Севастопольской бухте (Павлова, Мельникова, 2006), показали высокий процент погибшего зоопланктона (до 20 %), что авторы связывают с угнетенным состоянием зоопланктона из-за ограниченного водообмена в бухте (Павлова и др. 1999). Вероятно, это привело к увеличению доли личинок с пустыми кишечниками до 21 % (рис. 6).

В 2004 г. доля науплий копепод составила 69 % по количеству и 44 % по массе (рис. 5). Доля копепод копеподитных стадий значи-

тельно снизилась по сравнению с предыдущим годом, составив всего 12 % (Вдодович и др., 2007). Анализ качественного состава зоопланктона показал пространственно-временную неоднородность в соотношении отдельных групп. Так, в начале лета значительную долю (40 - 63 %) составлял предпочитаемый личинками корм - науплии и копеподиты веслоногих ракообразных и клadoцеры. С III декады июля в море наблюдалось значительное увеличение величин моллюсков, их доля в питании личинок рыб возросла до 11 %, в то время как в предыдущие годы она была незначительной (рис. 5). Процент личинок без пищи оставался на уровне 2003 г. (рис. 6) (Вдодович и др., 2007).

В 2005 г. в кишечниках личинок доля науплий копепод была на уровне 2004-го года - 73 %, а доля личинок моллюсков снизилась в два раза, составляя всего 5 % (рис. 5). Исследования зоопланктона, проведенные в июне - июле 2005 г., показали преобладание в море копепод и клadoцер ювенильных стадий (от 45 до 63 % от общей численности). В начале

августа их численность снизилась вдвое, и доминирующее положение заняли велигеры моллюсков. В конце августа - сентябре доля предпочитаемых личинками кормовых организмов возросла в планктоне до 80 % от общей численности (Вдодович и др., 2007). Увеличение численности предпочитаемых личинками кормов в августе, когда наблюдается их максимальная численность в море, способствовало снижению доли личинок с пустыми кишечниками до 15 % (рис. 6).

В 2006 г. в питании личинок рыб по численности преобладали науплии копепод (73 %), одновременно возросла доля кладоцер (20 %). Половину кормовых организмов по массе составляли копеподиты копепод, доля кладоцер сократилась вдвое (рис. 5). В кишечниках личинок, находящихся на внешнем типе питания, стали преобладать свежезаглоченные организмы, в то время как личинки, находящиеся на смешанном питании, имели сильно переваренные организмы. Процент личинок рыб с пустыми кишечниками сократился по сравнению с 2005 г. в 3 раза, составив всего 5 % (рис. 6).

В 2007 г. в пищевом комке личинок бычковых и собачковых доля кладоцер по численности выросла до 30 %, а доля науплий копепод незначительно снизилась (с 73 до 61 %), моллюски встречались единичными экземплярами. По массе преобладали копеподиты копепод (рис. 5). Личинки рыб с пустыми кишечниками не отмечены (рис. 6).

В 2008 г. в питании личинок рыб доминировали науплии копепод - 74 % по численности (преобладали организмы размером менее 0,2 мм), доля кладоцер составляла 15 % (рис. 5). Как и в предыдущем году, личинки с пустыми кишечниками больше не встречались (рис. 6).

Васильева Е. Д. Рыбы Черного моря // Определитель морских, солоноватоводных, эвригалинных и проходных видов с цветными иллюстрациями, собранными С.В. Богородским - М.: ВНИИРО, 2007. - 238 с.

Произошедшее с интродукцией гребневика *Beroe ovata* ослабление пресса *Mnemiopsis leidyi* на кормовой зоопланктон, по-видимому, способствовало улучшению трофических условий для роста и развития личинок рыб. Об этом свидетельствуют преобладание в пищевом комке личинок рыб науплиальных и копеподитных стадий копепод, наличие свежезаглоченной пищи и отсутствие, начиная с 2007 г., личинок с пустыми кишечниками (Вдодович и др., 2007; Гордина и др., 2004; Климова, 2005; Gordina et al., 2005; Finenko et al., 2003). Улучшение кормовой базы в 2000 - 2009 гг. способствовало выживанию личинок рыб и увеличению их численности до уровня 1960- 1970 гг. и середины 1980-х гг.

Таким образом, в 2000 - 2009 гг. на шельфе юго-западного Крыма происходило восстановление видового разнообразия и численности ихтиопланктона до уровня 1960 - 1970-х и середины 1980-х гг. Количество видов в ихтиопланктоне возросло до 55. В отличие от 1990 - 2002 гг. в 2003 - 2009 гг. отмечалась относительная стабильность в состоянии ихтиопланктона. Ослабление хищнического влияния *M. leidyi* на кормовой зоопланктон, по-видимому, способствовало улучшению трофических условий для роста и развития личинок рыб. Средняя численность личинок в 2008 и 2009 гг. достигла уровня 1960 - 1970-х и середины 1980-х гг. и составляла 66 и 72 экз./100 м³ соответственно. Однако высокая доля мертвой пелагической икры в ихтиопланктонных сборах, изменение видовой структуры личинок рыб в пользу непромысловых оседлых видов, а также увеличение доли «прочих» видов в ихтиопланктоне по сравнению с 1960-ми годами позволяют говорить о снижении нерестовой значимости исследуемой акватории для промысловых видов-мигрантов.

Вдодович И. В. Гордина А. Д., Павловская Т. В. и др. Особенности питания личинок рыб сем. Blenniidae и Gobiidae в связи с изменениями в прибрежном планктонном сообществе Черного моря // Вопр. ихтиол. - 2007. - 47, № 4. - С. 542 - 554.

- Водяницкий В. А., Казанова И. И. Определитель пелагических икринок и личинок рыб Черного моря // Тр. ВНИРО. - 1954. - 28. - С. 240 - 323.
- Горбунова Н. И. Размножение и развитие черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) // Тр. Севастоп. биол. ст. - 1958 - 10. - С. 108 - 125.
- Гордина А. Д. Многолетние колебания численности икринок камбалы калкана *Psetta maotica* (Scophthalmidae) в районе Севастополя // Вопр. ихтиол. - 1999. - 39, № 6. - С. 850 - 853.
- Гордина А. Д. Первое нахождение икры *Callionymus lyra* (Callionymidae) в Черном море // Вопр. ихтиол. - 2006. - 46, № 4. - С. 567.
- Гордина А. Д., Климова Т. Н. Ихтиопланктон Севастопольских бухт // Ихтиофауна черноморских бухт в условиях антропогенного воздействия - К.: Наук, думка, 1993. - С. 100 - 111.
- Гордина А. Д., Климова Т. Н. Динамика видового состава и численности ихтиопланктона в прибрежных и открытых водах // Современное состояние ихтиофауны Черного моря. - Севастополь: МГИ, 1995.-С. 74-94.
- Гордина А. Д., Павлова Е. В., Ткач А. В. и др. Анализ современного состояния ихтиопланктона Черного моря с позиций оценки перспектив рыбного промысла // Вопр. ихтиол. - 2004. - 44, № 1. - С. 118 - 123.
- Гордина А. Д., Салехова Л. П., Климова Т. Н. Видовой состав рыб как показатель современного состояния прибрежной экосистемы юго-западного шельфа Крыма // Морск. экол. журн. - 2004. - 3, № 2. - С. 15-24.
- Гордина А. Д., Ткач А. В., Павлова Е. В. и др. Состояние ихтиопланктонных сообществ в Севастопольской бухте (Крым) в мае-сентябре 1998 — 1999 гг. // Вопр. ихтиол. - 2003 - 43, № 2. - С. 184 - 193.
- Гордина А. Д., Ткач А. В., Севрикова С. Д. Реакция ихтиопланктона портовых зон Черного моря на антропогенное воздействие // Гидробиол. журн. - 1999.-№ 4.-С. 88-95.
- Гордина А. Д., Цыругина В. Г., Овсяный Е. И. и др. Состояние икры пелагических рыб в прибрежных водах Черного моря у г. Севастополя // Гидробиол. журн. - 2004. - 40, № 4. - С. 43 - 55.
- Губанов В. П., Стельмах Л. В., Клименко Н. П. Комплексные оценки качества вод Севастопольского взморья (Черное море) // Экология моря. - 2002. - Вып. 62.-С. 76-80.
- Губанова А. Д. Многолетние изменения сообщества мезозоопланктона Севастопольской бухты: Автореф. дис.канд. биол. наук. - Севастополь, 2004. - 21 с.
- Дехник Т. В. Ихтиопланктон Черного моря. - К.: Наук, думка, 1973. - 235 с.
- Дехник Т. В. Динамика численности, выживания и элиминации икринок и личинок массовых рыб // Основы биологической продуктивности Черного моря.-К.: Наук, думка, 1979.-С. 272-279.
- Дехник Т. В., Дука Л. А., Качина Э. М. и др. Размножение и экология массовых рыб Черного моря на ранних стадиях онтогенеза. - К.: Наук, думка, 1970.-211 с.
- Дехник Т. В., Павловская Р. М. Сезонные изменения видового состава, распределения и численности ихтиопланктона // Основы биологической продуктивности Черного моря. - К.: Наук, думка. 1979. - С. 268-272.
- Дука Л. А., Синюкова В. Н. Питание и пищевые взаимоотношения личинок массовых видов рыб Черного моря на ранних стадиях онтогенеза // Размножение и экология массовых видов рыб Черного моря на ранних стадиях онтогенеза. - К.: Наук, думка, 1970. - III с.
- Дука Л. А., Синюкова В. И. Руководство по изучению питания личинок и мальков морских рыб в естественных и экспериментальных условиях - К.: Наук, думка, 1976. -110 с.
- Загородняя Ю. А., Ковалёв А. В. Размерная структура планктонного зооценоза открытых вод Черного моря // Экология моря. - 1989. - Вып. 31. - С. 1-6.
- Иванов В. А., Овсяный Е. И., Репетин и др. Гидролого-гидрохимический режим Севастопольской бухты и его изменения под воздействием климатических и антропогенных факторов. - ЭКОСИ-Гидрофизика: Севастополь, 2006. - 91 с.
- Калинина Э. М. К вопросу об эффективности нереста черноморских пелагофильных рыб // Самоочищение, биопродуктивность и охрана водоемов и водотоков Украины. - К.: Наук, думка, 1975. - С. 172- 173.
- Климова Т. Н. Особенности вертикального распределения икринок камбалы калкана *Psetta maotica* (Pallas) (Scophthalmidae, Pisces) в Черном море /АН УССР ИнБИОМ. - Севастополь, 1993. - Деп. в ВИНТИ 20.05.93; № 1346-В93. - 16 с.
- Климова Т. И. Ихтиопланктон Черного моря как индикатор экологического состояния шельфовых вод Украины // Автореф. дис... канд. биол. наук. - М., 2005.-25 с.
- Климова Т. Н. Долговременные изменения летнего ихтиопланктона в районе бухты Круглая (Севастополь, Черное море) // Морск. экол. журн. - 2006. - 5, № 2. - С.33-45.
- Климова Т. Н. Ихтиопланктон в прибрежной акватории юго-западного Крыма в 2002 - 2008 гг. // Морск. экол. журн - 2010. - 10, № 1. - С.39 - 52.
- Климова Т. П., Вдодович И. В., Аннинский Б. Е. Состояние ихтиопланктона в западном секторе Черного моря в октябре 2005 г. // Вопр. ихтиол. - 2010. - 50, № 3. - С. 349-355.
- Климова Т. Н., Вдодович И. В., Загородняя Ю. А. и др. Состояние прибрежных ихтиопланктонных

- комплексов в разных акваториях черноморского шельфа в 2002 - 2003 гг. // Сучасні проблеми теоретичної і практичної іхтіології: тез. 2-й Міжнар. іхтіол. наук.-практ. конф. (16-19 верес. 2009 р.). - Севастополь, 2009. - С. 72 - 75.
- Миронов О. Г., Гордина А. Д., Руднева И. И. и др. Воздействие тяжелых нефтяных фракций на развивающуюся икру желто-красной собачки *Blennius sanguinolentus* // Вопр. ихтиол. - 1992. - 32, № 4. - С. 169 - 171.
- Никольский Г. В. Экология рыб. - М.: Высшая школа, 1961 - 336 с.
- Овен Л. С. Резорбция вителлогенных ооцитов как индикатор состояния популяций черноморских рыб и среды их обитания // Вопр. ихтиол. - 2004. - 44, № 1. - С. 124-129.
- Одум Ю. Экология. - М: Мир, 1986. - II. - 373 с.
- Патин С. А. Влияние загрязнения на биологические ресурсы и продуктивность Мирового океана. - М.: Пищ. пром.-сть, 1979. - 304 с.
- Павлова Е. В., Мельникова Е. Б. Годовые колебания количественных показателей зоопланктона в прибрежье у Севастополя (1998 - 2003) // Морск. эколог, журн. - 2006. - 5, №2. - С. 63 - 73
- Павлова Е. В., Овечный Е. Н., Гордина А. Д. и др. Современное состояние и тенденции изменения экосистемы Севастопольской бухты // Акватория и берега Севастополя: экосистемные процессы и услуги обществу. Севастополь, Аквита^ 1999. - С. 70 - 94.
- Парин Н. В. *Liza haematochila* - правильное видовое название кефали пиленгаса // Вопр. ихтиол. 2003 - 43. № 3. - С. 419-419.
- Петина Т. С. О среднем весе основных форм зоопланктона Черного моря // Тр. Севастоп. биол. ст. — 1957. — 9. — С. 39-57.
- Решетников Ю. С., Котляр А. Н., Расе Т. С., Шатуновский М. И. Пятиязычный словарь названий животных. Рыбы. Латинский-русский-английский-немецкий-французский. - М.: Рус. яз., 1989. - 733 с.
- Ткач А. В. Питание личинок рыб в Севастопольской бухте // Ихтиофауна черноморских бухт в условиях антропогенного воздействия - К.: Наук, думка. 1993.-С. 113 - 128.
- Ткач А. В., Гордина А. Д., Мельникова Е. Б. О питании личинок рыб сем. *Blenniidae* в прибрежной акватории у Севастополя (Черное море) в июне - августе 1998-2000 гг. // Экология моря. - 2002 - Киев, Вып. 59. - С. 56 - 60.
- Фёдоров В. Д., Гильманов Т. Г. Экология - М.: МГУ, 1980-462 с.
- Чащин А. К. Современное состояние промысловой популяции черноморской хамсы // Проблемы рационального использования биологических ресурсов окраинных и внутренних морей СНГ. 2-я Межгос. конф. (Ростов-на-Дону, апрель 1992 г.). - Ростов-н/Д., 1992.-С. 138-139.
- Чесалина Т. Л. О нересте пиленгаса *Mugil so-iyu* в Черном море // Вопр. ихтиол. - 1997. - 37, № 5. - С. 717-718.
- Gordina A. D., Zagorodnyaya Yu.A., Kideys A.E. et al. 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 // J. Mar. Biol. Ass. U. K. - 2005. - 85. - P. 537 - 548.
- Gucu A. C. Can overfishing be responsible for the successful establishment of *Mnemiopsis leidyi* in the Black Sea // Estuarine, Coastal and Shelf Science. - 2002.-54.-P. 439-451.
- Finenko G. A., Romanova Z. A., Abolmasova G. I. et al. Population dynamics, ingestion, growth and reproduction rates of the invader *Beroe ovata* and its impact on plankton community in Sevastopol Bay, the Black Sea // J. Plankton research. - 2003. - 25 (5). - P. 539 -549.
- Kideys A. E., Gordina A. D., Bingel F., Niermann U. The effect of environmental conditions on the distribution of eggs and larvae of anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Black Sea // ICES J. Mar. Sci. - 1999.-56.-P. 55-64.
- Klimova T. N., Vdodovich I. V., Zagorodnaya Yu., Dotsenko V. S. Ichthyoplankton of Feodosiya Bay in December 2006 // J. Ichthyol. - 2009. - 49, №.2. - P. 193 - 199.
- Pielou E. C. Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession // J. Theoret. Biol. - 1966.- 10.-P. 370-383.
- Prodanov K., Moncheva S., Konsulov A. et al. Resent ecosystem trends a long the Bulgarian Black Sea coast // Proc. Inst. Oceanolog. - Varna. - 2001. - P. 110-127.
- Simpson E. H. Measurement of diversity // Nature 1949.- 163.-688 pp.
- Shannon C. E., Weave W. The mathematical theory of communication. - Urbana, Univ. of Illinois Press, 1949,- 117 p.

ГЛАВА 4

МОРСКИЕ РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ

4.1. Современное состояние ресурсов макрофитов в крымского побережья

Морские макрофиты являются основным продукционным звеном прибрежных экосистем и играют в них важнейшую средообразующую роль. Их истощение, вызванное усиливающимся антропогенным воздействием, освоением береговой зоны, зачастую приводит к существенной перестройке и деградации донных биоценозов, включая бассейн Чёрного моря (Еремеев и др., 2009; Зайцев, 2006; Зайцев и др., 2006; Мильчакова, 2001, 2003; Zaisev, Mamaev, 1997).

Учитывая изменение качества морских вод, возросшую эвтрофикацию, а также экосистемную роль макрофитов, исследование их ресурсов приобретает высокую научно-практическую значимость, становится основой рационального природопользования черноморских прибрежных регионов (Калугина-Гутник, 1994; Мильчакова, 2001, 2003).

Наиболее полные сведения о ресурсах макрофитов Чёрного моря, крупнейшие скопления которых сосредоточены в северо-западной части, на крымском и кавказском шельфе, опубликованы свыше 30 лет назад (Калугина-Гутник, 1975). Хотя современные данные об их состоянии малочисленны, многие исследователи отмечают существенное снижение общих запасов макрофитов и ключевых видов - цистозиры (*Cystoseira barbata* (Stackhouse) C. Agardh, *C. crinita* Duby), филлофоры (*Phyllophora crispa* (Hudson) P.S. Dixon = *Ph. nervosa* (DC) Grev., *Ph. pseudoceranoides* (S.G. Gmelin) Newroth & A.R.A. Taylor, *Coccotylus truncatus* (Pall.) M.J. Wynne & J.N. Heine = *Ph. brodiei* (Turner) J. Ag.) и zostеры (*Zostera marina* L., *Z. noltii* Hornem.), особенно в нижней сублиторальной зоне (Еремеев и др., 2009; Вилкова, 2005а, б; Зайцев, 2006; Максимова, Лучина, 2002; Мильчакова, 2001, 2003; Мильчакова и др., 2006а, б; Milchakova, 2011).

Сравнительная оценка современного состояния ресурсов макрофитов, выявление особенностей их многолетней динамики и распределения проведена в прибрежной зоне Гераклейского и Тарханкутского п-овов, где сосредоточены наиболее крупные скопления водорослей на шельфе юго-западного и западного Крыма (Калугина-Гутник, 1975). Для сопоставления данных многолетнего мониторинга макрофитобентоса, осуществлённого с 1964 по 2008 гг., отбор проб проводили на одних и тех же участках, глубинах и по одинаковой методике. В прибрежной акватории обоих полуостровов гидробиотические разрезы закладывали на расстоянии 3 - 4 км у мысов и 8 - 10 км на участках, приглубого шельфа. При анализе данных использовали результаты четырех гидробиотических съёмов, выполненных специалистами лаборатории фиторесурсов ИнБИОМ НАНУ (2003 - 2008 гг.), а также все известные опубликованные и архивные материалы.

Акватории обоих полуостровов принадлежат к Западно-Крымской области Чёрного моря, их береговая линия слабо изрезана и подвержена воздействию неравномерной абразии (Зенкович, 1960). Берега Гераклейского п-ова сформированы массивными известняками и, местами (близ м. Фиолент), вулканическими породами. Открытые участки моря имеют приглубые берега, где преобладают вдольбереговые восточные и северо-западные течения со средней скоростью 15-20 см·с⁻¹, что определяет интенсивный обмен водных масс (Ациховская, Субботин, 2000). Донные осадки представлены преимущественно выходами скальных пород и валунно-глыбовым субстратом, уклон дна варьирует от 5 до 15°, что способствует формированию обширных зарослей макроводорослей.

В береговой зоне Тарханкутского п-ова узкие песчано-галечные пляжи чередуются с обрывистыми (до 50 - 60 м) скальными участками (Зенкович, 1960). Для прибрежной акватории характерны сильные подводные течения, которые в сочетании с длительными северо-восточными ветрами часто приводят к сгонным явлениям и способствуют активному перемешиванию водных масс (Гидрометеорология..., 1991). В прибрежной зоне преобладает сплошной скаловый пояс, покрытый густыми зарослями макроводорослей.

Ресурсы макрофитов прибрежной акватории Гераклейского п-ова (от м. Херсонес до м. Балаклавский). Общая длина береговой линии около 25 км; её наибольшая протяженность характерна для участка II (б.

Голубая - м. Фиолент), наименьшая - для участка I (м. Херсонес - б. Голубая) (табл. 1). Ширина фитали изменяется от 150 до 490 м, она максимальна на участке II, а минимальна - на участке IV (м. Кая-Баш - м. Балаклавский). Общая площадь, занятая донной растительностью, составляет 814 га.

Участок I, м. Херсонес - б. Голубая.

Общие запасы макрофитов оцениваются в 2678 т (табл. 1, рис. 1), их величина варьирует по глубинам от 101,2 до 735,5 т, при этом максимум отмечен на глубинах 1 - 3 м, а минимум - от 15 до 18 м. Наибольший запас фитомассы (рис. 2) зарегистрирован в верхней сублиторальной зоне, наименьший - нижней (78,8 и 5,8 тга⁻¹ соответственно). На 1 га сосредоточено в среднем 21 т макрофитов.



Рис. Г Распределение общих запасов (тыс. т) макрофитов в прибрежной зоне Гераклейского п-ова от м. Херсонес до м. Балаклавский (I - IV - номера участков, как в табл. 1)

Табл. 1. Общие сведения о запасах (т, сырая масса) макрофитов в прибрежной зоне Гераклейского и Тарханкутского п-овов (2003 – 2008 гг.)

Участок	Координаты участка (с.ш., в.д.)	Длина береговой линии, км	Площадь, га	Диапазон глубин, м	Запасы		
					общие	цистозиры	филлофоры
Гераклейский п-ов							
I, м. Херсонес – б. Голубая	44°35'0", 33°22'39" - 44°33'16", 33°24'31"	3,5	128	0,5 – 18	2677,9	1821,8/68*	168,3/6,3
II, б. Голубая – м. Фиолент	44°33'16", 33°24'31" - 44°29'48", 33°29'21"	10,8	432	0,5 – 18	7696,2	4906,8/64	208,3/2,7
III, м. Фиолент – м. Кая-Баш	44°29'48", 33°29'21" - 44°29'16", 33°33'32"	6,5	200	0,5 – 18	4886	2347,7/48	510,4/10,4
IV, м. Кая-Баш – м. Балаклавский	44°29'16", 33°33'32" - 44°29'36", 33°35'49"	3,7	54	0,5 – 20	931,3	355,0/38	172,9/18,6
Тарханкутский п-ов							
I, южный мыс б. Черноморская – урочище Рыбацкое	45°31'23", 32°41'35" - 45°28'55", 32°35'16"	9,4	212	0,5 – 10	3074,2	2624,1/85	0,1/0,2
II, урочище Рыбацкое – балка Кастель	45°28'55", 32°35'16" - 45°27'26", 32°32'44"	4,8	131	0,5 – 10	3281,2	2677,7/82	7,5/0,2
III, балка Кастель – урочище Джангуль	45°27'26", 32°32'44" - 45°25'43", 32°30'39"	4,0	117	0,5 – 15	2721,4	2156,0/79	36,2/1,3
IV, урочище Джангуль – м. Прибойный	45°25'43", 32°30'39" - 45°23'21", 32°28'44"	6,0	234	0,5 – 15	3295,2	2341,8/71	193,8/5,9
V, м. Тарханкут – урочище Атлеш	45°23'21", 32°28'44" - 45°19'60", 32°33'29"	5,6	443	0,5 – 15	5136,5	4035,3/79	73,8/1,4
VI, урочище Атлеш – м. Урет	45°19'60", 32°33'29" - 45°19'32", 32°40'50"	12,0	649	0,5 – 15	6660,1	3449,0/52	120,6/1,8
VII, м. Урет – пос. Окунёвка	45°19'32", 32°40'50" - 45°21'49", 32°47'72"	10,0	579	0,5 – 10	12814,7	7937,0/62	54,5/0,4

Примечание: * перед чертой – запасы, за чертой – доля (%) общих запасов макрофитов

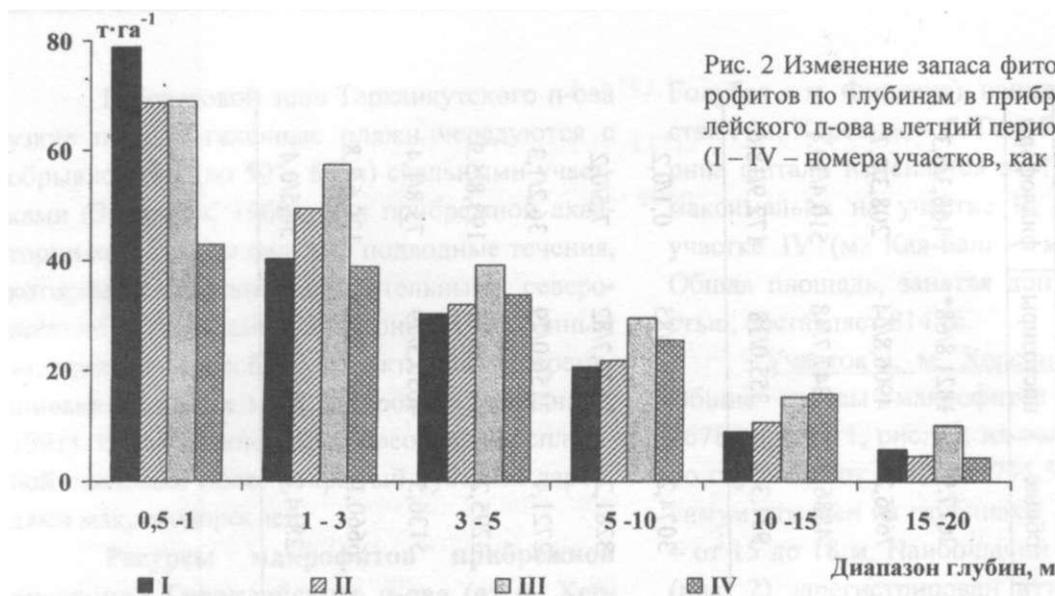


Рис. 2 Изменение запаса фитомассы ($t \cdot ga^{-1}$) макрофитов по глубинам в прибрежной зоне Гераклейского п-ова в летний период 2003 – 2004 гг. (I – IV – номера участков, как в табл.1)

Запасы видов *Cystoseira* составляют 1822 т (табл. 1), их величина колеблется по глубинам от 7,9 до 609,3 т. Наиболее значительные скопления цистозире сосредоточены на глубине от 1 до 3 м, наименьшие – с 15 до 18 м. Доля цистозире в общих запасах снижа-

ется с глубиной более чем на порядок (с 94 до 8 %). Запас её фитомассы максимален на глубине 0,5 – 1 м, вблизи границы фитали этот показатель снижается более чем на два порядка (74,4 и 0,5 $t \cdot ga^{-1}$ соответственно) (рис. 3). Средний запас фитомассы цистозире – 14,3 $t \cdot ga^{-1}$.

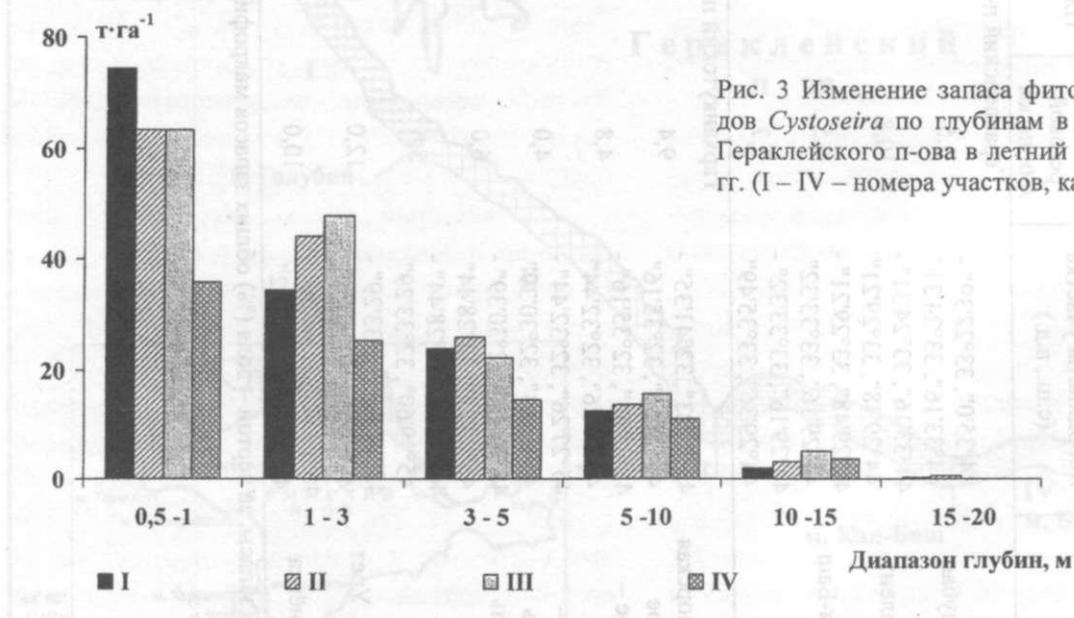


Рис. 3 Изменение запаса фитомассы ($t \cdot ga^{-1}$) видов *Cystoseira* по глубинам в прибрежной зоне Гераклейского п-ова в летний период 2003-2004 гг. (I – IV – номера участков, как в табл. 1)

Запасы *Ph. crista* определены в 168 т (табл. 1), их величина изменяется по глубинам от 4,5 до 78,3 т. В мелководной зоне (глубина 0,5 - 1 м) филофора не встречается, её вклад в общие запасы макрофитов с глубиной возрас-

тает с 1 до 37 %. Запас фитомассы филофоры увеличивается в диапазоне глубин 1 - 18 м от 0,3 до 2,2 $t \cdot ga^{-1}$ (рис. 4). Средняя величина этого показателя - около 1,3 $t \cdot ga^{-1}$.

Морские растительные ресурсы

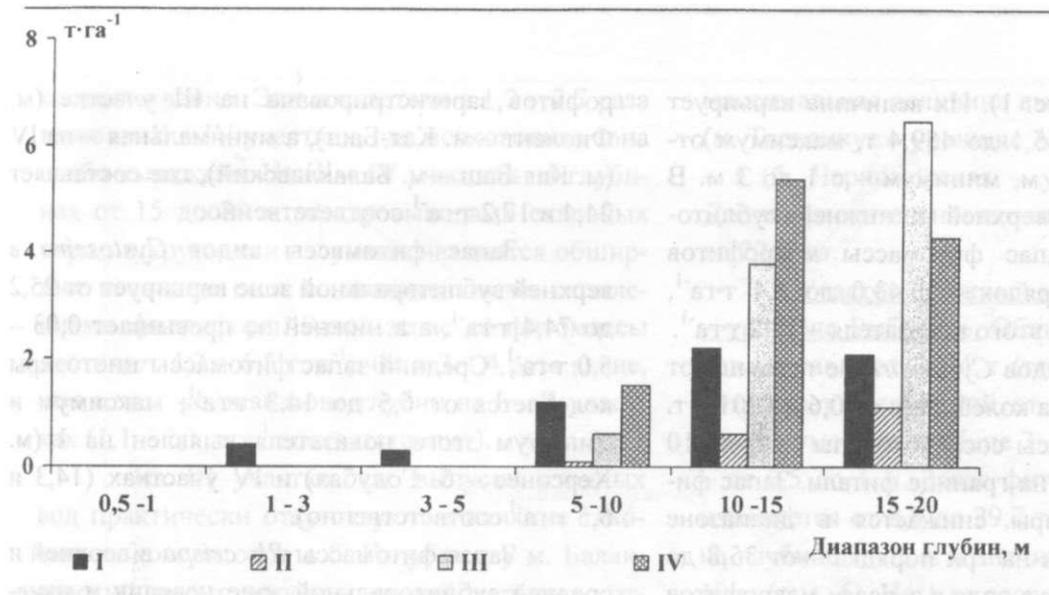


Рис. 4 Изменение запаса фитомассы (тга⁻¹) *Phyllophora crispa* по глубинам в прибрежной зоне Гераклейского п-ова в летний период 2003-2004 гг. (I - IV - номера участков, как в табл. 1)

Участок II, б. Голубая - м. Фиолент.
Общие запасы макрофитов достигают 7696 т (табл. 1, рис. 1). Их величина на глубине от 0,5 до 1 м составляет 897,7 т, а в диапазоне 1-15 м варьирует от 1342,7 до 1802,5 т. Вблизи нижней границы фитали запасы макрофитов не превышают 427,7 т. В направлении от верхней к нижней сублиторальной зоне запас их фитомассы снижается более чем на порядок - с 68,5 до 4,5 тга⁻¹ (рис. 2). Средний запас фитомассы макрофитов составляет 17,8 тга⁻¹.

Запасы видов *Cystoseira* определены в 4907 т (табл. 1), их величина колеблется по глубинам от 46 до 1230 т. Наибольшие запасы сосредоточены в диапазоне 3 - 5 м, наименьшие - на границе фитали. Доля цистозир в общих запасах снижается от верхней к нижней границе фитали с 93 до 11 %. В этих границах запас её фитомассы изменяется от 63,4 до 0,5 тга⁻¹. Максимальная фитомасса цистозир отмечена на глубине 0,5 - 1 м, минимальная - от 15, до 18 м (рис. 3). Средний запас её фитомассы составляет 11,4 тга⁻¹.

Запасы *Ph. crispa* оцениваются в 208 т (табл. 1). В верхней и средней сублиторальной зоне филлофора не встречается. Её запасы возрастают на глубинах от 5 до 18 м с 4 до 103,1 т, а вклад в запасы макрофитов в этом диапазоне глубин - с 0,2 до 24,0 %.

Средний запас фитомассы филлофоры не превышает 0,5 тга⁻¹.

Участок III, м. Фиолент - м. Кая-Баш.
Общие запасы макрофитов определены в 4886 т (табл. 1, рис. 1). Их величина изменяется по глубинам от 93 до 2245 т, с максимумом на 3 - 5 м и минимумом от 1 до 3 м. Запас фитомассы макрофитов с увеличением глубины снижается с 69 до 10 тга⁻¹ (рис. 2), его среднее значение достигает 24,4 тга⁻¹.

Запасы видов *Cystoseira* составляют 2348 т, из них половина приходится на диапазон глубин 3 - 5 м. Наименьшая величина запасов отмечена вблизи нижней границы фитали, где она не превышает 1,2 т. Вклад цистозир в запасы макрофитов уменьшается от верхней к нижней сублиторальной зоне с 92,1 до 0,4 %, а запас её фитомассы более чем на три порядка - от 63,41 до 0,04 тга⁻¹ (рис. 3). Средняя величина этого показателя составляет 11,7 тга⁻¹.

Запасы *Ph. crispa* оценены в 510 т, они сосредоточены преимущественно на глубинах 10 - 18 м. Вклад филлофоры в запасы макрофитов с увеличением глубины возрастает от 2 до 65 %, а её фитомасса - с 0,6 до 6,5 тга⁻¹ (рис. 4). В среднем на 1 га обнаружено 2,5 т филлофоры.

Участок IV, м. Кая-Баш - м. Балаклавский. Общие запасы макрофитов невелики -

931 т (табл. 1, рис. 1). Их величина варьирует по глубинам от 35,1 до 459,4 т, максимум отмечен от 5 до 10 м, минимум - с 1 до 3 м. В направлении от верхней к нижней сублиторальной зоне запас фитомассы макрофитов снижается на порядок - с 43,0 до 4,4 тта^м, средняя величина этого показателя - 17,2 тта^м.

Запасы видов *Cystoseira* не превышают 355 т, их величина колеблется от 0,6 до 201,3 т. Наибольшие запасы сосредоточены от 5 до 10 м, наименьшие - на границе фитали. Запас фитомассы цистозеры снижается в диапазоне глубин 0,5 - 15 м на три порядка - от 35,8 до 0,03 тта^м (рис. 3), а доля в запасах макрофитов - на порядок (от 83 до 0,8 %). Средняя величина запаса фитомассы цистозеры - 6,5 тта^м.

Запасы *Ph. crispa*, произрастающей на глубинах 5 - 20 м, невелики и составляют 173 т. Вклад филлофоры в запасы макрофитов с глубиной возрастает с 6 до 98 %, а её фитомасса - с 1,5 до 5,4 тта^м (рис. 4). Среднее значение запаса фитомассы филлофоры - 3,2 тта^м.

Особенности пространственного распределения запасов макрофитов в прибрежной зоне Гераклейского п-ова. В акватории от м. Херсонес до м. Балаклавский общие запасы макрофитов оцениваются в 16,2 тыс. т, из них почти 9 тыс. т приходится на *Cystoseira crinita* и *C. barbata*, а 1,1 тыс. т - *Phyllophora crispa* (58 и 6,5 % соответственно). В среднем на 1 га исследуемого побережья сосредоточено 19,9 т макрофитов, в том числе 11,6 т цистозеры и 1,3 т филлофоры.

Сравнительный анализ ресурсов макрофитов (в том числе видов *Cystoseira* и *Ph. crispa*) на разных участках проводили по расчётным величинам запаса их фитомассы, поскольку данные об общих запасах существенно отличаются из-за разной длины береговой линии и ширины фитали. Обширные заросли макрофитов сосредоточены в верхней и средней сублиторальной зоне, где запас их фитомассы варьирует от 30,3 до 78,9 тта^м. В нижней сублиторальной зоне и вблизи границы фитали этот показатель ниже в 6 - 7 раз. Максимальная средняя величина фитомассы мак-

рофитов зарегистрирована на III участке (м. Фиолент - м. Кая-Баш), а минимальная - на IV (м. Кая-Баш - м. Балаклавский), где составляет 24,4 и 17,2 тта^м соответственно.

Запас фитомассы видов *Cystoseira* в верхней сублиторальной зоне варьирует от 25,2 до 74,4 тта^м, а в нижней не превышает 0,03 - 5,0 тта^м. Средний запас фитомассы цистозеры колеблется от 6,5 до 14,3 тта^м, максимум и минимум этого показателя выявлен на I (м. Херсонес - б. Голубая) и IV участках (14,3 и 6,5 тта^м соответственно).

Запас фитомассы *Ph. crispa* в верхней и средней сублиторальной зоне невелик и изменяется от 0,2 до 0,4 тта^м, а в нижней возрастает в 3 - 16 раз. Средний запас фитомассы филлофоры варьирует от 0,5 до 3,2 тта^м, его наибольшая и наименьшая величина зарегистрирована на IV и II участках (б. Голубая - м. Фиолент), где составляет 3,2 и 0,5 тта^м соответственно.

В верхней и средней сублиторальной зоне акватории Гераклейского п-ова доля цистозеры в запасах макрофитов изменяется от 43 до 94 %, в нижней она снижается до 20 - 30 %, а вблизи границы фитали не превышает 0,4 - 11 %. Вклад филлофоры с увеличением глубин от 1 до 20 м возрастает с 0,8 до 98 %.

На распределение донной растительности в прибрежной зоне Гераклейского п-ова в наибольшей степени влияют особенности берегового склона, состава и структуры донных осадков, локальные экологические условия и комплексное загрязнение. Так, на I - III участках донные осадки представлены преимущественно выходами гряды потухшего вулкана, а зона песка и ракушечника находится за границей фитали. Здесь в верхней и средней сублиторальной зоне отмечена высокая плотность зарослей макрофитов (в том числе цистозеры), а в нижней распространение глубоководных видов, включая филлофору, ограничено. На I участке в верхней сублиторальной зоне (0,5 - 1 м) находятся сглаженные выходы скальных пород, поэтому запас фитомассы макрофитов и цистозеры достигает 78,8 и 74,4 тта^м

соответственно. Эти показатели в 1,2 - 2,7 раза ниже на II - IV участках, где мелководная зона слабо выражена. На III - IV участках на глубинах от 15 до 20 м между выходами скальных пород и крупными валунами находятся обширные песчаные поля со значительными скоплениями филофоры. Здесь запас её фитомассы достигает 4,3 - 6,5 тга³, что в 3 - 4 раза выше, чем в том же диапазоне глубин на I - II участках (1,1 - 2,1 тга³ соответственно).

На III участке, где выпуски сточных вод практически отсутствуют, а влияние таковых из коллекторов в б. Голубая и у м. Балаклавский носит опосредованный характер, отмечен наибольший средний запас фитомассы макрофитов - 24,4 тга³. Показательно, что здесь в нижней сублиторальной зоне на 1 га произрастает более 5 т цистозеры, что в 1,4 - 2,4 раза выше, чем на других участках. На IV участке (м. Кая-Баш - м. Балаклавский) сброс хозяйственно-бытовых и промышленных стоков осуществляется непосредственно у берега, что губительно воздействует на фитоценозы верхней и средней сублиторальных зон, где растительный покров существенно изрежен. Средний запас фитомассы макрофитов и цистозеры составляют 17,2 и 6,5 тга³ соответственно, что в 1,1 - 1,4 и 1,7 - 2,2 раза ниже по сравнению с этими же показателями на других участках. Обилие филофоры на IV участке на глубине свыше 10 м, объясняется, по-видимому, близостью залегания песков и вдольбереговыми течениями открытого прибрежья, что способствует очищению акватории.

Ресурсы макрофитов прибрежной акватории Тарханкутского п-ова (от южного мыса б. Черноморская до пос. Окунёвка). Общая длина береговой линии - около 52 км (за исключением участка между м. Тарханкут и м. Прибойный). Наибольшей протяженностью характеризуется участок VI (урочище Атлеш - м. Урет), наименьшей - участок III (балка Кастель - урочище Джангуль), их длина составляет соответственно 12,0 и 4,0 км (табл. 1; рис. 5). Ширина фитали изменяется от 227 до 632 м, её

максимальная величина выявлена на V участке (м. Тарханкут - урочище Атлеш), минимальная - I (б. Черноморская - урочище Рыбацкое). Донная растительность занимает площадь около 2365 га.

Участок I, южный мыс б. Черноморская - урочище Рыбацкое. Общие запасы макрофитов составляют 3074 т (табл. 1). Их величина возрастает с глубиной от 69,3 до 1828,7 т, с максимумом на глубине 3 - 5 м и минимумом - от 0,5 до 1 м. Запас фитомассы макрофитов изменяется от 8,8 до 29,7 тга³, он более высок на глубине 1 - 3 м и значительно ниже от 5 до 10 м (рис. 6). На 1 га сосредоточено в среднем 14,5 т макрофитов.

Запасы видов *Cystoseira* оцениваются в 2624 т (табл. 1). Их величина возрастает с глубиной в 30 раз - от 53,2 до 1570,3 т. Наибольшие запасы обнаружены на глубинах 3 - 5 м, наименьшие - от 0,5 до 1 м. Доля цистозеры в запасах макрофитов варьирует по глубинам от 77 до 86 %. Запас её фитомассы в верхней сублиторальной зоне изменяется незначительно - от 22,6 до 24,3 тга³, тогда как вблизи границы фитали он снижается более чем вдвое (рис. 7). Средний запас фитомассы цистозеры составляет 12,4 тга³.

Незначительные скопления *Ph. crisper* сосредоточены на глубинах 5 - Юм. Величина её запасов и среднего запаса фитомассы очень низка - 0,06 т и 0,001 тга³ соответственно.

Участок II, урочище Рыбацкое - балка Кастель. Общие запасы макрофитов определены в 3281 т (табл. 1, рис. 5). Их величина колеблется по глубинам от 38,1 до 2183,2 т, максимум отмечен на 3 - 5 м, минимум - от 0,5 до 1 м. Запас фитомассы макрофитов довольно значителен, он изменяется от 15,5 до 39,6 тга³ (рис. 6); в среднем на 1 га произрастает 25,1 т.

Запасы видов *Cystoseira* оценены в 2678 т, из них более половины сосредоточено в верхней и средней сублиторальной зонах, где их величина возрастает с глубиной с 27,2 до 1795,3 т. На глубинах 5 - 10 м запасы цистозеры не превышают 780,4 т.

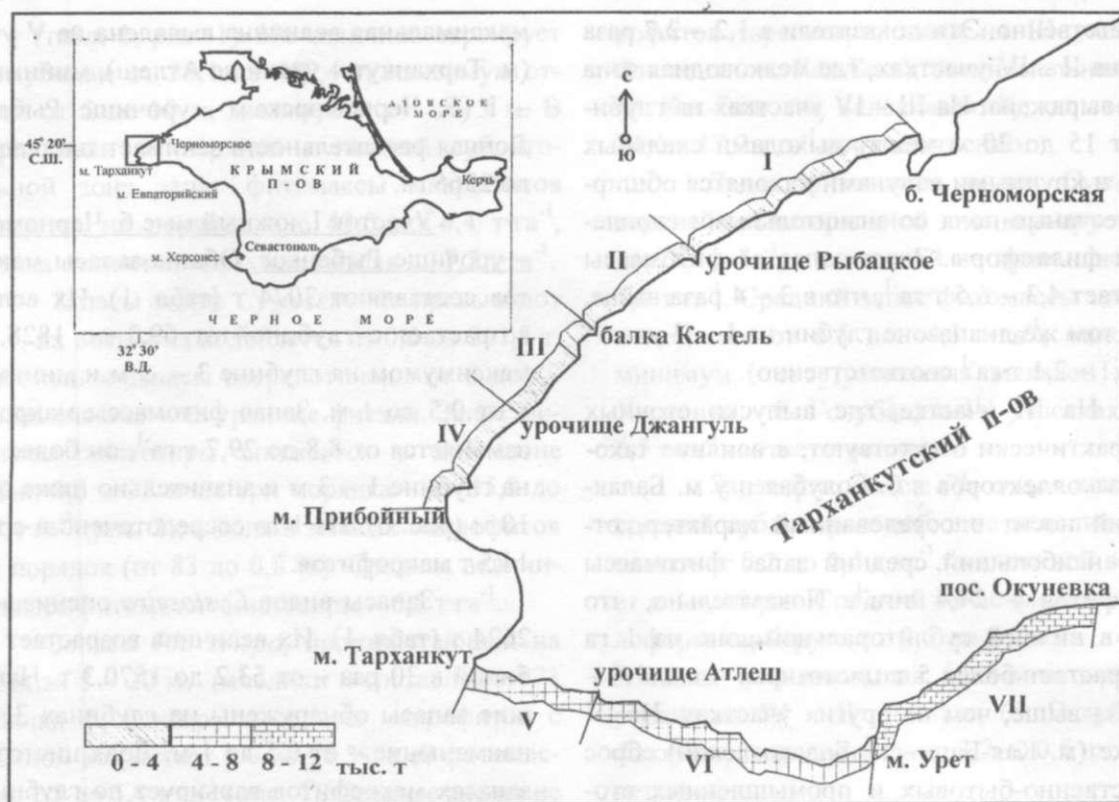


Рис. 5 Распределение общих запасов (тыс. т) макрофитов в прибрежной зоне Тарханкутского п-ова от южно-го мыса б. Черноморская до пос. Окуневка (I – VII – номера участков, как в табл.1)

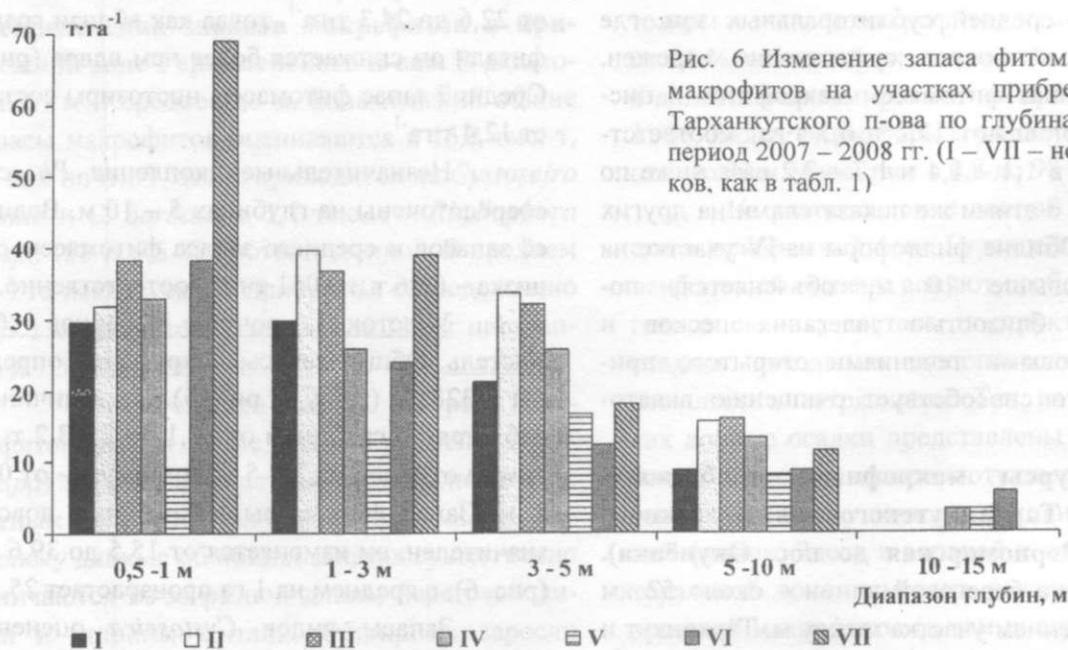


Рис. 6 Изменение запаса фитомассы (т·га⁻¹) макрофитов на участках прибрежной зоны Тарханкутского п-ова по глубинам в летний период 2007 – 2008 гг. (I – VII – номера участков, как в табл. 1)

Доля цистозирры в запасах макрофитов увеличивается с глубиной с 71 до 82 %. Запас её фитомассы варьирует от 22,7 до 31,2 т·га⁻¹ на 0,5 – 5 м, а глубже снижается вдвое – до 12,5

т·га⁻¹ (рис. 7). Средняя величина этого показателя составляет 20,5 т·га⁻¹.

Запасы *Ph. crispa* не превышают 7,5 т (0,2 % общих запасов макрофитов).

Морские растительные ресурсы

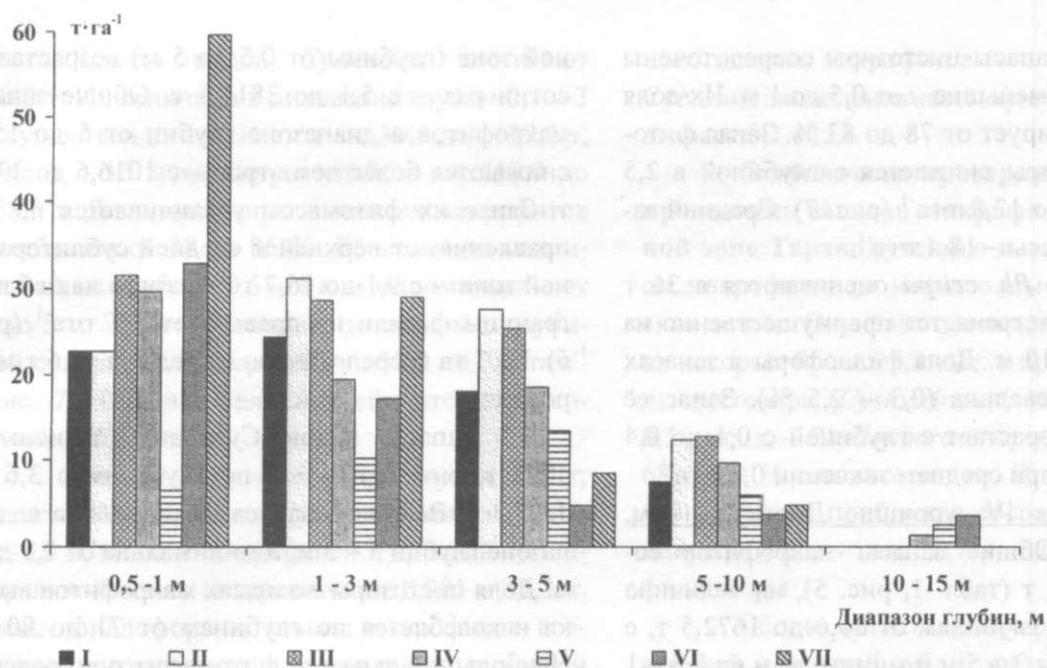


Рис. 7 Изменение запаса фитомассы ($t \cdot ga^{-1}$) видов *Cystoseira* в прибрежной зоне Тарханкутского п-ова по глубинам в летний период 2007 – 2008 гг. (I – VII – номера участков, как в табл. 1)

Доля филофоры в запасах макрофитов колеблется в диапазоне глубин 1 – 10 м от 0,01 до 0,3 %. Запас её фитомассы составляет $0,1 t \cdot ga^{-1}$ на

глубинах 1 – 5 м, а глубже снижается в десятки раз (рис. 8). Средняя величина этого показателя очень низка – $0,06 t \cdot ga^{-1}$.

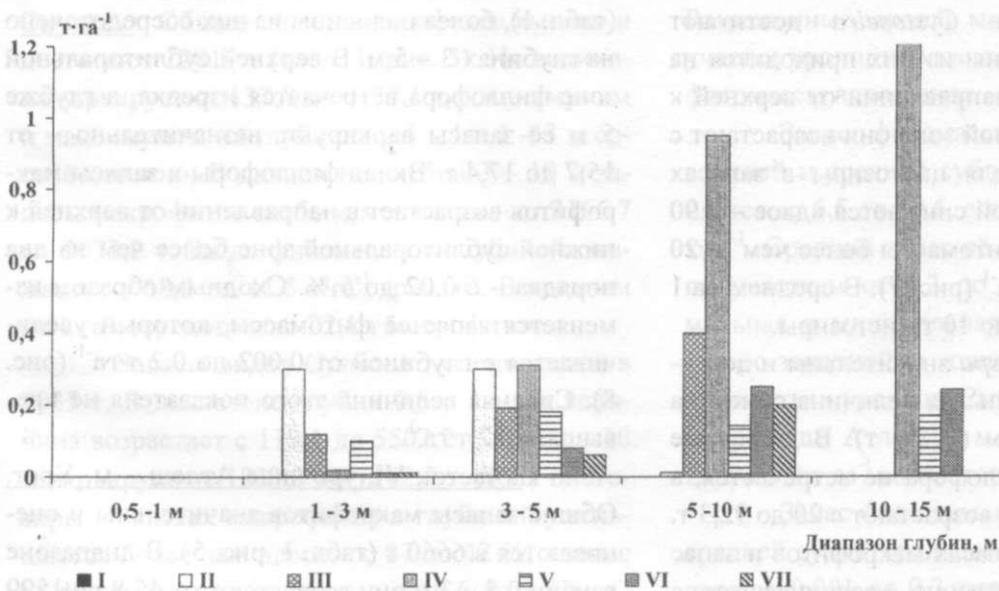


Рис. 8 Изменение запаса фитомассы ($t \cdot ga^{-1}$) *Phyllophora crista* в прибрежной зоне Тарханкутского п-ова по глубинам в летний период 2007– 2008 гг. (I – VII – номера участков, как в табл. 1)

Участок III, балка Кастель - урочище Джангуль. Общие запасы макрофитов достигают 2721 т (табл. 1, рис. 5), их величина возрастает по глубинам с 22,8 до 1564,9 т, с максимумом на 3 - 5 м и минимумом - от 0,5 до 1 м. Запас фитомассы снижается с глубиной бо-

лее чем вдвое - с 38,1 до 16,1 тга⁻¹ (рис. 6). На 1 га произрастает в среднем 23,2 т макрофитов.

Запасы видов *Cystoseira* определены в 2156 т (табл. 1), их величина изменяется по глубинам от 19,0 до 1249,7 т.

Наибольшие запасы цистозирры сосредоточены на 3 - 5 м, наименьшие - от 0,5 до 1 м. Их доля высока и варьирует от 78 до 83 %. Запас фитомассы цистозирры снижается с глубиной в 2,5 раза - с 31,6 до 12,8 тга^м (рис. 7). Средний запас её фитомассы - 18,4 тга^м.

Запасы *Ph. crispa* оцениваются в 36 т (табл. 1), она встречается преимущественно на глубинах 5 - 10 м. Доля филофоры в запасах макрофитов невелика (0,3 - 2,5 %). Запас её фитомассы возрастает с глубиной с 0,1 до 0,4 тга^м (рис. 8), при среднем значении 0,3 тга^м.

Участок IV, урочище Джангуль - м. Прибойный. Общие запасы макрофитов составляют 3295 т (табл. 1, рис. 5), их величина изменяется по глубинам от 29,6 до 1672,5 т, с максимумом на 3 - 5 м и минимумом на 0,5 - 1 м. Вблизи границы фитали общие запасы не превышают 213,9 т. В направлении от верхней к нижней сублиторальной зоне запас фитомассы макрофитов снижается на порядок - с 32,9 до 3,2 тга^м (рис. 6). В среднем на 1 га произрастает 14,1 т макрофитов.

Запасы видов *Cystoseira* достигают 2342 т. Более половины из них приходится на глубины 3 - 5 м. В направлении от верхней к средней сублиторальной зоне они возрастают с 26,6 до 1218,4 т. Доля цистозирры в запасах макрофитов с глубиной снижается вдвое - с 90 до 45 %, а запас её фитомассы более чем в 20 раз - с 29,6 до 1,4 тга^м (рис. 7). В среднем на 1 га сосредоточено около 10 т цистозирры.

Запасы *Ph. crispa* значительны и достигают 194 т. Их наибольшая величина отмечена на глубинах 5 - 15 м (173,8 т). В диапазоне глубин 0,5 - 1 м филофора не встречается, а от 3 до 10 м её запасы возрастают с 20 до 92,3 т. Доля филофоры в запасах макрофитов и запас её фитомассы существенно увеличиваются с глубиной - с 0,1 до 38 % и с 0,02 до 1,2 тга^м соответственно. В среднем на 1 га произрастает 0,8 т филофоры.

Участок V, м. Тарханкут - урочище Атлеш. Общие запасы макрофитов достигают 5136,5 т (табл. 1, рис. 5). Их величина в направлении от верхней к средней сублиторальной

зоне (глубины от 0,5 до 5 м) возрастает в сотни раз - с 5,1 до 3811,5 т. Общие запасы макрофитов в диапазоне глубин от 5 до 15 м снижаются более чем втрое - с 1016,6 до 295,4 т. Запас их фитомассы увеличивается по направлению от верхней к средней сублиторальной зоне - с 9,1 до 16,7 тга^м, тогда как вблизи границы фитали не превышает 3,3 тга^м (рис. 6). На 1 га сосредоточено в среднем 11,6 т макрофитов.

Запасы видов *Cystoseira* оценены в 4035 т, они варьируют по глубинам с 3,6 до 3053,3 т. Величина запаса максимальна в диапазоне глубин 3 - 5 м, а минимальна от 0,5 до 1 м. Доля цистозирры в запасах макрофитов высока и колеблется по глубинам от 71 до 80 %. Наибольший запас её фитомассы приурочен к диапазону глубин 3 - 5 м, где достигает 13,4 тга^м. Этот показатель снижается на глубинах от 0,5 до 3 м в 1,3 - 2 раза, а от 5 до 15 м - в 2,2 - 5,4 раза (рис. 7). Средний запас фитомассы цистозирры составляет 9,1 тга^м.

Запасы *Ph. crispa* определены в 74 т (табл. 1), более половины из них сосредоточено на глубинах 3 - 5 м. В верхней сублиторальной зоне филофора встречается изредка, а глубже 5 м её запасы варьируют незначительно - от 15,7 до 17,4 т. Вклад филофоры в запасы макрофитов возрастает в направлении от верхней к нижней сублиторальной зоне более чем на два порядка - с 0,02 до 5 %. Сходным образом изменяется запас её фитомассы, который увеличивается с глубиной от 0,002 до 0,2 тга^м (рис. 8). Средняя величина этого показателя не превышает 0,2 тга^м.

Участок VI, урочище Атлеш - м. Урет. Общие запасы макрофитов значительны и оцениваются в 6660 т (табл. 1, рис. 5). В диапазоне глубин 0,5 - 3 м они возрастают от 45,8 до 1599 т, а от 3 до 10 м слабо варьируют - с 1730,7 до 2053,5 т. Вблизи нижней границы фитали общие запасы макрофитов также высоки и составляют 1231 т. Запас фитомассы макрофитов с глубиной снижается более чем в 6 раз - с 38,2 до 5,8 тга^м (рис. 6). В среднем на 1 га произрастает 10,3 т макрофитов.

Запасы видов *Cystoseira* достигают 3449 т. Их величина в диапазоне глубин 0,5 - 3 м существенно изменяется - с 39,5 до 1139,3 т, а на 3 - 15 м варьирует слабо - от 659,0 до 868,3 т. Доля цистозир в запасах макрофитов колеблется от 38 до 86 %. Её величина максимальна на глубине 0,5 - 1 м и минимальна - от 3 до 5 м. Запас фитомассы цистозир с глубиной снижается на порядок - с 32,9 до 3,5 тга^{III} (рис. 7). Средняя величина её фитомассы составляет 5,3 тга^{III}.

Запасы *Ph. crisper* определены в 121 т, из них 90% сосредоточено в диапазоне глубине 5 - 15 м, тогда как в верхней и средней сублиторальной зонах не превышают 0,001 - 11,3 т. Вклад филлофоры в запасы макрофитов возрастает в сотни раз по направлению к нижней сублиторальной зоне - с 0,002 до 4 %. Сходным образом увеличивается запас фитомассы филлофоры - с 0,001 до 0,25 тга^{III} (рис. 8). В среднем на 1 га сосредоточено не более 0,2 т филлофоры.

Участок VII, м. Урет - побережье у пос. Окунёвка. Общие запасы макрофитов высоки и достигают 12815 т (табл. 1, рис. 5). Их величина варьирует от 137,8 до 7437,1 т, с минимумом и максимумом на глубинах 0,5 - 1 и 1 - 3 м соответственно. В диапазоне глубин 3 - 10 м запасы макрофитов слабо изменяются - от 2166,7 до 3073,2 т. Запас фитомассы с глубиной снижается с 68,9 до 11,5 тга^{III} (рис. 6). В среднем на 1 га сосредоточено 22,1 т макрофитов.

Запасы видов *Cystoseira* оцениваются в 7937 т. В диапазоне глубин 0,5 - 3 м их величина возрастает с 119,1 до 5502,2 т, а на 3 - 10 м варьирует от 1033,3 до 1282,3 т. Доля цистозир в запасах макрофитов с глубиной уменьшается более чем вдвое - с 87 до 42 %, а запас её фитомассы на порядок - с 59,6 до 4,8 тга^{III} (рис. 7). В среднем на 1 га сосредоточено 13,7 т цистозир.

Запасы *Ph. crisper* не превышают 54,5 т, на их долю приходится 0,4 % общих запасов макрофитов. В мелководной зоне филлофора встречается изредка, её запасы на глубине от 1 до 10 м возрастают с 0,9 до 46,2 т, а доля в об-

щих запасах макрофитов - с 0,01 до 1,5 %. Средний запас фитомассы филлофоры не превышает 0,1 тга^{III}.

Особенности пространственного распределения запасов макрофитов в прибрежной зоне Тарханкутского п-ова. Общие запасы макрофитов от южного мыса б. Черноморская до пос. Окунёвка оцениваются в 37 тыс. т, из которых более 25,2 тыс. т приходится на виды цистозир *{Cystoseira crinita* и *C. barbata*) и 0,5 тыс. т - *Phyllophora crispa*, что составляет 68 и 1,3 % соответственно. В среднем на 1 га исследуемого побережья сосредоточено 15,6 т макрофитов, из них 10,7 т цистозир и 0,2 т филлофоры.

Общие запасы макрофитов высоки в верхней и средней сублиторальной зоне. Здесь запас их фитомассы варьирует от 9,1 до 68,9 тга^{III}, тогда как в нижней сублиторали не превышает 3,2 - 5,8 тга^{III}. Значительные скопления макрофитов сосредоточены на участке урочище Рыбацкое - балка Капель, где средний запас их фитомассы составляет 25,1 тга^{III}. Разреженные заросли макрофитов выявлены на участке урочище Атлеш - м. Урет, где запас их фитомассы вдвое ниже - 10,3 тга^{III}.

Запас фитомассы видов *Cystoseira* в верхней и средней сублиторальной зоне изменяется от 6,5 до 59,6, а в нижней - от 1,4 до 3,5 тга^{III}. Средний запас её фитомассы колеблется по участкам от 5,3 до 20,5 тга^{III}, её максимальная и минимальная величина выявлена в северо-западной и южной части полуострова на участках урочище Рыбацкое - балка Капель и урочище Атлеш - м. Урет, где составляет 20,5 и 5,3 тга^{III} соответственно.

Запас фитомассы *Ph. crisper* в верхней и средней сублиторальной зоне невелик и варьирует от 0,001 до 0,3 тга^{III}. Значительные скопления филлофоры зарегистрированы на глубинах 10 - 15 м, где величина запаса фитомассы составляет 0,2 - 1,2 тга^{III}. Максимальная и минимальная величина среднего запаса фитомассы филлофоры отмечена в северо-западном и северном побережье п-ова на участках

урочище Джангуль - м. Прибойный и южный мыс б. Черноморская - урочище Рыбацкое, где она составляет 0,8 и 0,001 тга³ соответственно.

Доля цистозиры в запасах макрофитов с глубиной снижается с 90 до 38 %, а филлофоры, наоборот, возрастает - с 0,01 до 38 %.

На распределение донной растительности в прибрежной зоне Тарханкутского п-ова оказывают влияние особенности состава и структуры донных осадков, орография берегового склона и вдольбереговые течения. Так, в верхней сублиторальной зоне его южной части (участок м. Урет - пос. Окунёвка) расположены сглаженные выходы скальных пород с густыми зарослями макрофитов и цистозиры. Здесь запас их фитомассы варьирует от 39,1 до 68,9 и от 29,0 до 59,6 тга³ соответственно. В этой же мелководной зоне на участке от южного мыса б. Черноморская до м. Прибойный, где донные осадки представлены крупной галькой и мелкими валунами, плотность зарослей невысока, а величина запаса фитомассы макрофитов и цистозиры почти вдвое ниже. Сходным образом они характеризуются и в западной части полуострова (участок м. Тарханкут - урочище Атлеш), где верхняя сублиторальная зона представлена отвесными скалами, начинающимися непосредственно у берега. Запасы филлофоры наиболее значительны на участке урочище Джангуль - м. Прибойный на глубине от 5 до 15 м, где сосредоточено более трети её общих запасов на всём исследуемом побережье, что связано, по натурным водолажным наблюдениям, с обширной зоной песка и ракушечника.

В целом, прибрежная акватория Тарханкутского п-ова характеризуется низкой антропогенной нагрузкой, за исключением участка от южного мыса бухты Черноморская до урочища Рыбацкое, где на донную растительность оказывает влияние хозяйственно-бытовые стоки г. Черноморское. Здесь средний запас фитомассы макрофитов и видов *Cystoseira* составляет 14,5 и 12,4 тга³, что в 1,7 раза ниже по сравнению с этими же показателями на расположенном вблизи участке урочище

Рыбацкое - балка Капель, удалённого от прямых источников загрязнения.

Сравнительный анализ пространственного распределения макрофитов и их запасов в акватории Гераклейского и Тарханкутского п-овов показал, что общий запас фитомассы у юго-западного побережья Крыма в 1,3 раза выше, чем западного, а фитомассы цистозиры - сходен. Для Гераклейского п-ова, по сравнению Тарханкутским, выявлен более высокий запас фитомассы филлофоры (1,3 тга³ и 0,2 тга³ соответственно), что, возможно, объясняется различиями в ширине фитали и площади зоны песка и ракушечника. В прибрежной зоне всего Гераклейского п-ова и участка Тарханкутского от м. Урет до п. Окунёвка величина запаса фитомассы макрофитов и цистозиры в верхней сублиторальной зоне сопоставима (39 - 79, 25 - 74 и 39 - 69, 29 - 60 тга³ соответственно), что, вероятно, обусловлено сходством структуры берегового склона и донных осадков. На других участках Тарханкутского п-ова, где площадь верхней и средней сублиторали незначительна, эти показатели в 2 - 4 раза ниже (4 - 40 и 7-33 тга³).

На всех исследованных участках Гераклейского и Тарханкутского п-овов доля цистозиры в запасах макрофитов варьирует от 38 до 68 и от 52 до 85 %, а вклад филлофоры - от 2,7 до 18,6 % и от 0,2 до 5,9 % соответственно.

Для эвтрофных участков обоих полуостровов (м. Кая-Баш - м. Балаклавский, южный мыс б. Черноморская - урочище Рыбацкое) выявлено незначительное различие среднего запаса фитомассы макрофитов (17,2 и 14,5 тга³), тогда как у цистозиры он почти вдвое ниже (12,4 и 6,5 тга³ соответственно). Это, вероятно, объясняется тем, что у юго-западного побережья Крыма цистозира произрастает до 20 м, а у его западного региона - до 10 м. Средний запас фитомассы макрофитов на участках Тарханкутского и Гераклейского п-овов, удалённых от прямых источников загрязнения, отличается незначительно (25,1 и 24,4 тга³), тогда как у цистозиры он вдвое ниже на юго-западе (20,5 и 11,7 тга³ соответственно).

Приведенные данные косвенно свидетельствуют о более благополучном состоянии прибрежной экосистемы Гераклейского п-ова, по сравнению с таковой Тарханкутского.

В целом, шельфовая зона обоих полуостровов характеризуется высокой сохранностью донной растительности и имеет значение как резерват её ключевых видов.

4.2. Многолетняя динамика ресурсов макрофитов

Прибрежная зона Гераклейского п-ова.

С 1964 по 2005 гг. выявлена существенная трансформация структуры фитоценозов и запасов макрофитов, в том числе видов *Cystoseira* и *Phyllophora crispa*. Так, в структуре фитоценозов I и II участков (от м. Херсонес до м. Фиолент), для которых имеется 30-летний ряд наблюдений, зафиксированы признаки деградации (Калугина-Гутник, 1982, Мильчакова, 2003).

На этих участках за период с 1977 по 2003 гг. общие запасы макрофитов снизились в 1,3 раза, филлофоры - более чем в 16 раз, тогда как цистозирры уменьшились незначительно - с 7077,5 до 6728,5 т.

Рассмотрим динамику изменения запасов макрофитов на I участке (м. Херсонес - б. Голубая). На глубинах 0,5 - 20 м они сократились в 1,5 раза, но в верхней сублиторальной зоне увеличились почти вдвое (табл. 2).

Табл. 2 Многолетняя динамика распределения запасов (т, сырая масса) макрофитов, видов *Cystoseira* и *Phyllophora crispa* по глубинам в прибрежной зоне Гераклейского п-ова на участке от м. Херсонес до б. Голубая (1964-2003 гг.)

Диапазон глубин, м	Запасы								
	<i>Cystoseira barbata</i> + <i>C. crinita</i>			<i>Phyllophora crispa</i>			Общие макрофитов		
	1964 г.	1977 г.	2003 г.	1964 г.	1977 г.	2003 г.	1964 г.	1977 г.	2003 г.
0,5- 1	-	139,8*	260,4	-	**	**	-	154,5	275,7
		90,5	94,4						
1 - 3	673,6	531,6	609,3	0,1	14	11	684,2	558,7	715,6
	98,5	95,1	85,1	0,02	0,6	1,0			
3 - 5	-	438,7	420,2	-	5,3	4,5	-	475,9	538,0
		92,2	78,1		П	0,8			
5 - 10	-	878,0	448,5	-	138,2	41,1	-	1080,7	735,5
		81,2	61,0		12,8	5,6			
10 - 15	576,1	522,8	75,5	580,9	698,3	78,3	1187,2	1254,1	311,9
	48,5	41,7	24,2	48,9	55,7	25,1			
15 - 20	-	51,8	1,9	-	510,3	37,0	-	568,0	101,2
		9,1	7,9		89,8	36,6			

Примечания: * в числителе - величина запаса в знаменателе - доля (%) общих запасов макрофитов; ** - величина запаса менее 1 кг; прочерк - отсутствие данных

В нижней сублиторальной зоне (10-20 м) обнаружены негативные изменения цистозировых и филлофоровых фитоценозов, в их структуре зарегистрированы обширные группировки зелёных водорослей. В этой зоне запасы макрофитов сократились в 4 - 6 раз, цистозирры и филлофоры в 7 - 14 раз, а их доля - в 1,2 - 2,5 раза соответственно (табл. 2).

На II участке (б. Голубая - м. Фиолент) общие запасы макрофитов в диапазоне глубин 0,5 - 20 м снизились в 1,3 раза. Тем не менее, их значительное увеличение (в 2 - 3,5 раза), как и запасов видов *Cystoseira*, отмечено на глубине 0,5 - 5 м (табл. 3). При этом

величина запасов макрофитов на глубинах 5 - 10 м осталась почти на прежнем уровне. Существенное снижение общих запасов макрофитов,

цистозире и филлофоры зафиксировано в нижней сублиторальной зоне - до 2 - 7, 3 - 7 и 20 - 25 раз соответственно (табл. 3).

Табл. 3 Многолетняя динамика распределения запасов (т, сырая масса) макрофитов, видов *Cystoseira* и *Phyllophora crispa* по глубинам на участке б. Голубая - м. Фиолент в прибрежной зоне Гераклейского п-ова (1964 - 2003 гг.)

Диапазон глубин, м	Запасы								
	<i>Cystoseira barbata</i> + <i>C. crinita</i>			<i>Phyllophora crispa</i>			Общие макрофитов		
	1964 г.	1977 г.	2003 г.	1964 г.	1977 г.	2003 г.	1964 г.	1977 г.	2003 г.
0,5 - 1	–	234,5*	830,4	–	**	**	–	245,1	897,7
		95,6	92,5						
1 - 3	975,7	397,3	1193,2	0,1	**	**	996,3	453,9	1342,7
	97,9	87,5	88,9	0,01					
3 - 5	–	608,7	1230,0		4,7		–	736,2	1519,4
		82,7	80,9		0,6				
5 - 10	–	1086,1	1061,1		161,2	4,0	–	1430,6	1706,1
		75,9	62,2		11,3	0,2			
10 - 15	3203,7	1859,3	546,4	2683,0	1995,4	101,2	6093,0	4154,5	1802,5
	52,6	44,7	30,3	44,0	48,0	5,6			
15 - 20	–	329,2	45,6		2590,2	103,1	–	2949,1	427,7
		11,2	10,6		87,8	24,1			

Примечания: * в числителе - величина запаса, в знаменателе - доля (%) общих запасов макрофитов; ** - величина запаса менее 1 кг; прочерк - отсутствие данных

Поскольку сведения о цистозировых и филлофоровых фитоценозах прибрежья Гераклейского п-ова за 1964 г. ограничены (Калугина-Гутник, 1975), то нами выполнен сравнительный анализ многолетней динамики их структуры только для верхней (1 - 3 м) и нижней (10 - 15 м) сублиторальных зон. Так, на I участке (м. Херсонес - б. Голубая) за сорокалетний период на глубинах от 1 до 3 м общие запасы макрофитов не изменились, а запасы видов *Cystoseira* снизились на 10%. При этом их доля в запасах макрофитов осталась высокой - 85 - 98 % (табл. 2). Поскольку на этом участке выявлено незначительное варьирование запасов цистозире по годам, по сравнению с запасами макрофитов, попытаемся объяснить это расхождение. Возможно, такие изменения связаны с резким увеличением запасов филлофоры в верхней сублиторальной зоне - с 0,1 до 7,5 т за период с 1964 по 2003 гг. (табл. 2). В нижней сублиторальной зоне зафиксировано значительное сокращение общих запасов макрофитов, цистозире и филлофоры. Если с 1964

по 1977 г. общие запасы макрофитов и запасы филлофоры возросли на 10 - 20% соответственно, а запасы цистозире незначительно снизились, то к 2003 г. эти показатели уменьшились в 4 - 7 раз. Наряду с этим доля цистозире и филлофоры в запасах макрофитов сократилась вдвое (табл. 2).

На II участке (б. Голубая - м. Фиолент) с 1964 по 1977 г. произошло существенное снижение общих запасов макрофитов и запасов видов *Cystoseira* в верхней сублиторальной зоне (в 2,2 и 2,5 раза соответственно), но к 2003 г. их величины выросли в 1,2 - 1,3 раза (табл. 3). Доля цистозире в запасах макрофитов сократилась с 98 до 89 %, а вклад сопутствующих видов существенно повысился. Так, если в 1964 г. доля эпифитов цистозире изменялась по глубинам от 0,2 до 7,6 %, то к 2003 г. она варьировала с 2,5 до 12,7 %. За сорокалетний период наблюдений общие запасы макрофитов и запасы цистозире в нижней сублиторальной зоне сократились в 3 и 6 раз соответственно,

Морские растительные ресурсы

а доля цистозирры снизилась почти вдвое (табл. 3). Сходные изменения отмечены для филлофоровых фитоценозов. Если с 1964 по 1977 гг. уменьшение запасов филлофоры было незначительным, то к 2003 г. их величина снизилась в 26 раз.

На III участке (м. Фиолент - м. Кая-Баш) за период с 1964 по 2005 гг. зарегистрировано увеличение общих запасов макрофитов и запасов видов *Cystoseira* в верхней сублиторальной зоне в 1,6 и 1,3 раза соответственно (с 59,5 до 93,2 т и с 57,5 до 77,4 т). Тем не менее, доля цистозирры в запасах макрофитов снизилась с 97 до 83 %, а обилие эпифитных синузид в структуре цистозировых фитоценозов возросло более чем на порядок (от 0,1 до 15,2 %). Наиболее выраженные негативные изменения зафиксированы в нижней сублиторальной зоне, где общие запасы макрофитов и цистозирры сократились в 2,2 - 2,7 раза (с 2362,1 до 1091,0 т и с 974,2 до 360,5 т), а филлофоры - в 4,5 раза (с 1262,4 до 272,8 т). Вклад цистозирры и филлофоры в запасы макрофитов уменьшился с 41 до 33 и с 53 до 25 % соответственно.

На IV участке (м. Кая-Баш - м. Балаклавский) величина общих запасов макрофитов в верхней сублиторальной зоне за период с 1964 по 2005 гг. оказалась сопоставимой (34,2 и 35,1 т соответственно), но запасы видов *Cystoseira* сократились в 1,5 раза (с 33,3 до 22,7 т). Их доля в запасах макрофитов снизилась с 97 до 65 %, при этом в структуре цистозировых фитоценозов обнаружено увеличение вклада сопутствующих видов, доля которых на глубине 1 м возросла с 0,1 до 9 %. В нижней сублиторальной зоне общие запасы макрофитов уменьшились в 1,8 раза (с 344,5 до 191,5 т), цистозирры - в 3,5 раза (с 155,3 до 44,9 т), а филлофоры - в 2,3 раза (с 153,7 до 66,5 т). Здесь доля цистозирры и филлофоры в запасах макрофитов снизилась соответственно с 45 до 23 % и с 45 до 35 %, а вклад эпифитов в структуре фитоценозов возрос на порядок (с 3 до 30,5 %).

Таким образом, за период с 1964 по 2005 гг. в прибрежной зоне Гераклейского

п-ова на участке от м. Херсонес до м. Кая-Баш обнаружено увеличение общих запасов макрофитов и видов *Cystoseira* в верхней сублиторальной зоне в 1,1 - 1,6 раза. В то же время на участке м. Кая-Баш - м. Балаклавский общие запасы макрофитов не изменились, а запасы цистозирры сократились в 1,5 раза. Очевидно, восстановительная сукцессия цистозировых фитоценозов, наблюдаемая на некоторых участках Гераклейского п-ова с 1982 г., была обусловлена улучшением качества среды из-за удаления городского коллектора в б. Голубая на расстояние свыше 2 км от берега и на глубину 90 м (Ковардаков и др., 2009). Ранее (1963 - 1981 гг.) сброс сточных вод осуществлялся непосредственно с берега, что привело к почти полной замене цистозировых фитоценозов на ульвовые с преобладанием *Ulva rigida* и *U. intestinalis* (= *Enteromorpha intestinalis*) в диапазоне глубин от 0,5 до 3 м (Калугина-Гутник, 1982; Ковардаков и др., 2009).

В целом, в нижней сублиторальной зоне Гераклейского п-ова за весь период наблюдений общие запасы макрофитов сократились в 1,8-4, цистозирры - 2,7 - 7,6, а филлофоры - 2,3 - 26 раз. Здесь выявлено резкое уменьшение количественных показателей видов-доминантов, снижение почти вдвое доли цистозирры и филлофоры в биомассе фитоценозов, обильное развитие эпифитных синузид с доминированием *Ceramium diaphanum*, *C. virgatum* (= *C. rubrum*) и *Polysiphonia subulifera*. Некоторое увеличение общих запасов макрофитов на I участке на глубинах 10 - 15 м в 1977 г., по сравнению с 1964 г., связано, очевидно, с появлением группировок зелёных водорослей (*Ulva rigida* и *Cladophora* spp.) и смещением нижней границы произрастания филлофоры к берегу (Калугина-Гутник, 1982; Мильчакова, 2003). Существенная деградация донной растительности в верхней и нижней сублиторальной зонах на участке м. Кая-Баш - м. Балаклавский, по сравнению с другими участками, вероятно, объясняется ухудшением качества среды, вызванным влиянием хозяйственно-бытовых и промышленных

стоков г. Балаклавы, объёмы которых постоянно увеличиваются (Куфтаркова и др., 1999).

Следует отметить, что сокращение запасов *Phyllophora crispa* в нижней сублиторальной зоне сопровождается их увеличением более чем на порядок на глубинах от 1 до 3 м. Хотя значительных скоплений филлофоры в верхней сублиторальной зоне Гераклейского п-ова не обнаружено, запас её фитомассы вырос с 0,01 до 0,4 тга". Филлофора стала играть за-

метную роль в структуре цистозировых фитоценозов, в которых ранее встречалась лишь единично.

Прибрежная зона Тарханкутского п-ова. Особенности многолетней динамики запасов макрофитов, в том числе *Phyllophora crispa* и видов *Cystoseira*, и их распределения по глубинам за период с 1965 по 2008 гг. представлены в табл. 4.

Табл. 4 Межгодовая динамика распределения запасов (т, сырая масса) макрофитов, видов *Cystoseira* и *Phyllophora crispa* по глубинам в прибрежной зоне Тарханкутского п-ова (А - 1965 г., Б - 2007, 2008 гг.)

Участок	Диапазон глубин, м	Запасы					
		<i>Cystoseira barbata</i> + <i>C. crinita</i>		<i>Phyllophora crispa</i>		Общие макрофитов	
		А	Б	А	Б	А	Б
I*	1-3	169,8/98,0**	114,3/81,7	-/-	-/-	173,3	139,8
	3-5	2760,5/97,0	1570,3/85,9	-/-	-/-	2845,1	1828,7
	1-3	55,1/98,6	74,8/78,7	-/-	0,4/0,3	55,9	95,1
II	3-5	1569,9/98,1	1795,3/82,2	-/-	7,1/0,11	1600,4	2183,2
	5-10	633,5/95,6	780,4/80,9	-/-	0,1/0,01	662,4	964,8
	1-3	49,1/95,6	104,4/76,5	-/-	0,3/0,2	51,4	136,5
III - IV	3-5	1208,6/98,2	2459,2/76,0	-/-	29,5/0,9	1230,8	3237,4
	5-10	1729,1/93,4	1793,3/75,5	51,8/2,8	118,8/5,0	1850,7	2376,4
	1-3	6,1/89,5	6,1/77,8	-/-	0,1/0,8	6,8	7,9
V	3-5	2105,8/93,6	3053,3/80,1	-/-	40,7/1,1	2251,0	3811,5
	5-10	1217,0/89,3	749,7/73,7	88,4/6,5	17,3/1,7	1362,8	1016,6
	10-15	676,5/61,9	222,5/75,3	385,5/35,3	15,7/5,3	1093,5	295,4
VI	1-3	1781,0/95,5	1139,2/71,3	-/-	0,3/0,02	1865,0	1599,0
	3-5	2658,6/95,6	659,0/38,1	-/-	11,3/0,7	2782,6	1730,7
	5-10	2920,6/90,7	868,3/42,3	78,9/2,5	57,1/2,8	3220,3	2053,6
VII	10-15	2544,3/88,3	742,8/60,3	97,5/3,4	51,9/4,2	2882,8	1231,0
	1-3	7885,0/95,8	5502,2/74	-/-	1,0/0,01	8231,8	7437,1
	3-5	3861,2/97,8	1033,4/47,7	-/-	7,4/0,3	2949,9	2166,7
	5-10	4744,2/83,3	1282,3/41,7	720,6/12,6	46,2/1,5	5698,4	3073,2

Примечания: * - номера участков, как в табл. перед чертой - запасы, за чертой - доля (%) общих запасов макрофитов; прочерк - отсутствие вида.

На I участке (южный мыс б. Черноморская - урочище Рыбацкое) в диапазоне глубин 1 - 5 м запасы макрофитов и цистозеры сократились в 1,5 и 1,7 раза соответственно. Доля цистозеры в запасах макрофитов снизилась с 98 до 82 %, а вклад эпицитов в структуре фитоценозов увеличился более чем вчетверо (с 2 до 9 %).

На II участке (урочище Рыбацкое - балка Кастель) отмечено возрастание общих запасов макрофитов и цистозеры на глубинах 1 -

5 м в 1,1 - 1,7 раза, а от 5 до 10 м - в 1,2-1,5 раза (табл. 4). Доля цистозеры в запасах макрофитов в диапазоне глубин 1 - 10 м снизилась с 99 до 79 %, а вклад эпицитов повысился почти на порядок - с 2 до 15%.

На основе имеющихся архивных материалов оказалось возможным проследить многолетнюю динамику запасов макрофитов на III - IV участках (балка Кастель - урочище Джангуль - м. Прибойный) за последние 40 лет (табл. 4). Здесь в интервале глубин 1 - 5 м

общие запасы макрофитов и цистозеры увеличились в 2,6 и 2 раза соответственно. Величина запасов макрофитов на глубинах 5 - 10 м повысилась на 30%, тогда как цистозеры почти не изменились. Её доля в запасах макрофитов сократилась с 98 до 76 %, при этом существенно возрос вклад эпифитов в структуре фитоценозов - с 2 до 17 %. Запасы филлофоры на глубинах 5 - 10 м увеличились более чем вдвое.

На V участке (м. Тарханкут - урочище Атлеш) общие запасы макрофитов в интервале глубин 1 - 5 м повысились в 1,2 - 1,7 раза, а в диапазоне 5 - 15 м уменьшились в 1,3 - 3,7 раза (табл. 4). Показательно, что запасы цистозеры на глубинах от 1 до 3 м не изменились, на 3 - 5 м увеличились в 1,5 раза, а с повышением глубины с 5 до 15 м отмечено их снижение в 1,6-3 раза. Сходным образом, как и на других участках, изменилась доля цистозеры в запасах макрофитов. При этом зафиксировано также значительное уменьшение запасов филлофоры на глубинах 5 - 10 и 10 - 15 м (соответственно в 5 и 24,5 раза).

На VI участке (урочище Атлеш - м. Урет) общие запасы макрофитов и цистозеры в интервале глубин 1 - 15 м снизились в 1,2-4 раза. При этом доля цистозеры в запасах макрофитов с глубиной сократилась с 96 до 38 %, а вклад сопутствующих видов увеличился с 7 до 22 %. В среднем, запасы филлофоры в нижней сублиторальной зоне (глубина 5 - 15 м) уменьшились вдвое.

На VII участке (м. Урет - Окунёвка) выявлено снижение общих запасов макрофитов и цистозеры в диапазоне глубин от 1 до 10 м в 1,1 - 3,7 раза, а запасов филлофоры более чем в 15 раз на глубине 5 - 10 м. На этом участке отмечено значительное увеличение доли эпифитов в структуре фитоценозов (с 2 до 35 %) и сокращение вклада цистозеры в запасах макрофитов более чем вдвое (с 98 до 42 %).

В целом, в прибрежной акватории Тарханкутского п-ова выявлена существенная трансформация структуры донных фитоценозов за период с 1965 по 2008 гг. Так, в северо-

западной и юго-западной прибрежной зоне (урочище Рыбацкое - урочище Атлеш), в верхней и средней сублиторали выявлены элементы восстановительной сукцессии цистозировых фитоценозов. Это согласуется с высказанным ранее предположением об увеличении количественных показателей цистозеры в прибрежной зоне в условиях слабого загрязнения и умеренной рекреационной нагрузки (Мильчакова, 2001, 2003). Повышение биомассы цистозеры вызвано существенным возрастанием её численности, тогда как популяционная структура, по-прежнему, осталась неполноценной с доминированием растений, возраст которых редко превышает 2 - 3 года (Мильчакова, 2003). Наряду с этим, в нижней сублиторальной зоне обнаружена деградация как цистозировых, так и филлофоровых фитоценозов. На нижней границе фитали общие запасы макрофитов уменьшились в 3,7 раза, цистозеры и филлофоры - в 3 и 24,5 раза соответственно. На участках I, VI и VII, расположенных в северной и южной прибрежной зоне полуострова вблизи г. Черноморское, у посёлков Марьино и Окунёвка, испытывающих повышенную антропогенную и рекреационную нагрузку, негативные изменения донной растительности выявлены на всех исследуемых глубинах. Здесь общие запасы макрофитов, цистозеры и филлофоры снизились за последние 40 лет в среднем в 1,6; 2,9 и 13,2 раза соответственно.

Независимо от участка, доля цистозеры в общих запасах сократилась с 99 до 38 %. Если в 1965 г. вклад эпифитирующих видов в структуре фитоценозов изменялся по глубинам от 1,6 до 10,7 %, то к 2008 г. он повысился до 5,1 - 35,3 %. В нижней сублиторальной зоне выявлено значительное снижение запасов филлофоры. Её скопления обнаружены на глубинах 1 - 5 м, хотя более 40 лет филлофора отсутствовала в этом диапазоне глубин.

Сравнительный анализ многолетних изменений макрофитобентоса в прибрежной зоне Гераклейского и Тарханкутского п-овов показал, что тенденции,

выявленные для слабо загрязненных акваторий, сопоставимы независимо от района. В их верхней сублиторальной зоне обнаружено повышение в среднем вдвое запасов макрофитов и цистозеры. На участках, испытывающих существенную антропогенную нагрузку, зарегистрировано сокращение общих запасов макрофитов, видов цистозеры и филлофоры на всех исследованных глубинах. Если в верхней сублиторальной зоне запасы макрофитов и цистозеры снизились в 1,1 - 1,5 раза, то в нижней эти показатели сократились в 3 - 8 раз.

4. 3. Морские растительные ресурсы и рациональное природопользование. Научно-практические рекомендации

В последние десятилетия в бассейне Чёрного моря и на шельфе Украины существенно возросли добыча минеральных и биологических ресурсов, антропогенная и рекреационная нагрузки, что в сочетании с глобальными климатическими изменениями оказывает губительное воздействие на состояние биотической компоненты прибрежной экосистемы. Её ключевым звеном являются морские макрофиты - основные первичные продуценты, которые выполняют важнейшую средообразующую функцию, участвуют в самоочищении и аэрации водных масс. Если по образному выражению известного украинского ботаника акад. К. М. Сытника «растительный мир - это хребет биосферы», то донные фитоценозы - фундамент прибрежных экосистем, от которого зависит их устойчивость и нормальное функционирование (Мильчакова, 2001).

В прибрежной зоне ключевыми звеньями экосистемы являются фитоценозы цистозеры, филлофоры и zostеры, которым в морях Европы придан высокий или очень высокий статус охраны (Natura 2000; Habitats Directive, 92/43/ЕЕС, Annex 1). Слагающие их виды внесены в Красную книгу Чёрного моря (1999), а *Zostera marina*, единственный вид черноморских макрофитов, охраняется по Бернской конвенции (1979).

На всех глубинах отмечено уменьшение доли цистозеры в общих запасах макрофитов и увеличение вклада сопутствующих и эпифитирующих видов в структуре фитоценозов. В прибрежной акватории обоих полуостровов обнаружено существенное смещение границы произрастания филлофоры к берегу, её скопления отмечены на глубинах от 0,5 до 3 м, где ранее не были зарегистрированы. На многих участках филлофора практически отсутствует, а её запасы в нижней сублиторальной зоне снизились на порядок.

Помимо этого, сообщества морских трав, доминирующие в растительном покрове многих мелководных бухт и заливов Чёрного моря, отнесены UNEP к критическим местобитаниям Мирового океана (Мильчакова, 2008а, б; Guiry&Guiry, 2011; Milchakova, 2011).

За последние десятилетия общие запасы макрофитов, видов цистозеры, филлофоры и zostеры на шельфе Украины и в бассейне Чёрного моря резко сократились (Еремеев и др., 2009). Для многих участков их состояние оценивается как критическое (Мильчакова, 2009, Миничева и др., 2009). В северо-западной части практически исчезло филлофорное поле Зернова, ранее крупнейшее в мире скопление неприкрепленной филлофоры (Еремеев и др., 2009; Зайцев и др., 2006; Мильчакова, 2001). На протяжении XX века её запасы на поле сократились с 11 млн. т до 6 тыс. т, промысловые участки отсутствуют (рис. 9). Последствия этой экологической катастрофы ещё предстоит оценить (Мильчакова, 2001).

Сходные изменения зафиксированы у берегов Крыма, в прибрежной зоне Гераклеяского и Тарханкутского п-овов, где ресурсы цистозеры и филлофоры снизились более чем на порядок, включая охраняемые акватории объектов природно-заповедного фонда (ПЗФ) Украины.



Менее выраженные негативные изменения зарегистрированы для сообществ zostеры, однако рекомендуемые объёмы её добычи могут оказать на них губительное воздействие (Збереження..., 2003). Такая добыча мотивируется повышением запасов zostеры в связи с эвтрофированием и необходимостью получения из zostеры альгиновой кислоты, которую она, как представитель цветковых растений, не содержит (Збереження..., 2003, стр. 142).

По нашему мнению, более благополучное состояние морских трав у берегов Украины является откликом на пока ещё мало изученные абиотические и биотические факторы, глобальные климатические изменения (Мильчакова, 2008а, б; Milchakova, 2003, 2011).

Наши исследования общих ресурсов и запасов ключевых макроводорослей в прибрежной зоне украинского шельфа и других районов Чёрного моря, показывают, что их резкое сокращение сопровождается антропогенной сукцессией сообществ (Мильчакова, 2001). К её элементам отнесены снижение видового разнообразия, декумбация ярусов, обильное развитие эпифитных синузид и сопутствующих видов, которые ранее играли второстепенную роль, сокращение размерно-массового и возрастного спектров ценопопуляций многолетних видов, их замена группировками эфемероидных водорослей, зачастую неприкрепленных форм (Мильчакова, 2001, 2003). Показательно, что вспышки развития сопутствующих и эфемероидных видов отмечены на многих участках крымского и кавказского шельфа, акватории которых считались условно чистыми (Болтачёв, Мильчакова, 2004; Вилкова, 2005а, б; Максимова, Лучина, 2002; Миничева и др., 2009).

При этом в ценопопуляциях черноморской цистозирры стали доминировать растения, возраст которых не превышает трёх лет, что свидетельствует о снижении их репродукционного потенциала (Мильчакова и др., 2006а, б). Выявленные элементы восстановительной сукцессии донных фитоценозов верхней сублиторальной зоны, наблюдаемые в некоторых районах черноморского шельфа, характерны, в основном, лишь для прибрежной зоны бухт и заливов, а также открытых районов, где антропогенная нагрузка невелика (Мильчакова, 2003; Миничева и др., 2009).

Большинство исследователей связывают деградацию макрофитобентоса с ухудшением качества среды, что, в свою очередь, обусловлено эвтрофикацией, а также увеличением рекреационной нагрузки и слабо регламентированным освоением биологических ресурсов (Еремеев и др., 2009; Зайцев и др., 2006; Мильчакова, 2001, 2003, 2009; Zaitsev, Mamaev, 1997). Комплексное воздействие негативных факторов приводит к изменению состава и структуры фитоценозов, подъёму нижней границы произрастания многих глубоководных видов, а также сокращению ширины фитали в 2 - 10 раз (Вилкова, 2005а, б; Максимова, Лучина, 2002; Мильчакова, 2001, 2003,

2009; Мильчакова и др., 2006а, б; Миничева и др., 2009). Так, если в 60 - 70-х годах прошлого столетия нижняя граница произрастания цистозеры у берегов Крыма находилась на глубине 18 - 25 м, то в настоящее время на этих глубинах она почти полностью исчезла, а ширина цистозерового пояса сократилась от 1 км до 300 - 500 м (Мильчакова, 2001, 2003). Сходные изменения зафиксированы у берегов Кавказа, где на глубине свыше 10 м цистозера встречается лишь изредка (Блинова, Сабурин, 1999; Вилкова, 2005 а,б; Максимова, Лучина, 2002).

Учитывая современное состояние морских растительных ресурсов Чёрного моря, в том числе на шельфе Украины, актуальной задачей становится разработка научно-обоснованных рекомендаций по их рациональному использованию. Для этого нами выполнен анализ данных многолетнего мониторинга состояния запасов макрофитов и аналитический обзор существующих подходов к их оценке. Их сопоставление показало, что величины общих запасов макрофитов, цистозеры и филлофоры, существенно различаются, как и рекомендуемые объёмы их добычи. Нами предложено объявить мораторий на добычу морских растительных ресурсов на шельфе Украины (Мильчакова, 2001, 2003; Мильчакова и др., 2006), а для российского побережья многие исследователи предлагают разработать научно-обоснованные подходы к их рациональному использованию, учитывая резкое снижение биологических ресурсов в целом (Блинова, 2007; Вилкова, 2005а,б; Переладов, 1999; Сабурин, 2004). Это особенно важно, поскольку запасы цистозеры на кавказском шельфе составляют по осредненным расчётным данным около 85 тыс. т (Вилкова, 2005а,б), что на порядок ниже, чем 35 лет назад (Калугина-Гутник, 1975). Показательно, что снижение запасов цистозеры сопровождается такой же антропогенной сукцессией фитоценозов, как и у крымских берегов (Блинова, 2007; Блинова, Сабурин, 1999; Вилкова, 2005а, б; Максимова, Лучина, 2002; Сабурин, 2004; Теюбова, Мильчакова, 2009).

Согласно другим расчётам, запасы цистозеры у берегов Кавказа в настоящее время достигают 281,2 тыс. т, а её рекомендуемая добыча оценивается в 15 тыс. т или до 30 - 50 % биомассы на определённых участках (Афанасьев, 2004, 2005). Поскольку эти расчёты не подтверждены количественными данными, то необоснованные нормы изъятия цистозеры приведут, по нашему мнению, к деградации донной растительности в регионе, её необратимым изменениям и, в конечном итоге, негативно скажутся на всей прибрежной экосистеме Чёрного моря. Сходное несоответствие выявлено также для запасов филлофоры у кавказского шельфа. К настоящему времени их величина оценивается в 36 тыс. т (Афанасьев, 2004, 2005), тогда как три десятилетия назад в период благополучного состояния черноморской экосистемы и макрофитобентоса, она была в несколько раз ниже (Калугина-Гутник, 1975). Более того, на многих участках кавказского и крымского шельфа зафиксировано поднятие нижней границы произрастания прикрепленной филлофоры до глубин 15 - 18 м, снижение плотности популяций в 1,5-2 раза, а запасов - более чем втрое. Филлофора зафиксирована в нетипичной зоне верхней и средней сублиторали (Блинова, 2007; Вилкова, 2005б; Максимова, Лучина, 2002; Мильчакова, 2001, 2003; Сабурин, 2004).

Таким образом, современное состояние запасов макрофитов, существующие расхождения в оценке объёма их вылова, приводят к заключению о необходимости разработки межгосударственного подхода к охране и рациональному использованию макрофитов на шельфе Чёрного моря как важнейшего компонента прибрежной экосистемы и её биологических ресурсов. Необходимость такого подхода задекларирована в документах ООН (Йоханнесбург, 2002), UNEP (1992, 2000), европейской сети охраняемых акваторий и Директиве об особо ценных морских природных комплексах (Natura 2000; Habitats Directive, 92/43/ЕЕС, Annex 1). В Украине эти рекомендации и

положения частично учтены в Морской доктрине (2009), проекте закона «Про затвердження Загальнодержавної цільової екологічної програми розвитку заповідної справи на період до 2020 року», третьей редакции Красной книги Украины (ККУ 2009).

Надо признать, что любые научно-обоснованные рекомендации не смогут быть реализованы до разрешения основного противоречия, связанного с отнесением ключевых видов макрофитов, имеющих высокий охранный статус в мире, к категории «промысловых». В Украине такую категорию имеют виды цистозеры, филлофоры и zostеры, которые включены во многие международные охранные списки, но не вошли в ККУ (2009). Более того, согласно Постановлению Кабинета министров Украины (№ 448, 1998 г.), стоимость 1 т сырой массы ключевых черноморских макрофитов составляет (в \$ США): цистозера - 3,2; филлофора - 3,9; zostера - 0,7. Отсутствие в новой редакции ККУ видов цистозеры, zostеры и некоторых видов филлофоры, существующие на них расценки, не способствует их сохранению у берегов Украины. Хотя промысел филлофоры на поле Зернова запрещен с 1996 г., однако он не привёл к восстановлению её ресурсов на северо-западном шельфе Черного моря. Катастрофическому снижению ресурсов макрофитов будет способствовать также реализация рекомендаций по увеличению их добычи в пресных и морских водоёмах на 20 - 25 % (Збереження..., 2003), а zostеры - до 15 млн. т, хотя её общие запасы в Чёрном море оценивались в 1 млн. т (Калугина-Гутник, 1975).

Очевидно, что с принятием Закона о развитии заповедного дела в Украине и создании единой сети охраняемых морских акваторий, вопросы охраны и рационального использования морских растительных ресурсов будут решаться на новом уровне. Хотя формирование такой сети отнесено в Украине к 2018 - 2020 гг., тем не менее, в течение последних лет объявлено о создании новых объектов ЩФ общегосударственного и регионального значения,

в состав которых входят охраняемые морские акватории: ботанический заказник общегосударственного значения «Филлофорное поле Зернова», региональный ландшафтный парк «Малое филлофорное поле» в Каркинитском заливе, национальные природные парки «Чарівна гавань» на Тарханкутском п-ове, "Айя-Байдарский" в регионе Севастополя и «Тузловские лиманы» в Одесской области (Указы Президента Украины, 2008, 2009 гг.).

Анализируя современное состояние фиторесурсов на шельфе Украины, приходим к выводу о целесообразности вывода из категории промысловых видов цистозеры, филлофоры и zostеры, а также запрета их вылова и квотирования (Мильчакова, 2001, 2003; Мильчакова и др., 2006а, б). Необходимо также признать, что существующие расценки на ключевые черноморские макрофиты могут губительно сказаться не только на их состоянии, но и других биологических ресурсах украинского шельфа, как и прибрежной экосистемы в целом.

По нашему мнению, важнейшей задачей является разработка и формирование национального кадастра морских фиторесурсов, как составной части биоресурсов Украины (Мильчакова, 2001; Мильчакова и др., 2006б, в, 2009). В кадастре необходимо отразить данные о современном состоянии морских фиторесурсов, представить научно обоснованные рекомендации по сохранению и восстановлению макрофитов, а также улучшению качества среды прибрежных акваторий. При этом особую важность имеют рекомендации, направленные на восстановление природных биотопов, сокращение объёмов неочищенных стоков, поступающих в море, снижение неконтролируемой рекреационной нагрузки, ограничение строительства в непосредственной близости от берега и т.д. Перспективным направлением, рационального использования ресурсов морских макрофитов может стать, по нашему мнению, создание поликультурных¹ аквахо-

зяйств, в которых их выращивание будет направлено не только на получение урожая, но и на деэвтрофикацию акваторий (Мильчакова, 2001).

Очевидно, что использование фиторесурсов шельфа Украины и всего Чёрного моря в разных направлениях должно быть сбалансировано, базироваться на компенсационных принципах соответствия этих направлений динамике береговых и морских природных комплексов, что обеспечит сохранение, восстано-

вление и нормальное функционирование макрофитов - основного продукционного звена прибрежной экосистемы.

Благодарности. Авторы выражают глубокую признательность и благодарность сотрудникам лаборатории фиторесурсов ИнБИОМ, водолазу 3 класса В.Г. Иванову за сбор и обработку первичного материала в многочисленных экспедиционных работах у берегов Крыма.

- Афанасьев Д. Ф.* Структура и продуктивность макрофитобентоса северо-кавказского шельфа Чёрного моря: автореф. дис... канд. биол. наук. - Краснодар, 2004. - 25 с.
- Афанасьев Д. Ф.* Макрофитобентос российского сектора Чёрного моря // Экология моря. - Киев, 2005. - Вып. 68. - С. 19-25.
- Ациховская Ж. М., Субботин А. А.* Динамика вод Балаклавской бухты и прилегающей акватории Чёрного моря // Экология моря. - Киев, 2000. - Вып. 50. - С. 5-8.
- Блинова Е. И.* Водоросли - макрофиты и травы морей европейской части России (флора, распространение, биология, запасы, марикультура). - М.: ВНИРО, 2007. - 114 с.
- Блинова Е. И., Сабурин М. Ю.* Сезонная и многолетняя динамика и скорость восстановления климатических фитоценозов цистозеры Чёрного моря // Прибрежные гидробиологические исследования. - М.: Изд-во ВНИРО, 1999. - С. 46 - 59.
- Болтачёв А. Р., Мильчакова Н. А.* О причинах и возможных последствиях вспышки обилия зелёной водоросли кладофоры *{Cladophora sericea}* на шельфе юго-западного Крыма весной 2004 г. // Рыбное хозяйство Украины. - 2004. - № 5. - С. 4 - 7.
- Вилкова О. Ю.* Современное состояние запасов бурой водоросли *Cystoseira* spp. в российской части Чёрного моря // Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки: междунар. науч.-практ. конф. (2, 2005, Архангельск). - М., 2005 а. - С. 20 - 23.
- Вилкова О. Ю.* Геолого-геоморфологический подход к оптимизации расчета запасов водных биологических ресурсов (на примере Чёрного, Японского и Баренцева морей) // Прибрежные гидробиологические исследования: Труды ВНИРО. - 2005 б. - 144.-С. 62-77.
- Виноградов М. Е., Сапожников В. В., Шушкина Э. А.* Экосистема Чёрного моря. - М.: Наука, 1992. - 112 с.
- Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. - 4. Гидротереорологические условия; Вып. 1. Чёрное море / отв. ред. Ф.С. Терзиев. - СПб.: Гидрометеоздат, 1991. - 430 с.*
- Еремеев В. Н., Болтачёв А. Р., Гаевская А. В. и др.* Современное состояние промысловых биоресурсов Чёрного моря // Морск. экол. журн - 2009. - 8, № 4. - С. 5-23.
- Зайцев Ю. П.* Введение в экологию Чёрного моря. - Одесса: Эвен, 2006. - 224с.
- Зайцев Ю. П., Александров Б. Г., Миничева Г. Г. и др.* Северо-западная часть Чёрного моря: биология и экология. - Киев: Наук, думка, 2006. - 701 с.
- Збереження і невиснажливе використання біорізноманіття України: стан та перспективи / под ред. Ю.Р. Шеляг-Сосонко. - Киев: Хімджест, 2003. - 248 с.*
- Зенкович В. П.* Морфология и динамика советских берегов Чёрного моря. - М.: Изд-во АН СССР, 1960.-2.-214 с.
- Ковардаков С. А., Празукин А. В., Фирсов Ю. К.* Сравнение многолетних изменений структурных и функциональных состояний прибрежных черноморских фитоценозов с различной антропогенной нагрузкой // Системы контроля окружающей среды: Средства, информационные технологии и мониторинг: сб. науч. тр., НАН Украины, МГИ. - Севастополь, 2009. - С. 377 - 384.
- Калугина-Гутник А. А.* Фитобентос Чёрного моря. - Киев: Наук, думка, 1975.-248 с.

- Калугина-Гутник А. А.* Изменения в донной растительности Севастопольской бухты за период с 1967 по 1977 г. // *Экология моря*. - Киев, 1982. - Вып. 9. - С. 48-62.
- Калугина-Гутник А. А.* Растительные ресурсы украинского побережья Чёрного моря // *Перший з'їзд гідроекол. товариства України: тез. доп.* (1993, Київ). - Київ, 1994. - С. 27.
- Куфтаркова Е. А., Ковригина Н. П., Родионова Н. Ю.* Гидрохимическая характеристика вод Балаклавской бухты и прилегающей к ней прибрежной части Чёрного моря // *Гидробиол. журн.* - 1999. - 35, № 2. - С. 88 - 99.
- Максимова О. В., Лучина Н. П.* Современное состояние макрофитобентоса у побережья северного Кавказа: реакция фитали на эвтрофикацию черноморского бассейна // *Комплексные исследования северо-восточной части Чёрного моря*. - М.: Наука, 2002. - С. 297-308.
- Мильчакова И. А.* Ресурсы макрофитов Чёрного моря: проблемы охраны и рационального использования // *Экология моря*. - Киев, 2001. - Вып. 57. - С. 7-12.
- Мильчакова Н. А.* Макрофитобентос // *Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор)* / под ред. В.Н. Еремеева, А.В. Гаевской, НАН Украины, Институт биологии южных морей. - Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. - С. 152 - 208.
- Мильчакова Н. А.* Морские травы южных морей Евразии: состав, распространение и морфофункциональные особенности (обзор) // *Основные результаты комплексных исследований в Азово-Черноморском бассейне и Мировом океане (юбил. вып.): Тр. ЮГНИРО*. - Керчь, 2008 а. - 46. - С. 93 - 100.
- Мильчакова Н. А.* Роль морских охраняемых акваторий в сохранении биоразнообразия Азово-Черноморского бассейна // *Современные проблемы экологии Азово-Черноморского региона: междунар. конф.* (4, 2008, Керчь). - Керчь, 2008 б. - С. 162 - 168.
- Мильчакова Н. А.* О концептуальных подходах к освоению фиторесурсов шельфа Украины // *Устойчивое развитие и экологическая безопасность общества в экономических трансформациях: науч.-практ. конф.* (2009, Бахчисарай). - Симферополь, 2009. - С. 107- 108.
- Мильчакова Н. А., Айзель В., Эрдуган Х.* Систематический состав и распространение красных водорослей (*Rhodophyceae excl. Ceramiales*) Чёрного моря // *Альгология*. - 2006 а. - 16, № 2. - С. 227 - 245.
- Мильчакова Н. А., Миронова Н. В., Рябогина В. Г.* Ресурсы макрофитов черноморского шельфа Украины: состояние и проблемы рационального использования // *Современные проблемы гидробиологии. Перспективы, пути и методы исследований: междунар. науч. конф.* (2006, Херсон). - Херсон, 2006 б. - С. 124-128.
- Мильчакова Н. А. Миронова Н. В., Рябогина В. Г.* Современное состояние ресурсов макрофитов на юго-западном шельфе Крыма // *Наук, записки Тернопіл. Держ. пед. ун-т. Сер. біологія*. - 2006 в. - № 2. - С. 87-90.
- Миничева Г. Г., Косенко М. Н., Швец А. В.* Фитобентос Большого и Малого филофорных полей как отражение современного экологического состояния северо-западной части Чёрного моря // *Морск. эколог, журн.* - 2009. - 8, № 4. - С. 24 - 40.
- Переладов М. В.* Общая концепция изучения гидробиологических ресурсов прибрежной зоны // *Прибрежные гидробиологические исследования*. - М.: ВНИРО, 1999. - С. 3 - 19.
- Сабурин М. Ю.* Фитоценозы черноморской цисторизы: структура, восстановление и перспективы использования: автореф. дисс... канд. биол. наук. - М., 2004. - 22 с.
- Червона книга України: Рослинний світ / під заг. ред. Я.П. Дідуха*. - Київ: Глобалконсалтинг, 2009. - 911 с.
- Guiry M. D., Guiry G. M.* *AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Gal way, 2011.*
- Milchakova N. A.* *The seagrasses of the Black, Azov, Caspian and Aral Seas // World Atlas of Seagrasses*. - Berkeley; Los Angeles; London, 2003. - Chap. 4. - P. 59-64.
- Milchakova N. A.* *Marine plants of the Black Sea. An illustrated field guide*. - Sevastopol: DigitPrint Press, 2011.-144 pp.
- Zaitsev Yu., Mamaev V.* *Marine Biological diversity in the Black Sea. A study of change and decline*. - New York: Unit. Nat. Publ., 1997. - 208 pp. (Black Sea Environ. Ser., 3).

ГЛАВА 5

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ЗООРЕСУРСОВ БЕНТАЛИ АЗОВО-ЧЕРНОМОРСКОГО БАССЕЙНА

5.1. Макрозообентос украинского шельфа Чёрного моря

Общие запасы зообентоса в Чёрном море достаточно велики и разными авторами для периода середины XX века оценивались в пределах 13 - 15 (Зенкевич, 1963), 15 - 30 (Водяницкий, 1954), 28,3 (Закутский, 1963), 30 (Киселёва, 1981) и 32 млн. т (Никитин, 1964). В среднем от 27 (Закутский, 1963) до 50 % (Водяницкий, 1940) биомассы представлено кормовой составляющей (может входить в состав рациона рыб), 55,6 % которой сосредоточено в северо-западной части Чёрного моря (СЗЧМ) (Закутский, 1963). И, пожалуй, не будет сильным преувеличением, если оставшиеся 50-73 % нами будут отнесены к собственно промысловым (крупные моллюски: рапана, мидия, хамелея, тапес) и потенциально промысловым (крупные крабы, губки, асцидии и др.) ресурсам зообентоса. Кормовая (для рыб), промысловая и потенциально промысловая составляющие зообентоса в целом представляют собой биоресурсный потенциал экосистемы бентали.

Принято считать, что к кормовому зообентосу относятся некрупные его представители, отмеченные в спектре питания рыб. Моллюски длиной более 2 см, крабы с шириной карапакса более 3 см, полихеты, имеющие твёрдые известковые трубки, а также кишечнополостные, иглокожие и асцидии условно отнесены к не кормовому зообентосу (Закутский, Виноградов, 1967). Следует признать, что на различных стадиях своего жизненного цикла (яйца или личинка, молодь или взрослая особь) в равноуровневые пищевые цепи вовлекается большинство объектов зообентоса, в том числе и не кормового. Вымётываемые в водную толщу личинки и яйца бентосных животных (ларватор) входят в спектр питания хищного зоопланктона, личинок и молодёи многих видов

рыб пелагического комплекса (ставриды, кефали, хамсы, шпрота и др.) (Киселёва, 1981, 2004). В период массового развития бентосных беспозвоночных концентрация их личинок в верхнем 200-метровом слое моря может достигать 35,5 тыс. экз. м⁻³ (Киселёва, 1981).

Из 123 видов рыб, встречающихся в районе СЗЧМ, так или иначе бентосоядными являются 72 % (Воробьёва и др., 2004). Основные черноморские биоценозы - хамелеи, мидии, фазеолины, а также лентидиума, гульдии, питара, абры, мелинны, зарослей цистозир, зостеры, филофоры - являются зонами откорма таких рыб, как султанка, морской петух, разные виды бычков, камбала-калкан, скат морская лисица, осётр, белуга, севрюга, смарида, скорпена, зеленушки, морские собачки, молодёжь катрана и др. (Зернов, 1913; Киселёва, 1979). В их рацион входят различные представители донной фауны (кормовой зообентос): высшие ракообразные (креветки *Athanas nitescens*, *Hippolyte longirostris*, *Palaemon elegans*, *Crangon crangon*; раки *Upogebia pusilla*, *Callinassa pestai*, *Diogenes pugilator*; крабы *Pisidia longimana*, *Xantho poressa*, *Pilumnus hirtellus*, *Macropipus arcuatus*, *M. holsatus*, *Pachygrapsus marmoratus*, *Eriphia verrucosa*, *Carcinus aes(uarii)*, моллюски (*Lentidium mediterraneum*, виды семейств Cardiidae и Mytilidae, *Abra* sp., *Nassarius reticulatus* и др.), полихеты (виды семейств Capitellidae, Nereidae, Glyceridae, Pectinariidae, Phyllodocidae, Spionidae, Eunicidae, Nephtyidae, Opheliidae, Syllidae) (Киселёва, 1981, 2004; Макаров, 2004).

Во время суточных вертикальных миграций (дно - приповерхностные горизонты водной толщи - дно) взрослые бентогипонейстонные организмы становятся лёгкой добычей пелагических рыб. Известно, например,

потребление «пелагических» гетеронереидных форм полихет *Nereis zonata*, *Perinereis cultrifera* и *Platynereis dumerilii* морским окунем, морским карасём, султанкой и другими рыбами (Виноградов, 1949). Всего в составе бентогипонейстона Чёрного моря отмечено 47 видов донных организмов, включая 7 видов полихет, 8 - кумовых раков, 8 - мизид, 5 - равноногих раков, 1 вид танаид, 15 видов амфипод и 3 вида десятиногих раков (Закутский, 1968).

Велика значимость зообентоса и в жизни современного человека. Многие виды донных ракообразных и моллюсков - это деликатесный, а для населения некоторых прибрежных стран - обычный продукт питания. В мировой практике широко используются различные представители зообентоса в качестве объектов, перерабатываемых с целью получения вторичных продуктов потребления в сельском хозяйстве, животноводстве, химической и медико-биологической промышленности (ФАО, 2010). Хитин и хитозан из панцирей креветок и

крабов уже используются в различных целях, в том числе для очистки воды, в косметике и парфюмерии, продуктах питания и напитках, химических удобрениях и лекарственных препаратах. Раковины мидий являются источником карбоната кальция в промышленном производстве. Устричные раковины используются в некоторых странах в качестве сырья при строительстве зданий и для производства негашеной извести (оксида кальция). Губки, мягкие кораллы, голотурии, асцидии, актинии, моллюски давно являются объектами исследований и ценным сырьём в фармакологии, диетическом и лечебном питании (Яновский, Мирошников, 1998; Frenz et al., 2004). Черноморские мидия, оболочники (ботриллюсы и асцидии) - это потенциальный источник в получении противоопухолевых препаратов, биологически активных веществ, радиопротекторов и иммуностимуляторов (Бойко, 2006; Бойко и др., 2007; Гефт и др., 1986; Кандюк, 1999; Морозова, Кандюк, 1995; Argyshko et al., 2005).

5.1.1. Таксономический состав макрозообентоса украинского шельфа Чёрного моря

К настоящему времени накоплен обширный материал по составу, структуре и многолетним изменениям зообентоса в украинском секторе Чёрного моря. Только за 1973 - 2005 гг. на шельфе СЗЧМ и у берегов Крыма было выполнено около 4500 бентосных станций. Для берегов Крыма наиболее продуктивными в этом отношении можно считать 1990-е гг. (304 станции); при этом общий объём выполненных здесь работ за 1957-2009 гг. составил около 1200 станций (из базы данных отдела экологии бентоса ИнБЮМ НАН Украины).

К сожалению, на рубеже XX - XXI веков произошло резкое сокращение морских экспедиционных исследований. В первое десятилетие текущего столетия исследования бентоса на горизонтах шельфа с глубинами 50 - 120 м у берегов Украины вообще не проводились. Отсутствие современного материала по глубоководной зоне обитаемого черноморского шельфа существенно ограничивает возможности анализа состояния бентоса. В предлагаемой

работе это учитывается, и основное внимание уделяется вопросам, которые обеспечены соответствующим исходным материалом.

Зообентос украинского сектора Чёрного моря на большем протяжении носит морской характер, основная часть которого имеет средиземноморско-атлантическое происхождение (Мордухай-Болтовской, 1972). Сводный список видов макрозообентоса, когда-либо регистрировавшихся на акватории СЗЧМ, насчитывает 419 видов, в том числе Vermes - 146, Crustacea - 111, Mollusca - 84, прочие виды - 78 (Синегуб, 2006). В сборах, выполненных с 1973 по 2003 гг., отмечено присутствие только 304 видов. Разница в 115 видов весьма существенна, однако не может быть интерпретирована простым снижением видового богатства акватории СЗЧМ. В данном случае следует обратить внимание на то, что в последние десятилетия XX века не было специальных исследований по таким крупным таксономическим группам, как Porifera,

Coelenterata, Nemertini и Turbellaria. В большинстве работ, посвященных анализу бентоса, их диагностика до вида не проводилась. Как следствие, общее количество представителей этих групп, например, на СЗ участке шельфа в 1973 - 2003 гг. оказалось намного ниже, чем в период до 1967 г. (19 видов против 81). Тем не менее, известно, что только группа Turbellaria в фауне Чёрного моря

представлена 103 видами, Oligochaeta - 39, из которых 29 - обитатели опреснённых районов (Киселёва, 1979). Сделанная в последние годы попытка оценки состава фауны Oligochaeta позволила расширить представления о составе этой группы в СЗЧМ с 4 (регистрируемых до 1967 г.) до 29 видов (Шурова, 2006).

Табл. 1 Количество видов макрозообентоса украинского сектора Чёрного моря по основным систематическим группам

Таксон	СЗЧМ ¹			крымское побережье ²		
	до 1967	1973-2003	для всего периода наблюдения	до 1975	1980-2005	для всего периода наблюдения
Porifera	20	6	20	14	17	19
Coelenterata	27	9	29	24	32	35
Nemertini	11	3	11	20	3	20
Polychaeta	63	66	82	137	151	151
Sipunculida	1	–	1	–	–	–
Phoronidea	1	1	1	1	2	2
Bryozoa	9	6	10	12	13	15
Crustacea	83	102	111	134	151	157
Pantopoda	2	1	2	4	4	5
Mollusca	72	68	84	124	144	156
Echinodermata	2	3	4	5	5	5
Chordata	8	6	8	9	9	9
Всего	299	271	363	484	531	574

Примечание: 1 - (Синегуб, 2006), 2 - (Ревков 2003а), с дополнениями для Crustacea (из: Гринцов, 2004; Гринцов и др., 2004).

Если по отмеченным выше причинам недоизученности не брать в расчёт группы Turbellaria, Oligochaeta и Insecta (larvae), то оказывается, что сопоставление состава фауны участка шельфа СЗЧМ до 1967 г. и 1973 - 2003 гг. в новом варианте даёт близкие результаты: соответственно 299 и 271 видов. При ещё большем сужении границ сравнения (взятие в расчёт только групп Polychaeta, Crustacea, Mollusca и Chordata, по которым в регионе достаточно специалистов) соотношение видов оказывается уже в пользу более позднего периода: 226 видов (до 1967 г.) против 242 (1973-2003 гг.) (табл. 1). Как видно, чем более надёжными (в плане обеспеченности специалистами и исследованиями) являются использованные для сравнения таксоны, тем меньше становится

оснований к ранее сделанным выводам (Black Sea biological 1998) о существенном общем сокращении видового богатства фауны СЗ региона в конце XX столетия. Важность последнего заключения вполне очевидна, поскольку косвенно указывает на отсутствие серьёзных изменений в «доступном меню» для рыб демерсального комплекса.

Однако имеется и другая сторона «доступности» пищевых ресурсов во взятых временных интервалах сравнения. Хотя периодические заморы донной фауны и являются одной из специфических особенностей Чёрного моря (как, впрочем, и других южных морей бывшего СССР) (Зенкевич, 1977), существовавшей и ранее, но именно для периода после 1973 г. мы имеем данные о массовых заморах и

Современное состояние зооресурсов бентали.

гибели бентоса в СЗЧМ на площади до ~17 (1990 и 1994 гг.) и -20 тыс. км² (1983 г.) (рис. 1).

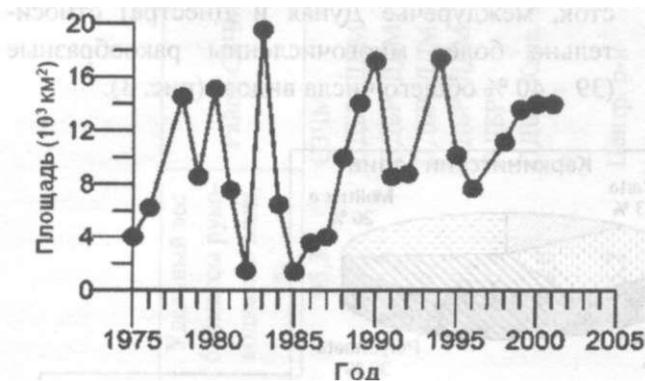


Рис. 1 Многолетняя динамика площади дна, где отмечена придонная гипоксия (замор) в СЗЧМ. Цит. по (Oguz et al., 2008)

В половине из регистрировавшихся с 1975 по 2001 г. случаев зона замора превышала 9 тыс. км шельфа. Значительными оказались и потери: из-за дефицита кислорода в разные годы погибало от 0,3 до 8,0 млн. т, а всего с 1973 по 1990 гг. - около 55 млн. т. донных животных (Зайцев, 1992). По-видимому, следует согласиться, что подобная элиминация бентоса не могла не сказаться и на состоянии рыб демерсального комплекса, существенно сократив сам объём доступных им пищевых ресурсов. Тем не менее, несмотря на крупномасштабные заморы донной фауны и существенное уменьшение запасов многих гидробионтов (устрица, мидия и др.), в СЗЧМ пока не зафиксирован

дефицит питания бентосоядных рыб, их кормовая база продолжает оставаться достаточно богатой (Воробьева и др., 2004).

Донная макрофауна черноморских берегов Крыма, в сравнении с СЗ участком шельфа, оказывается много богаче. В ее составе за весь период наблюдения только в рамках анализируемых групп отмечено 574 вида (см. табл. 1). При этом в период до 1975 г. зарегистрировано 484 вида, в 1980-2005 гг. - 531 вид бентоса.

Более детальное подразделение акватории СЗЧМ и Крымского региона показывает специфику состава фаун более мелких (по размерам) акваторий и в определенной степени отражает общую степень их изученности. Так, на 2061 станциях, выполненных в ПДБР (Приднепровско-Бугский район) СЗЧМ, отмечено 209 таксонов, в ДДМ (Дунай-Днестровское междуречье) (674 станции) - 161, в Каркинитском заливе (1Г5 ст.) - 166, в Центральном районе (46 ст.) - 107 (Синегуб, 2006). В результате многолетних исследований в районе Карадага и Севастополя зарегистрировано соответственно 367 (Аннотированные списки..., 2004) и 358 (Revkov et al., 2008a) видов макрозообентоса.

Относительное развитие основных групп макрозообентоса у берегов Крыма и в СЗЧМ имеет сходный характер (рис. 2).

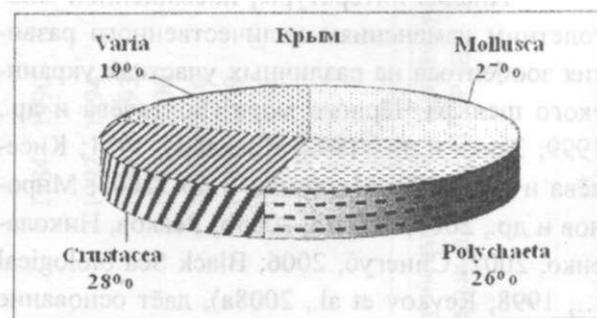
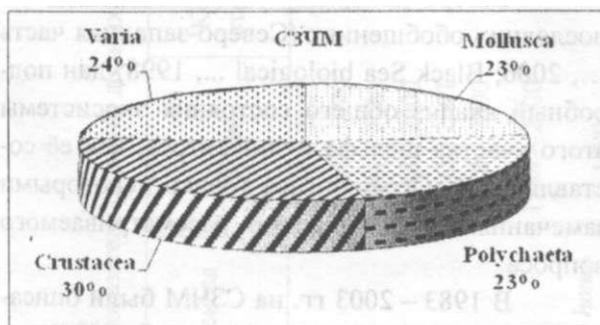


Рис. 2 Соотношение основных систематических групп макрозообентоса у побережья Крыма (1980-2005 гг.) и в СЗЧМ (1973 - 2003 гг.) (без учёта Oligochaeta и Turbellaria)

Тем не менее, преобладающей по количеству видов группой в бентосе СЗЧМ является Crustacea (30%), с относительным паритетом в развитии Mollusca (23%), Polychaeta (23%) и

группы «прочие виды» (24%). У берегов Крыма незначительное лидерство имеют Crustacea (28%), на втором месте Mollusca (27%) и на третьем Polychaeta (26%). Менее представлена

у берегов Крыма сборная группа «прочих видов» (19%). И всё же в абсолютном выражении она оказывается более многочисленной (108 видов) в сравнении с аналогичной группой в СЗЧМ (86 видов).

В наиболее опресненных участках украинского шельфа (Днепровско-Бугский участок, междуречье Дуная и Днестра) относительно более многочисленны ракообразные (39 - 40 % общего числа видов) (рис. 3).

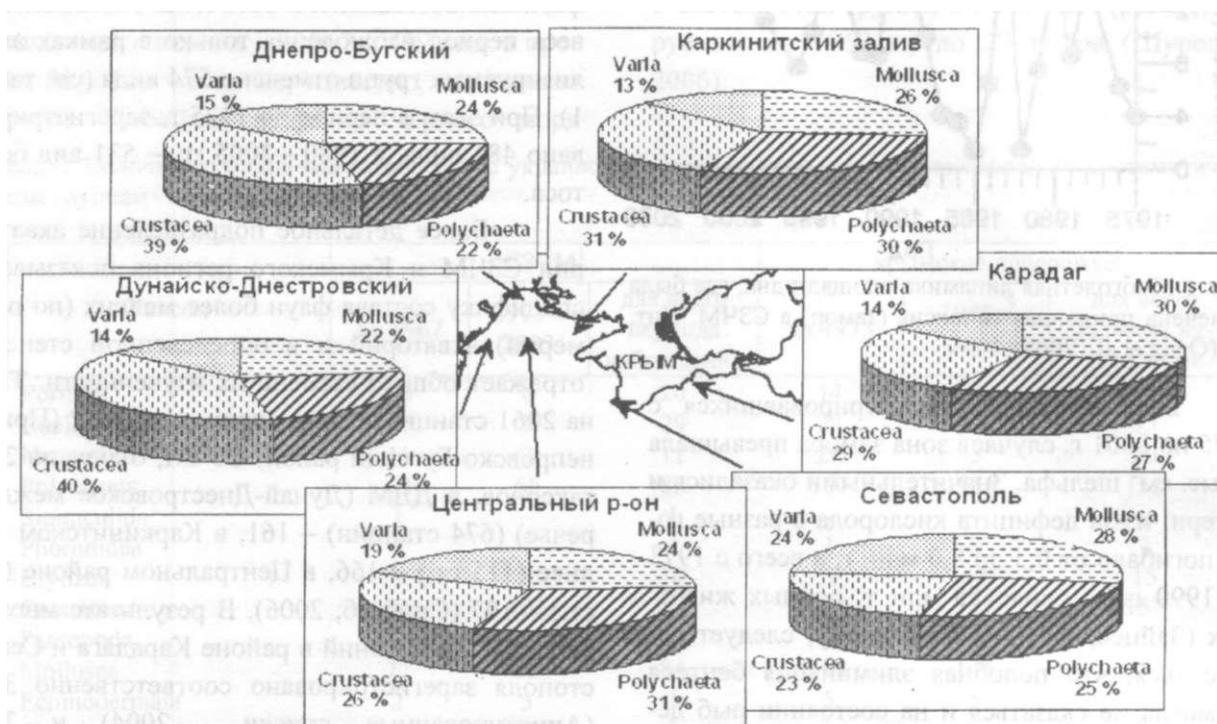


Рис. 3 Соотношение (в %) основных групп макрозообентоса в различных акваториях украинского сектора Чёрного моря. Для построения циклограмм по СЗЧМ использованы данные из (Синегуб, 2006) для периода 1973 - 2003 гг.; для района Севастополя и Карадага - данные за весь период наблюдения за фаунами акваторий

5.1.2. Количественное развитие макрозообентоса и его многолетняя динамика

Анализ литературы, посвященной многолетним изменениям количественного развития зообентоса на различных участках украинского шельфа Чёрного моря (Болтачёва и др., 1999; Заика и др., 1992; Киселёва, 1981; Киселёва и др., 1997; Мазлумян и др., 2003; Мионов и др., 2003; Ревков, 2003b; Ревков, Николаенко, 2002; Синегуб, 2006; Black Sea biological 1998; Revkov et al., 2008a), даёт основание говорить о лабильности его структурно-функциональной организации при относительно константности состава некоторой группы видов-доминантов, собственно и определяющих биоценотические профили бентоса различных акваторий.

Северо-западный участок шельфа. В последних обобщениях (Северо-западная часть 2006; Black Sea biological 1998) дан подробный анализ общего состояния экосистемы этого участка шельфа и зообентоса, как её составляющей. Ограничимся только некоторыми замечаниями в отношении рассматриваемого вопроса.

В 1983 - 2003 гг. на СЗЧМ были описаны около 20 биоценозов (Синегуб, 2006), из которых только 2 - мии (*Mya arenaria*) и анадары (*Anadara inaequalvis*) можно признать действительно новыми для Чёрного моря. Основными и наиболее широко распространёнными в СЗЧМ являются биоценозы мидии, мии и неантеса (*Neanthes succinea*) (табл. 2).

Табл. 2 Количественные показатели развития донных биоценозов СЗЧМ в 1983 – 2003 гг. (из: Синегуб, 2006)

Руководящий вид биоценоза	Годы	Кол-во станций	Глубина, м	Кол-во таксонов	Средняя численность, экз./м ²	Средняя биомасса, г/м ²	Удельный вес биомассы руководящего вида, %	Район СЗЧМ
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	1984 – 2003	526	4 – 45	163	2810	1486,7	95,3	СЗЧМ
<i>Mya arenaria</i>	1984 – 1999	244	6 – 29	87	1630	217,1	82,1	ПДБР, ДДМ
<i>Neanthes succinea</i>	1984 – 2003	132	7 – 29	46	1124	24,2	52,9	ПДБР, ДДМ
<i>Heteromastus filiformis</i>	1988 – 2000	57	7 – 25	25	352	2,8	65,7	ПДБР, ДДМ
<i>Pontogammarus maoticus</i>	1992 – 2001	39	0 – 1	9	8231	66,8	99,7	ПДБР, ДДМ
<i>Cerastoderma glaucum</i>	1988 – 2000	31	1 – 23	80	2025	86,7	60,4	ПДБР
<i>Mytilaster lineatus</i>	1988 – 2000	28	1 – 11	99	3774	415,1	42,0	ПДБР, Карк. з-в
<i>Melinna palmata</i> – <i>Nephtys hombergii</i>	1990	25	25 – 35	10	114	2,7	85,2	Центр. р-н
<i>Paphia aurea</i>	1990	18	20 – 31	29	210	41,2	49,3	Карк. з-в
<i>Nephtys hombergii</i>	1984 – 1990	16	2 – 35	31	220	5,7	20,3	ПДБР, ДДМ, Карк. з-в
<i>Orchestia cavimana</i>	1992 – 1994	12	0	4	2108	12,3	95,9	ПДБР
<i>Lentidium mediterraneum</i>	1983 – 1993	11	1 – 6	30	9035	78,0	63,9	ПДБР, ДДМ
<i>Chamelea gallina</i>	1985 – 2000	10	6 – 26	65	1203	532,3	72,5	Карк. з-в
<i>Modiolula phaseolina</i>	1985 – 1986	6	49 – 54	30	762	93,0	59,2	Центр. р-н
<i>Melinna palmata</i>	1994 – 1999	5	15 – 19	15	974	48,5	73,0	ПДБР
<i>Anadara inaequalvis</i>	1992 – 2003	5	6 – 11	8	2533	198,6	87,4	ДДМ
<i>Irus irus</i>	1988	3	2 – 4	49	6567	1168,0	44,5	ПДБР (Е)
<i>Balanus improvisus</i>	1983	3	1 – 2	24	6251	213,7	73,6	ПДБР
<i>Donacilla cornea</i>	1992	2	0 – 0,5	7	17800	88,6	80,7	ПДБР (Т)

Примечание: СЗЧМ – все районы, ПДБР – Приднепровско-Бугский район, ДДМ – Дунайско-Днестровское междуречье, Карк. з-в – Каркинитский залив, Центр. р-н – Центральный район, ПДБР (Е) – Егорлыцкий залив, ПДБР (Т) – Тендровский залив.

Табл. 3 Количественные показатели развития донных биоценозов у черноморского побережья Крыма в период 1980 – 2004 гг.

Руководящий вид биоценоза	Год	Кол-во станций	Глубина, м	Кол-во видов	Средняя численность, экз./м ²	Средняя биомасса, г/м ²	Средний удельный вес биомассы руководящего вида, %	Район
<i>Chamelea gallina</i>	1981 – 2004	157	1 – 32	190	2547	494,9	75,8	Крым
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	1980 – 2001	86	1,5 – 80	215	1767	670,6	77,6	Крым
<i>Modiolula phaseolina</i>	1982 – 1999	38	45 – 110	68	596	31,2	63,4	Кр. 2, 3, 4
<i>Cerastoderma glaucum</i>	1993 – 2004	27	0,5 – 17	106	3092	115,0	62,6	Кр. 2
<i>Terebellides stroemi</i>	1981 – 1999	25	15 – 136	49	338	5,4	64,7	Крым
<i>Pitar rudis</i>	1982 – 1999	21	4 – 70	111	1648	74,6	51,7	Крым
<i>Nassarius reticulatus</i>	1982 – 2001	21	1 – 28	146	2218	60,7	47,8	Кр. 1, 2, 4
<i>Mytilaster lineatus</i>	1994 – 2004	19	1 – 16	127	5006	122,5	59,9	Кр. 2, 4
<i>Modiolus adriaticus</i>	1983 – 2000	18	3 – 40	104	2171	300,1	54,3	Крым
<i>Diogenes pugilator</i>	1983 – 1998	10	2 – 20	32	709	9,8	74,0	Кр. 2–4
<i>Paphia aurea</i>	1980 – 2000	8	4 – 26	60	742	116,8	52,5	Кр. 1, 2
<i>Amphiura stepanovi</i>	1983 – 1990	7	60 – 106	24	414	8,5	37,9	Кр. 3, 4
<i>Abra segmentum</i>	1993	6	1 – 12	40	2147	146,7	59,8	Кр. 2
<i>Nephtys hombergii</i>	1987 – 2001	6	10 – 55	29	710	7,4	50,1	Кр. 1–3
<i>Parvicardium exiguum</i>	1989 – 2004	6	6 – 25	45	2113	81,9	49,2	Кр. 2
<i>Balanus improvisus</i>	1994 – 2001	4	12 – 17	33	2385	17,9	43,5	Кр. 2
<i>Abra nitida</i>	1980 – 1989	3	8 – 35	30	276	47,1	61,1	Кр. 1
<i>Asciidiella aspersa</i>	1992 – 1994	3	32 – 52	29	636	266,3	54,4	Кр. 2
<i>Gouldia minima</i>	1983 – 1990	2	11 – 30	17	570	212,2	60,4	Кр. 3, 4
<i>Loripes lacteus</i>	2000 – 2004	2	3	28	1364	39,8	79,4	Кр. 2

Примечание: Крым – все районы, Кр. 1 – северо-западный Крым, Кр. 2 – западный Крым, Кр. 3 – юго-западный Крым, Кр. 4 – юго-восточный Крым.

Современное состояние зооресурсов бентали.

Высокие параметры количественного развития бентоса отмечены также в биоценозах митилястера (*Mytilaster lineatus*), хамелеи и ируса (*Irus irus*).

Для периода 1984-2003 гг. средняя биомасса мидии в собственном биоценозе в СЗЧМ оценивается в 1486,7 г/м² (табл. 2). При этом наиболее высокие показатели её биомассы (2165 г/м²) отмечены в Приднепровско-Бугском районе, где на отдельных станциях общая численность бентоса превышала 10000 экз./м², а биомасса - 10 кг/м². Менее развит биоценоз мидии в центральном районе СЗ части шельфа: средняя биомасса руководящего вида около 430 г/м², с максимальной длиной моллюсков до 40 мм (Синегуб, 2006).

Размерно-возрастная структура естественных поселений мидии находится в определённой зависимости от близости к устьевым, наиболее распреснённым районам СЗЧМ. В последних, в сравнении с относительно глубоководными прилегающими к берегам Крыма районами (Межводное, Черноморское), наблюдается наиболее упрощённая возрастная структура поселений моллюсков (5-10 возрастных классов против 16-21 у берегов Крыма), их меньший средний возраст (0,93 - 2,65 лет против 2,31-3,23) и продолжительность жизни (3-9 против 20 лет) (Шурова, 1989).

На фоне периодических замороз донной фауны, регулярно регистрируемых в СЗЧМ с 1973 г. и формирующих некоторые внутренние (связанные с заморами) циклы её развития (Повчун, 1992; Синегуб, 2006), в биоценозе мидии отмечена многолетняя тенденция возрастания количественных параметров развития бентоса (Носовская, 2006). Средняя биомасса бентоса здесь менялась соответственно с 337 г/м² (начало 1970-х) до 253 и 627 г/м² (в 1975 - 1978 гг., соответственно на илах и ракушечнике), далее до 945 г/м² (1983-й) и 1319 г/м² (1985 г.). Для периода 1984-2003 гг. средняя биомасса бентоса в биоценозе мидии оценивается в 1487 г/м² (Синегуб, 2006).

При наличии тенденции увеличения биомассы бентоса в биоценозе мидии СЗЧМ

занимаемые этим биоценозом площади сокращаются. Если в 1960-е гг. биоценоз мидии на СЗ шельфе располагался на площади 10 тыс. км², то в 1980-е он сократился в несколько раз, а общая биомасса мидий - на порядок величин (Зайцев, 2006). Деградация поселений мидии в 1970- 1980-е гг. сопровождалась экспансией полихет nereisa, полидоры (Дунай-Днестровское междуречье), мелины и нефтиса (Каркинитский залив) (Повчун, 1992; Синегуб, 2006).

Указанные тенденции деградации поселений мидии и увеличения биомассы бентоса в её биоценозе являются двумя сторонами «одной медали»: роста эвтрофирования акватории СЗЧМ, приводящего, с одной стороны, к гипоксии и гибели бентоса на одних участках, с другой - стимулирующего развитие донной макрофауны на других участках дна за счёт увеличения количества доступной пищи.

По-видимому, следует признать, что на фоне прогрессирующего развития придонной гипоксии наиболее существенные количественные изменения в бентосе СЗЧМ почти за полувековой период наблюдений зарегистрированы в авандельтах Дуная, Днестра и на прилегающем участке междуречья. В Придунайском районе биомасса зообентоса снизилась на порядок: с 397,3-458,8 (1960-е гг.) до 148,2 (1971 - 1975 гг.), 99,5 (1986- 1990 гг.) и 52,4 г/м² (1991 - 1995 гг.) (Александров, Зайцев, 1998). В Дунай-Днестровском междуречье сокращение биомассы зообентоса оказалось ещё более существенным: с 630 (1960-е гг.) до 107 (1970-е) и 2 г/м² (1980-е) (Синегуб, 2006). В Одесском регионе в период 1994 - 1999 гг. запасы бентоса оценены в среднем в 650106 т, кормового - 48636 т (Воробьёва и др., 2004).

Существенные изменения отмечены и в бентосе филофорного поля Зернова, занимавшего в 1950-е гг. площадь около 11 тыс. км². В 1970-х гг. началась его деградация и к середине 1980-х оно уже занимало площадь до 500 км (Зайцев, 2006). На фоне этого оказываются весьма интересными данные, показывающие, что в «дозаморный» (1954- 1960 гг.) и в

условно «заморный» (1984-2003 гг.) для СЗЧМ периоды в районе поля зарегистрировано сходное количество видов макрозообентоса (соответственно 71 и 79). При этом в наиболее кризисные 1984 - 2003 гг., в сравнении с 1954 - 1960 гг., биомасса и численность макрозообентоса здесь были выше соответственно в 1,4 и 4,4 раз (Синегуб, 2006).

Крымское побережье Чёрного моря. В 1980 - 2004 гг. с использованием принципа доминирующего вида (Воробьёв, 1949) у берегов Крыма были выделены около 50 биоценозов, наиболее значимыми из которых являются поясные биоценозы хамелеи (*Chamelea gallina*), мидии (*Mytilus galloprovincialis*) и фазеолины (*Modiolula phaseolina*) (табл. 3). При средних значения биомассы бентоса в биоценозах хамелеи (494,9 г/м²) и мидии (670,6 г/м²), соответствующие максимумы (-520 и -900 г/м²) достигались на глубинах 0-10 (биоценоз хамелеи) и 10-20 м (биоценоз мидии). Пики биомассы хамелеи (-300 г/м²) и мидии (-325 г/м²) у берегов Крыма (при осреднении данных для периода 1980 - 2004 гг.) отмечены на глубинах соответственно 0 - 10 и 20 - 40 м.

Более детальная оценка количественного развития бентоса и тенденций его многолетних изменений за период 1950-2000-е гг., выполненная для акватории западного Крыма (м. Тарханкут - м. Херсонес) по двум диапазо-

нам глубин (первый - 1-12 м, 85 станций; второй - 13-25 м, 81 станция), показала следующее. Для периода 1950-е - 1985 гг. в целом оказалась характерной относительная константность средних величин биомассы зообентоса (рис. 4 I). Это может быть отнесено как к первому диапазону глубин, где представлены данные 1950-х, 1970-х и первой половины 1980-х гг., так и ко второму, где, к сожалению, мы располагаем только данными 1950-х и второй половины 1980-х гг. Начиная со второй половины 1980-х до второй половины 1990-х годов, в обоих рассматриваемых диапазонах глубин отмечено резкое возрастание средних параметров биомассы зообентоса: в первом - с -280 (1985-1990 гг.) до -400 (1990-1995 гг.) и -550 г/м² (1995-2000 гг.), во втором - с -190 (1985-1990 гг.) до -400 (1990-1995 гг.) и -700 г/м² (1995-2000 гг.). Последующие 2000-е годы сопровождалось снижением биомассы зообентоса; при этом её средние значения на глубине 13-25 м фактически оказались на уровне аналогичных параметров 1980-х гг. Обращает на себя внимание синхронность изменения средних значений биомассы зообентоса в двух выделенных диапазонах глубин на всём временном интервале исследований.

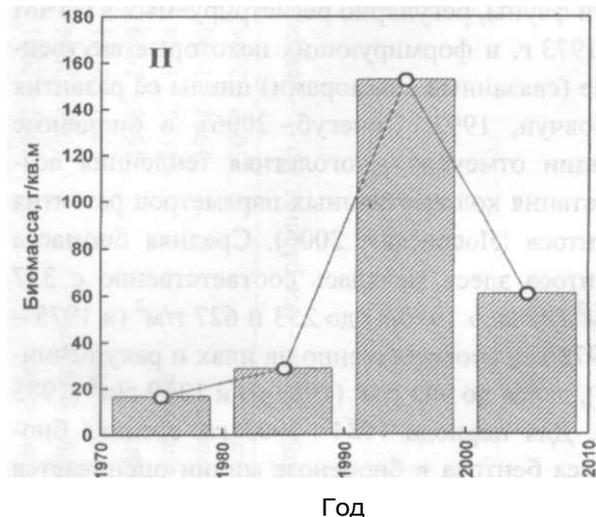
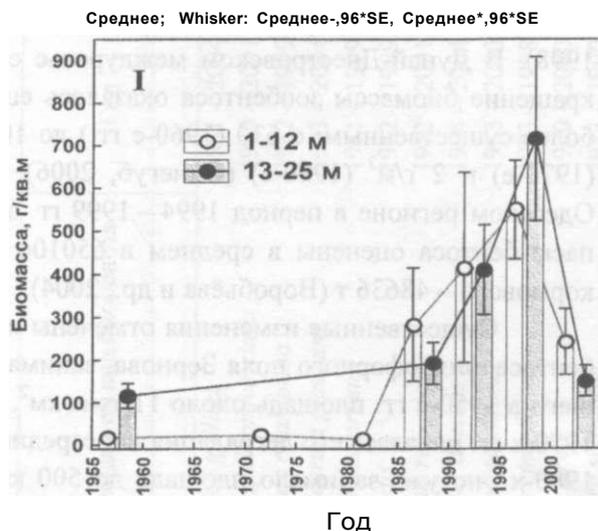


Рис. 4 Многолетние изменения биомассы макрозообентоса у западных берегов Крыма. I - открытое побережье; II - Севастопольская бухта (из (Revkov et al., 2008b) с изменениями, см. в тексте)

Современное состояние зооресурсов бентали.

Наличие указанного пика биомассы зообентоса в диапазоне глубин 1 - 25 м у западных берегов Крыма в 1990-е годы было связано с массовым развитием двустворчатых моллюсков из группы фильтраторов-сестонофагов, при явном доминировании хамелеи. В диапазоне глубин 1 - 12 м данный вид по интегральному показателю количественного развития (ИП, см. подпись к рис. 5) занимал первые позиции во все периоды наблюдений. На глубинах 13-25 м только в 1950-е годы в роли доминанта выступала другая двустворка - гульдия (*Gouldia minima*).

В многолетней динамике развития хамелеи (как вида-доминанта) у западных берегов Крыма (рис. 5) наблюдается синхронное повторение изменений, отмеченных выше для средних параметров биомассы зообентоса.

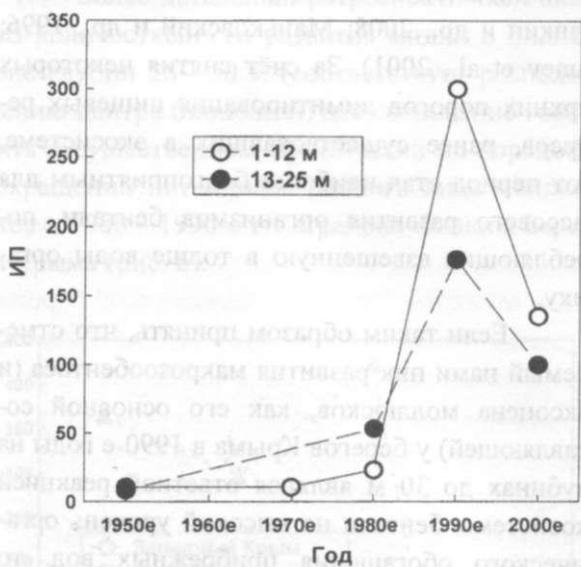


Рис. 5 Многолетняя динамика количественного развития хамелеи (по Индексу плотности (ИП)) у западного берега Крыма). $ИП = N^{125} V^{0,75} p$, где N - численность вида, экз/м², V - биомасса вида, г/м², p - стационарная встречаемость вида (0 - 1)

В период возрастания биомассы зообентоса (1980 - 1990-е гг.) происходило увеличение ИП хамелеи на глубинах 1 - 12 м в ~12 раз, на глубинах 13 - 25 м - в ~3 раза. Отмеченные многолетние изменения количественного развития хамелеи определили смещение основной зоны её биоценоза в 1990 - 2000-е гг., в сравнении с 1950-1960-х гг. (Киселёва,

1981), с 25 м - на меньшие глубины. В районе северо-кавказского шельфа в последнее десятилетие зафиксировано сужение зоны, занимаемой сообществом хамелеи, за счёт поднятия её нижней границы на меньшие глубины (с 30 - 35 до 15 - 20 м) (Чикина, 2009).

Аналогичная динамика многолетних изменений биомассы зообентоса была описана и в относительно закрытой акватории западного Крыма - Севастопольской бухте (Revkov et al., 2008a). Для указанных многолетних построений здесь использованы опубликованные материалы из (Миронов и др., 2003) (данные за период 1970-1990-е гг.) и материалы из архива отдела экологии бентоса ИнБЮМ НАН Украины (бентосная съёмка 2001 г). В предлагаемом нами рис. 4 II выполнено усреднение результатов съёмок по десятилетиям и добавлены материалы последних исследований Севастопольской бухты, выполненных в отделе экологии бентоса в 2006 (33 станции), 2007 (13) и 2008 гг. (22). Полученная в итоге картина динамики биомассы зообентоса в Севастопольской бухте в точности повторяет многолетние изменения биомассы у открытого побережья западного берега Крыма, однако с меньшими абсолютными значениями. На пике 1990-х гг. средние абсолютные значения биомассы у открытого побережья превышают аналогичные значения в бухте в ~3 - 4 раза. В отличие от открытых участков западного Крыма, где основным доминантом выступала хамелея, в Севастопольской бухте основными видами, определившими всплеск биомассы в 1990-е гг., являлись другие двустворчатые моллюски из группы фильтраторов-сестонофагов: церастодерма (*Cerastoderma glaucum*) и мидия, а также плотоядная гастропода нассариус (*Nassarius reticulatus*) (Миронов и др., 2003).

Информация о многолетних трендах в развитии зообентоса имеется и для других акваторий Крыма. К сожалению, для ЮЗ участка полуострова временной ряд наблюдений заканчивается 1990-ми годами. Однако именно на 1990-е годы в указанном регионе приходится максимум развития зообентоса на глубинах

до 25 м. Основным эволюирующим видом, определившим отмечаемые изменения в бентосе, здесь, как и у открытых берегов западного Крыма, также выступила хамелея (Ревков, 2003b; Revkov et al., 2008b).

Имеющиеся данные для мелководной (1 - 15 м) зоны ЮВ Крыма (б. Лисья, акватория Карадага) (Мазлумян и др., 2003, 2009) свидетельствуют о наличии и здесь аналогичного пика биомассы макрозообентоса в 1990-е годы. Динамика средней биомассы зообентоса здесь оказалась следующей: 36 (1973 г.), 113 (1981 г.), 778 (1998 г.) и 46 г/м² (2008 г.).

Результаты анализа развития таксоцены моллюсков в биотопе рыхлых грунтов акватории ЮВ Крыма по диапазонам глубин 1-12 (82 станции) и 13 - 32 м (40 станций) за период с 1970-х по 2008 г. (Ревков, 2009) дают основание говорить о наличии пика биомассы бентоса в данном регионе в 1990-е гг., с превалированием моллюсков-фильтраторов в его формировании, уже как о некоторой закономерности. Основным доминантом в формировании общей биомассы таксоцены моллюсков у берегов ЮВ Крыма во все периоды исследований на глубинах 1-12 м выступала хамелея, на глубинах 13 - 32 м в разные периоды таковыми были хамелея (1976, 1981 гг.), модиола *Modiolus adriaticus* (1990), мидия (1998) и гульдия (2008). В современных условиях (2000-е годы) в районе ЮВ Крыма отмечено снижение биомассы таксоцены моллюсков до некоторого квазистационарного положения, характерного для периода до 1990-х годов.

Сопоставление приведённых выше материалов указывает на наличие сходных тенденций многолетней динамики биомассы макрозообентоса в биотопе рыхлых грунтов на глубинах до 25 - 30 м у З, ЮЗ и ЮВ берегов Крыма. Во всех случаях наблюдается формирование устойчивого пика биомассы зообентоса в 1990-е гг., с последующим возвращением её параметров (пока нет данных только по ЮЗ участку Крыма) в некоторое квазистационарное положение, характерное для периода до 1990-х годов.

В качестве наиболее серьёзного фактора антропогенной природы, определяющего современное состояние и тенденции изменения пелагических и донных экосистем, многими исследователями признан рост уровня органического загрязнения Чёрного моря (Black Sea 1998; State of the Environment 2008 и др.). Однако именно с органическим "загрязнением" (обогащением) акваторий (или в иной терминологии - с наличием и достаточностью пищевого материала в толще воды) связано развитие организмов трофической группировки, относимой к фильтраторам-сестонофагам (Несис, 1965; Ревков и др., 1999), таким как *С.И. gallina*, *М. galloprovincialis* и *С. glaucum*.

В черноморской экосистеме пик снижения прозрачности вод и повышения содержания взвешенного органического вещества приходится на конец 1980-х - 1990-е гг. (Кукушкин и др., 2008; Маньковский и др., 1996; Yunev et al., 2001). За счёт снятия некоторых верхних порогов лимитирования пищевых ресурсов, ранее существовавших в экосистеме, этот период стал наиболее благоприятным для массового развития организмов бентали, потребляющих взвешенную в толще воды органику.

Если таким образом принять, что отмечаемый нами пик развития макрозообентоса (и таксоцены моллюсков, как его основной составляющей) у берегов Крыма в 1990-е годы на глубинах до 30 м являлся ответной реакцией экосистемы бентали на высокий уровень органического обогащения прибрежных вод, то данные последних лет, свидетельствующие о возвращении развития бентоса к уровню, характерному для периода до 1990-х годов, говорят о возможном завершении (или приближении к завершению) этапа своеобразного «кризиса» экосистемы бентали и её квазистабильности. Конечно же, формулировка «кризиса» в условиях отмечаемого повышения биомассы бентоса у берегов Крыма в 1990-е годы выглядит несколько необычной. Увеличение биомассы зообентоса в ответ на увеличение пищевых ресурсов - это реакция вполне нормальная.

Понятие кризиса здесь больше подходит к описанию общей ситуации в бассейне, которая сводится к фактической разбалансировке существовавших на рубеже 1980-1990-х гг. потоков вещества и энергии через экосистему Чёрного моря (State of the Environment, 2008).

В более глубоководном биоценозе мидии (у берегов Крыма он обычно ограничен изобатами 20-55 м (Киселёва, 1979)) в многолетнем аспекте на фоне незначительного сокращения средней биомассы бентоса с 728 (1960-1970-е гг. (Киселёва, 1981)) до 671 г/м² (1980-1990-е гг. (Revkov et al, 2008b)) и увеличения общего количества регистрируемых в биоценозе видов (соответственно со 131 до 215) наблюдается резкое снижение доминирования мидии по биомассе с 95 до 78 %.

Более детальный ретроспективный анализ количественного развития мидии в диапазоне глубин 26-50 м (соответствует расположению центра биоценоза) даёт основание говорить о существенном (фактически на порядок) сокращении потенциала данного вида моллюсков в 1980 - 1990-е гг. в районе южного берега Крыма (рис. 6).



Рис. 6 Многолетняя динамика Индекса Плотности (ИП) мидии в диапазоне глубин 26 - 50 м у берегов Крыма

У берегов западного Крыма на фоне стабильно низких показателей ИП-1950-1980-е гг. отмечен некоторый всплеск количествен-

ного развития моллюсков в 1990-е гг. В эти годы наиболее «оптимальной» зоной развития иловых поселений мидии здесь являлись глубины 30-40 м, где средняя биомасса моллюсков достигала 700 г/м² (рис. 7 А).

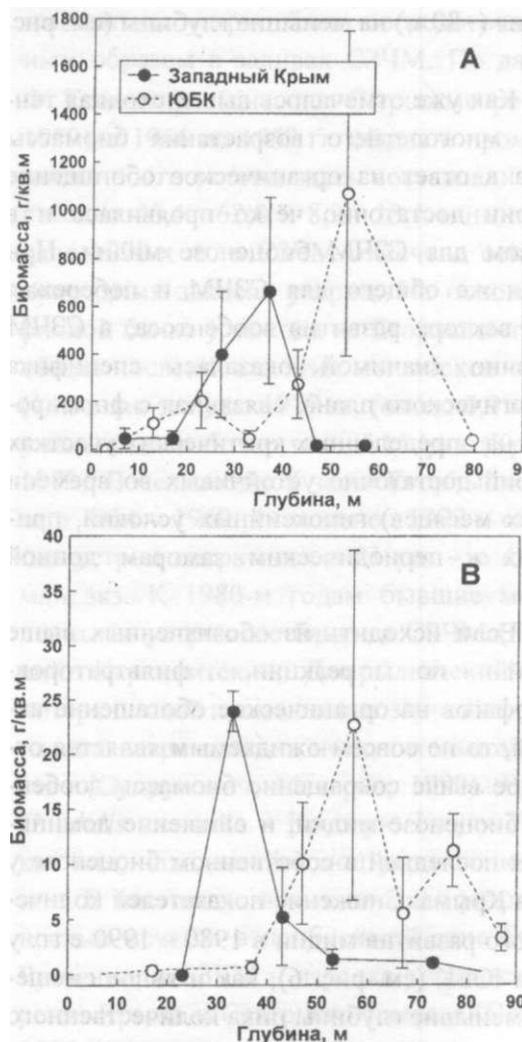


Рис. 7 Вертикальные профили распределения биомассы мидии (А) и фазеолины (В) у открытого побережья Крыма в 1990-е годы

В районе южнобережья на глубинах до 40 м средняя биомасса мидии не превышала 300 г/м². Пик её биомассы здесь отмечен в нижней краевой зоне биоценоза на глубинах 50-60 м. В бухтах западного Крыма донные поселения мидии малочисленны и в большей степени выражены в их кутовых, наиболее мелководных (с глубиной до 5 м) участках.

В 1990-е гг. весьма серьёзные нарушения отмечены в структуре популяции другого

массового представителя фауны моллюсков Чёрного моря - фазеолины (*Modiolula phaseolind*). Как у южных, так и у западных (в большей степени) берегов Крыма наблюдается смещение пика её биомассы из зоны оптимума обитания (-80 м) на меньшие глубины (см. рис. 7 В).

Как уже отмечалось выше, сходная тенденция многолетнего возрастания биомассы бентоса в ответ на органическое обогащение акватории достаточно чётко проявилась и в ключевом для СЗЧМ биоценозе мидии. При наличии же общего для СЗЧМ и побережья Крыма вектора развития зообентоса, в СЗЧМ достаточно значимой оказалась специфика гидрологического плана, связанная с формированием на определённых критических участках акваторий достаточно устойчивых во времени (до трех месяцев) гипоксических условий, приводящих к периодическим заморам донной фауны.

Если исходить из обозначенных выше позиций по реакции фильтраторов-сестонофагов на органическое обогащение акваторий, то не совсем ожидаемым является отмеченное выше сокращение биомассы зообентоса в биоценозе мидии, и снижение доминирования последней в собственном биоценозе у берегов Крыма. Снижение показателей количественного развития мидии в 1980 - 1990-е гг. у берегов ЮБК (см. рис. 6), как и явное смещение на меньшие глубины пика количественного развития другого доминанта глубоководной зоны шельфа - фазеолины (см. рис. 7 В), свидетельствуют о наличии иных факторов воз-

действия, нарушающих структурно-функциональную организацию бентоса на глубинах более 40 м. О возможных причинах наблюдаемых изменений будет сказано несколько ниже - в разделе, посвященном вопросу снижения запасов коммерчески ценных видов моллюсков в Чёрном море.

Ранее для периода 1950-1960-х гг. указывалось на более высокие средние показатели развития бентоса на шельфе СЗЧМ в сравнении с побережьем Крыма: 500 - 2000 г/м² с максимальными значениями более 5000 г/м² против 100-600 г/м² (Закутский, 1962; Киселева, 1981). В современных условиях отмеченные различия в целом сохраняются. Если исходить из в определённом смысле случайного характера отбора проб, то по известным средним значениям биомассы бентоса, приходящимся на определённое количество выполненных станций, можно легко вычислить среднюю биомассу для всех станций (=для всей исследуемой акватории). Если в этом ключе сопоставить данные, полученные в 1980-2000-е гг. для отдельных биоценозов (см. табл. 2, 3) (и без учёта станций, выполненных в глубоководных биоценозах *Modiolula phaseolina*, *Terebellides stroemi* и *Amphiura stepanovi* у берегов Крыма), то оказывается, что средняя биомасса макрозообентоса на сопоставимых для СЗЧМ и побережья Крыма глубинах различается в 1,9 раз: соответственно -740 против -380 г/м². По средней численности макрозообентоса у берегов Крыма (-2280 экз./м²) и в СЗЧМ (-2367 экз./м²) различий практически нет.

5.1.3. Промысловые и потен-

Среди около 600 видов черноморского макрозообентоса только незначительная часть «освоена» человеком. К ним относятся некоторые виды моллюсков (двустворчатые - мидия *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819, устрица *Ostrea edulis* L., 1758, хамелея *Chamelea gallina* (L., 1758), тапесы *Tapes* spp.; гастроподарапана *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846), крабы (ка-

льно промысловые виды зообентоса

менный *Eriphia verrucosa* Forscal, 1775, травяной *Carcinus aestuarii* Nordo, 1847) и креветки (палемоны крапчатый *Palaemon adspersus* Rathke, 1837 и изящный *P. elegans* Rathke, 1837).

В настоящее время некоторые из них утратили своё промысловое значение, другие только начинают осваиваться человеком.

Современное состояние зооресурсов бентали.

Согласно данным (Shlyakhov, Daskalov, 2008), среднегодовое изъятие биоресурсов в Чёрном море в 1996 - 2005 гг. достигало 410 т, что на 30 т больше, чем в 1989- 1995 гг. При этом основная доля используемых ресурсов падает на группу пелагических, демерсальных и анадромных рыб (соответственно 86,4; 6,0 и 0,3 %); на втором месте (5 %) стоят моллюски. Общая добыча последних в странах черноморского региона в отдельные годы начала XXI века стабильно превышала 30 тыс. т (рис. 8).

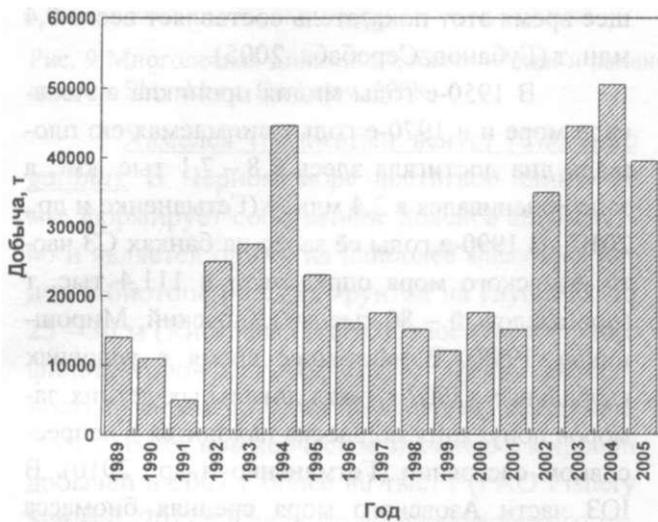


Рис. 8 Многолетняя динамика добычи моллюсков в Чёрном море (Shlyakhov, Daskalov, 2008)

Устрица (европейская плоская устрица) (*Ostrea edulis*). В недалёком прошлом являлась одним из самых перспективных объектов промысла. В конце XIX - начале XX столетий у берегов Крыма и Кавказа добывалось около 12 млн. шт. моллюсков; с функционировавших в Севастополе устричных заводов в отдельные годы вывозилось до 150 т устриц (Холодов и др., 2010). В 1930-е гг. площадь занимаемых устрицей промысловых скоплений оценивалась в 30 тыс. га (Никитин, 1940). В конце 1940-х - начале 1950-х годов отмечено резкое сокращение запасов устрицы у берегов Кавказа (Гудатская устричная банка), и уже к концу 1950-х годов устрица здесь полностью исчезла (Старк, 1950; Чухчин, 1961а). Ранее богатые устричниками Севастопольской бухты постепенно дегра-

дировали по мере освоения акватории бухты человеком (дноуглубление, берегоукрепление и т.п.), и к концу 1950-х годов также прекратили своё существование (Чухчин, 1961b; устн. сообщ. М. И. Киселёвой). В 1960-е годы основные запасы устриц были сосредоточены главным образом в заливах СЗЧМ. По данным Т. Ф. Кракатицы (цит. по: Сырьевые ресурсы..., 1979), с 1966 по 1969 гг. общая и промысловая численности устриц здесь составляли соответственно 45,4-62,8 и 8,9- 13,1 млн. шт. В начале 1970-х гг. в СЗЧМ отмечено сокращение природных запасов устриц. На основной устричной банке у выхода из Егорлыцкого залива общая численность этих моллюсков с 1964-го (14,3 млн. экз.) по 1977 гг. (около 0,9 млн. экз.) уменьшилась более чем в 15 раз (Кракатица, 1979). В мелководной части Егорлыцкого залива с 1964 - 1969 гг. по конец 1970-х общий запас устриц сократился в 21 раз - с 4,2 до 0,2 млн. экз. К 1980-м годам бывшие многочисленными устричные банки в СЗЧМ (Егорлыцкий, Каркинитский, Джарылгачский заливы) потеряли своё промысловое значение, устрицы на них встречались в незначительном количестве (Супрунович, Макаров, 1990). В 1994 г. *O. edulis* включён в Красную Книгу Украины, как вид, находящийся под угрозой исчезновения. В настоящее время плоская устрица полностью исчезла в прибрежной зоне Болгарии, Румынии, в СЗЧМ и изредка встречается у берегов Крыма и Северного Кавказа (Переладов, 2005; Холодов и др., 2010).

Заметим, что фактическая гибель массовых поселений устрицы в Чёрном море по времени соответствует периоду резкого сокращения её средиземноморской и атлантической части популяции. Причиной тому здесь стали эпизоотии (поражение раковины, жабр и органов пищеварения), вызванные простейшими: *Marteilia refringens* (начало 1970-х), *Bonamia ostrea* (начало 1980-х) и микрогрибком * *Ostracoblabe implexa* (1947 - 1970) (Comp et al., 1976; Culloty, Mulcahy, 2007; F A O Fishery Statistic, 2011). Это привело к сокращению обще-

европейской добычи плоской устрицы с 30 в 1961 г. до 6 - 7 тыс. т в 2000 - 2002 гг.

Поиски вариантов развития устрицеводства в черноморском бассейне привели к выбору нового, более устойчивого к болезням вида - тихоокеанской (гигантской) устрицы *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793), являющейся в настоящее время в мировом устрицеводстве основным объектом культивирования. Начиная с 2005 г, мировая продукция *C. gigas* превышает 4 млн. т (FAO Fishery Statistic, 2011). Итоги 30-летнего (в 1980- 1990-е гг. в 12 пунктов Северного Причерноморья завезли около 25 тыс. моллюсков) существования *C. gigas* в условиях Чёрного моря свидетельствуют о правильности данного выбора: в новых для себя условиях этот вид имеет высокий темп роста, хорошую выживаемость и менее (в сравнении с *O. edulis*) подвержен заболеваниям (Холодов и др., 2010). Последние исследования показали, что потенциально опасными для товарного выращивания *C. gigas* в Чёрном море пока являются только два вида сверлильщиков раковины: полихета *Polydora websteri* и губка *Pionea vastifica* (Гаевская, Лебедовская, 2010). К сожалению, полной интродукции тихоокеанской устрицы в бассейн Чёрного моря добиться не удалось: она не формирует естественных популяций, и её культивирование осуществляется в хозяйствах полно- и полуциклического типов с получением спата в специальных питомниках.

Мидия (*Mytilus galloprovincialis*). Несомненным лидером, имеющим среди всех черноморских видов наиболее высокую коммерческую ценность, является средиземноморская мидия. Это один из наиболее обычных и массовых видов моллюсков, формирующих в Чёрном море собственный биоценоз. В пределах украинских территориальных вод наиболее многочисленные поселения мидии сконцентрированы в районе СЗ шельфа на глубинах 4 - 45 м. В 1932 - 1958 гг. общий запас мидии в СЗЧМ разными авторами оценивался в широких пределах: от 3,6 до 63,7 млн. т, у берегов Крыма - около 0,1 млн. т (Сырьевые ресурсы..., 1979). Общий запас мидии и запас мидии

промыслового размера в СЗЧМ с 1960 по 1972 гг. (дозаморный период) колебались в пределах соответственно 7,72 - 11,95 и 2,32 - 3,34 млн. т. В 1974- 1975 гг. соответствующие показатели снизились соответственно до 4,2 - 8,45 и 0,6 - 1,75 млн. т (Сырьевые ресурсы..., 1979). Добыча же мидии с 1960 по 1974 гг. колебалась в пределах от 0,7 (1971 г.) до 5,81 тыс. т (1963 г.). В 1980-е гг. её запас в СЗЧМ оценивался уже в 5,06 млн. т (в том числе моллюсков промыслового размера - до 0,3 - 0,5 млн. т), и в настоящее время этот показатель составляет всего 0,4 млн. т (Губанов, Серобаба, 2005).

В 1950-е годы мидия проникла в Азовское море и в 1970-е годы занимаемая ею площадь дна достигала здесь 3,8-7,1 тыс. км², а запас оценивался в 2,4 млн. т (Гетманенко и др., 2010). В 1990-е годы её запас на банках СЗ части Азовского моря определяли в 111,4 тыс. т (промысловый - 80 тыс. т) (Яновский, Мирошников, 1998). В настоящее время в условиях глобальных (2007 г.) или локальных летних заморозов популяция моллюска находится в депрессивном состоянии (Гетманенко и др., 2010). В ЮЗ части Азовского моря средняя биомасса мидии всего 9,7 г/м² (Терентьев, 2009).

В настоящее время больше всего мидии среди стран черноморского региона добывается у берегов Турции. Однако, если в 1989 — 1995 гг. её среднегодовая добыча здесь составляла в среднем 4083 т, то в 1996 - 2005 гг. сократилась до 2089 т/год (рис. 9 В). В Украине, стоящей на втором месте по добыче мидии среди стран региона, в аналогичные периоды времени соответствующие показатели достигали 740 и 92 т/год (рис. 9 А).

По данным ФАО (FAO Fishery Statistic, 2011), в 2005 г. отмечено резкое снижение мировой добычи средиземноморской мидии с ~40 тыс.т (2004 г) до -13 тыс т (2005 г) с последующей «стабилизацией» в 2006 - 2009 гг. на самом низком уровне (менее 10 тыс. т/год) за последние 60 лет. В этот же период произошло сокращение мирового производства средиземноморской мидии и в аквакультуре: со 145 тыс. т (2003 г.) до 9-120 тыс.т (2004-2009 гг.).

Современное состояние зооресурсов бентали.

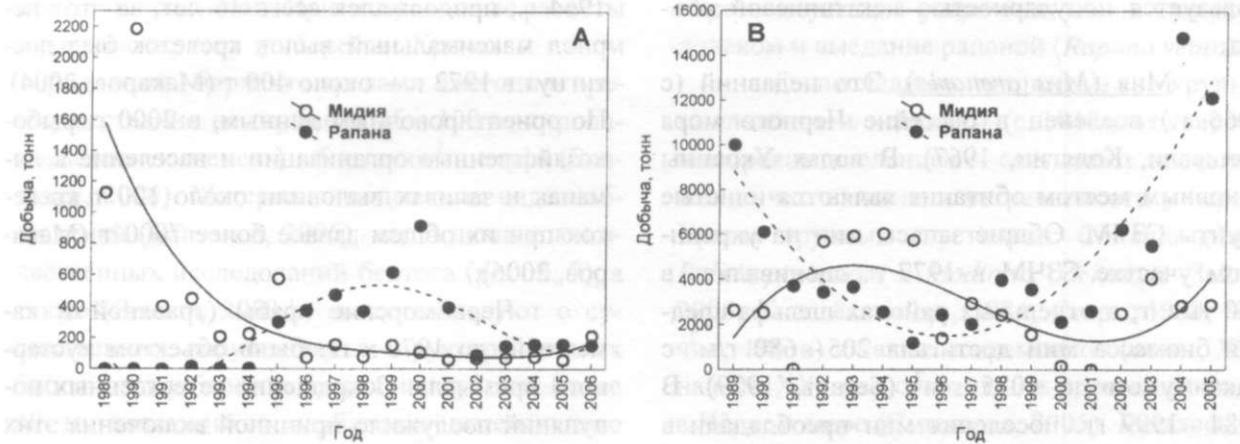


Рис. 9 Многолетняя динамика добычи мидии и рапаны в Украине (А) и Турции (В). Рисунок сделан по данным из: Shlyakhov, Daskalov, 2008

Хамелея (полосатый венус) (*Chamelea gallina*). В Чёрном море достигает длины 30 мм, формирует собственное поясное сообщество и является одним из наиболее массовых видов в биотопе рыхлых грунтов на глубинах до 25-30 м (Киселёва, 1981). Относится к группе фильтраторов-сестонофагов с продолжительностью жизни до 9 лет (Болтачёва, Мазлумян, 2001). Имеет коммерческое значение с мировой добычей в 2007 г более 80 тыс. т (FAO Fishery Statistic, 2011). Среди стран черноморского региона только Турция осуществляет добычу этих моллюсков (с 1991 г.); но ввиду неостребованности продукта внутри страны, хамелея в мороженом и консервированном виде экспортируется в Европу. В период с 1996 по 2005 г. её добыча составляла 9459 т/год (максимум - около 33000 т в 1994 г.), превышая за этот же период среднегодовую добычу в Чёрном море рапаны (8716,2 т/год) и мидии (2220,2 т/год) (Shlyakhov, Daskalov, 2008).

В пределах украинского шельфа основные запасы хамелеи сконцентрированы у черноморских берегов Крыма. Её средняя биомасса в одноимённом биоценозе как у крымских берегов (для периода 1981 - 2004 гг.), так и в районе СЗЧМ (Каркинитский залив) (1985 - 2000 гг.) имеет сходные значения: соответственно 375,1 и 385,9 г/м² (Синегуб, 2006; Revkov et al, 2008b).

Анадара (*Anadara inaequalvis*). Недавний вселенец в Черное море из Адриатики.

Впервые обнаружен в 1968 г. у берегов Кавказа (Киселёва, 1992). Благодаря своей неприхотливости (вид эвритермный, эвригалинный и оксибионтный), к настоящему времени распространился по всей акватории Черного моря. В СЗЧМ (Дунайско-Днестровское междуречье) в диапазоне глубин 6-11 м формирует собственный биоценоз со средней биомассой 173,6 г/м² (Синегуб, 2006).

У берегов Крыма анадара впервые обнаружена во время экспедиции НИС «Проф. Водяницкий» в 1999 г. в районе Карадага и Алушты (глубина около 30 м) (Ревков и др., 2002). К настоящему времени ее поселения довольно обычны, хотя и малочисленны, у открытых берегов Крыма в диапазоне глубин 8 - 30 м, с максимальной биомассой до 220 (Карадаг, глубина 30 м), 362 (район р. Бельбек, 12 м) и 374 г/м² (Феодосийский залив, 21 м). Молодь анадары отмечена и в бухтах: Балаклавской (до 2 г/м²) и кутовой части б. Севастопольской (около 1 г/м²). Недавнее обнаружение анадары в северной части Азовского моря служит свидетельством благополучного завершения освоения данным видом азово-черноморского бассейна (Анистратенко, Халиман, 2006). В ЮЗ части Азовского моря (р-н м. Казантип) анадара образует собственный биоценоз со средней биомассой руководящего вида 245 г/м² (Терентьев, 2009). Моллюск съедобен и используется в пищу в Японии, в Европе не

пользуется популярностью как пищевой объект.

Мия (*Mya arenaria*). Это недавний (с 1966 г.) вселенец в бассейне Черного моря (Бешевли, Колягин, 1967). В водах Украины основным местом обитания являются илистые грунты СЗЧМ. Общие запасы мии на украинском участке СЗЧМ в 1977 г. оценивались в 220 тыс. т; в отдельных районах шельфа средняя биомасса мии достигала 205 - 680 г/м² с максимумом до 4035 г/м² (Бегань, 1979). В 1984-1999 гг. поселения мии преобладали в Приднепровско-Бугском районе и Дунай-Днестровском междуречье на глубинах 6-29 м, достигая биомассы соответственно 214 и 102 г/м² (Синегуб, 2006). У черноморских берегов Крыма мия не образует устойчивой популяции. Здесь известны лишь ее единичные находки: в районе Севастополя (Киселёва, 1979), Керченского пролива (1980 г., 13-23 м, до 2,6 г/м²) (Николаенко, Повчун, 1993), Карадага (1981 г., глубина 5-15 м, биомасса 0,002 г/м²) и Ялты (1971 г., 24 м, 0,72 г/м²). В ЮЗ части Азовского моря мия образует собственный биоценоз со средней биомассой руководящего вида 6,1 г/м² (Терентьев, 2009). Промысел мии ведется во многих странах, в США её разводят искусственно.

Ракообразные. В последние десятилетия XX века основными объектами мирового промысла среди ракообразных являлись креветки. К 1980 г. их добывалось свыше 13 млн. т, что составляло 66 - 70 % общемирового вылова ракообразных (Супрунович, Макаров, 1990). Пик мировой добычи креветок отмечен в 2003 г. с последующей стабилизацией в последующие пять лет на уровне 3 млн. т/год (ФАО, 2010).

Промысел креветок в лиманах и заливах СЗ Причерноморья и на некоторых участках черноморского шельфа носит, в основном, кустарный характер. Местное население издавна использовало выловленных креветок в пищу и в любительском рыболовстве. Промышленный лов креветок, организованный рыбаками колхозами в Хаджибейском лимане в

1964 г., продолжался всего 16 лет; за этот период максимальный вылов креветок был достигнут в 1972 г. - около 400 т (Макаров, 2004). По ориентировочным данным, в 2000 г. рыбохозяйственные организации и население в лиманах и заливах выловили около 120 т креветок при их общем запасе более 7000 т (Макаров, 2006).

Черноморские крабы (травяной и каменный) до 1970-х гг. были объектом кустарного промысла. Сокращение естественных популяций послужило причиной включения этих видов в Красную книгу Украины.

К вопросу о причинах снижения запасов коммерчески ценных видов моллюсков (мидии и устрицы) в Чёрном море. Резкое снижение добычи мидии в Украине в начале 1990-х (см. рис. 9 А) связано с сокращением её коммерческих запасов в Чёрном море и фактическим прекращением промысла (драгирования) на мидийных банках в СЗЧМ. После 1992 г. только мидийная банка «Межводное» сохранила своё промысловое значение с ежегодным сбором моллюсков не более 0,5 тыс. т (Shlyakhov, Daskalov, 2008). Наблюдавшиеся в последние десятилетия XX века регулярные заморы донной фауны и заиление субстратов при широкомасштабном лове шпрота, а также многолетний промысел мидии серьёзно подорвали её популяцию в СЗЧМ; на фоне существенного увеличения смертности и снижения репродукционных возможностей произошло сокращение площадей, занятых биоценозом мидии и уменьшение её среднепопуляционных (следовательно, и коммерческих) размеров (Зайцев, 1992; Шурова, 2003).

У берегов Крыма широкомасштабные заморы донной фауны (в отличие от СЗЧМ) не отмечались. Однако и здесь не удалось избежать последствий донного (середина 1970-х - начало 1980-х гг.) и так называемого «придонного» (по настоящее время) траления при ловле шпрота. С сожалением следует констатировать, что промысел пелагических видов рыб разноглубинными тралами в донном варианте, несмотря на его запрещённость, сегодня является

обычной практикой. Ориентировочные расчёты показывают, что у берегов Крыма в таком «придонном» варианте тралами ежегодно, преимущественно на глубинах 45 -100 м, «пропахивается» не менее 3-6 тыс. км² шельфа (Болтачев, 2006). Материалы подводных видеонаблюдений (Болтачев, 2006), как и данные количественных исследований бентоса (рис. 6, 7), а также (Ревков, 2003 Б) свидетельствуют о существенных нарушениях в структуре донных биоценозов у берегов Крыма на глубинах более 40 м, являющихся глубинами интенсивного тралового промысла.

О причинах, определивших сокращение в XX веке естественной популяции черноморской устрицы (глубины до 30-35 м), уже говорилось (Гаевская, 2006; Губанов, 1990; Кракатица, 1979; Кракатица, Каминская, 1979; Кудинский, 1979; Переладов, 2005; Старк, 1950; Холодов и др., 2010; Чухчин, 1961а; Эберзин, 1951 и др.). Они сводятся к четырём основным: ухудшение качества среды обитания (загрязнение, гипоксия придонных горизонтов и заморы донной фауны, заиление устричных банок), болезни и ослабление самих устриц в результате паразитарных инвазий (так называемыми кальцийбиокавитаторами - видоспецифическим грибокком *Ostracoblabe implexa*, губкой *Pione vastifica* и полихетой *Polydora websteri*),

переэксплуатация устричных банок самим человеком и выедание рапаной (*Rapana venosa*).

С последним хищником - крупным моллюском и недавним (с 1940-х годов) черноморским вселенцем - связывают также снижение численности и встречаемости у берегов Крыма крупных двустворок: *Chlamys glabra*, *Polittapes aurea* и *Modiolus adriaticus* (Зайцев, 2006; Киселёва и др., 1984; Старк, 1950; Чухчин, 1961а) а также современное (конец XX - начало XXI вв.) сокращение поселений мидии в Чёрном море (Смирнова, 2005). Казалось бы, в вопросе о негативном влиянии рапаны на общее состояние донных биоценозов Чёрного моря уже расставлены все точки над «i». Однако обратим внимание и на другие, не менее реальные стороны данного вопроса.

За относительно короткий период времени из недавнего вселенца рапана превратилась в значимый объект промысла. Общий уровень её добычи странами черноморского региона (см. рис. 9 А, В и 10) свидетельствует о необходимости рассматривать данный вид моллюсков как уже состоявшийся и, как оказалось, не бесполезный для человека, компонент черноморской экосистемы.

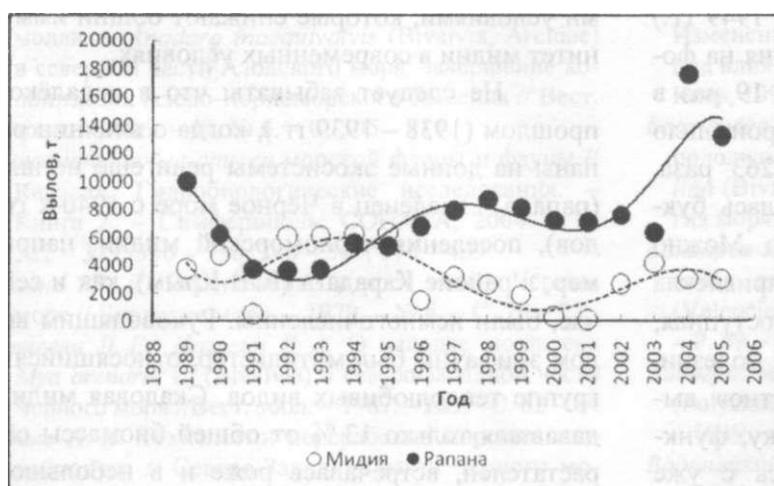


Рис. 10 Многолетняя динамика добычи мидии и рапаны в Чёрном море всеми странами черноморского региона. Рисунок сделан по данным (Shlyakhov, Daskalov, 2008)

Начиная с 1991 - 1993 гг., наблюдается ступенчатый рост суммарной добычи рапаны в Чёрном море. С 1996 г. отмечено устойчивое

преобладание (в среднем в 14 раз) вылова рапаны над уровнем добычи черноморской мидии. Последнее явно свидетельствует о серьёз-

ной ' разгрузке трофической связки мидия - рапана, вольно или невольно предпринятой человеком, и определившей существенное снижение пресса хищника на популяцию мидии, как, впрочем, и на донные биоценозы в целом.

Как отмечалось выше, гибель устричных банок в Чёрном море фактически была «подготовлена» известными событиями (заболевание, болезни самих моллюсков), в части из которых был повинен сам человек (загрязнение акваторий и ненормированная эксплуатация устричных банок). Пожалуй, только с Гудаутским (Старк, 1950; Чухчин, 1961 а и др.) и отчасти Севастопольским (Чухчин, 1961b) районами связывают гибель устричников в результате выедания рапаной; в СЗЧМ основным фактором деградации и гибели устричных банок выступают болезни самих моллюсков (Губанов, 1990; Кракатица, 1979; Кракатица, Каминская, 1979; Холодов и др., 2010).

Уже основываясь на собственно черноморском и мировом опыте исследования «устойчивости» *O. edulis* ко многим группам паразитов, болезням и вредителям (Гаевская, Лебедевская, 2010; Холодов и др., 2010; Culloty, Mulcahy, 2007) в отношении гибели Гудаутской устричной банки заметим следующее. Её судьба фактически была «решена» в течение 4-х месяцев (с июля 1949 по ноябрь 1949 гг.) (Старк, 1950). По данным драгирования на фоне сокращения (выедания) устриц в 19 раз в этот период на устричной банке произошло увеличение численности рапаны в 263 раза. Гудаутская устричная банка подверглась буквально нашествию хищной рапаны. Можно предположить, что последних здесь привлекла не просто устрица, а устрица легко доступная, ослабленная в результате какой-то болезни. Рапана же просто довольно «эффектно» выполнила положенную ей, как хищнику, функцию «санитара» и легко справилось с уже больными и ослабленными моллюсками. Это конечно только предположение и проверить, насколько реален был ход этих событий, за давностью лет уже, по-видимому, нельзя.

Уменьшение численности гребешков и других крупных моллюсков у берегов Крыма, как оказалось, также может быть объяснено без решающего участия рапаны, как хищника. По результатам анализа фауны рыхлых грунтов ЮВ Крыма установлено наличие её «мягкого» пресса, не нарушающего общую структуру макроценоза (Ревков, 2009).

И наконец, сокращение популяции мидии в Чёрном море в результате её «выедания рапаной». Действительно, мидия - излюбленный объект питания рапаны, и здесь мы не открываем ничего нового в известных правилах взаимоотношения хищник - жертва. Однако, ситуация может ещё более усугубляться, когда жертва ослаблена в результате болезни (как мы отмечали в случае с устрицей) или снижения иммунитета в результате нахождения вне зоны своего экологического оптимума.

Черноморская мидия является формой умеренно-холодолюбивой с верхним порогом физиологической комфортности в районе 18 - 20°C (Заика и др., 1990). В связи с этим можно предположить, что высокие летние температуры (выше 20°C), их абсолютное повышение в начале 2000-х годов (Иванов и др., 2005), как и наблюдаемое увеличение самой продолжительности тёплого периода (с температурой более 20°C), могут являться теми критическими условиями, которые снижают общий иммунитет мидии в современных условиях.

Не следует забывать, что в недалёком прошлом (1938 - 1939 гг.), когда о влиянии рапаны на донные экосистемы речи ещё не шло (рапана - вселенец в Чёрное море с 1940-х годов), поселения черноморской мидии, например, в районе Карадага (ЮВ Крым), как и сейчас, были немногочисленны. Руководящим видом эпифауны был митилястер, относящийся к группе теплолюбивых видов. Скаловая мидия, дававшая только 13 % от общей биомассы обрастателей, встречалась реже и в небольшом количестве (Шаронов, 1952). В этот же период (конец 1930-х - начало 1940-х годов) был отмечен первый (за последние 100 лет) абсолютный температурный максимум тёплого полуго-

дия, повторенный только в начале 2000-х годов (Иванов и др., 2005; Likhodedova, Konikov, 2008). Интересно, что именно на эти периоды самых высоких среднемесячных температур попадают известные нам случаи сокращения поселений мидии у берегов Крыма.

В конце 1990-х и, особенно в начале 2000-х годов, сокращение популяции мидии происходило без предварительного увеличения численности рапаны, как это следовало бы ожидать при выедании мидии рапаной; более того, у берегов Крыма и Кавказа отмечено параллельное сокращение популяций этих моллюсков (Бондарев, 2010).

Укажем и на другой факт. По данным визуальных обследований у берегов Крыма (район Карадага, б. Ласпи и др.) значительные площади поверхности прибрежных скал часто оказываются покрыты чистыми (моновидовыми) щётками митилястера (размер моллюсков до 1-1,5 см), или свободны от макрообрастания; только изредка встречаются единичные мидии длиной до 1,5-2 см. В связи с этим возникает вполне закономерный вопрос: может

ли рапана избирательно и полностью выедать недавно осевшую молодь мидии на свободной поверхности скал и среди щёток митилястера? Может быть, основная причина в сокращении популяции мидии в Чёрном море, и, в частности, у берегов Крыма, заключена не в рапане, а в самой мидии, у которой при каких-то определённых условиях происходят нарушения цикла развития? Об избирательности оседания личинок мидии нам известно (Заика и др., 1990). Вполне вероятно, что наблюдаемое сокращение скаловых поселений мидии может быть связано с элементарной отрицательной реакцией её планктонных личинок на «загрязнённый» субстрат. Биологическим же индикатором, подтверждающим ухудшение «качества субстрата» и условий обитания в верхних горизонтах скалистой сублиторали (зоне развития скаловых поселений мидии) в современных условиях, может являться морское блюдечко (*Patella ulyssiponensis* Gmelin, 1791), популяция которой у берегов Крыма в 1990-2000-е гг. резко сократилась.

Александров Б. Г., Зайцев Ю. П. Биоразнообразие придунайского района Черного моря в условиях эвтрофирования // Экосистема взморья Украинской дельты Дуная. - Одесса: Астропринт, 1998. - С. 304-322.

Анистратенко В. В., Халиман И. А. Двустворчатый моллюск *Anadara inaequivalvis* (Bivalvia, Arcidae) в северной части Азовского моря: завершение колонизации Азово-Черноморского бассейна // Вест. зоол. - 2006. - 40, № 6. - С. 505 - 511.

Аннотированные списки морской флоры и фауны // Карадаг. Гидробиологические исследования. - Книга 2. - Симферополь: СОНАТА, 2004. - С. 322 - 329, 336 - 338, 340 - 361, 376 - 439.

Бегань Ю. П. Размножение и рост мидии в Чёрном море // Биология моря. - 1979. - № 6. - С. 70 - 72.

Бешиевли Л. Е., Калягин В. А. О находке моллюска *Mya arenaria* L. (Bivalvia) в северо-западной части Черного моря // Вест. зоол. - 1967. - № 3. - С. 82 - 84

Бойко Л. И. Технологии переработки морских гидробионтов // Северо-Западная часть Чёрного моря: биология и экология. - Киев: Наук. думка, 2006. - С. 512-516.

Бойко Л. И., Микулич Д. В., Нехорощев М. В., Поспелова Н. В. Биохимический состав, пищевая и лечебно-профилактическая ценность мидий // Ма-

рикультура мидий на Чёрном море. - Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2007. - С. 168 - 179.

Болтачёв А. Р. Траловый промысел и его влияние на донные биоценозы Чёрного моря // Морск. экол. журн. - 2006. - 5, № 3. - С. 45 - 56.

Болтачева Н. А., Мильчакова Н. А., Миронова И. В. Изменения бентоса в районе Каламитского залива под влиянием эвтрофирования // Экология моря. - Киев, 1999. - Вып. 49. - С. 5 - 10.

Болтачева Н. А., Мазлумян С. А. Линейный рост и продолжительность жизни моллюска *Chamelea gallina* (Bivalvia: Veneridae) в Чёрном море // Экология моря. - Киев, 2001. - Вып. 55. - С. 50-52.

Бондарев И. П. Морфогенез раковины и внутривидовая дифференциация рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) // Ruthenica. - 2010. - 20, № 2. - Р. 69 - 90.

Виноградов К. А. К фауне кольчатых червей (Polychaeta) Черного моря // Тр. Карадаг, биол. ст. - 1949. - Вып. 8. - С. 3-84.

Водяницкий В. А. К экологии и истории рыб Чёрного моря // Тр. Новороссийской биол. ст. - 1940. - 2, вып. 3. - С. 21-29.

Водяницкий В. А. О проблеме биологической, продуктивности водоёмов и в частности Чёрного моря // Тр. Севаст. биол. ст. - 1954. - 8. - С. 347-433.

- Воробьёв В. П. Бентос Азовского моря // Труды Аз-ЧерНИРО. - 1949. - Вып. 13. - 193 с.
- Воробьева Л. В., Виноградов А. К., Нестерова Д. А. и др. Условия формирования кормовой базы рыб в северо-западной части Черного моря в 1980-2000 гг. // Экология моря. - Киев, 2004. - Вып. 65. - С. 5-14.
- Гаевская А.В. Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus*, *Mytilidae*). II. Моллюски (Mollusca). - Севастополь, ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. - 100 с.
- Гаевская А.В., Лебедевская М.В. Паразиты и болезни гигантской устрицы (*Crassostrea gigas*) в условиях культивирования. - Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2010. - 218 с.
- Гетманенко В. А., Губанов Е. П., Жирякова К. В. Современное состояние популяции мидии (*Mytilus galloprovincialis* L.) в Азовском море // Рыбное хозяйство Украины. - 2010. - № 3. - С. 3 - 6.
- Гейт В. Я., Оводова Р. Г., Монин В. Л. и др. Способ получения противоопухолевого биоликана из мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam // Химотерапия опухолей в СССР. - 1986. - Вып. 44. - С. 224-227.
- Гринцов В. А. Отряд Amphipoda // Карадаг. Гидробиологические исследования. - Книга 2. - Симферополь: СОНАТА, 2004. - С.391 - 397.
- Гринцов В. А., Мурина В. В., Киселева Г. А., Безвушко А. И. Отряд Decapoda // Карадаг. Гидробиологические исследования. - Книга 2. - Симферополь: СОНАТА, 2004. - С. 378 - 383.
- Губанов В.В. Влияние раковинной болезни на состояние естественных поселений устриц *Ostrea edulis* и их культивирование в Чёрном море: автореф. дисс. канд. биол. наук. - Севастополь, 1990.-21 с.
- Губанов Е. П., Серобаба И. И. Состояние экосистемы и рациональное использование живых ресурсов Азово-Черноморского бассейна // Рыбное хозяйство Украины. - 2005. - 1 (36). - С.8 - 12.
- Заика В. Е., Валовая Н. А., Повчун А. С., Ревков Н. К. Митилиды Черного моря. - Киев: Наук, думка, 1990.-208 с.
- Заика В. Е., Киселёва М. И., Михайлова Т. В. и др. Многолетние изменения зообентоса Чёрного моря. - Киев: Наук, думка, 1992. - 248 с.
- Зайцев Ю. П. Экологическое состояние шельфовой зоны Чёрного моря у побережья Украины (обзор) // Гидробиол. журн. - 1992. - 28, №4. - С3 - 18.
- Зайцев Ю. П. Введение в экологию Чёрного моря. - Одесса: Эвен, 2006. - 222 с.
- Закутский В. П. Зообентос северо-западной части Черного моря: Автореф. дис. канд. биол. наук. - Одесса, 1962.- 17 с.
- Закутский В. П. Запасы макрозообентоса в Черном море //Океанология. -1963.-3, № 3. - С. 504 - 506.
- Закутский В. П. Бентогипонейстон Чёрного и Азовского морей // Экологическая биогеография кон- тактных зон моря. - Киев: Наук, думка, 1968. - С. 71 -90.
- Закутский В. П., Виноградов К. А. Макрозообентос // Биология северо-западной части Чёрного моря. - Киев: Наук, думка, 1967. - С. 146-157.
- Зенкевич Л. А. Биология море СССР. - М: Наука, 1963.-739 с.
- Зенкевич Л. А. Количественный учёт донной фауны Баренцева моря // Избранные труды. — "ГЛ. - Биология северных и южных морей. - М.: Наука, 1977.-С. 55-121.
- Зернов С. А. К вопросу об изучении жизни Черного моря. - Записки Импер. Акад. наук, сер. 8. - 32, № 1. - С-Петербург, 1913. - 299 с.
- Иванов В. А., Репетин Л. И., Мальченко Ю. А. Климатические изменения гидрометеорологических и гидрохимических условий прибрежной зоны Ялты // Препринт. - МГИ НАН Украины. - Севастополь, 2005. - 164 с.
- Кандюк Р. П. Черноморские моллюски как сырье для получения лечебно-профилактических препаратов на основе стеринов // Экологические проблемы Черного моря. - Одесса: ОЦНТЭИ, 1999. - С. 239-244.
- Киселева М. И. Зообентос // Основы биологической продуктивности Чёрного моря. - Киев: Наук, думка, 1979.-С. 208-239.
- Киселёва М. И. Бентос рыхлых фунтов Чёрного моря. - Киев: Наук, думка, 1981. - 165 с.
- Киселёва М. И. Сравнительная характеристика донных сообществ у побережья Кавказа // Многолетние изменения зообентоса Чёрного моря. - Киев: Наук, думка, 1992. - 247 с.
- Киселёва М. И. Polychaeta Чёрного и Азовского морей. -Апатиты: Кольский науч. центр РАН, 2004. - 404 с.
- Киселева М. И., Валовая Н. А., Новоселов С. Ю. Видовой состав и количественное развитие бентоса в биотопе песка района Карадагского заповедника // Экология моря. - 1984. - Вып. 17. - С. 70 - 75.
- Киселева М. И., Ревков Н. К., Копытов Ю. П. Современное состояние и многолетние изменения зообентоса Стрелецкой бухты (район Севастополя) // Гидробиол. журн. - 1997. - 33, №1. - С. 3 - 13.
- Кузюшкин А.С., Бурлакова З. П., Еремеева Л. В. Особенности распределения прозрачности и содержания взвешенного вещества в поверхностном слое северо-западной части Чёрного моря в осенний период // Океанология. - 2008. - 48, № 3. - С. 333 -344.
- Лосовская Г. В. Макрозообентос. Донные сообщества. 1970- 1983 гг. // Северо-Западная часть Чёрного моря: биология и экология. - Киев: Наук, думка, 2006. - С. 268 - 276.
- Мазлумян С. А., Болтачёва Н. А., Колесникова Е. А. Изменение разнообразия зообентоса рыхлых грунтов в районе юго-восточного Крыма (на при-

- мере бухты Лисьей) // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (Черноморский сектор). - Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. - С. 229 - 238.
- Мазлумян С. А., Болтачева Н. А., Ревков Н. К. Анализ изменения разнообразия бентоса в биотопе песка в акватории Карадагского природного заповедника (юго-восточное побережье Крыма) // Карадаг - 2009: Сборник научных трудов, посвященный 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. - Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. - С. 382 - 400.
- Макаров Ю. Н. Фауна Украины. Высшие ракообразные. - 26. - Киев: Наук, думка, 2004. - 429 с.
- Макаров Ю. Н. Культивирование ракообразных // Северо-Западная часть Чёрного моря: биология и экология. - Киев: Наук, думка, 2006. - С. 498 - 499.
- Маньковский В.И., Владимиров В.Л., Афонин Е.И., Мишионов А.В., Соловьев М.В., Аннинский Б.Е., Георгиева Л.В., Юнев О.А. Многолетняя изменчивость прозрачности воды в Чёрном море и факторы, обусловившие ее сильное снижение в конце 80-х начале 90-х годов. - Севастополь, 1996. - 32 с. (Препр./НАН Украины. МГИ, ИнБЮМ).
- Миронов О. Г., Кирюхина Л. Н., Алемов С. В. Санитарно-биологические аспекты экологии севастопольских бухт в XX веке. - Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. - 185 с.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. Общая характеристика фауны Черного и Азовского морей Определитель фауны Черного и Азовского морей. - Киев: Наук, думка, 1972. - 3. - С. 316 - 324.
- Морозова А. Л., Кандюк Р. П. Разработка способа получения биологически активных веществ из культивируемых мидий // Тез. док. междунар. симп. по марикультуре. - М.: ВНИРО, 1995. - С. 92-93.
- Несис К. Н. Некоторые вопросы пищевой структуры морского биоценоза // Океанология. - 1965. - 5, № 4. - С. 701-714.
- Никитин В. Н. Устрицы Чёрного моря и их промысловое значение // Рыб. хоз-во. - 1940. - №10. - С. 15-16.
- Никитин В. Н. Количественное распределение донной макрофауны в Чёрном море // Тр. Ин-та океанологии. - 1964. - 69. - С. 285 - 329.
- Николаенко Т. В., Повчун А. С. Бентос Керченского предпроливья // Экология моря. - Киев, 1993. - Вып. 44. - С. 46-50.
- Повчун А. С. Изменения донных сообществ Каркинитского залива // Многолетние изменения зообентоса чёрного моря. - Киев: Наук, думка, 1992. - С. 105- 138.
- Ревков Н. К. Таксономический состав донной фауны Крымского побережья Черного моря // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (Черноморский сектор). - Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003 а. - С. 209-218, 326 -338.
- Ревков Н. К. Многолетние изменения зообентоса рыхлых фунтов в районе юго-западного Крыма // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (Черноморский сектор). - Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003б. - С. 222-228.
- Ревков Н. К. Некоторые замечания по составу и многолетней динамике фауны моллюсков рыхлых фунтов юго-восточного Крыма (Чёрное море) // Карадаг-2009: сб. науч. тр., посвящ. 95-летию Карадагской науч. станции и 30-летию Карадагского природ. заповедника НАНУ. - Севастополь, 2009. - С. 251 -261.
- Ревков Н. К., Болтачева Н. А., Николаенко Т. В., Колесникова Е. А. Биоразнообразие зообентоса рыхлых фунтов Крымского побережья Чёрного моря // Океанология. - 2002. - 42, № 4. - С. 561 - 571.
- Ревков Н. К., Валовая Н. А., Колесникова Е. А. и др. К вопросу о реакции Черноморского макрозообентоса на эвфофирование // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа: Сб. науч. тр. - Севастополь, 1999. - С. 199-212.
- Ревков Н. К., Николаенко Т. В. Биоразнообразие зообентоса прибрежной зоны Южного берега Крыма (район бухты Ласпи) // Биология моря. - 2002. - 28, № 3. - С. 170- 180.
- Северо-западная часть Черного моря: биология и экология / Ред. Зайцев Ю.П., Александров Б.Г., Миничева Г.Г. - Киев: Наук, думка, 2006. - 701 с.
- Синегуб И. А. Макрозообентос. Донные сообщества. 1984 - 2002 гг. // Северо-Западная часть Чёрного моря: биология и экология. - Киев: Наук, думка, 2006.-С. 276-286.
- Смирнова Ю. Д. Кинетика экологических показателей в акватории Карадагского природного заповедника // Рыбное хозяйство Украины. - 2005. - 1. - С. 13-16.
- Старк И.Н. Сырьевая база и распределение усфиц на Гудаутской банке // Труды АзЧерНИРО. - 1950.-Вып. 14.-С. 247-261.
- Супрунович А. В., Макаров Ю. Н. Культивируемые беспозвоночные. Пищевые беспозвоночные: мидии, усфицы, фебешки, раки, креветки. - Киев: Наук, думка, 1990. - 264 с.
- Сырьевые ресурсы Чёрного моря. - М: Пищевая промышленность, 1979. - 323 с.
- Терентьев А. С. Макрозообентос юго-западной части Азовского моря в условиях эксплуатации газо-

- конденсатных месторождений // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа: Сб. науч. тр. - Вып. 17. - Севастополь, 2009. - С. 327 - 348.
- ФАО. Состояние мирового рыболовства и аквакультуры. - 2010. - Рим. - ФАО. - 225 с.
- Холодов В. И., Пиркова А. В., Ладыгина Л. В. Выращивание мидий и устриц в Чёрном море. - Севастополь: DigitPrint, 2010. - 424 с.
- Чикина М. В. Макрозообентос рыхлых грунтов Северо-Кавказского побережья Чёрного моря: странственная структура и многолетняя динамика: Автореф. дис... канд. биол. наук. - Москва, 2009. - 25 с.
- Чухчин В. Д. Рапана (*Rapana bezoar* L.) на Гудаутской устричной банке // Тр. Севастоп. биол. ст. - 1961а.- 14.-С. 178-187.
- Чухчин В. Д. Рост рапаны (*Rapana bezoar* L.) в Севастопольской бухте // Тр. Севастоп. биол. ст. - 1961б.-14.-С. 169-177.
- Шаронов И. В. Фауна скал и каменистых россыпей в Чёрном море у Карадага // Тр. Карад. биол. ст. - 1952.-Вып. 12.-С. 68-77.
- Шурова Н. М. Состояние естественных поселений мидий северо-западной части Черного моря // Экология моря. - 1989. - Вып 32. - С. 64 - 69.
- Шурова Н. М. Межгодовая изменчивость возрастной структуры популяции мидий • *Mytilus galloprovincialis* в северо-западной части Черного моря // Экология моря. - 2003. - Вып. 63. - С. 73 - 77.
- Шурова Н. М. Макрозообентос. Олигохеты // Северо-западная часть Черного моря: биология и экология. - Киев: Наук, думка, 2006. - С. 286 - 288.
- Эберзин А. Г. Об изменении состава черноморской конхилиофауны в связи с инвазией *Rapana* и о значении этого явления для палеонтологии // Доклады АН СССР. - 1951.-79, № 5. - С.871 - 874.
- Яновский Э. Г., Мирошников В. С. Биология, распределение и численность мидии *Mytilus galloprovincialis* в северном Приазовье // Труды Южн. науч.-исслед. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океанографии. - 1998.-44.-С. 49-51.
- Apryshko G. N., Jvanov V. N, Milchakova N. A., Nekhoroshev M. V. Mediterranean and Black Sea Organisms and Algae from Mariculture as sources of anti-tumor Drugs // Experim. Oncology. - 2005. -27, № 2. - P. 94-95.
- Black Sea biological diversity. Ukrainian National Report / Compil. by Zaitsev Yu. P, Alexandrov B. G. United Nations Publication, 1998. - 7. - 351 p.
- Comp S.M., Gras P., Grizel H., Tige G. Maladies et mortalités // Biologie de l'huître et de la moule. - 1976.-40 (2).-P. 286-313.
- Culloty S.C., Mulcahy M.F. *Bonamia ostreae* in the native oyster *Ostrea edulis*. A review // Marine Environment and Health Series. - 2007. - № 29. - 36 p.
- FAO Fishery Statistic 2011 (<http://www.fao.org/fishery/en>).
- Frenz J. I., Kohl A. C, Kerr R. G. Marine natural products as therapeutic agents: Part 2 // Expert Opin. Ther. Patents. - 2004. - 14 (1). - P. 17 - 33.
- Likhodedova O., Konikov E. Sea-level fluctuation in the Black and Caspian Seas and Global Climate Change // IGCP 521-INQUA 0501 Fourth Plenary Meeting and Field Trip. Bucharest (Romania) - Varna (Bulgaria), October 4 - 16. - 2008. - P. 106 - 109.
- Oguz T, Velikova V, Kideys A. Overall assessment of the present state of Black Sea ecosystem // State of the Environment of the Black Sea (2001 -2006/7) / Ed. Temel Oguz. - Publications of the Comission on the Protection of the Black Sea Against Pollution (BSC) 2008 - 3. - Istanbul, Turkey, 2008. - P. 417 - 448.
- Revkov N. K., Petrov A. N., Kolesnikova E. A., Dobrotina G. A. Comparative analysis of long-term alterations in structural organization of zoobenthos under permanent anthropogenic impact (Case study: Sevastopol Bay, Crimea) // Морск. экол. журн. - 2008 а. - 7, № 3. - P. 37-49.
- Revkov N. K., Abaza V., Dumitrache C. et al. The state of zoobenthos // State of the Environment of the Black Sea (2001 -2006/7). / Ed. Temel Oguz. - Publications of the Comission on the Protection of the Black Sea Against Pollution (BSC) 2008 - 3.- Istanbul, 2008b. - P. 273 - 320.
- Sezginer T., Cigdem E. C. A preliminary study on some properties for *Chamellea gallina* (L.) (Bivalvia: Veneridae) from Karabiga-Canakkale // Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. - 2002. - 2. - P. 117-120.
- Shlyakhov V. A., Daskalov G. M. The state of marine living resources // State of the Environment of the Black Sea (2001 -2006/7) / Ed. Temel Oguz. - Publications of the Comission on the Protection of the Black Sea Against Pollution (BSC) 2008 - 3. - Istanbul, Turkey, 2008. - P. 321 - 364.
- State of the Environment of the Black Sea (2001 - 2006/7) / Ed. Temel Oguz. - Istanbul, 2008. - 448 p.
- Yuney O.A., Vedernikov V.I., Basturk O., Yilmaz A., Kideys A.E., Moncheva S., Konovalov S.K. Long-term variations of surface chlorophyll- and primary production levels in the open Black Sea // Mar. Ecol. Progr. Ser. - 2002. - 230. - P. 11 - 28.

5. 2. Современное состояние зообентоса Феодосийского залива

В середине прошлого века В.А. Водяницкий (1949) на основании анализа физико-географических, гидрологических и биологических особенностей вдоль черноморской прибрежной зоны Крыма выделил пять естественных районов: Каркинитский, Евпаторийско-Севастопольский, Южнобережный, Феодосийский и Керченский, отличающихся по биологической продуктивности. Среди них наименее исследован Феодосийский залив, что связано с его закрытостью для проведения научных работ в последние примерно 50 лет. По В.А. Водяницкому (1949), Феодосийский район лежит между областями летнего нагула и зимовки многих промысловых рыб, которые в отдельные годы могут здесь задерживаться на-

долго. Главными промысловыми видами в этом регионе являлись хамса, камбала, белуга, кефаль, султанка, скумбрия. Большинство этих видов относятся к бентосоядным. Однако данные о бентосе Феодосийского залива практически отсутствуют, в то время как зообентос является важным компонентом биологических ресурсов Чёрного моря.

Ниже обсуждаются результаты изучения макро- и мейобентоса Феодосийского залива по материалам, полученным в декабре 2006 г., а также исследования популяции рапаны в этом же заливе по материалам 1996 и 2007 гг. Бентос собран на полигоне с глубинами преимущественно 28 - 34 м во время комплексной бентосной съёмки (рис. 1).

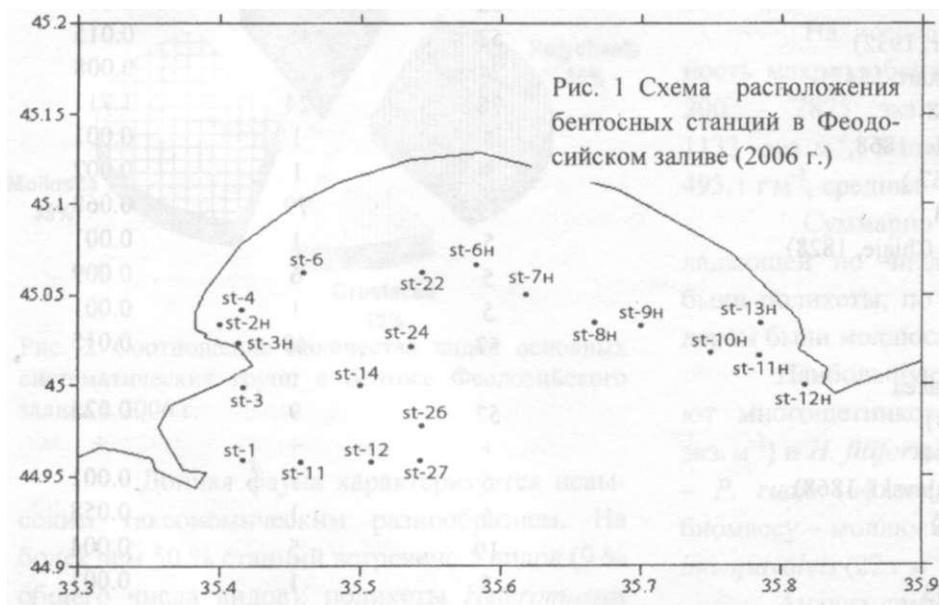


Рис. 1 Схема расположения бентосных станций в Феодосийском заливе (2006 г.)

Грунты на обследованном участке – в основном алевритово-пелитовые илы с небольшой примесью песка. Выполнен анализ 44 проб макрозообентоса и 18 проб мейобентоса.

5.2.1. Макрозообентос Феодосийского залива

Идентифицировано 55 видов макрозообентоса из 8 типов животного царства (табл. 1). Из них наиболее многочисленны Mollusca - 21 вид, Polychaeta - 19 и Crustacea - 8 видов (включая два вида из качественных сборов). Меньшим числом видов представлены Cnidaria - 2 вида, Tentaculata и Echinodermata - по одному виду. Представители Nemertini,

Turbellaria и Oligochaeta до вида не идентифицированы.

Относительная представленность ракообразных в макробентосе Феодосийского залива необычно мала (рис. 2), что не характерно для фауны Крымского региона в целом, в которой на долю этой группы приходится около 25 % видов (Ревков и др., 2002).

Табл. 1 Видовой состав и количественное развитие бентоса в Феодосийском заливе

Систематический состав	P, %	N, экз. м ⁻²	B, г м ²
1	2	3	4
Cnidaria (Actiniaria)			
<i>Actinothoe clavata</i> (Ilmoni, 1830)	14	3	1.714
<i>Edwardsia claparedii</i> (Panceri, 1869).	10	1	0.021
Plathelminthes (Turbellaria)			
Nemertini	81	14	2.079
Annelides			
Polychaeta			
<i>Aricidea claudiae</i> Laubier, 1967	90	599	0.310
<i>Capitella capitata</i> (Fabricius, 1780)	5	7	0.003
<i>Eteone picta</i> Quatrefages, 1865	5	1	0.005
<i>Exogone gemmifera</i> Pagenstecher, 1862	14	6	0.001
<i>Fabricia sabella</i> (Ehrenberg, 1837)	5	1	0.001
<i>Glycera alba</i> (O. F. Mütler, 1776)	10	2	0.063
<i>Harmothoe imbricata</i> (Linnaeus, 1767)	10	1	0.006
<i>Harmothoe reticulata</i> (Claparede, 1879)	5	1	0.005
<i>Heteromastus fdiiformis</i> (Claparede, 1864)	100	173	0.233
<i>Melinna palmata</i> Grube, 1870	38	7	0.017
<i>Micronephtys stammeri</i> (Augener, 1932)	52	15	0.015
<i>Neanthes succinea</i> (Frey et Leuckart, 1847)	24	4	0.008
<i>Nephtys hombergii</i> Savigny, 1818	78	24	1.711
<i>Pholoe synophthalmia</i> Claparede, 1868	5	1	0.001
<i>Phyllodoce maculata</i> (Linne, 1767)	5	1	0.002
<i>Prionospio cirri/era</i> Wiren, 1883	14	79	0.068
<i>Schistomeringos rudolphi</i> (Delle Chiaje, 1828)	5	1	0.001
<i>Spiofilicornis</i> (Muller, 1776)	5	6	0.009
<i>Terebellides stroemi</i> Sars, 1835	5	1	0.001
Oligochaeta	57	40	0.015
Crustacea			
<i>Ampelisca diadema</i> (Costa, 1853)	57	9	0.025
<i>Balanus improvisus</i> Darwin, 1854	+	+	+
<i>Caprella acantifera/ferox</i> (Czernjavski, 1868)	5	1	0.001
<i>Diogenes pugilator</i> (Roux, 1829)	5	1	0.058
<i>Iphinoe elisae</i> Bacescu, 1950	19	5	0.004
<i>Iphinoe maeotica</i> Sowinsky, 1893	5	1	0.001
<i>Liocarcinus vernalis</i> (Risso, 1816)	+	+	+
<i>Peroiculodes longimanus</i> (Bate and Westwood, 1868)	5	1	0.001
Mollusca			
<i>Abra nilida milachewichi</i> Nevenskaja, 1963	48	11	0.145
<i>Abra</i> sp.	10	1	0.001
<i>Acanthocardia paucicostata</i> (Sowerby, 1859)	33	11	0.025
<i>Anadara inaequalvis</i> (Bruguiere, 1789)	24	4	22.585
<i>Bittium reticulatum</i> (Da Costa, 1799)	5	1	0.001
<i>Chamelea gallina</i> (Linne, 1758)	14	3	0.998
<i>Cyclope donovani</i> Risso, 1826	5	2	0.133
<i>Gibbula adriatica</i> (Philippi, 1844)		1	0.088
<i>Gouldia minima</i> (Montagu, 1803)	29	5	0.006
<i>Hydrobia acuta</i> (Draparnaud, 1805)	5	1	0.001

Современное состояние зооресурсов бентали.

Продолж. табл. I

1	2	3	4
<i>Loripes lucinalis</i> (Lamarck, 1818)	5	1	0.001
<i>Maetra</i> sp.	5	1	0.001
<i>Moerella</i> sp.	10	1	0.001
<i>Moerella tenuis</i> (Costa, 1778)	5	1	0.001
<i>Mytilaster lineatus</i> (Gmelin, 1790)	10	7	0.014
<i>Nassarius reticulatus</i> (Linne, 1758)	33	8	4.396
<i>Parvicardium exiguum</i> (Gmelin, 1790)	10	4	0.033
<i>Pilar rudis</i> (Poli, 1791)	38	63	14.599
<i>Plagiocardium simile</i> (Milachevitch, 1909)	5	1	0.171
<i>Rapana venosa</i> (Valeciennses, 1846)	5	1	23.129
<i>Spisula subtruncata</i> (Costa, 1778)	5	1	0.320
Tentaculata			
<i>Phoronis</i> sp.	14	2	0.004
Echinodermata			
<i>Amphiura slepanovi</i> Djakonov, 1954	5	1	0.024

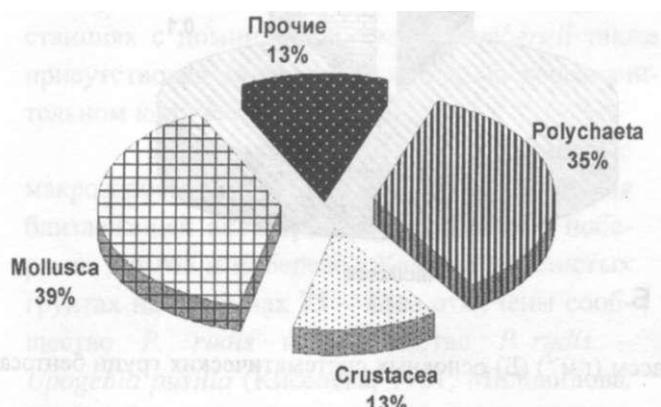


Рис. 2 Соотношение количества видов основных систематических групп в бентосе Феодосийского залива в 2006 г.

Донная фауна характеризуется невысоким таксономическим разнообразием. На более чем 50 % станций встречено 5 видов (9 % общего числа видов): полихеты *Heteromastus filiformis*, *Aricidea claudiae*, *Nephtys hombergii*, *Micronephtys stammeri* и ракообразные *Ampelisca diadema*. К числу характерных (встреченных на 25 - 50 % станций) можно отнести лишь 6 видов (13 % от общего числа видов). Это - моллюски *Pilar rudis*, *Abra nitida*, *Acanthocardia paucicostata*, *Gouldia minima*, *Anadara inaequalis*. Группа редких видов наиболее обширна - в неё входят 78 % видов разных групп донной фауны. На каждой от-

дельной станции обнаружено от 4 до 20 видов макробентоса, в среднем 11.

На исследованном полигоне численность макрозообентоса колеблется в пределах 200 - 2875 экз.м², составляя в среднем 1133 экз.м². Биомасса меняется от 1,1 до 493,1 гм², средняя - 73,1 гм² (табл. 2).

Суммарно по всему полигону преобладающей по численности группой бентоса были полихеты, по биомассе абсолютным лидером были моллюски (рис. 3).

Наибольшую среднюю численность имеют многочетинковые черви *A. claudiae* (599 экз.м²) и *H. filiformis* (173 экз. м²), из моллюсков - *P. rudis* (64 экз.м²), наибольшую среднюю биомассу - моллюски *Rapana venosa* (23 г м²) \ *A. inaequalis* (22 гм²), *P. rudis* (14 гм²).

Анализ доминирования видов по биомассе показал, что на 7 станциях преобладает *P. rudis*, на 3-х - *A. inaequalis*, на 7 станциях - *N. hombergii*. Структура видового доминирования по биомассе на полигоне такова: на 57 % станций доминируют моллюски, а на 38 % станций - мелкие детритоядные полихеты (рис. 4).

Доминирование питара или анадары по биомассе наблюдается на станциях, расположенных в центре залива на илистых грунтах, на глубинах 20 - 32 м.

Табл. 2 Численность (N) и биомасса (B) макрозообентоса по станциям

Станция	Глубина, м	N, экз. м ⁻²	B, гм ⁻²	Станция	Глубина, м	N, экз. м ⁻²	B гм ⁻²
1	38,5	2363	14,3	11	37,5	1138	8,8
2 н	18,5	1250	4,5	11 н	13,5	1163	1,1
3	24,5	1150	5,2	12	33,5	525	18,5
3 н	7	275	11,7	12 н	14	600	1,4
4	20,5	2875	3,9	13 н	12,5	200	1,5
6	21,5	1113	493,1	14	27,5	775	3,0
6 н	23,5	2175	49,8	22	23,5	1225	28,9
7 н	22,5	1250	70,0	24	24,5	1550	240,7
8 н	22,5	1225	14	26	28	525	61,8
9 н	22	1100	45,3	27	37,5	1038	78,6
Юн	20,5	275	390,4				

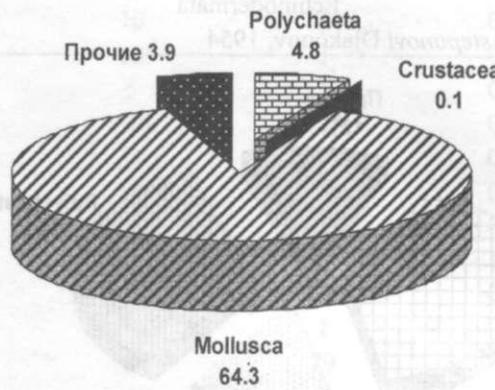
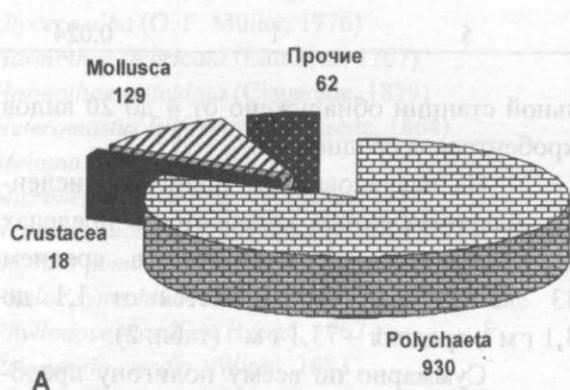


Рис. 3 Соотношение численности (экз. м⁻²) (А) и биомассы (г м⁻²) (Б) основных систематических групп бентоса в Феодосийском заливе

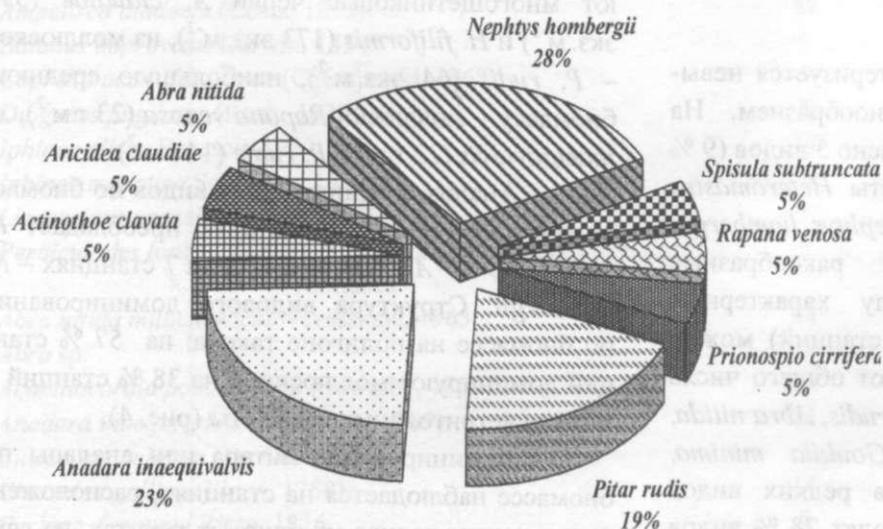


Рис. 4 Структура доминирования в сообществе макробентоса в Феодосийском заливе

Драгирование на одной из этих станций показало, что хотя в дночерпательных пробах по биомассе доминировал питар, в траловом улове на долю питара приходилось лишь 27 % биомассы моллюсков, в то время как на долю анадары – 58 %. Анадара – крупный моллюск, редко попадающий в дночерпательные пробы.

A. inaequalvis - индо-пацифический двустворчатый моллюск, вселившийся в Чёрное море во второй половине 20 в. Впервые он был обнаружен у берегов Кавказа в 1968 г. (Заика и др., 1992), у берегов Крыма в 1999 г. (Ревков и др., 2002). *N. hombergii* - довольно крупный плотоядный эврибионтный многощетинковый червь, обитающий в Чёрном море повсеместно на разных глубинах и различных грунтах, исключительно хорошо переносящий загрязнение. Сообщество с доминированием *N. hombergii* впервые было отмечено в Чёрном море в начале 1970-х гг в Каркинитском заливе (Золотарёв, Повчун, 1986). Оно образовалось на месте существовавшего там ранее сообщества *Abra nitida* и является его обеднённым вариантом. В наших сборах на станциях с доминированием *N. hombergii* также присутствовал моллюск *A. nitida*, но в незначительном количестве.

В литературе отсутствуют данные о макрозообентосе Феодосийского залива. Для близлежащей акватории юго-восточного побережья Крыма и побережья Кавказа на илистых грунтах на глубинах 25 - 30 м отмечены сообщество *P. rudis* и сообщество *P. rudis* - *Upogebia pusilla* (Киселёва, 1981; Миловидова, 1966). Сравнение систематического состава этих сообществ с составом бентоса Феодосийского залива показало, что они сходны. Индекс общности фаун Чекановского - Съёренсена

(Sorensen, 1948) составляет соответственно 0,54 и 0,56. В наших сборах не обнаружен десятиногий рак *U. pusilla*, однако при съёмке поверхности дна с помощью минеровера обнаружены многочисленные норки с входным отверстием около 1 - 1,5 см, которые, по видимому, принадлежат именно этим животным. Количество норок колеблется в пределах 234 - 461 на м² поверхности дна, в среднем - 363. Специфической чертой этих нектобентонических организмов является то, что днём они живут в довольно глубоких норках, а ночью могут плавать, поднимаясь до поверхности воды (Кобякова, Долгопольская, 1969). В связи с этим, упогегия очень редко попадает в дночерпательные пробы. Можно предположить, что в Феодосийском заливе эти раки обитают в довольно большом количестве.

Несмотря на сходство систематического состава, структура сообществ с доминированием питара и ныне изучаемого сообщества бентоса Феодосийского залива существенно отличается (табл. 3). Так, если в сообществах питара в 1960 - 1970 гг. к числу руководящих относились 16 видов, в том числе 9-10 видов моллюсков и 3 - 4 вида полихет, то в сообществе бентоса Феодосийского залива руководящих видов - 5, из них 4 - полихеты и 1 вид - ракообразные. Все моллюски входят либо в группу характерных (5 видов), либо относятся к редким видам.

Табл. 3 Количество видов, численность (N экз. м⁻²) и биомасса (B, гм⁻²) бентоса в Феодосийском заливе в 2006 г. (наши данные) и в сообществах *P. rudis* и *P. rudis* - *U. pusilla* в 1970-е гг. по (Киселева, Славина, 1966)

Сообщество	К-Во видов	Количество руководящих видов			N	B	B полихет	B моллюсков	B ракообразных
		всего	моллюсков	полихет					
Феодосийский зал.	55	5	0	4	1133	73	6,9	64	0,1
<i>Pilar rudis</i>	78	16	10	3	4000	47	10,5	32,2	1,1
<i>P. rudis</i> - <i>Upogebia pusilla</i>	45	16	9	4	2065	33	2,3	20,2	10,1

Во время бентосных исследований в 1999 г. (53-й рейс НИС «Профессор Водяницкий») в районе Алушты на одной из станций на глубине 31 м также было обнаружено сообщество *P. rudis* (Ревков и др., 2002), включавшее

63 вида. Численность макробентоса составляла 2768 экз. м⁻², биомасса - 112 гм⁻². Значения этих показателей не выходят за рамки диапазона, установленного для Феодосийского залива.

Индекс общности фаун Чекановского - Съернсенна для бентоса района Алушты и Феодосийского залива - 0,59. Однако структура сообщества в этих районах несколько отличается. В Феодосийском заливе относительная доля многощетинковых червей выше, чем в районе Алушты (35 и 25 % видов соответственно от общего количества видов), а ракообразных, напротив, ниже (13 и 21 % соответственно).

Известно, что в состоянии экологического равновесия распределение численности

бентоса соответствует логарифмически нормальному (Preston, 1962). Анализ распределения плотности бентоса на полигоне с использованием логнормальной модели распределения численности по видам показал, что структура сообщества бентоса Феодосийского залива не соответствует структуре, определённой для состояния экологического равновесия: доля редких видов больше на 12 %, а доля доминантных - вдвое меньше (рис. 5).

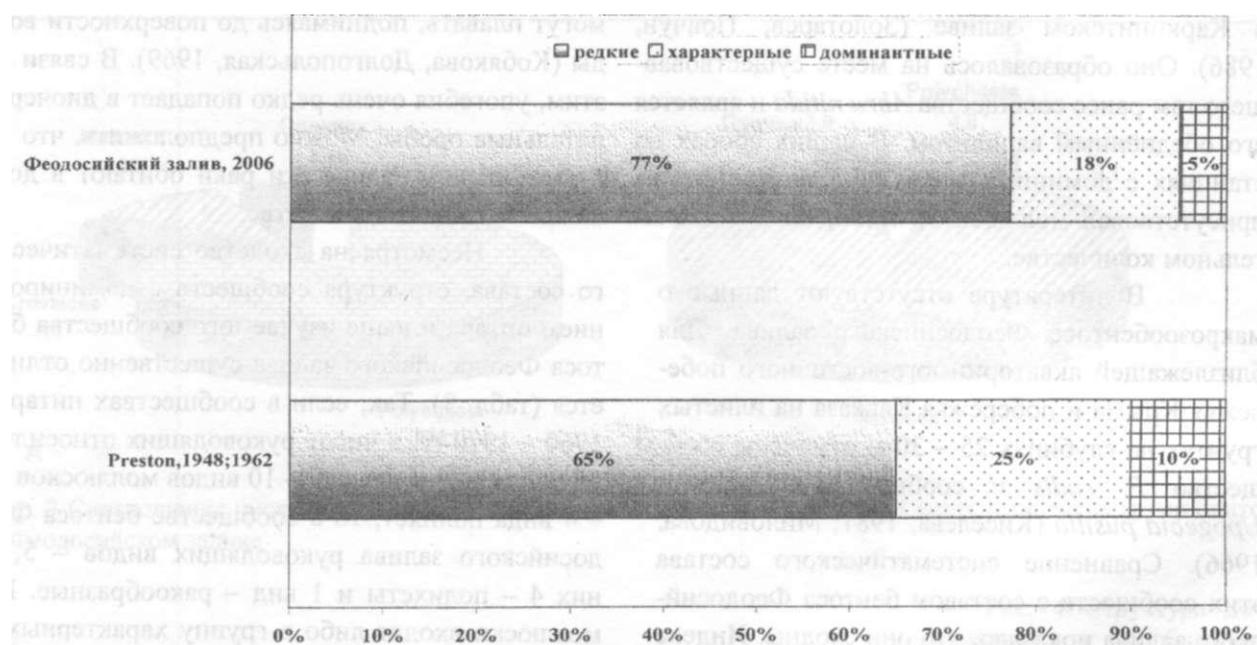


Рис. 5 Сравнительный анализ структуры сообществ макробентоса Феодосийского залива в 2006 г. со структурой сообщества в состоянии экологического равновесия (по: Preston, 1962)

Средняя численность бентоса на исследованном полигоне в 1,8-3,5 раз меньше, чем в сообществах *P. rudis* и *P. rudis* - *U. pusilla* в 1960 - 1970-х гг., но биомасса в 1,5 - 2,2 раза больше. Большие величины биомассы являются отчасти следствием распространения в заливе моллюска-вселенца *A. inaequalvis*. Средняя биомасса этого вида - 22 гм², максимальная - 374 гм², индивидуальная масса достигает 30 г. Средняя же биомасса *P. rudis* - 14 гм², в то время как его био-

масса в одноименном сообществе в 1960 - 1970-х гг. составляла 29-36 гм². Следует отметить, что в Феодосийском заливе велика также средняя биомасса другого вида-вселенца - *Rapana venosa* (23 гм²). Следовательно, основную часть биомассы макрозообентоса (71 %) в Феодосийском заливе в данное время составляют крупные моллюски-вселенцы *R. venosa* и *A. inaequalvis* (рис. 6). Оба эти моллюска съедобны и являются широко используемыми пищевыми ресурсами.

Современное состояние зооресурсов бентали.

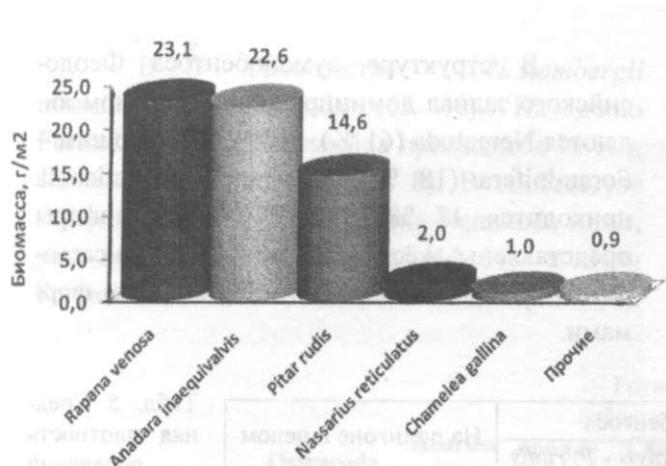


Рис. 6 Средняя биомасса моллюсков в Феодосийском заливе в 2006 г.

Таким образом, в составе макрозообентоа Феодосийского залива идентифицировано 55 видов, 48 из которых относятся к кормовому зообентосу. Средняя численность макробентоса - 1133 гм⁻², средняя биомасса

- 73,1 гм⁻². В центральной части Феодосийского залива обитает сообщество *A. inaequivalvis* - *P. rudis*, которое является изменённым вариантом сообществ *P. rudis* или *P. rudis* - *U. pusilla*, известных для Новороссийской, Балаклавской и Варненской бухт, а также для открытого побережья Кавказа (Киселёва, 1981; Киселёва, Славина, 1966; Миловинова, 1966). Следует подчеркнуть, что перестройка сообщества произошла, возможно, вследствие распространения в исследованном районе экологически пластичных моллюсков *Rapana venosa* и *Anadara inaequivalvis*, вселившихся в Черное море в XX столетии. Биомасса этих промыслово значимых видов составляет более 70 % общей биомассы сообщества.

5.2.2. Мейобентос Феодосийского залива

Мейобентос играет значительную роль в донных экосистемах. Значительная плотность поселений мейобентоса (до 5 млн. экз.м⁻²), высокая плодовитость, короткий жизненный цикл и интенсивный метаболизм определяют его роль в балансе органического вещества в донных осадках (Гальцова, 1991). Основные компоненты мейобентоса - гарпактикоиды, нематоды, клещи, остракоды и ювенильные стадии макрозообентоса.

Мейобентос рассматривается в качестве одного из факторов, лимитирующих численность рыб бенто-планктонного комплекса, которые на стадии личинок и мальков питаются преимущественно мейобентосом (Воробьева, 1999; Peres, 1961). Молодь лососёвых и осетровых рыб потребляет гарпактикоид и фораминифер. Нематоды и гарпактикоиды служат также пищей некоторым полихетам и ракообразным, которые, в свою очередь, являются важным трофическим объектом для промысловых рыб (Киселёва, 1975, Мокиевский, 2009).

Значительную долю в рационе мальков

и молоди ряда рыб, в том числе промысловых, составляют гарпактикоиды (табл. 4).

Табл. 4 Доля гарпактикоид (в %) от общего количества пищи в пищевом комке рыб (Дука, Гордина, 1971)

Виды рыб	Возрастная группа	% гарпактикоид
Сингиль	молодь	62-89
Остронос	мальки	20,6
Атерина	личинки	33
Атерина	мальки	37
Луфарь	сеголетки	45
Зубарик	молодь	53-70
Смарида	молодь	38
Султанка	молодь	90
Бычок-кругляк	годовики	68
<i>Gobius bucchichi</i>	годовики и двух-годовики	80
Морской ёрш	молодь	31

Экспериментально установлено, что молодь камбалы-калкана охотно потребляет в пищу гарпактикоид (Дука, Владимирцев, 1983).

Мейобентос рыхлых грунтов Феодосийского залива представлен 12 крупными таксонами гидробионтов, включающих представителей эумейобентоса и псевдомейобентоса. Средняя плотность эумейобентоса в Феодосийском заливе составляла $(190 \pm 58) 10^3$, псевдомейобентоса $(23 \pm 14) 10^3$ экз.м⁻² (табл. 5).

В структуре эумейобентоса Феодосийского залива доминирующим таксоном являются Nematoda (61 %), субдоминирующим - Foraminifera (18 %), на долю Harpacticoida приходится 12 % (рис. 7). Фораминиферы представлены жёсткораквинными (Calcarea) и мягкораквинными (Allogromiidae) формами.

Таксономические группы	Сообщества макробентоса		На полигоне в целом
	<i>N. hombergii</i>	<i>A. inaequalvis</i> - <i>P. rudis</i>	
Foraminifera	32 ± 11	56 ± 6	38 ± 18
Gromiidae	1 ± 0,4	0	1 ± 0,2
Nematoda	125 ± 1	75 ± 11	114 ± 59
Gastrotricha	1 ± 0,15	0	1 ± 0,1
Harpacticoida	24 ± 11	18 ± 1	23 ± 9
Ostracoda	4 ± 1	2 ± 0,5	4 ± 1
Acarina	2 ± 1	5 ± 2	3 ± 1
Эвмейбентос в целом	196 ± 75	17 ± 2,5	190 ± 58
Polychaeta	12 ± 4	6 ± 3	10 ± 4
Turbellaria	2 ± 1	1 ± 0,5	1 ± 0,2
Bivalvia	14 ± 7,5	2 ± 1	11 ± 5
Gastropoda	2 ± 0,9	0	1 ± 5
Прочие	11 ± 3	13 ± 5,5	11 ± 2
Псевдомейбентос в целом	27 ± 16	8 ± 4	23 ± 14
Мейобентос в целом	223 ± 88	177 ± 25	213 ± 68

Табл. 5 Средняя плотность поселений мейобентоса (10^3 экз.м⁻²) в Феодосийском заливе 2006 г.

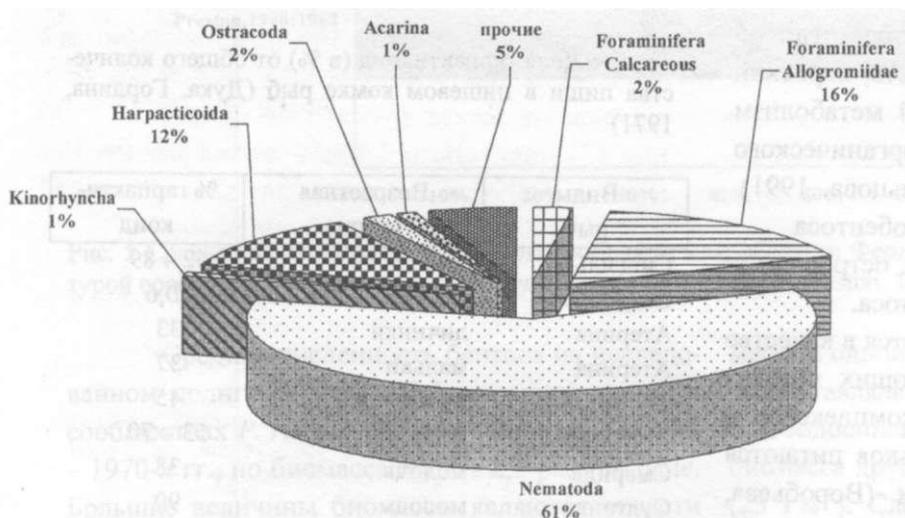


Рис. 7 Структура эвмейобентоса Феодосийского залива в 2006 г.

На распределение мейофауны существенно влияют топические и трофические свойства биотопа, а также виды эдификаторы (Киселева, 1979; Сергеева, 1985 а, б). В данном исследовании был выполнен сравнительный анализ структуры мейобентоса Феодосийского залива в донных сообществах с разными эдификаторными

видами макробентоса: полихеты *N. hombergii* (диапазон глубин 25 - 39 м) и моллюсков *A. inaequalvis* - *P. rudis* (24 - 31 м).

Структура мейобентоса в составе сообщества двустворчатых моллюсков-фильтраторов *A. inaequalvis* - *P. rudis*, отличается от таковой в сообществе полихеты *N. hombergii*.

Современное состояние зооресурсов бентали.

В сообществе *N. hombergii* доминируют Nematoda (63 %). На долю Foraminifera и Harpacticoida приходится 16 % и 12 % соответственно (рис. 8). В сообществе *A. inaequalvis* - *P. rudis*, доля Nematoda ниже, чем в первом сообществе (44 %), а доля Foraminifera значительно выше (33 %),

Harpacticoida представлены почти в той же мере (10 %). В группе Foraminifera большую часть составляют мягкораковинные фораминиферы (рис. 9). Плотность мейобентоса в этих двух сообществах также несколько отличается (рис. 10).

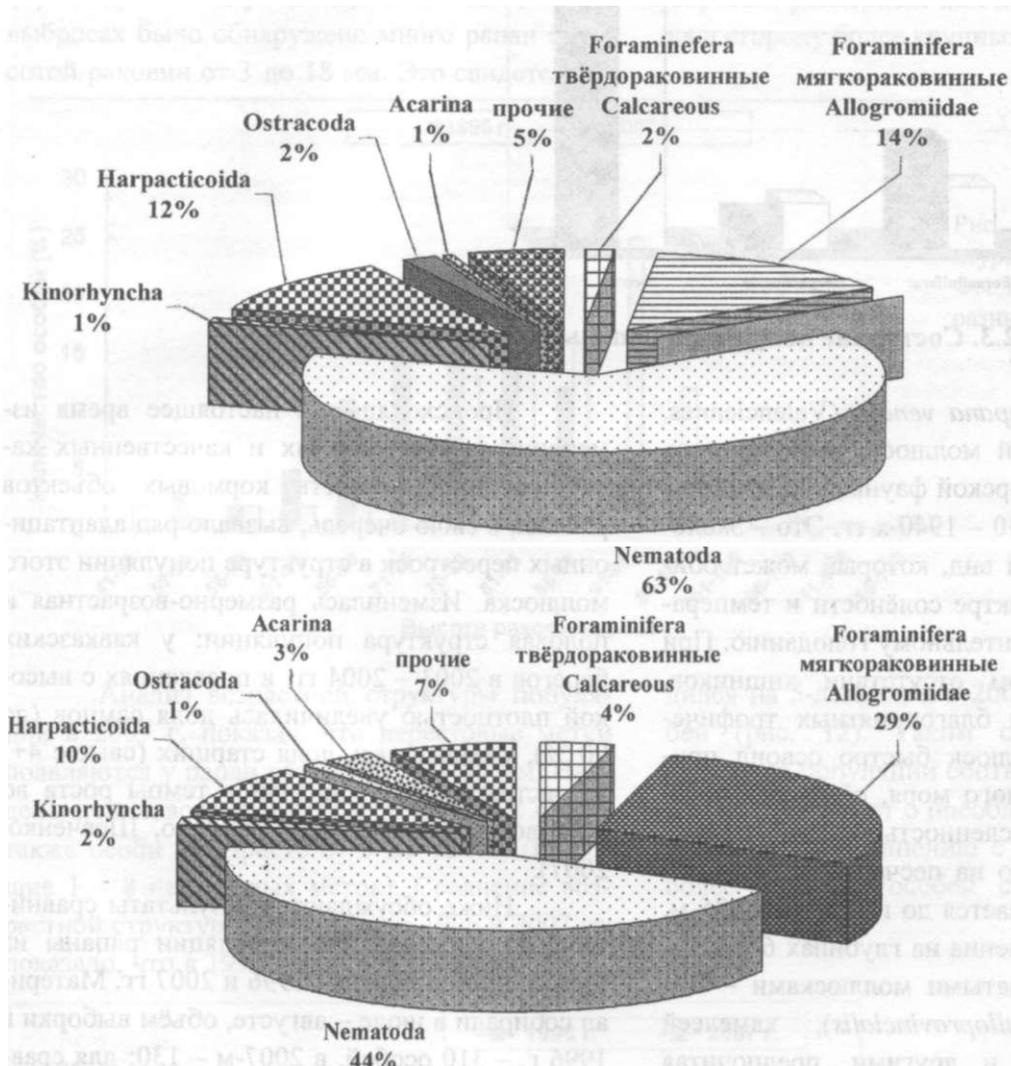


Рис. 8 Структура эвмейобентоса Феодосийского залива в сообществе *N. hombergii* в 2006 г.

Рис. 9 Структура эвмейобентоса Феодосийского залива в биотопе сообщества *A. inaequalvis* - *P. rudis* в 2006 г.

Во время бентосных исследований в 1988 г. в 27-ом рейсе НИС «Проф. Водяницкий» в районе Судака средняя плотность представителей эумейобентоса в аналогичном биотопе составляла $(159 \pm 10) 10^3$ экз. m^{-2} (Михайлова и др., 1989). Средняя плотность представителей псевдомейобентоса равнялась $(12 \pm 4,2) 10^3$ экз. m^{-2} , что несколько ниже отмеченных в Феодосийском заливе. В целом,

проведенные исследования свидетельствуют о том, что и мейо-, и макробентос Феодосийского залива характеризуются относительно высокими показателями разнообразия и количественного развития.

Полученные данные о плотности зообентоса представляют объективную картину кормовой базы бентосоядных рыб, обитающих в Феодосийском заливе.

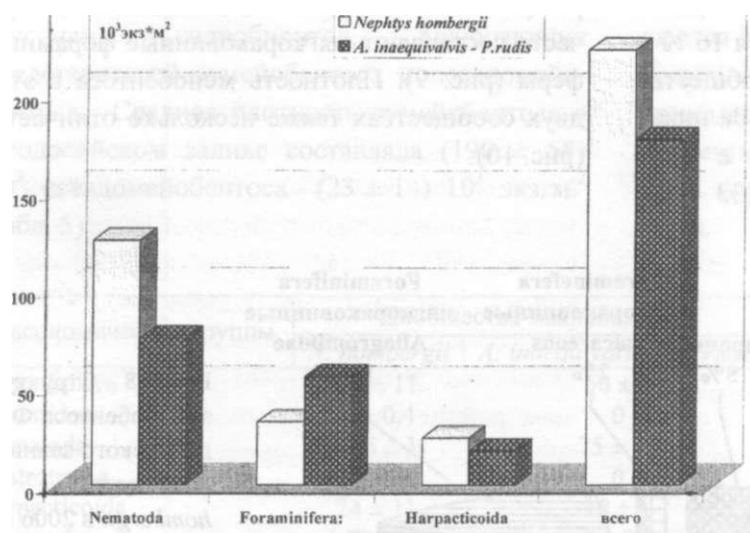


Рис. 10 Средняя плотность мейобентоса в целом и его основных таксонов в сообществах *N. hombergii* и *A. inaequalvis* - *P. rudis* (Феодосийский залив, 2006 г.)

5.2.3. Состояние популяции рапаны в Феодосийском заливе

Рапана - *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) - брюхоногий моллюск, представитель дальневосточной морской фауны, вселившийся в Чёрное море в 1930 - 1940-х гг. Это - экологически пластичный вид, который может обитать в широком спектре солёности и температуры, способен к длительному голоданию. При практически полном отсутствии хищников, конкурентов и при благоприятных трофических условиях моллюск быстро освоил прибрежную зону Чёрного моря, образовав поселения с высокой численностью. Обитает рапана преимущественно на песчаных и ракушечных грунтах, встречается до глубин 30 - 35 м, наиболее многочисленна на глубинах 6 - 15 м. Питается двустворчатыми моллюсками - мидией (*Mytilus galloprovincialis*), хамелеей (*Chamelea gallina*) и другими, предпочитая моллюсков размером крупнее 10 мм. Плодовитость чрезвычайно высока - рапана размером 60 мм откладывает около 400 тыс. яиц в год. Продолжительность жизни рапаны в Черном море - 10 - 11 лет, к размножению приступает на 3-м году жизни (Чухчин, 1984). Рапана - чрезвычайно прожорливый хищник, и значительное сокращение поселений ракушечной и скаловой мидии многие авторы связывают с её массовым развитием.

Происходящее в настоящее время изменение количественных и качественных характеристик сообществ кормовых объектов рапаны, в свою очередь, вызвало ряд адаптационных перестроек в структуре популяции этого моллюска. Изменилась размерно-возрастная и половая структура популяции: у кавказских берегов в 2003 - 2004 гг. в поселениях с высокой плотностью увеличилась доля самцов (до 90 %), уменьшилась доля старших (свыше 4+) возрастных групп, снизились темпы роста во всех возрастных группах (Саенко, Шевченко, 2007).

Ниже обсуждаются результаты сравнительных исследований популяции рапаны из Феодосийского залива в 1996 и 2007 гг. Материал собирали в июле - августе, объём выборки в 1996 г. - 310 особей, в 2007-м - 130; для сравнения в 2008 г. собрали рапан в бухте Ласпи (юго-восточный Крым) (121 экз.) Возраст моллюсков определяли по нерестовым меткам, первая из которых появляется в трёхлетнем возрасте (Чухчин, 1961 в).

Летом 1996 г. рапана впервые появилась в массовом количестве на небольших глубинах в Феодосийском заливе. Популяция была представлена особями с высотой раковины от 52 до 98 мм. Все особи были половозрелыми и

имели нерестовые метки. Более мелких особей аквалангисты не находили. Можно предположить, что молодь находилась в это время года в других биотопах. В сборах 2007 г. высота раковин рапан колебалась от 40 до 120 мм. Половозрелыми были особи с высотой раковин более 50 мм, моллюски меньшего размера имели неразвитую гонаду. Следует заметить, что в выбросах было обнаружено много рапан с высотой раковин от 3 до 18 мм. Это свидетельст-

вует о том, что в Феодосийском заливе обитает полноценная популяция рапан. Сравнение размерного состава популяции моллюсков из сборов этих лет показало, что в 1996 г. преобладали особи размера 71 - 85, в 2007-м - 75 - 90 мм (рис. 11). Появились особи размером до 120 мм, которые не встречались в 1996 г. Таким образом, размерный пик в популяции сместился в сторону более крупных особей.

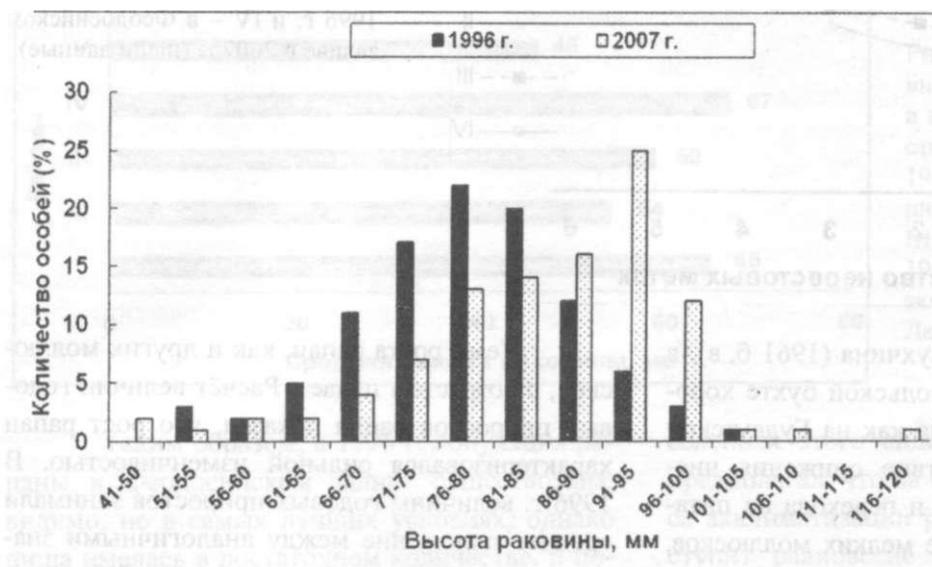


Рис. 11 Размерная структура популяции рапаны в Феодосийском заливе в разные годы

Анализ возрастной структуры популяции в 2007 г. показал, что нерестовые метки появляются у рапан размером 55 - 65 мм. Найдены неполовозрелые особи (возраст < 2 лет), а также особи в возрасте от 3 до 10 лет (имеющие 1 - 8 нерестовых меток). Сравнение возрастной структуры популяции в 1996 и 2007 гг. показало, что в 1996 г. пик численности прихо-

дился на 5-летних, а в 2007-м - 7-летних особей (рис. 12). Таким образом, возрастная структура популяции соответствует размерной, и свидетельствует о преобладании в популяции в 2007 г. по сравнению с популяцией 1996 г. более крупных особей старших возрастных групп.

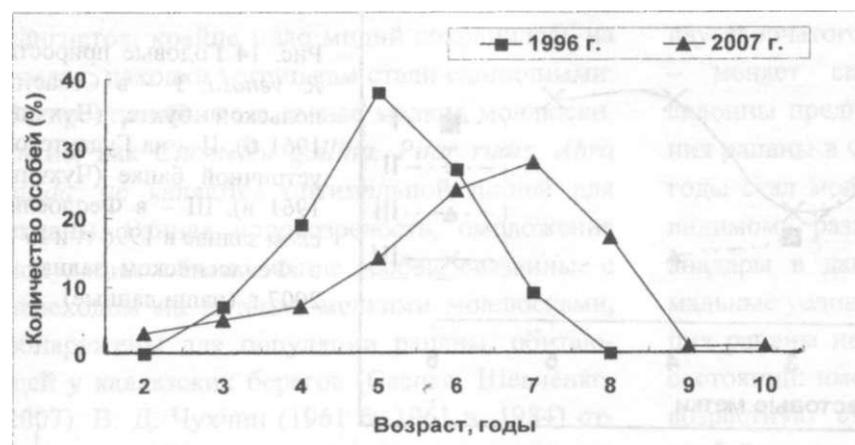


Рис. 12 Возрастная структура популяции рапаны в Феодосийском заливе в разные годы

На основании сопоставления кривых группового линейного роста проанализирован рост рапан из популяции Феодосийского зали-

ва в сравнении с известными литературными данными (рис. 13).

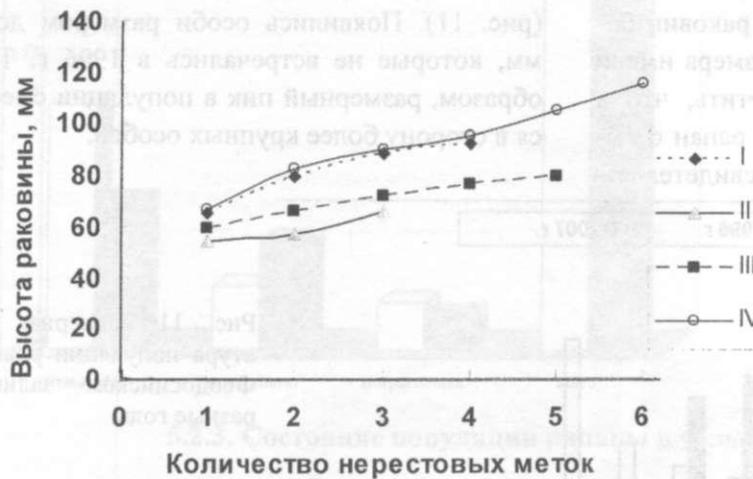


Рис. 13 Рост *R. venosa*: I - в Севастопольской бухте (Чухчин, 1961 б), II - на Гудаутской устричной банке (Чухчин, 1961 в), III - в Феодосийском заливе в 1996 г. и IV - в Феодосийском заливе в 2007 г. (наши данные)

По данным В. Д. Чухчина (1961 б, в), в 1958 г. рапана в Севастопольской бухте хорошо питалась и росла, тогда как на Гудаутской устричной банке, вследствие снижения численности мидий и устриц и перехода на питание другими видами более мелких моллюсков, её рост замедлился. Кривая роста рапан в Феодосийском заливе в 1996 г. занимает промежуточное положение: темп роста моллюсков выше, чем на Гудаутской устричной банке, но ниже, чем в Севастопольской бухте. Кривая роста рапан в популяции Феодосийского залива в 2007 г. имеет наиболее высокие показатели.

Темп роста рапан, как и других моллюсков, с возрастом падает. Расчёт величин годовых приростов рапан показал, что рост рапан характеризовался сильной изменчивостью. В 1996 г. величины годовых приростов занимали среднее положение между аналогичными значениями для рапаны Севастопольской бухты и Гудаутской устричной банки. Годовые приросты рапан в Феодосийском заливе в 2007-м - наиболее высокие из всех анализируемых (рис. 14).



Рис. 14 Годовые приросты *R. venosa*: I - в Севастопольской бухте (Чухчин, 1961 б), II - на Гудаутской устричной банке (Чухчин, 1961 в), III - в Феодосийском заливе в 1996 г. и IV - в Феодосийском заливе в 2007 г. (наши данные)

Современное состояние зооресурсов бентали.

Сопоставление средних размеров особей, впервые приступивших к размножению, также показало, что рапаны из Феодосийской бухты 2007 г. имеют самые высокие показатели. При этом средний размер рапан в бухте Ласпи ниже, чем у моллюсков из всех других местообитаний (рис. 15). По мнению В. Д. Чухчина (1961 а), при хороших условиях питания рапаны становятся половозрелыми при разме-

рах 55 - 65 мм. По-видимому, условия питания рапаны в Феодосийском заливе в 1996 и 2007 гг. можно признать вполне хорошими, чего нельзя сказать о бухте Ласпи. На рыхлых грунтах в бухте Ласпи обитает сообщество *Chamelea gallina* (Ревков, Николаенко, 2002). Моллюски именно этого вида являются, по-видимому, основным источником питания рапан.

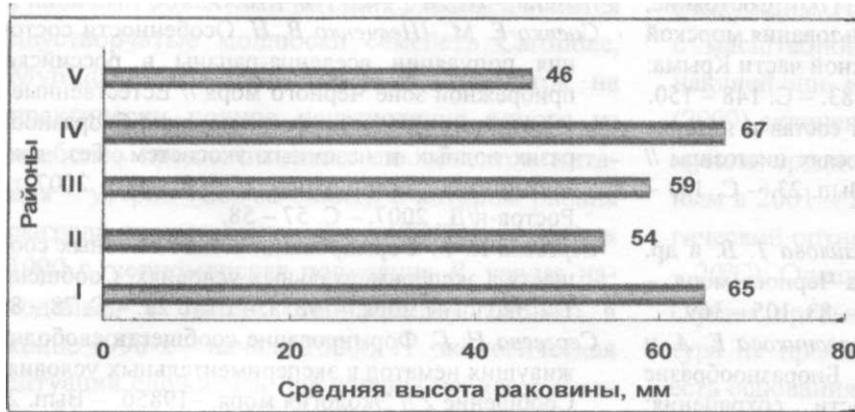


Рис. 15 Средняя высота раковины рапан из разных районов в возрасте трех лет: I - в Севастопольской бухте (Чухчин, 1961 б), II - на Гудаутской устричной банке (Чухчин, 1961 в), III - в Феодосийском заливе в 1996 г., IV - в Феодосийском заливе в 2007 г., V - в бухте Ласпи в 2008 г.

Таким образом, в 1996 г. популяция рапаны в Феодосийском заливе существовала, видимо, не в самых лучших условиях, однако пища имелась в достаточном количестве, и популяцию нельзя было назвать угнетённой. Анализ структуры популяции рапаны в 2007 г. и достижение моллюсками половозрелости при размере раковин 55 - 65 мм указывает на наличие оптимальных условий питания для неё.

Результаты бентосной съёмки в Феодосийском заливе в 2006 г., а также последующей в 2007 г. показали практически полное отсутствие иловых мидий. По свидетельствам аквалангистов, крайне мало мидий сохранилось на грядках, находки устриц там стали единичными. Распространённые в заливе мелкие моллюски, такие, как *Chamelea gallina*, *Pitar rudis*, *Abra nitida*, не являются оптимальной пищей для рапаны. Ранняя половозрелость, омоложение популяции и измельчение особей, связанные с переходом на питание мелкими моллюсками, обнаружены для популяции рапаны, обитающей у кавказских берегов (Саенко, Шевченко, 2007). В. Д. Чухчин (1961 б, 1961 в, 1984) отмечал аналогичные тенденции в отдельных по-

селениях этого вида в 1950 - 1960-х гг. Он предполагал, что на фазе стабилизации процесса акклиматизации рапаны в Чёрном море наступит равновесие между очень сильно измельчавшими особями этого вида и мелкими двустворчатыми моллюсками, подобными хамелее, гульдии, питару, занимающими доминирующее положение на ракушечных грунтах. Именно эти процессы мы, видимо, и наблюдаем в настоящее время во многих районах крымского побережья.

Однако появление и широкое распространение в Чёрном море очередного вселенца - крупного двустворчатого моллюска *Anadara inaequalis* - меняет складывающуюся картину. Мы склонны предположить, что источником питания рапаны в Феодосийском заливе в последние годы стал моллюск *Anadara inaequalis*. По-видимому, размножение и развитие популяции анадары в данном районе обеспечили оптимальные условия питания для рапаны. Популяция рапаны находится здесь в благополучном состоянии: имеет высокую численность, - многовозрастную структуру, высокий темп роста особей.

- Водяницкий В. А. О естественноисторическом районировании Черного моря и в частности у берегов Крыма // Тр. Севастоп. биол. ст. - 1949. - 7. - С. 249-255.
- Воробьёва Л. В. Мейобентос украинского шельфа Чёрного и Азовского морей. - Киев, Наук, думка, 1999.-300 с.
- Гальцова В. В. Мейобентос морских экосистем на примере свободноживущих нематод // Тр. Зоол ин-та АН СССР. - 1991.-224.-236 с.
- Дука Л. А., Владимирцев В. Б. Перспективные корма для морского рыболовства // Состояние, перспективы улучшения и использования морской экологической системы прибрежной части Крыма: Тез. докладов. - Севастополь, 1983. - С. 148 - 150.
- Дука Л. А., Гордина А. Д. Видовой состав и питание молоди рыб Чёрного моря в зарослях цистозирры // Биология моря. - Киев, 1971. - Вып. 23. - С. 133 - 159.
- Заика В. Е., Киселева М. И., Михайлова Т. В. и др. Многолетние изменения бентоса Черного моря. - Киев: Наук, думка, 1992.-С. 70-83, 105- 169.
- Заика В. Е., Загородняя Ю. А., Колесникова Е. А. и др. Морское разнообразие // Биоразнообразие Крыма: оценка и потребности сохранения: Междунар. раб семинар. - Симферополь, 1997. - С. 62 - 66.
- Золотарев П. Н., Повчун А. С. Макрозообентос глубоководной зоны Каркинитского залива // Экология моря. - 1986. - Вып. 22. - С. 48 - 58.
- Киселёва М. И. Качественный состав и количественное распределение мейобентоса у западного побережья Крыма // Бентос. - Киев: Наук, думка, 1965. - С. 48 - 61.
- Киселёва М. И. Пищевые спектры некоторых донных беспозвоночных Чёрного моря // Зоол. журн.- 1975.-54, вып. 11.-С. 1595 - 1601.
- Киселева М. И. Формирование бентосных сообществ в экспериментальных условиях // Биология моря. - Киев, 1979. - Вып. 51. - С. 28 - 36.
- Киселева М. И. Бентос рыхлых грунтов Черного моря. - Киев: Наук, думка, 1981. - 163 с.
- Киселева М. И., Славина О. Я. Количественное распределение бентоса у берегов Кавказа // Распределение бентоса и биология донных животных в южных морях. - К.: Наук, думка, 1966. - С. 55 - 74.
- Кобякова З. И., Долгопольская М. А. Отряд десятиногие // Определитель фауны Черного и Азовского морей. - К.: Наук, думка, 1969. - 2. - С. 270 - 306.
- Миловидова Н. Ю. Донные биоценозы Новороссийской бухты // Распределение бентоса и биология донных животных в южных морях. - Киев: Наук, думка, 1966.-С. 90-101.
- Михайлова Т. В., Повчун А. С., Воробьёва Л. В. Макро- и мейобентос в районе Карадаг-Судак (Южный берег Крыма), Рук. Деп. в ВИНТИ № 5180-89, Севастополь, 1989. - 20 с.
- Мокиевский В. О. Экология морского мейобентоса. - Тов-во научных изданий КМК, 2009. - 288 с.
- Ревков Н. К., Болтачева И. А., Николаенко Т. В., Колесникова Е. А. Биоразнообразие зообентоса рыхлых грунтов Крымского побережья Черного моря //Океанология.-2002.-42, № 4.- С. 561 -571.
- Ревков И. К., Николаенко Т. В. Биоразнообразие зообентоса прибрежной зоны южного берега Крыма (район бухты Ласпи) // Биология моря. - 2002.-28, № 3. - С. 170-180.
- Саенко Е. М., Шевченко В. Н. Особенности состояния популяции вселенца-рапаны в российской прибрежной зоне Черного моря // Естественные и инвазийные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем. Тез. докл. Международ. науч. конф. (5 - 8 июня 2007 г.), Ростов-н/Д, 2007. - С. 57 - 58.
- Сергеева Н. Г. Формирование мейобентосных сообществ в экспериментальных условиях. Сообщение 1 // Экология моря. -1985а. - Вып. 21. - С. 78 - 84.
- Сергеева Н. Г. Формирование сообществ свободноживущих нематод в экспериментальных условиях. Сообщение 2 // Экология моря. -1985б. - Вып. 21. - С. 84-89.
- Сергеева Н. Г., Колесникова Е. А. Таксономический состав мейобентоса крымского региона // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (Черноморский сектор). - Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. - С. 246 - 248.
- Чухчин В. Д. Размножение рапаны (*Rapana bezoar* L.) в Черном море // Тр. Севастоп. биол. ст. - 1961а.-15.-С. 163 - 168.
- Чухчин В. Д. Рапана (*Rapana bezoar* L.) в Севастопольской бухте // Тр. Севастоп. биол. ст. - 196 б. - 15.-С. 178- 187.
- Чухчин В. Д. Рост рапаны (*Rapana bezoar* L.) на Гудатской устричной банке // Тр. Севастоп. биол. ст. - 1961 в.-15.-С. 169- 177.
- Чухчин В. Д. Экология брюхоногих моллюсков Чёрного моря. - Киев: Наук, думка, 1984. - 176 с.
- Peres J. M. Océanographie biologique et biologie marine // T. J. La via benthique. Paris. - 1961. - 9, №3.-Р. 33 -38.
- Preston F. W. The canonical distribution of commonness and rarity // Ecology. - 1962. - 43, № 2. - P. 185 - 216, №3 - P. 410-432.
- Sorensen T. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analyses of the vegetation on Danish commons // Biol. Skr. - 1948. - 5.-P. 1 -34.

5.3. Состояние популяций рапаны (*Rapana venosa*) в крымской части ареала

Rapana venosa (= *Rapana thomasiana* Crosse) в настоящее время является не только самым известным представителем малакофауны Чёрного моря, но и одним из самых экологически значимых видов. Интенсивность роста рапаны зависит в первую очередь от обеспеченности кормом (Чухчин, 1961, 1970, 1984). Главными объектами питания рапаны являются двустворчатые моллюски семейств Cardiidae, Mytilidae, Ostreidae, Veneridae. Несмотря на практически полное исчезновение одного из наиболее предпочитаемых ею объектов питания - устриц (*Ostrea edulis*), в котором рапана сыграла значительную роль (Чухчин, 1961), к 1990 г. черноморская популяция *R. venosa* находилась в стадии стабилизации. Однако в конце 1990-х - начале 2000-х гг. экологическая ситуация сложилась для рапаны неблагоприятно. По невыясненным причинам была существенно подорвана её кормовая база, основу которой составляла мидия (*Mytilus galloprovincialis*), ранее широко распространённая в прибрежной зоне и на верхнем шельфе. Мидия исчезла на большей части своего прежнего ареала; сохранились лишь некоторые поселения, в основном на банках на глубинах свыше 15 м. Существует мнение, что столь катастрофическое сокращение численности мидий объясняется хищничеством рапаны. Однако соотношение рапаны и мидии накануне массовой гибели последней было на уровне прежних лет (1980 - 1990 гг.) и не внушало опасений. Кроме того, исследования мидий в районе Карадага, макробентос которого тщательно изучается с 1930-х годов, показывают, что у этого вида существуют популяционные волны с существенным изменением его численности. И. А. Синегуб (2004), сравнивая результаты съёмки 1976 - 1978 гг. с данными И.В. Шаронова за 1938 - 1940 гг., отмечает, что за это время мидия увеличила численность в 110 раз, а биомассу - в 66,4 раза и стала руководящим видом. С конца 1990-х гг., и особенно в начале 2000-х, количество мидий резко сократилось

без предварительного увеличения численности рапаны. Более того, вследствие гибели мидий численность рапаны у берегов Крыма и Кавказа также резко снизилась. Несомненно, что вклад рапаны в ускорение процесса исчезновения мидий в отдельных районах также есть, и в определённых условиях он может оказаться решающим. Но в данном случае мы имеем дело с масштабной заморной ситуацией, напоминающей эпи- или даже панзоотию. Н. К. Ревков (2009) склонен связывать этот процесс с максимумом среднемесячных температур, отмеченным в 2001 - 2002 гг., превышающим физиологический оптимум комфортности для мидии (18 - 20°C). Однако заморы мидии отмечены и для глубин, превышающих 15 - 20 м, где температура не превышает оптимальную. Кроме того, есть основания утверждать, что массовая гибель мидии началась раньше - в конце 1990-х гг. Возможно, что аномальное повышение летней температуры в начале 2000-х стимулировало процессы, ингибирующие развитие мидии.

В силу сложившихся обстоятельств *R. venosa* вынуждена была переключиться на другие объекты питания, частично сменив и биотоп. Произшедшие и происходящее в настоящее время количественные и качественные изменения внутри сообществ кормовых объектов вызвали адаптационные изменения в структуре популяции рапаны. У кавказских берегов в 2003 - 2004 гг. изменилась размерно-возрастная и половая структура популяции: увеличилась доля самцов, уменьшилась доля старших возрастных групп (свыше 4 лет), снизились темпы роста во всех возрастных группах (Саенко, Шевченко, 2007).

На протяжении последних двух - трёх лет (2007 - 2009) отмечается восстановление биоценоза мидий на прежних участках. Безусловно, рапана отреагировала на эти изменения изменением темпов роста в сторону стабилизации и даже увеличения, вопреки нормальной тенденции к снижению прироста с увеличением возраста. Дополнительным фактором

улучшения состояния кормовой базы рапаны стало относительно недавнее (в конце 1990-х) появление в биоценозе бентали Чёрного моря довольно крупного двустворчатого моллюска *Anadara cf. inaequalis* (Bruguiere, 1789). Этот вид на шельфе юго-восточного Крыма стал ценозообразующим, а в последние годы даже доминантным (Ревков, 2009), заменив в этом регионе мидию в рационе рапаны.

В настоящее время черноморская рапана является одним из объектов морского промысла, и ещё долго будет оставаться таковым. По данным ЮгНИРО, объёмы возможного изъятия в украинском секторе Чёрного моря составляют около 0,4 тыс. т ежегодно. В соответствии с отчётными данными рыбинспекции, добыча рапаны в 2003 - 2006 гг. находилась на уровне 135 - 150 т ежегодно (Еремеев и др, 2009). В некоторых черноморских государствах промысел рапаны ведётся более активно, при этом мясо этого моллюска является предметом как экспорта, так и импорта. По официальным данным (Fisheries..., 2005), у берегов Болгарии в 1999 г. стоимость добытой рапаны составила 972 тыс. евро (общий вес 3800 т). Турецкие компании между 1985 - 1988 гг. экспортировали в Японию 2779 т мяса рапаны (Bat et al, 2000).

В украинском секторе Чёрного моря в 1994 - 1997 гг. ЮгНИРО были выполнены съёмки большей части ареала промысловой рапаны. Основываясь на этих данных, на 1997 - 2000 гг. были установлены лимиты по вылову рапаны в объёмах от 5 тыс. т (1997 г.) до 3 тыс. т (2000-й). С 2001 г. лимиты были резко снижены, поскольку вылов рапаны упал более чем в 10 раз (с 913 т в 2000 г. до 91 т в 2002-м). С 2002 г. лимит вылова рапаны составляет 400 т, но эти объёмы требуют корректировки, поскольку установлены эмпирически на уровне среднего вылова второй половины 1990-х.

Для выработки всесторонне обоснованных и экологически безопасных мер по контролю численности рапаны в Чёрном море необходимо иметь представление о современном состоянии и перспективах развития популяции

в целом и её составляющих. Целью данного исследования является оценка современного состояния популяции рапаны и перспективы ее развития в биологическом аспекте с учётом общеэкологических тенденций.

Для исследования популяции рапаны у крымского побережья в 2009 г. выбраны несколько районов с различными экологическими характеристиками: Межводненская банка, бухта Казачья, мыс Лермонтова (Фиолент, Севастополь), бухта Ласпи, Судакский залив, Карадаг, Керченское предпроливье.

Сбор рапаны (табл. 1) производился преимущественно в нерестовый период (июнь - август), когда она приостанавливает рост раковины, сформировав её утолщенный край. Отбор проб проводился водолазом в основном в нерестовых скоплениях, поэтому ювенильные особи в сборах практически отсутствуют. Только в б. Капсель (Судакский залив) у м. Ржавый были обнаружены неполовозрелые особи возрастом до одного года, составляющие обособленную группировку.

Табл. 1 Объём материала, исследованного в 2009 г.

Район	Дата	Глубина, м	Количество особей
Судакский залив	VI	0,5-8	67
Карадаг	VI - VII	2 - 14	960
Бухта Ласпи	IX	18-23	167
Бухта Казачья	VII	4-6	12
Мыс Лермонтова	VII	2-9	96
Банка Межводное	VIII	16- 18	21

Раковины рапаны измерялись в сантиметрах по основным параметрам с помощью штангенциркуля: максимальный размер- высота раковины (H), максимальная ширина или диаметр (D), высота устья (ha). Масса особей замерена на электронных весах с точностью до 0,1 г. Возраст рапаны определялся по годовым нерестовым меткам на раковине (Чухчин, 1961). Для всех экземпляров, отобранных живыми, определялась половая принадлежность по первичным половым признакам и цвету гонад.

Для определения темпов роста использован метод измерения прироста раковины между последовательными нерестовыми метками по образующей спирали внешней стороны раковины в средней части последнего оборота и соотношении каждого нового прироста к предыдущему. Таким образом, получается величина относительного прироста (RG), позволяющая добиться большей сопоставимости темпов роста между представителями особей, разных по размеру, возрасту и габитусу, чем применяемый ранее метод (Чухчин, 1961) вычисления темпов роста по соотношению годового прироста по высоте раковины к высоте самой раковины (Н). Соотнесённый с определённым годом показатель относительного прироста может быть использован для сопоставления степени оптимальности экологических условий существования, как конкретной популяции, так и вида в пределах ареала всего бассейна. Использование различных методов, безусловно, позволило бы более детально описать особенности роста рапаны в разных группах и популяциях, но эта задача не является предметом рассмотрения данной работы, а должна решаться в рамках специального исследования.

Межводненская банка. По данным ЮгНИРО, в украинских территориальных водах Чёрного моря единственное промысловое скопление мидий сохранилось в Каркинитском заливе у посёлка Межводное. Это поселение, известное промысловикам как Межводненская мидийная банка, служит биотопом и постоянным источником питания для популяции рапаны, стабильно существующей в этом районе. На банке преобладают песчано-ракушечные грунты. Добывающая бригада предоставила для анализа выборку из 21 свежельвовленных экземпляра, которая характеризует промысловую часть популяции, отражающую среднестатистический размерный ряд именно промысловой рапаны (рис. 2). Отбор особей проводился в середине августа, когда рапана активно нерестится; на дорсальной стороне у двух самок и одного самца была прикреплена кладка.

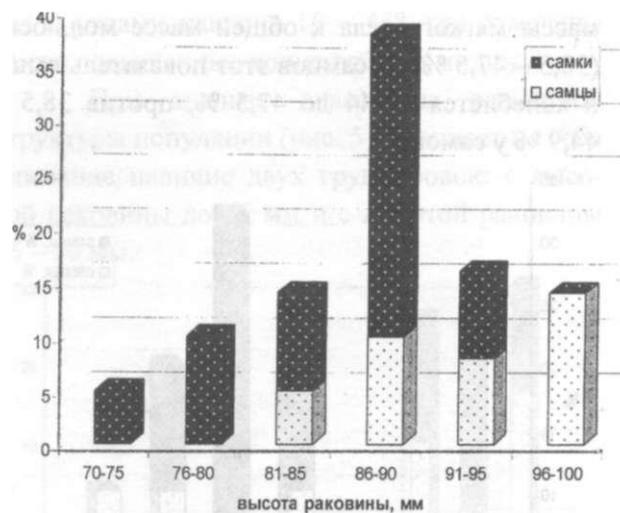


Рис. 1 Размерно-половая структура популяции промысловой рапаны Межводненской банки

В популяции преобладают самки: соотношение самки / самцы 1,6: 1. В соответствии с общим соотношением полов, практически во всех возрастных группах преобладают самки, за исключением пятилеток. Можно предположить, что именно в этом возрасте самцы находятся в пике репродуктивных возможностей и задерживаются на местах нереста дольше самок. Возраст промысловой рапаны колеблется от 4 до 7 лет. Отсутствие представителей более старших возрастных групп не характерно для здоровой популяции и может объясняться либо небольшим объёмом выборки, либо промысловым изъятием более крупных, а соответственно, более зрелых особей. В крупных размерных группах преобладают самцы (рис. 1).

Индивидуальная масса особи рапаны в выборке достигала 182,4 г (самец, 6 лет), минимальная - 67,8 г (самка, 4 года). Индивидуальная масса особей закономерным образом увеличивается с увеличением размеров, отклоняясь от средних значений в сторону уменьшения для самок и в сторону увеличения для самцов. Самцы явно преобладают в группах с массой свыше 160 г (рис. 2), при том, что в старших (6-7 лет) возрастных категориях по численности доминируют самки.

Признаком здоровья популяции являются высокие показатели соотношения

массы мягкого тела к общей массе моллюска (38,5 - 47,5 %). У самцов этот показатель выше и колеблется от 44 до 47,5 %, против 38,5 - 44,9 % у самок

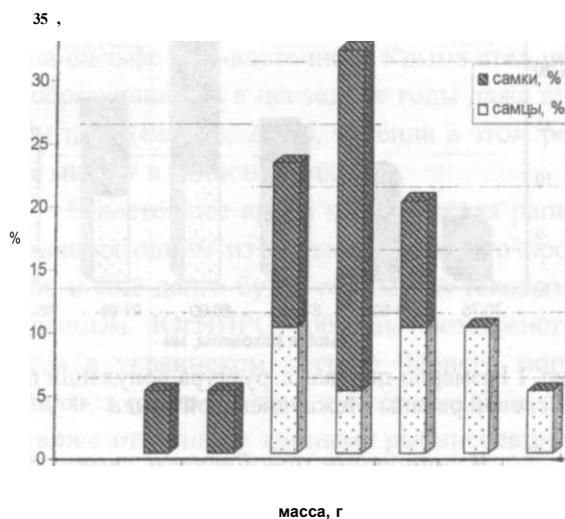


Рис. 2 Масс-половая структура популяции промысловой рапаны на Межводненской банке

Это явление, очевидно, объясняется тем, что самки несут большие энергетические затраты на воспроизводство потомства и поэтому отстают в росте, как по массе, так и по размеру, что хорошо видно на диаграммах (рис. 1,2).

Мыс Лермонтова (Фиолент). Мыс сложен вулканическими породами, на которых присутствует обычный для скальных грунтов верхней сублиторали биоценоз, где доминантными видами являются мидии и водоросль цистозира. Часть популяции рапаны (меньшая) тяготеет именно к скальным грунтам мыса и обрамляющим его подножие развалам каменных глыб. Ещё мористее (глубже 6 - 10 м) расположена песчаная аккумулятивная равнина, на которой доминируют двустворчатые моллюски, преимущественно венериды, являющие основной пищей рапаны, обитающей на рыхлых грунтах. У м. Лермонтова популяция рапаны стабильно существует длительное время, при этом обе её составляющие группировки во время нереста спариваются совместно. Именно нерестовое скопление рапаны было обследовано в данном районе. Поэтому в выборке отсут-

ствуют ювенильные особи, а доля особей, едва достигших половой зрелости (2+ лет), очень невелика.

Популяция рапаны у м. Лермонтова характеризуется небольшими размерами особей (рис. 3), при этом и возрастной состав, и состояние моллюсков свидетельствует о том, что эта популяция находится в относительно стабильном состоянии по отношению к объектам питания.

Минимальный размер для половозрелой особи составил 40 мм (самец, 2 года), максимальный - 68 мм (самец 6 лет). Доля самцов в крупноразмерных группах значительно выше, чем доля самок (рис. 3).

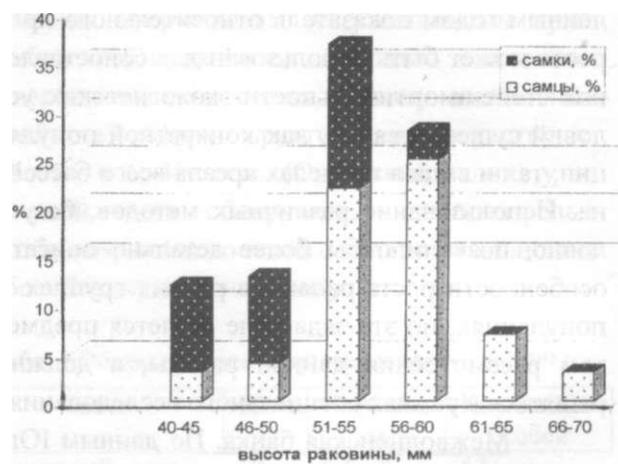


Рис. 3 Размерно-половая структура популяции рапаны, м. Лермонтова

Анализ возрастной структуры популяции рапаны показывает, что в младших возрастных группах (2-3 года) соотношение самцов и самок близко паритетному, в более старших возрастных группах доминируют самцы. Максимальный зафиксированный для выборки возраст (8 лет) принадлежит именно самцу, который был отобран мёртвым (мягкие ткани на начальной стадии разложения). Соотношение полов в целом для популяции составляет 1:1,8 (самки / самцы). Несмотря на относительную стабильность популяции, количество корма не позволяет всем самкам восстанавливать энергетические затраты на воспроизводство и их смертность выше, чем у самцов. Это,

видимо, и определяет диспропорцию в соотношении полов.

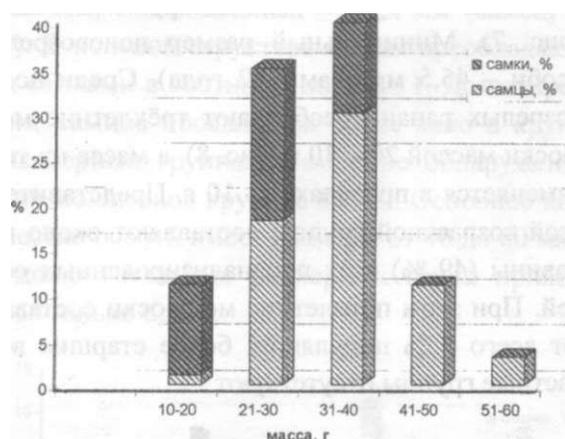


Рис. 4 Масс-половая структура популяции рапаны, м. Лермонтова

Соотношение размера и массы моллюсков находятся в прямой пропорции, при этом отклонение массы особей от средних значений в меньшую сторону характерно для самок, а в большую - для самцов.

Масса моллюсков с раковиной варьировала от 15 г (самка, 2 года) до 58 г (самец, 3 года). Как следует из диаграммы весовой структуры популяции (рис. 4), наибольший индивидуальный вес характерен для самцов, которые явно доминируют в группах со средним весом и весом выше среднего. Масса тела составляет от 28 до 39 % общей массы моллюска, что при низких значениях последнего показателя не позволяет рассматривать популяцию рапаны м. Лермонтова как промысловую.

Судакский залив. Было обследовано две популяции рапаны, отличающиеся по своим экологическим характеристикам.

Популяция м. Алчак (западная часть, обращенная к Судакской бухте) обитает на скальном грунте. Было обследовано около 10 000 м² подводного продолжения мыса, которое имеет уклон от 15 до 70° в диапазоне глубин 0,5 - 8 м. На обследованном участке рапана распределена неравномерно. На большей части площади особи встречались единично, создавая повышенные концентрации на участ-

ках с углами наклона 15 - 45°, где отмечены также повышенные концентрации мидии.

При анализе диаграммы размерной структуры популяции (рис. 5) обращает на себя внимание наличие двух группировок: с высотой раковины до 65 мм и с высотой раковины 66 - 90 мм.

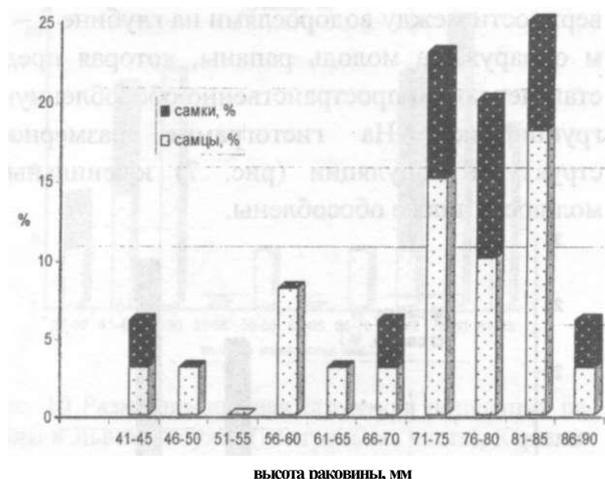


Рис. 5 Размерно-половая структура популяции рапаны, м. Алчак, Судакская бухта

Наличие этих группировок подтверждают и диаграмма структуры популяции по массе (рис. 6). Возможно, что даже внутри однородной по экологическим характеристикам популяции существуют группы, специализирующиеся на разных объектах питания, что влечёт за собой разделение по размерам среди одновозрастных особей. Минимальный размер половозрелой особи составил 42 мм (самка, 2 года).

Тело моллюска составляет от 17,3 % (самка, 2 года) до 40,7 % (самец, 4 года) общего веса. Средняя масса тела 19,05 г, что при низкой плотности распределения особей (3 экз./ 1000 м²) не позволяет рассматривать данную популяцию в качестве промысловой.

В бухте Капсель обследована популяция, обитающая на рыхлых и песчаных грунтах в окрестностях м. Ржавый. Здесь на рыхлых грунтах обитает сообщество *Chamelea gallina* L., 1758. Слои известняка, слагающие мыс, расположены субвертикально и за счёт разной устойчивости к абразии образуют под водой

структуру, подобную стиральной доске, состоящую из чередования гребней и впадин. Высота и ширина гребней и впадин приблизительно одинакова и составляет 20 - 30 и 50 - 70 см соответственно. Гребни густо покрыты водорослями, среди которых доминирует цистозира, и мелкими митидами. На скальной поверхности между водорослями на глубине 3-4 м обнаружена молодь рапаны, которая представляет собой пространственно обособленную группировку. На гистограмме размерной структуры популяции (рис. 7) ювенильные моллюски также обособлены.

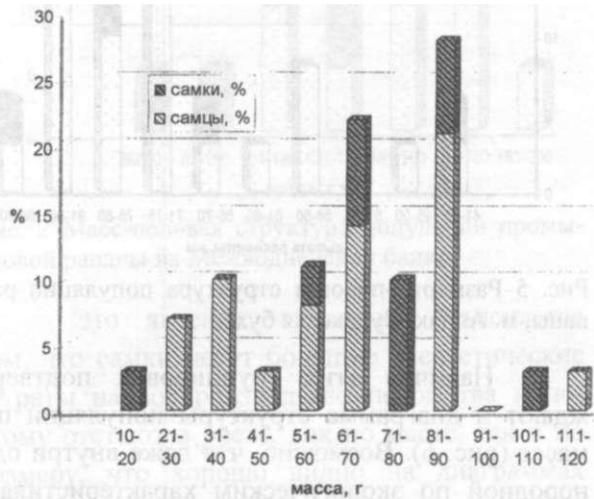


Рис. 6 Масс-половая структура популяции рапаны, м. Алчак, Судакская бухта

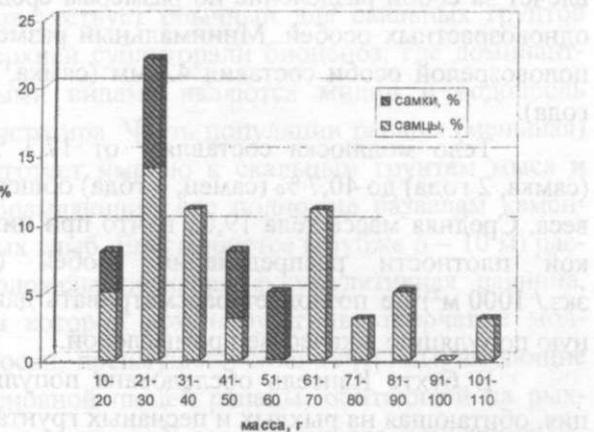


Рис. 7 Размерно-половая структура популяции рапаны м. Ржавый, бухта Капсель

График структуры половозрелой части популяции имеет два пика, в которых численно

преобладает молодая генерация в возрасте до 3-х лет, а старшие возрастные группы представлены в группах самых крупных особей (рис. 7). Минимальный размер половозрелой особи - 45,5 мм (самка, 2 года). Среди половозрелых рапан преобладают трёхлетние моллюски массой 20 - 30 г (рис. 8), а масса их тела изменяется в пределах 7 - 10 г. Представители этой возрастной группы составляют около половины (49 %) всех проанализированных особей. При этом пятилетние моллюски составляют всего 5 % популяции, более старшие возрастные группы отсутствуют

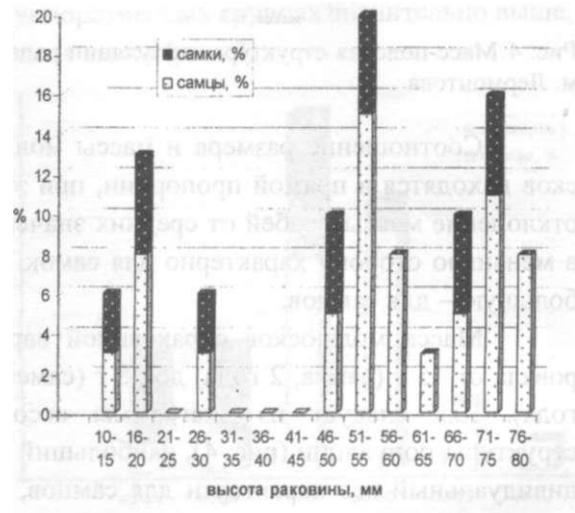


Рис. 8 Масс-половая структура группировки половозрелых особей популяции рапаны, м. Ржавый, бухта Капсель

Это свидетельствует о неблагоприятной для рапаны экологической ситуации и, в первую очередь, о недостаточной обеспеченности пищей зрелых крупных особей.

Карадаг. В 2009 г. у побережья Карадага выполнено 18 водолазных станций. Бухты Карадага имеют неглубокий врез, и всё же система бухт и мысов формируют различные условия обитания для рапаны. Поэтому совокупность особей, обитающих у побережья Карадага, имеет сложную хорологическую структуру.

Размерный состав карадагской популяции рапаны характеризуется максимальным для всего Крыма диапазоном, что отражает

разнообразии экологических условий. Минимальный размер половозрелой особи составляет 28 мм, максимальный - 94,5 мм (самец, 7 лет). В половой структуре самцы преобладают над самками в соотношении 1,8 : 1. Доминирование самцов проявляется более явно в крупноразмерных группах. Самки не обнаружены среди моллюсков крупнее 85 мм. Основное количество особей имеет размеры от 40 до 80 мм, на долю остальных размерных групп приходится только 6,5 %.

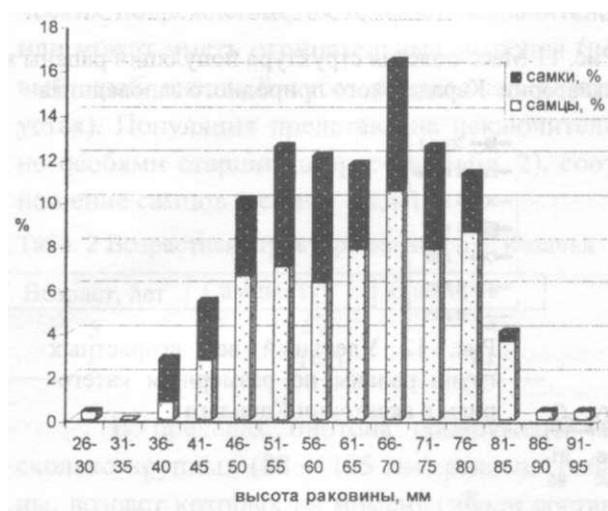


Рис. 9 Размерно-половая структура популяции рапаны района Карадага

Совокупность особей, обитающих у Карадага, весьма неоднородна как по отдельным районам, так и по внутренней структуре группировок. Самой примечательной особенностью является наличие двух размерных группировок, вероятно, различающихся по трофической специализации, в которых одновозрастные особи могут отличаться по размеру более чем в два раза (рис. 12). Первая группировка характеризуется размером от 28 до 70, вторая - от 60 до 94,5 мм. Поскольку разные бухты Карадага имеют разную степень однородности популяций, то на общем графике пики, соответствующие этим группировкам, довольно сглажены. Наиболее явно разделение на две группировки отмечено для центральной части Львиной бухты (рис. 10). Здесь особи разделены на две группы, соответствующие

размерным диапазонам до 60 и свыше 65 мм. При этом обе группировки имеют сходную внутреннюю структуру с преобладанием самцов в крупных размерных группах и в соответствующих весовых категориях.

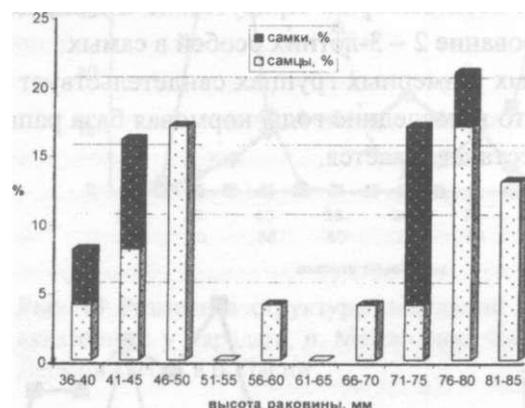


Рис. 10 Размерно-половая структура популяции рапаны в Львиной бухте (центральная часть), Карадаг

При явном различии в размерах представители обеих группировок совместно участвуют в процессе размножения. Совокупление разноразмерных особей отмечено во всех районах Карадага, где вышеуказанные группировки сосуществуют.

Структура популяций рапаны в акватории Карадага в целом по массе особей (рис. 11) также демонстрирует два пика, соответствующие двум размерным группировкам. Общей тенденцией является доминирование самцов в крупных размерных группах. При этом для одной и той же размерной и возрастной группы характерно то, что у самок более тощее мягкое тело по сравнению с самцами. Соотношение между массами тела и раковины, определяющее упитанность рапаны, составляет у самцов 16,8 - 47 % (среднее 27,2), у самок 14 - 31,7 % (среднее 21). Максимальные показатели упитанности характерны для моллюсков трёхлетней генерации.

Максимальный зафиксированный нами возраст рапаны в акватории Карадагского природного заповедника составил 10 лет, при этом особи старше пяти лет составляют всего 3,2 % общего числа. Особи 9-й 10-летнего возраста

встречены только в мелкоразмерной группировке, 6 – 7-летние особи присутствуют в обеих группировках в равной мере. В целом в популяции доминируют особи, возраст которых составляет три года, на их долю приходится 46,6 % всей выборки. Присутствие и даже доминирование 2 – 3-летних особей в самых крупных размерных группах свидетельствует о том, что в последние годы кормовая база рапаны восстанавливается.

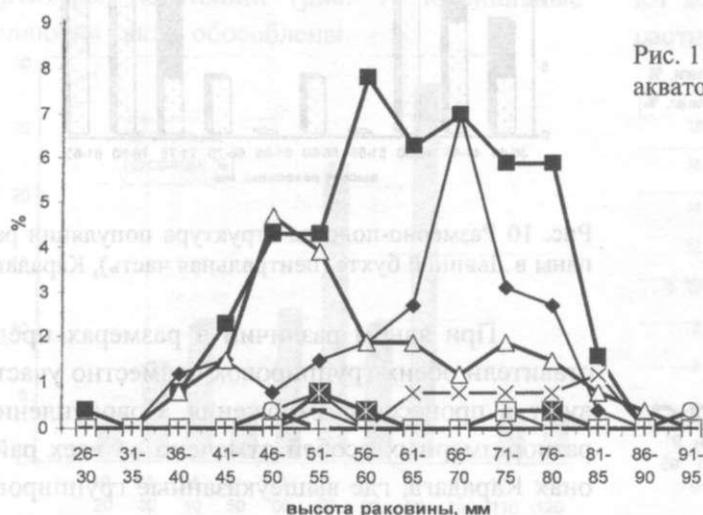


График удельного веса возрастных групп рапаны по возрасту (рис. 12) показывает, что выделение двух разноразмерных группировок в акватории Карадага является ещё не описанным феноменом, который требует своего объяснения на основе более глубоких исследований.

Благодаря разнообразию экологических условий в акватории Карадагского природного заповедника сложилась сложно структурированная популяция, состоящая из отдельных группировок. Система бухт и мысов в сочетании с различными по временному циклу течениями и противотечениями способствует определённой изолированности всего района.

Бухта Ласпи. Обследованы две группировки рапаны, существующие на разных биотопах: гравийно-галечниковом с преобладанием митилид и песчаном - с доминированием венерид. Рапана, населяющая биотоп песчаного

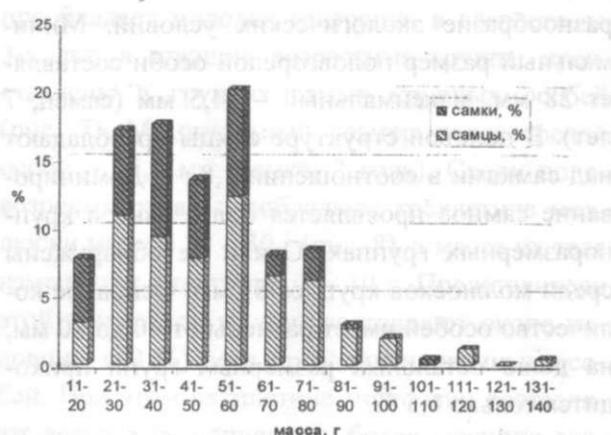
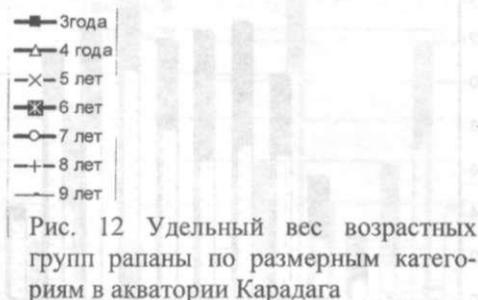


Рис. 11 Масс-половая структура популяции рапаны в акватории Карадагского природного заповедника



грунта, характеризуется минимальными для всего крымского побережья размерами особей (рис. 13). В выборке с глубины 22 - 23 м средний размер половозрелых особей составил 43 мм при незначительном диапазоне размерного ряда (30 - 55 мм). Особенностью этой выборки является явное преобладание самок над самцами 1,8:1. В группировке, обитающей на гравийно-галечниковом грунте, как и в большинстве других популяций преобладают самцы 1,2:1. Размер особей в последней группировке варьировал от 36 до 72 мм. Сама группировка гравийно-галечных грунтов разделена на две части - карликовую (до 65 мм) и типичную, аналогично популяциям Судакского залива и Карадага.

Бухта Казачья (Севастополь). В б. Казачья существуют различные условия для формирования отдельных субпопуляций, которые разделены пространственно и развиваются на

Современное состояние зооресурсов бентали.

разном экологическом фоне. Наибольшему экологическому прессингу подверглась центральная часть бухты, где на глубинах 4 - 6 м рядом со скалистой банкой на песчаном грунте долгое время существовала популяция рапаны. В 2009 г. удалось обнаружить только несколько экземпляров рапаны, которые имели признаки явного угнетения, как и окружающий биоценоз. Обнаружена только одна кладка. Размер особей соответствует карликовой форме (38 - 48 мм), раковины несут следы механических повреждений, их прирост незначителен или может иметь отрицательные значения (новый край внешней губы расположен внутри устья). Популяция представлена исключительно особями старших возрастов (табл. 2), соотношение самцов и самок - 2,4:1.

Табл. 2 Возрастная структура рапаны в б. Казачья

Возраст, лет	Самцы, %	Самки, %
5	57	14
6	14,5	14,5

В пределах биотопа обнаружено несколько крупных (88 - 105 мм) раковин рапаны, возраст которых на момент гибели составлял от 3 до 8 лет, что свидетельствует о наличии здесь в прежние годы полноценной популяции.

Закключение. Сравнительный график размерной структуры некоторых популяций, обитающих у крымского побережья, показывает, что различные экологические условия формируют специфические популяции. На промысловой мидийной банке у п. Межводное рапана имеет самый крупный средний размер, соответствующий существующим промысловым стандартам (75 - 100 мм). В акватории у Фиолента сформировалась популяция, в которой преобладают мелкие особи размером 50 - 65 мм; район Карадага характеризуется наличием двух размерных группировок - «карликовой» (28 - 65 мм) и типичной (66 - 95). Структуры популяций рапаны в Судакском заливе и в акватории Карадага похожи.

Масс-размерные характеристики промыслового объекта являются важнейшими

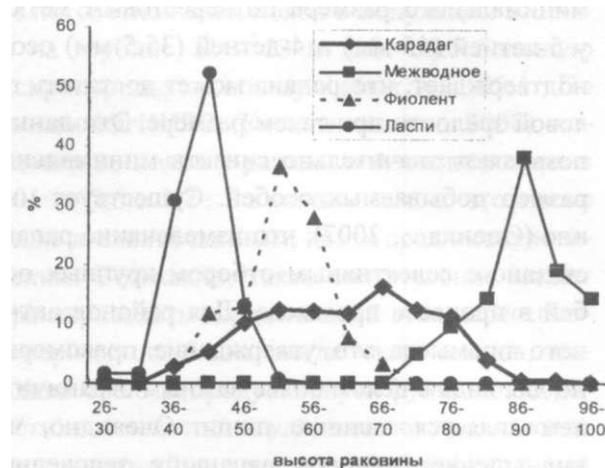


Рис. 13 Размерная структура популяций в разных акваториях: у Карадага, п. Межводное, Фиолент (м. Лермонтова) и в б. Ласпи

показателями для определения рентабельности промысла. На современном уровне технологии переработки рапаны особи размером менее 65 - 70 мм добывать нерентабельно. Исследования, посвященные росту рапаны, проведенные в конце 1950-х годов (Чухчин, 1961) показали, что минимальные размеры особей с толстой раковиной, которые считались полностью половозрелыми, приходились на размерную группу 75 - 80 мм. Именно эти величины были приняты для определения минимального промыслового размера, их используют и в настоящее время. При этом уже с конца 1950-х годов В. Д. Чухчин (1961, 1984) отмечал тенденции заметного снижения минимального половозрелого размера в популяциях, испытывающих дефицит питания. Он предполагал, что на фазе стабилизации процесса акклиматизации рапаны в Чёрном море наступит равновесие между очень сильно измельчавшими рапанами и мелкими двустворчатыми моллюсками. Снижение минимальных размеров половозрелых особей, связанное с переходом на питание мелкими моллюсками, отмечают у популяции рапаны, обитающей у кавказских берегов (Саенко, Шевченко, 2007).

По нашим данным, минимальный размер половозрелой (два года) особи рапаны составил 28 мм; а вычисления возможного

минимального размера по нерестовым меткам у 5-летней (45 мм) и 4-летней (35,5 мм) особи подтверждает, что рапана может достигать половой зрелости при таком размере. Эти данные позволяют значительно снизить минимальный размер добываемых особей. Существует мнение (Оценка..., 2007), что измельчание рапаны связано с селективным отбором крупных особей в процессе промысла. Для районов активного промысла это утверждение правомерно, но для вида в целом более важным ограничителем является наличие пищи. Очевидно, что уменьшение размеров рапаны в заповедных районах, где воздействие промыслового отбора моллюсков исключается, например, у Карадага, объясняется экологическими причинами. Особенно сильно на состояние рапаны у берегов Крыма и Кавказа повлияло резкое снижение количества мидии, основного корма промысловой рапаны.

Измерения прироста раковины по образующей спирали показывают, что в последние годы он выше и темпы его не уменьшаются, а могут даже увеличиваться, вопреки естественной тенденции к снижению с увеличением возраста. Средний относительный прирост (RG) в разных популяциях по годам показывает, что в 2009 г. зафиксирован максимальный за послед-

3

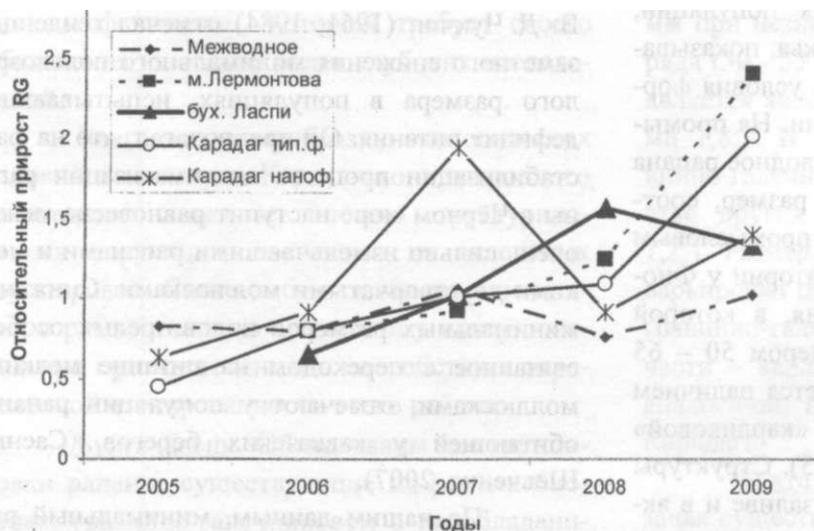


Рис. 14 Относительный прирост раковин рапан (RG) для разных районов Крыма по годам

ние четыре года прирост как в абсолютном выражении (до 55 мм у единичных особей), так и в относительном (до 5 раз). Особенно важно отметить, что значительная интенсификация роста относится не только к первым годам жизни, но и к критическому для современного состояния популяций рапаны возрасту 5 - 7 лет; к тому же самый большой прирост зафиксирован у особей из карликовой популяции (м. Лермонтова). Индивидуальные показатели прироста могут существенно отличаться у рапан даже в пределах одной возрастной и размерной группы внутри одной и той же популяции, в среднем варьируя между 5 и 20 мм. Тенденции изменения роста у популяций, группировок и экоформ из разных районов показаны на сравнительном графике относительного прироста раковины для разных районов Крыма (рис. 14).

Из анализа графика следует, что даже у популяции, длительное время обитающей в сравнительно комфортных условиях (Межводенская банка), отмечено увеличение интенсивности роста в последние 3 года у большинства особей вопреки нормальной тенденции.

Незначительное снижение темпов роста в отдельных группах в 2008-м, вероятно, является следствием стабилизации на фоне аномально высокого прироста предыдущего года.

Тем' не менее, в 2009 г. все группы в разной степени продемонстрировали стабильный прирост, позволяющий судить об улучшении состояния кормовой базы рапаны на фоне общего улучшения экологической ситуации во многих районах крымской акватории.

Противоположную тенденцию демонстрирует популяция центральной части б. Казачья (не приведена на графике), которая, как и весь локальный биоценоз, находится в угнетённом состоянии. Здесь популяция состоит из карликовых особей, некоторые из них имеют отрицательный рост раковины, когда новый край устья располагается внутри предыдущего. Обращает на себя внимание, что при наличии двух группировок, как это имеет место в популяции у м. Лермонтова, показатели интенсивности прироста могут существенно отличаться, как по величинам, так и по годам. Различную интенсивность прироста демонстрируют разные формы, сосуществующие в одной популяции (у Карадага) и популяции одного района (б. Ласпи). Очень интересную информацию даёт сравнение графиков прироста двух форм рапаны в акватории Карадага. Карликовые формы, питающиеся мелкими объектами, демонстрируют резкую интенсификацию роста в 2007 г., в то время как типичная форма, ориентированная на более крупные объекты, - в 2009-м. Эти данные хорошо согласуются с информацией водолазов, промысляющих рапану, о начале возобновления мидийных поселений в 2007 г. Не исключено, что именно новая генерация мидийной молодежи позволила карликовым формам в 2007 г. аномально увеличить прирост, а подросшая мидия дала возможность типичной форме интенсифицировать прирост в 2009-м. Что бы ни послужило причиной увеличения интенсивности роста рапаны, но последние 3 года являлись более благоприятными для развития вида, чем предыдущие.

По (Чухчин, 1984), соотношение самцов и самок в здоровой популяции составляет приблизительно 1:1. По нашим данным, такое соотношение сохраняется и до наступления половой зрелости (два года) и даже в возрасте трёх лет соотношение полов в большинстве популяций близко паритетному. Можно предположить, что увеличенное количество самок по отношению к самцам на Межводненской банке является следствием небольшого количества экземпляров в выборке. В то же время

анализ соотношения полов в популяции б. Ласпи на глубине 22 - 23 м даёт ещё большую диспропорцию в пользу самок - 1,85:1. По данным ЮГНИРО (Комплексные..., 2008), соотношение полов у рапаны в Азовском море в 2001 г. было 1,2 : 1 в пользу самок, что также ближе к нашим данным, чем к среднестатистическим. Возможно, такое соотношение может характеризовать определённый этап нерестового периода на банке, когда часть самцов, выполнив свою репродуктивную функцию, переместились в места нагула, а самки продолжают откладывать яйца в местах нереста. Остальные популяции и группировки (Карадаг, м. Фиолент, Судакский залив и гравийно-галечниковые грунты б. Ласпи) характеризуются диспропорцией в пользу самцов в среднем в соотношении 65 к 35 %. Это соотношение соответствует ситуации, сложившейся в Керченском регионе в 2002 г. (самцы - 82 %, самки - 18 %) (Оценка..., 2007) и российском секторе Чёрного моря, где доля самцов в отдельных популяциях достигала 90 % (Саенко, Шевченко, 2007), и в целом отражает структуру популяций, находящихся в некомфортных для вида условиях. На первый взгляд это находится в противоречии с результатами анализа прироста раковины, но заметим, что диспропорция в соотношении полов создаётся именно старшей возрастной группой, в то время как молодые генерации имеют сбалансированную возрастную структуру.

Специальное внимание уделялось процессу нереста рапаны, интенсивность которого определялась, прежде всего, по количеству кладок. В 2009 г. нерест начался во второй половине июня, - кладки рапаны наблюдались единично. В начале июля количество кладок значительно увеличилось, их количество исчислялось десятками в расчёте на 1000 м². В августе активный нерест продолжался, в середине сентября он прекратился. Обращает на себя внимание тот факт, что даже в популяциях, находящихся в неблагоприятных и даже критических для вида экологических условиях, особи размножаются и отмечаются их кладки. Таким образом, все популяции, независимо от

экологического состояния, вносят свой вклад в репродуктивный процесс.

Агрессивный хищник, *Rapana venosa* в новых местах появления воспринимается как нежелательный вселенец (ICES, 2004). В Чёрном море рапана представляет потенциальную опасность для основного зоофильтра - двустворчатых моллюсков. В то же время есть мнение, что роль хищников вселенцев на местную экосистему часто переоценивают (Заика и др., 2010).

Добыча рапаны является пока единственным действенным средством сдерживания её численности. Необходимо всесторонне изучать этот вид и для повышения эффективности промысла, и для поиска возможностей улучшения экологической обстановки в регионе.

Еремеев В. К., Болтачёв А. Р., Гаевская А. В. к др. Современное состояние промысловых биоресурсов Чёрного моря // Морск. экол. журн. - 2009. - 8, №4. - С. 5-23.

Заика В. Е., Сергеева Н. Г., Колесникова Е. А. Вселенцы в донной макрофауне Чёрного моря: пространство и влияние на сообщества бентали // Морск. экол. журн. - 2010. - 9, №1. - С. 5 - 22.

Закурдаев В. И., Беляева О. И. К вопросу о возможности культивирования рапаны (*Rapana thomasi* Crosse) в Чёрном море // Эволюция морских экосистем под влиянием вселенцев и искусственной смертности фауны. - Тез. докл. - Ростов- н/Д, 2003. - С. 91 -92.

Киселёва М. И. Бентос рыхлых грунтов Чёрного моря. - Киев: Наук, думка, 1981. - 165 с.

Комплексные исследования биологических и экологических ресурсов Азово-Черноморского бассейна и других стратегически важных регионов Мирового океана: Отчёт о НИР ИнБЮМ НАНУ; Рук. В.Н. Еремеев. - №0107Ш08034 - Севастополь, 2008. - Т. 1. - 251 с.

Митилиды Чёрного моря. / Отв. ред. В.Е. Заика: АН УССР. ИнБЮМ. - Киев.: Наук, думка, 1990. - 208 с.

Оценка современного состояния экосистем Черного и Азовского морей, запасов промысловых рыб, беспозвоночных и водорослей и прогноз их изъятия на 2008-2009 гг.: Отчёт о НИР ЮгНИРО; Рук. Б.Н. Панов. - №0106U004382 - Керчь, 2007. - 97 с.

Ревков Н. К. Некоторые замечания по составу и многолетней динамике фауны моллюсков рыхлых грунтов юго-восточного Крыма (Черное море) // Карадаг. Гидробиологические исследования. Сб. научн. тр, посвященный 95-летию Карадагской научн. станции и 30-летию Карадагского природ-

Для выработки всесторонне обоснованных и экологически безопасных мер по контролю численности рапаны в Чёрном море необходимо иметь представление о современном состоянии и перспективах развития метапопуляции в целом и её составляющих на базе проведения детального комплексного мониторинга в рамках специальной программы.

Благодарности. Автор признателен сотрудникам ИнБЮМ Бабич Е. И. и Кошелевой Т. Н. за помощь в первичной обработке материала в экспедиции на Карадаге. Особую благодарность автор выражает биологу-водолазу Карамышеву А. К., который квалифицированно собрал и предоставил для исследований две выборки рапаны из б. Ласпи, организовал сбор и передачу автору материала из района п. Межводное.

ного заповедника НАН Украины. - Севастополь: Экокси-Гидрофизика, 2009. - С. 251 - 261.

Саенко Е. М., Шевченко В. Н. Особенности состояния популяции вселенца-рапаны в российской прибрежной зоне Черного моря // Естественные и инвазийные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем: Тез. докл. Международ. науч. конф. (5-8 июня 2007 г.). - Ростов-н/Д, 2007. - С. 57 - 58.

Синегуб И. А. Макрофауна зоны верхней сублиторали скал в Чёрном море у Карадага // Карадаг. Гидробиологические исследования. Сб. научн. тр, посвящ. 90-летию Карадагской научн. станции и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. - Симферополь: Сонат, 2004. - Кн. 2. - С. 121 - 132.

Чухчин В. Д. Размножение рапаны (*Rapana bezoar* L.) в Черном море // Тр. Севастоп. биол. ст. - 1961а. - 15. - С. 163 - 168.

Чухчин В. Д. Рапана (*Rapana bezoar* L.) в Севастопольской бухте // Тр. Севастоп. биол. ст. - 1961б. - 15. - С. 178- 187.

Чухчин В. Д. Рост рапаны (*Rapana bezoar* L.) на Гудаутской устричной банке // Тр. Севастоп. биол. ст. - 1961в. - 15. - С. 169- 177.

Чухчин В. Д. Функциональная морфология рапаны. - Киев: Наук, думка, 1970. - 139 с.

Чухчин В. Д. Экология брюхоногих моллюсков Чёрного моря. - Киев: Наук, думка, 1984. - 176 с.

Bat L., Gonlugur G. et al. Heavy Metal concentrations in the Sea Snail *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) from Sinop Coast of the Black Sea // Turk. J. Mar. Sci. - 2000. - 6. - P. 227 - 240.

Fisheries Sector Review - Bulgaria // Technical Information in Food & Fisheries Policy & Development. - MegaPesca Lda, Portugal, 2005. - 57 pp.

ICES Cooperative Research Report No 264. Alien Species Alert: *Rapana venosa* (veined whelk). Prepared by Working Group on Introductions and Transfers of Marine Organization. Eds Mann R., Occhipinti A.,

Harding J.M. - ICES - Denmark, Copenhagen - 2004. - 14 pp.
Marine metapopulations. / Kritzer J.P., Sale, P.F. (eds.) - San Diego: Acad. Press. - 2006. - 544 pp.

5.4. Ростовые, морфометрические и биохимические характеристики анадары *Anadara inaequalvis* в Чёрном море (акватория Голубого Залива, ЮБК)

Анадара *Anadara inaequalvis* (Bruguiere, 1789) в Чёрном море обитает как на песчаном, так и каменистом грунте, иле и песке с зарослями морских трав на глубинах до 20 м (Анистратенко, 2006). Это - эвритермный и эвригалинный моллюск и, хотя оптимальная соленость для него около 30 ‰, легко переносит опреснение до 10 ‰ (Чихачёв, 1994). Хорошо адаптируется к дефициту кислорода и выживает в условиях гипоксии и аноксии (Андреевко, 2007; Солдатов, 2008; de Zwaan, 1991, 2002). В условиях гипоксии *A. inaequalvis* в основном использует аэробный метаболизм (Weber, 1990). В естественных популяциях анадара характеризуется медленным ростом отдельных особей, скудным пополнением численности за счёт вновь осевших экземпляров и низкой смертностью взрослых особей (Чикина, 2003, 2009). В Чёрном море *A. inaequalvis* достигает 7-летнего возраста, линейный рост составляет в среднем 10 мм в год (Sahin, 2009).

В последнее время исследователи большое внимание уделяют антиоксидантным свойствам анадары. Концентрация пигментов в организме *A. inaequalvis* в 3 - 4 раза выше, чем у других видов анадары. Каротиноидный состав мягких тканей моллюска отличается присутствием зеаксантина и двух изомерных форм пектенолона (Бородина, 2008, 2009).

Кроме того, наличие у *A. inaequalvis* гемоглобинсодержащих клеточных структур позволяет рассматривать её в качестве ценного сырья для получения биопрепаратов и лекарственных средств (Солдатов, 2008). Известно, что анадара обладает сбалансированным комплексом микроэлементов, в том числе селеном и йодом, аминокислот, в частности таурином и глицином, антиоксидантов (карнозином).

В ноябре 2007 г. на морской ферме в акватории Голубого Залива (мыс Кикинейз, ЮБК) впервые была обнаружена молодь анадары в садках, расположенных в толще воды на глубине 3 - 4 м от поверхности воды. С этого момента начаты работы по выращиванию данного моллюска в подвесной аквакультуре. Попытки выращивания *A. inaequalvis* в условиях Чёрного моря проводились впервые. В ходе работ проведена серия экспериментов с размещением анадары в монокультуре и совместно с тихоокеанскими устрицами *Crassostrea gigas*. Результаты показали, что анадара хорошо растёт при обоих вариантах. К марту 2009 г. крупные особи достигали в длину 31 мм (в среднем $20,1 \pm 3,2$) и массы 8,3 г (в среднем $1,5 \pm 0,79$). С марта по октябрь 2009 г. наблюдалась положительная динамика роста (рис. 1).

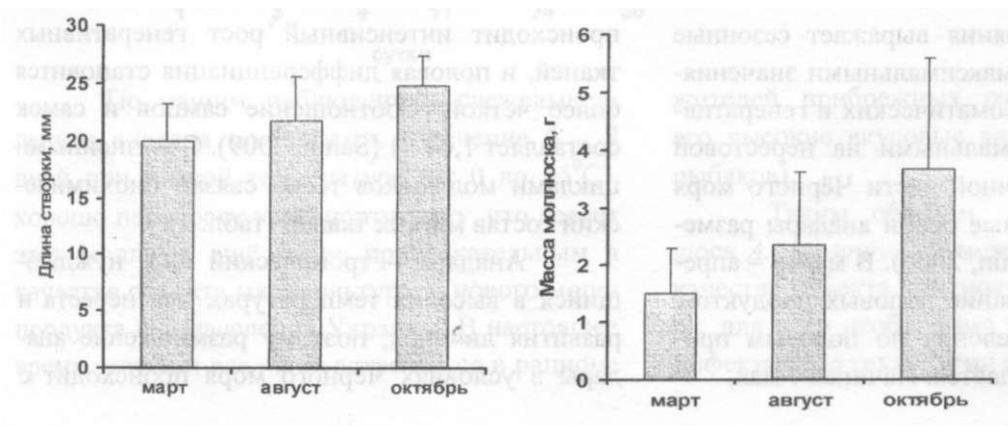


Рис. 1 Изменение длины створки и массы анадары при выращивании в подвесной культуре

Корреляция между массой моллюска и длиной раковины была четко выраженной с

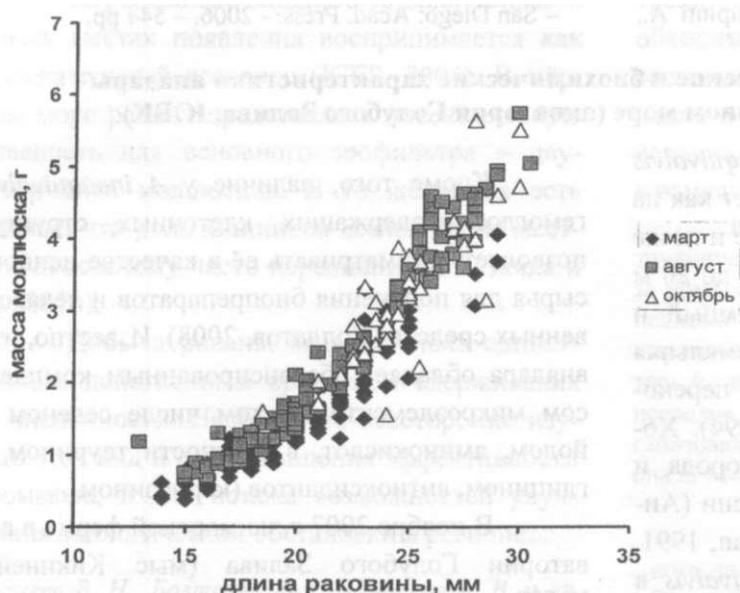


Рис. 2 Соотношение между массой моллюска и длиной раковины анадары при выращивании в подвесной культуре

высоким коэффициентом ($r^2 = 0,95$, $P < 0,001$) (рис. 2).

Весной и осенью того же года проведены морфометрические исследования анадары (табл. 1), на основании которых мы можем подтвердить факт, что анадара - медленнорастущий моллюск, что следует учитывать при разработке технологии его промышленного выращивания в Чёрном море.

A. ineaequivalvis культивируется и в странах Восточной Азии - Японии, Китае и Филиппинах. Товарный размер анадары там составляет в среднем от 40 до 80 мм. В западной части Чёрного моря средняя длина и масса моллюсков равны $39,28 \pm 0,261$ мм и $24,84 \pm 0,372$ г. У побережья Турции в районе г. Гиресун (Giresun) на глубине 15 м обнаружены особи с максимальными размерами более 85 мм (Sahin, 2009).

Табл. 1 Морфометрические показатели анадары ($m \pm SD$)

Показатели	Апрель 2009, n = 30	Октябрь 2009, n = 42
Длина, мм	$26,10 \pm 2,11$	$25,79 \pm 2,47$
Высота, мм	$21,50 \pm 1,90$	$20,45 \pm 2,06$
Выпуклость, мм	$16,88 \pm 1,61$	$16,88 \pm 1,70$
Общая масса моллюска, г	$5,26 \pm 1,30$	$5,09 \pm 1,17$
Объем створки, мл	$1,57 \pm 0,38$	$1,36 \pm 0,48$
Масса створки, г	$3,19 \pm 0,72$	$3,20 \pm 0,74$
Масса сыр. мягких тканей, г	$0,94 \pm 0,25$	$1,06 \pm 0,29$
Масса сух. мягких тканей, г	$0,17 \pm 0,04$	$0,19 \pm 0,06$
Масса сыр.тк./Масса сух.тк	$5,42 \pm 0,61$	$5,54 \pm 0,32$
Индекс состояния*	$11,53 \pm 3,40$	$15,17 \pm 5,28$
Индекс состояния	$5,53 \pm 0,98$	$6,08 \pm 1,23$

- Индекс состояния = (Масса сух. мягких тк • 100) / объём створки;

- Индекс состояния = (Масса сух. мягких тк • 100) / масса створки.

Индекс состояния выражает сезонные циклы организма, с максимальными значениями в периоды роста соматических и генеративных тканей и минимальными на нерестовой стадии. В юго-восточной части Чёрного моря отмечены половозрелые особи анадары размером около 20 мм (Sahin, 2006). В марте - апреле начинается созревание половых продуктов, однако чёткого разделения по половым признакам ещё не наблюдается. Начиная с мая,

происходит интенсивный рост генеративных тканей, и половая дифференциация становится более чёткой. Соотношение самцов и самок составляет 1,04 : 1 (Sahin, 2009). С жизненными циклами моллюсков тесно связан биохимический состав мягких тканей (табл. 2).

Анадара - тропический вид, нуждающийся в высоких температурах для нереста и развития личинок, поэтому размножение анадары в условиях Чёрного моря происходит с

Современное состояние зооресурсов бентали.

июня по сентябрь (Sahin, 2006, 2009), тогда как у черноморских видов двустворчатых моллюсков, например, у черноморской мидии *Mytilus*

galloprovincialis, нерестовые процессы заканчиваются значительно раньше - весной,

Табл. 2 Содержание белка, углеводов и липидов в мягких тканях анадары (M ± SD)

Показатели	Май	Июль	Август	Сентябрь
Сырая масса мягких тканей, мг	545,8 ± 117,4	480,6 ± 148,4	595,8 ± 174,8	562 ± 158,4
Сухая масса мягких тканей, мг	100,2 ± 21,6	88,2 ± 27,2	109,3 ± 32,1	103,1 ± 29,1
Белок, мг/г сыр. массы	53 ± 8,43	59,2 ± 17,36	46,4 ± 2,41	41,8 ± 6,42
Углеводы, мг/г сыр. массы	76,2 ± 20,38	58,2 ± 8,32	43,3 ± 6,07	42,5 ± 7,42
Липиды, мг/г сыр. массы	35,52 ± 3,63	41,08 ± 15,45	42,78 ± 7,47	52,38 ± 4,57

Как же отмечалось, *A. inaequalvis* обладает широкой толерантностью к различным факторам внешней среды. Поэтому мы попытались изучить влияние дефицита пищи на весовые параметры моллюсков. Для этой цели в течение 30 сут. две группы одноразмерных моллюсков содержались в проточных системах с фильтрованной морской водой. Одна группа находилась в условиях полного отсутствия пи-

щи, вторая, контрольная, ежедневно получала смесь микроводорослей *Isochrysis galbana* и *Tetraselmis suecica*. Полученные результаты показали высокую устойчивость моллюска к недостатку пищи (рис. 3). К концу эксперимента заметного снижения массы тела у голодавших моллюсков не наблюдалось, тогда, как у других видов двустворок длительное голодание приводит к значительной потере веса.

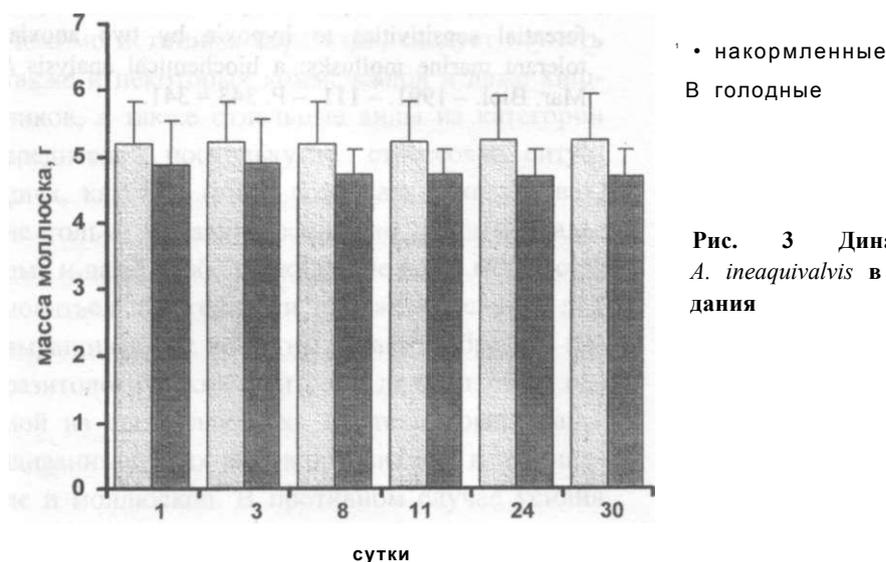


Рис. 3 Динамика массы моллюсков *A. inaequalvis* в условиях длительного голодания

По нашим наблюдениям свежевыволненная анадара может жить в течение 6 - 8 дней при низкой температуре (от 0 до +5°C), хорошо переносит транспортировку, что делает этот моллюск ещё более привлекательным в качестве объекта марикультуры и нового морепродукта для населения Украины. В настоящее время этот вид все чаще встречается в рационе

жителей прибрежных районов, отмечающих его высокие вкусовые качества (устн. сообщ. рыбаков).

Таким образом, двустворчатый моллюск *A. inaequalvis* может рассматриваться в качестве объекта конхиокультуры Чёрного моря, для чего необходимо разрабатывать новые эффективные технологии его выращивания.

- Андреевко Т. И., Солдатов А. А. Особенности белкового обмена в тканевых структурах двустворчатого моллюска-вселенца *Anadara inaequivalvis* Bruguiere в условиях экспериментальной аноксии // Тез. V междунар. науч.-практ. конф. молодых ученых по проблемам водн. экосистем. - Севастополь, 2007. - С. 5 - 6.
- Анистратенко В. В., Халиман И. А. Двустворчатый моллюск *Anadara inaequivalvis* (Bivalvia, Arcidae) в северной части Азовского моря: завершение колонизации Азово-Черноморского бассейна // Вестн зоол. - 2006. - 40, № 6. - С. 505 -511.
- Бородин А. В., Нехорошее М. В., Солдатов А. А. Каротиноидный состав тканей двустворчатого моллюска *Anadara inaequivalvis* - вселенца в Чёрное море // Экология моря. - 2008. - Вып. 76. - С. 34 - 39.
- Бородин А. В., Нехорошее М. В., Солдатов А. А. Особенности состава каротиноидов тканей двустворчатого моллюска *Anadara inaequivalvis* Brugiere // ДАН України. - 2009. - 5. - С. 186 - 190.
- Солдатов А. А., Андреевко Т. И., Головина И. В. Особенности организации тканевого метаболизма у двустворчатого моллюска-вселенца *Anadara inaequivalvis* Brugiere // ДАН України. - 2008. - 4. - С. 161 - 165.
- Чикина М. В. Макрозообентос рыхлых грунтов Северо-Кавказского побережья Черного моря: пространственная структура и многолетняя динамика: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. - М., 2009. - 27 с.
- Чикина М. В., Колючкина Г. А., Кучерук Н. В. Аспекты биологии размножения *Scapharca inaequivalvis* (Brugiere) (Bivalvia: Arcidae) в Черном море // Экология моря. - 2003. - Вып. 64. - С. 72 - 77.
- Чихачев А. С., Фроленко Л. Н., Реков Ю. И. Новый вселенец в Азовское море // Рыбное хоз-во. - 1994. - № 3. - С. 40.
- Sahin C, Duzgunes E., Okumus I. Seasonal variations in condition index and gonadal development of the introduced blood cockle *Anadara inaequivalvis* (Brugiere, 1789) in the southern Black Sea coast // Turkish J. Fish. Aquat. Sci. - 2006. - 6. - P. 155 - 163.
- Sahin C, Emiral H., Okumus I. et al. The benthic exotic species of the Black Sea: blood cockle (*Anadara inaequivalvis* Brugiere 1789: Bivalve) and rapa whelk (*Rapana thomasiana* Crosse, 1861: Mollusc) // J. Ann. Vet. Advances. - 2009. - 8, № 2. - P. 240 - 245.
- Weber RE. Functional significance and structural basis of multiple hemoglobins with special reference to ectothermic vertebrates // Animal nutrition and transport processes. 2. Transport, respiration and excretion: Comparative and environmental aspects. - Basel: Karger, 1990.-P. 58 -75.
- de Zwaan A., Babarro J.M.F., Monari M., Cattani O. Anoxic survival potential of bivalves: (arte)facts // Comp. Biochem. Physiol. Moï. Integr. Physiol. - 2002. - 131, № 3. - P. 615 - 624.
- de Zwaan A., Cortesi P., van den Thillart G. et al. Differential sensitivities to hypoxia by two anoxia-tolerant marine mollusks: a biochemical analysis // Mar. Biol. - 1991. - 111. - P. 343 - 341.

ГЛАВА 6

МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ И ПАРАЗИТОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ БИОТЕХНОЛОГИИ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ МОЛЛЮСКОВ В ЧЁРНОМ МОРЕ

6.1. Микробиологические и паразитологические аспекты биотехнологии культивирования гигантской устрицы (*Crassostrea gigas*) в Чёрном море

При проведении мероприятий по сохранению, восстановлению и поддержанию численности морских организмов, в том числе моллюсков, не последнюю роль играет выращивание предполагаемого объекта в искусственных условиях, т.е. марикультура. Однако, как показывает опыт мировой аквакультуры, её эффективное развитие в решающей мере зависит от результатов изучения не только экологической и эпизоотической ситуации в районах размещения хозяйств, но и паразитофауны как выращиваемых объектов, так и обитающих в районе хозяйства массовых видов гидробионтов. Последние, как известно, могут играть роль естественного источника инвазии или инфекции для культивируемых животных. Помимо истинных паразитов, следует изучать также и некоторых комменсалов и даже хищников, а также отдельные виды из категории вредителей, поскольку при стрессовых ситуациях, каковые могут возникать в хозяйствах, не только паразитические, но и комменсальные и даже свободноживущие виды могут становиться патогенными или же опасными для выращиваемых животных. Таким образом, паразитологический контроль должен быть одной из составляющих биотехнологии выращивания любых видов организмов, в том числе и моллюсков. В противном случае усилия специалистов, занимающихся выращиванием моллюсков, могут не дать ожидаемого результата по причине возникших в хозяйствах эпизоотии, вызванных различными организмами из числа простейших, гельминтов или же ракообразных. Во многих случаях возбудителями болезней становятся также вирусы, бактерии или же грибы, для которых высокая скудность моллюсков на искусственных субстратах, слабый водообмен и обилие органики

в этих местах создают благоприятные условия для их развития. Особенно часто вирусные и бактериальные болезни возникают при выращивании личинок моллюсков, поскольку условия их культивирования - непроточная вода, обогащенная метаболитами личинок и скармливаемых им водорослей, высокие плотности личинок, - исключительно благоприятны для развития микроорганизмов. Определённую роль в развитии патологий и гибели моллюсков может сыграть также загрязнение окружающей среды поллютантами органической и неорганической природы.

Поскольку в условиях Чёрного моря основными объектами культивирования среди моллюсков являются два вида - гигантская устрица *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) и средиземноморская мидия *Mytilus galloprovincialis* Lmk., 1819, то именно они и стали предметом нашего исследования, в ходе которого мы попытались показать, сколь значима может быть роль микробиологического и паразитарного фактора при культивировании этих моллюсков в этом водоёме.

Менее века назад практически вдоль всего побережья Чёрного моря располагались поселения обыкновенной, или как её называют плоской или же европейской, устрицы *Ostrea edulis* L., 1758, образующей здесь огромные банки (Гудаутская банка у кавказского побережья, банка Мария Магдалина у берегов Тамани, банки в заливах северо-западной части Чёрного моря) (Переладов, 2005). Исследования последних десятилетий показали, что устричные банки в Чёрном море практически исчезли, а её биотопы заняты другими моллюсками (мидией, модиолой). Резкое снижение численности черноморских устриц в природных поселениях связывают как с их массовым поражением

раковинной болезнью, вызываемой паразитическим грибом *Ostracoblabe implexa* (Bornet et Flahaut), так и с распространением в Чёрном море хищного брюхоногого моллюска *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (краткий обзор истории появления рапаны в Чёрном море и её роли в исчезновении здесь *O. edulis* можно найти в монографии А. В. Гаевской, 2006). Не последнюю роль в этом процессе играет и антропогенный фактор. В настоящее время *O. edulis* - исчезающий в Чёрном море вид, занесённый в Красную книгу Украины.

В 1980 г. в Чёрное море завезли гигантскую (дальневосточную, японскую, тихоокеанскую) устрицу *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793), промышленное производство которой широко распространено во всём мире. К примеру, если до середины 20-го века этот вид культивировали в основном в пределах его естественного ареала (Япония, Корея, Китай), то в настоящее время его выращивают у берегов практически всех континентов. Годовая продукция ведущих стран-производителей (США, Китая, Японии, Кореи, Франции) превышает 4 млн. т устриц. В целом продукция мирового устрицеводства (в основном это выращенные в хозяйствах моллюски), например, в 2005 г. составила более 4,8 млн. т (Pawiro, 2010).

Акклиматизация тихоокеанской устрицы в Чёрном море была вызвана, прежде всего, необходимостью заменить исчезающую в этом водоёме плоскую устрицу, *Ostrea edulis*. И по сей день на бассейне ведутся активные исследования, связанные с совершенствованием технологии культивирования гигантской устрицы (см, напр, Золотницкий, 2004; Ладыгина, 2007; Лебедевская, 2005; Лисицкая, 2005; Пиркова, 2002; Пиркова, Ладыгина, 2004; Пиркова, Попов, 2005 и др.), тогда как планомерное изучение экологической и эпизоотической ситуации в марихозяйствах по их выращиванию практически отсутствует. И это несмотря на общеизвестный факт возможного развития эпизоотической ситуации в хозяйствах, особенно на ранних стадиях выращивания моллюсков, когда в условиях их высокой плотности

на искусственных субстратах возникает угроза распространения различных бактериальных, вирусных и паразитарных заболеваний.

Мы поставили перед собой задачу оценить микробиологическую ситуацию в районах выращивания гигантской устрицы, культивируемой в Чёрном море, выявить качественный и количественный состав её симбионтов, обрастателей и врагов и показать роль перечисленных факторов в биотехнологическом процессе культивирования этих моллюсков.

Исследования выполнялись в 2002 - 2009 гг. в экспериментальном устричном хозяйстве Научно-исследовательского центра Вооружённых Сил Украины «Государственный океанариум», расположенном в бухте Казачья (Севастополь), и в устричном хозяйстве в районе Качивели (южный берег Крыма).

Работы велись одновременно в двух направлениях:

- микробиологическая составляющая биотехнологии культивирования гигантской устрицы (исследовались среда обитания и сами моллюски на всех стадиях развития);
- паразитологическая составляющая биотехнологии культивирования гигантской устрицы.

В ходе микробиологических исследований суммарно было обработано 1268 проб воды, устриц и коллекторных пластин и проведено 2882 анализа в трёхкратной повторности (табл. 1).

Табл. 1 Объём материала микробиологических исследований

Объект исследования	Количество экз.	Количество проб	Количество анализов
Устрицы	262	, 828	2052
Морская вода		290	530
Коллекторные пластины	150	150	300
Всего		1268	2882

Что касается изучения симбионтов устриц, то с этой целью обследовано 752 экз. гигантской устрицы (135 экз. методом полного паразитологического вскрытия и 617 - неполного), из них 412 экз. из марихозяйства в бухте Казачья, и 340 - из района Качивели (материал

любезно предоставлен в наше распоряжение к.б.н. О. Ю. Вяловой, за что мы искренне ей признательны), а также 86 экз. обыкновенной устрицы (56 экз. методом полного паразитологического вскрытия и 30 - неполного).

Все устрицы были разделены на возрастные группы (сеголетки, годовики, двух-, трёх- и четырёхлетки; в ещё одну, последнюю, группу вошли особи старше 4 лет), в соответствии со сроками их размножения и временем постановки в море носителя со спатом. Размеры гигантской устрицы (высота раковины, Н), выращиваемой в обоих марихозяйствах, представлены на рис. 1.

Начнём с обсуждения результатов микробиологических исследований. Как правило, с устрицами, равно как и с другими моллюсками, могут сосуществовать многие микроорганизмы, которые в большинстве случаев являются одним из компонентов их нормальной микрофлоры. Однако среди них могут встретиться, и фактически встречаются, виды, патогенные или же условно-патогенные как для этих моллюсков, так и для человека, а также домашних и полезных диких животных. К примеру, грамтрицательные бактерии семейств *Vibrionaceae* (род *Vibrio*), *Pseudomonadaceae* (род *Pseudomonas*), *Bacteriaceae* (род *Achromobacter*), которых относят к условно-патогенным для моллюсков, в том числе для гигантской устрицы, при соответствующих условиях окружающей среды и пониженной резистентности организма их хозяев могут вызывать у тех тяжёлые заболевания. При этом смертность ювенильных и молодых особей *S. gigas* при заражении бактериями, в частности, рода *Vibrio*, может достигать 100 %. Например, в 60-е годы прошлого столетия в США отмечалась массовая смертность молоди гигантской устрицы, вызванная *Vibrio parahaemolyticus* (Collwel, Liston, 1960). Уже в начале нынешнего столетия другой представитель этого рода - *V. splendidus* стал причиной

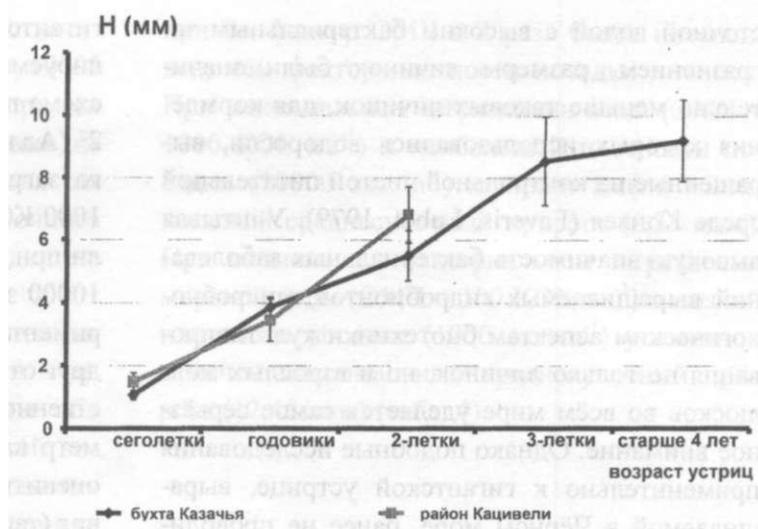


Рис. 1 Соотношение возраста и размеров *Crassostrea gigas* (Н - высота раковины)

100 % гибели личинок устриц в марихозяйствах Франции (Lacoste et al., 2001; LeRoux et al., 2002) и т. д. Подобных примеров можно привести множество, и все они будут наглядной иллюстрацией той негативной роли, которую могут играть различные бактерии в мариккультуре устриц, особенно на ранних стадиях развития моллюсков (подробную информацию по этому вопросу можно найти в монографии: Гаевская, 2010). Не стоит забывать и о том, что многие из регистрируемых у устриц бактерий, в частности из *Vibrionales*, *Pseudomonadales*, *Aeromonadales* и ряда других отрядов, относятся к группе патогенных или же условно-патогенных для человека.

Хорошо известно, что в загрязнённых водах увеличиваются как количество видов, так и численность условно-патогенных микроорганизмов, чьё негативное воздействие на личинок выращиваемых гидробионтов выражается в самых разных направлениях. Например, установлена зависимость роста, а следовательно, и размеров личинок мидии *Mytilus edulis* L., 1758 и устрицы *Ostrea edulis* от уровня бактериального и химического загрязнения питательной среды, в которой выращивались микроводоросли, используемые для их кормления. При кормлении водорослями, выращенными на питательной среде со

сточной водой с высоким бактериальным загрязнением, размеры личинок были значительно меньше таковых личинок, для кормления которых использовались водоросли, выращенные на контрольной чистой питательной среде Конвея (Faveris, Lubet, 1979). Учитывая высокую значимость бактериальных заболеваний выращиваемых гидробионтов, микробиологическим аспектам биотехники культивирования не только личинок, но и взрослых моллюсков во всём мире уделяется самое серьёзное внимание. Однако подобные исследования применительно к гигантской устрице, выращиваемой в Чёрном море, ранее не проводились.

Для выяснения влияния бактериального загрязнения морской воды на рост личинок

гигантской устрицы, выращиваемой в контролируемых условиях, мы поставили опыты по схеме полного факторного эксперимента ГТФЭ 2^2 (Адлер и др, 1976). Влияние бактериального загрязнения двух уровней (ОМЧ = 100 и 1000 КОЕ мл⁻¹) на рост личинок устриц изучали при двух концентрациях последних: 1000 и 10000 экз. л⁻¹. В соответствии с планом эксперимента, оба фактора варьировали независимо друг от друга, что давало возможность количественно оценить влияние на изучаемый параметр каждого из них, а также количественно оценить эффект межфакторного взаимодействия (табл. 2).

Табл. 2 Кодирование факторов, включённых в реальный эксперимент

Факторы	X1	X2	x2	X1'
Верхний уровень	x1 верх	10000	1000	+1
Нижний уровень	X1 ниж	1000	100	-1
Базовый уровень	X0	5500	550	0
Шаг варьирования	и	4500	450	+1

где: x1 - концентрация личинок (плотность посадки), экз. л

x2 - общее микробное число в среде выращивания (ОМЧ), кл мл⁻¹

Оказалось, что постепенное увеличение бактериального загрязнения морской воды до 1000 КОЕ мл⁻¹ уменьшает среднесуточный прирост личинок гигантской устрицы на стадии велигера на 16 % от среднего прироста

в сутки при нормальных условиях, максимальный же среднесуточный прирост (9,1 мкм) личинок на этой стадии отмечен при наименьшем ОМЧ (100 КОЕ мл⁻¹) (табл. 3).

Табл. 3 Матрица планирования и расчёта коэффициентов уравнения регрессии при продолжительности эксперимента 3 суток (личинки гигантской устрицы на стадии велигера)

Экспериментальные сосуды и их места			x0	x1	x2	x1x2	уср	Sg	s ² g	yt	(уср-yt) ²
1	2	3	+1	+1	+1	+1	6,4	0,66	0,43'	6,57	0,029
4	5	6	+1	-1	+1	-1	6,9	0,56	0,31	6,57	0,109
7	8	9	+1	+1	-1	-1	9,2	0,96	0,93	9,03	0,029
10	11	12	+1	-1	-1	+1	9,0	1,31	1,71	9,03	0,001

13,38

E 0,168

где: уср - средние среднесуточные приросты личинок устриц в экспериментальных сосудах

Микробиологические и паразитологические аспекты биотехнологии.

В то же время выяснилось, что плотность посадки личинок (1000 или же 10000 экз. л⁻¹) на той же стадии их развития при тех же условиях бактериального загрязнения не является лимитирующим фактором для их роста: достоверного различия среднесуточного прироста при разной плотности посадки не обнаружено.

Однако при выращивании личинок гигантской устрицы на следующей стадии - великонхи оказались чрезвычайно важны оба перечисленных фактора: и ОМЧ морской воды, и плотность посадки личинок. Оба они играют отрицательную роль для роста личинок,

причем фактор ОМЧ в 4 раза более интенсивен, чем фактор плотности посадки личинок. При максимальном загрязнении воды (ОМЧ = 1000 КОЕ мл⁻¹) и наибольшей плотности посадки (10000 экз. л⁻¹) личинки имели минимальный среднесуточный прирост (6,35 мкм). При наименьшем бактериальном загрязнении морской воды (ОМЧ = 100 КОЕ мл⁻¹) и низкой плотности посадки (1000 экз. л⁻¹) у личинок отмечен максимальный среднесуточный прирост (12,45 мкм) (табл. 4).

Табл. 4 Матрица планирования и расчёта коэффициентов уравнения регрессии для размеров личинок на 7-е сутки после начала эксперимента (личинки на стадии великонхи)

Экспериментальные сосуды и их места			x ₀	X ₁	x ₂	x ₁ x ₂	уср	S _g	S ² _g	yt	(уср-yt) ²
1	2	3	+1	+1	+1	+1	6,4	1,01	1,03	6,35	0,003
4	3	2	+1	-1	+1	-1	7,6 •	0,7	0,49	7,65	0,003
7	8	9	+1	+1	-1	-1	11,1	0,62	0,39	11,15	0,003
10	11	12	+1	-1	-1	+1	12,5	12,5	1,21	12,45	0,003
£3,12 E0,012											

где: уср - средние среднесуточные приросты личинок устриц в экспериментальных сосудах

Уже давно показано, что в качестве биомаркёров состояния организма можно использовать показатели его антиоксидантной системы. Если учесть выявленную нами зависимость темпов роста личинок устриц от бактериального загрязнения среды, то понятно наше решение проверить реакцию на названный фактор антиоксидантной системы этого моллюска на ранних стадиях развития, тем более что подобные исследования ранее не проводились. Для этого мы определяли актив-

ность каталазы у личинок на стадии велигера в возрасте одной недели и на стадии великонхи в возрасте трёх недель (личинок исследовали целиком) (Лебедовская, Шахматова, 2008). При этом личинки выращивались параллельно в двух контролируемых условиях: одни из них - в «условно» чистой воде (с общим микробным числом ОМЧ = 100 КОЕ мл⁻¹), другие - в морской воде с выраженным бактериальным загрязнением (ОМЧ = 1000 КОЕ мл⁻¹) (табл. 5).

Табл. 5 Активность каталазы личинок гигантской устрицы разного возраста при выращивании в различной по бактериальному загрязнению морской воде

Возраст личинок	Значение каталазной активности, мг Н ₂ O ₂ /(г ткани*мин)	
	в воде с минимальным загрязнением (ОМЧ = 100КОЕ мл ⁻¹)	в воде с максимальным загрязнением (ОМЧ= 1000 КОЕ ^{мл⁻¹}) •
1 неделя	0,297 ± 0,044	0,472 ± 0,049
3 недели	0,662 ± 0,068	1,058 ± 0,049

Прежде всего, мы выявили, что с возрастом личинок у них наблюдается рост каталазной активности. В частности, у личинок 3-недельного возраста на стадии великонхи ферментативная активность в 2,2 раза выше, чем у недельных личинок, находящихся на стадии велигера.

Кроме того, установлено, что увеличение общего микробного числа морской воды до 1000 КОЕ мл⁻¹, т.е. в 10 раз, увеличивает каталазную активность личинок в 1,6 раза, причём как у велигеров, так и у великонх (см. табл. 5). Иными словами, бактериальное загрязнение морской воды действует на личинок гигантской устрицы как фактор стресса, и, таким образом, играет важную роль в процессе их выращивания в условиях питомника.

Следовательно, организация микробиологического контроля качества воды, используемой в марихозяйстве для получения личинок гигантской устрицы, является одной

из превентивных мер, направленных на предупреждение их бактериальной обсеменённости и получение жизнеспособного спата.

Известно, что водорастворимые метаболиты бактерий родов *Pseudoalteromonas*, *Vibrio* и *Pseudomonas* способны препятствовать оседанию личинок беспозвоночных животных. Поэтому ледующий этап наших исследований заключался в изучении влияния бактериального обрастания коллекторных пластин на интенсивность оседания спата гигантской устрицы. Для этой цели использовались чистые сухие пластмассовые коллекторные пластинки и такие же пластинки, но с бактериальной микроплёнкой, интенсивность развития которой напрямую зависела от срока её экспонирования (от 1 до 5 недель) в бассейне с морской водой (рис. 2).

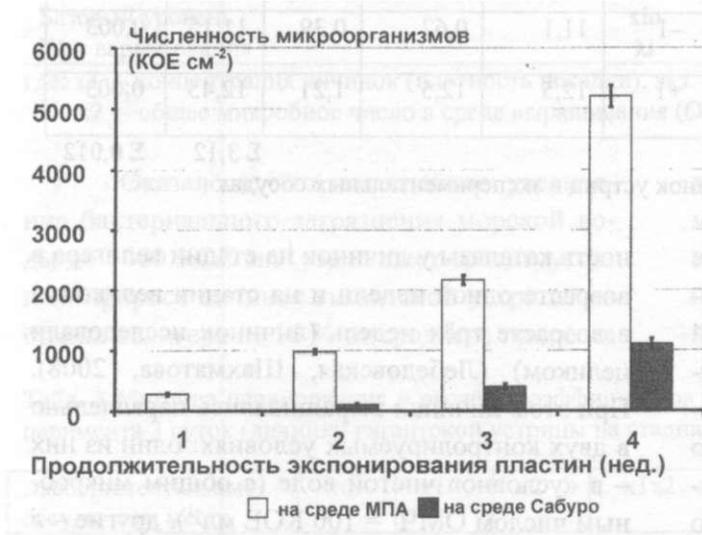


Рис. 2 Численность микроорганизмов на поверхности коллекторных пластин с разным сроком экспонирования в морской воде

Оседание спата устриц в ёмкостях с экспериментальными коллекторами обоих типов, т. е. предварительно не выдерживаемых и выдерживаемых в морской воде, прошло в течение 6 сут. Через 27 сут. спат достиг размеров 5 - 7 мм и был готов к высадке в море. Количество осевшего спата на пластинки с разным сроком экспонирования представлено на рис. 3.

Оказалось, что на пластинках, выставленных для оседания спата без предварительного выдерживания в воде и потому не имевших бактериальной микроплёнки, осело в среднем по 10 уст. м⁻², что почти в 10 раз меньше максимального оседания (95 уст. м⁻²), наблюдаемого на пластинках двухнедельной экспозиции с хорошо развитой бактериальной плёнкой (ОМЧ на среде МПА - 975, на среде Сабуро - 100 кл см⁻²). Однако последующее чрезмерное развитие слизистой плёнки (см. рис. 2) привело к уменьшению числа осевших особей устриц в среднем в 4 раза.



Рис. 3 Количество осевшего спата гигантской устрицы в зависимости от времени предварительного экспонирования коллекторов в морской воде (а - без экспонирования; б - е - экспонирование в течение недель: б - одной, в - двух, г - трёх, д - четырёх и е - пяти недель)

Большинство микроорганизмов, выделенных с коллекторных пластин, при росте на среде МПА оказались представлены актиномицетами (рис. 4), присутствовали также грамотрицательные палочки; на среде Сабуро доминировали дрожжеподобные организмы (рис. 5).

В морской воде бассейна в это же время доминировали актиномицеты.

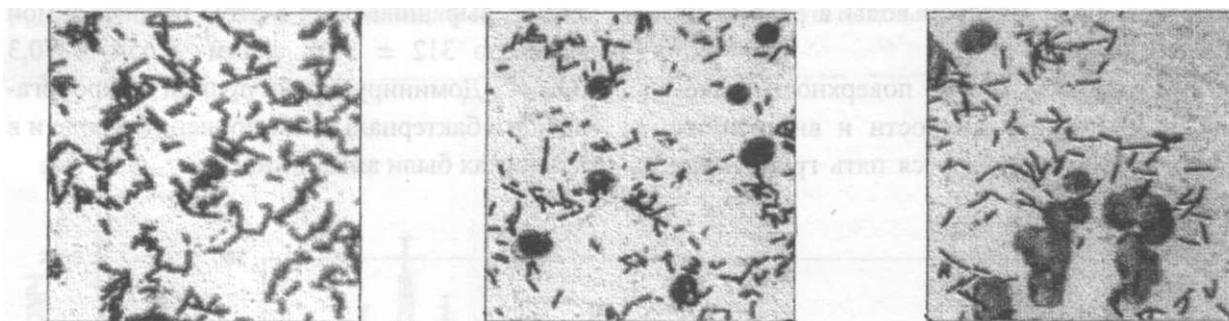


Рис. 4 Микроорганизмы коллекторных пластин (на среде МПА), представленные актиномицетами



Рис. 5 Дрожжеподобные организмы на коллекторных пластинах (на среде Сабуро)

Таким образом, наличие на коллекторных пластинах бактериальной микроплёнки в первые 3 - 4 недели благоприятствует оседанию на них личинок гигантской устри-

цы, но затем чрезмерное развитие этой плёнки начинает негативно влиять на этот процесс. Причины подобной зависимости ещё предстоит выяснить. Возможно, что определённую

роль здесь играют не только таксономический состав бактерий, но и выделяемые ими метаболиты (Zobell, 1972). Выше мы уже упоминали об отрицательном влиянии метаболитов некоторых бактерий на оседание личинок беспозвоночных животных на субстрат.

После выставления полученного спата устриц в море на носитель, мы попытались изучить формирование сообщества микроорганизмов у устриц в процессе их выращивания в естественных условиях, различающихся по характеру бактериальной обсеменённостиTM. Для этого был проведён двухлетний эксперимент по выращиванию гигантской устрицы в двух точках бухты Казачья (одна из них на входе в бухту, вторая - в её центральной части), в ходе которых ежемесячно выполнялся микробиологический анализ не только самих моллюсков, но и морской воды в районе их выращивания.

Оказалось, что на поверхности раковины, в мантийной жидкости и внутренних органах устриц встречаются пять групп мик-

роорганизмов, включающих как грамотрицательные, так и грамположительные бактерии. При этом обсеменённость внутренних органов и мантийной жидкости была неоднородной и фактически зависела от бактериального загрязнения окружающей среды. К тому же, в зависимости от температуры окружающей среды в бактериальной ассоциации наблюдалась смена доминирующих групп микроорганизмов.

На протяжении всего периода исследований наименьшее ОМЧ как в морской воде, так и в моллюсках отмечалось у входа в бухту Казачья, где существует хороший водообмен с открытым морем (рис. 6 - 10). Максимальное значение ОМЧ морской воды в этой точке не превышало 80 ± 6 КОЕ/мл (летний период). ОМЧ внутренних органов устриц, выращиваемых в этом районе, зимой достигало $312 \pm 34,1$, летом - $654 \pm 70,3$ КОЕ г. Доминирующей группой микроорганизмов в бактериальной ассоциации в воде и в моллюсках были актиномицеты.

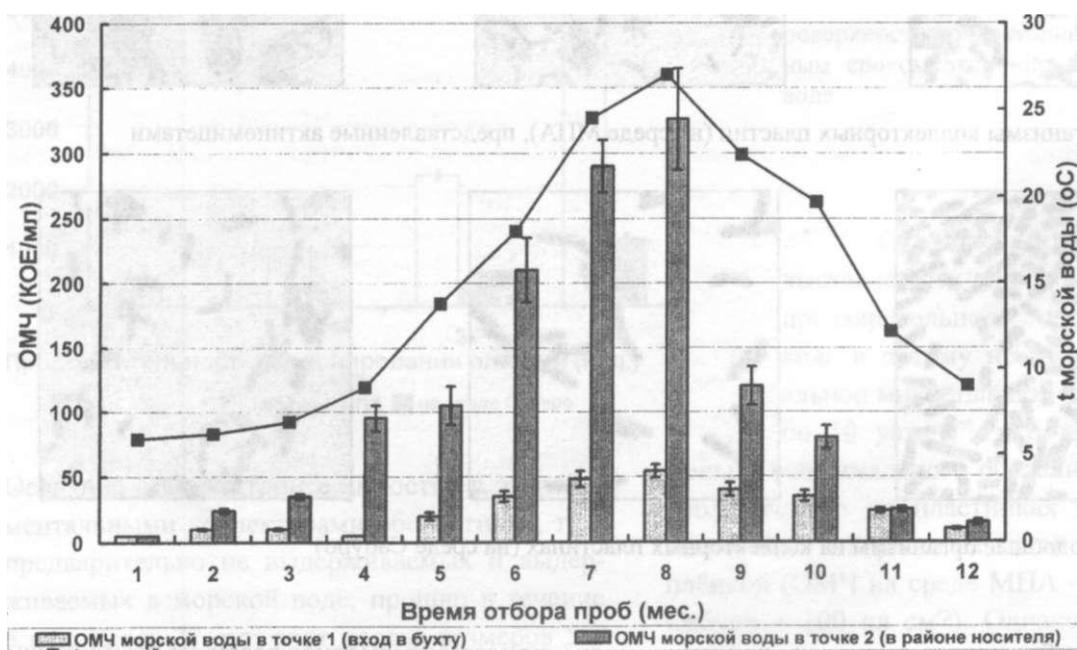


Рис. 6 Сезонная динамика численности микроорганизмов в воде бухты Казачья в 2007 г.

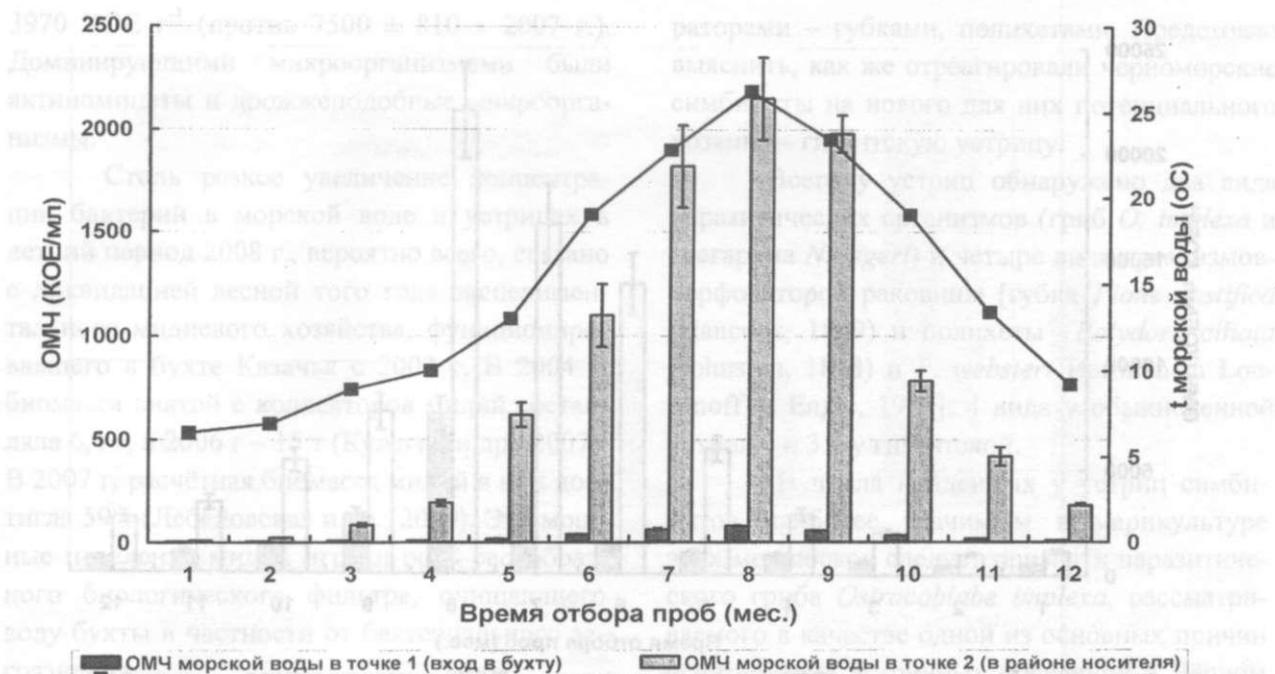


Рис. 7 Сезонная динамика численности микроорганизмов в воде бухты Казачья в 2008 г.

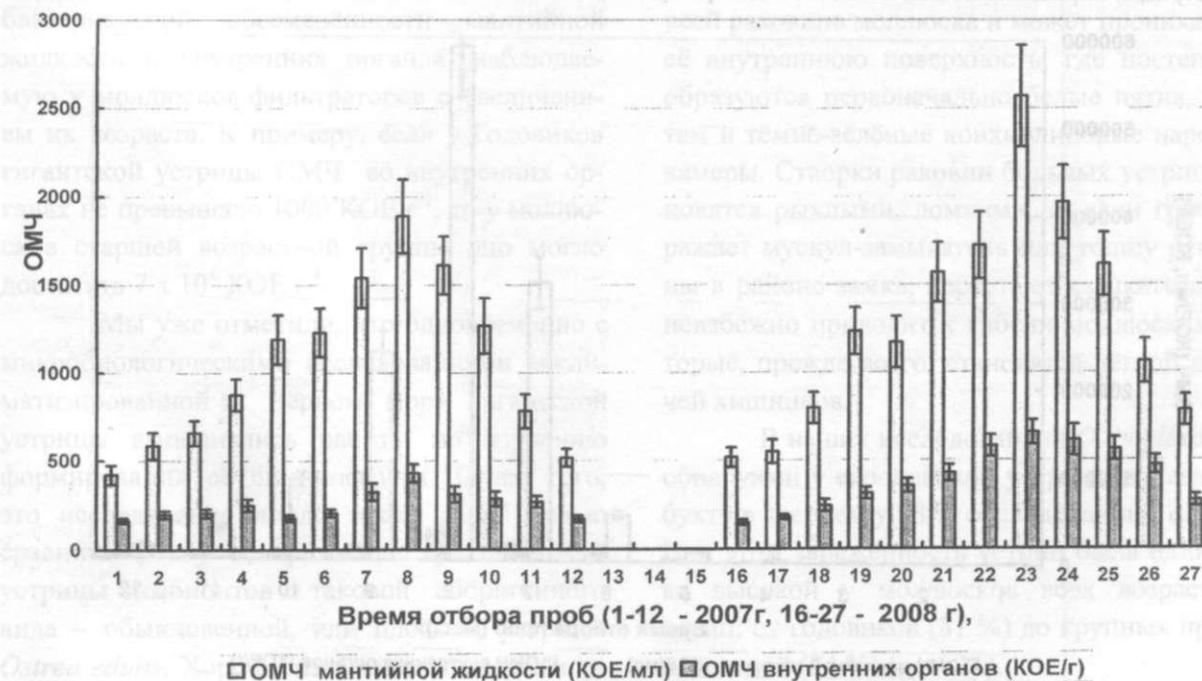


Рис. 8 Сезонная динамика численности микроорганизмов в мантийной жидкости и внутренних органах гигантской устрицы, выращиваемой на носителе у входа в бухту Казачья (2007 – 2008)

В центральной части бухты в месте установки устричного носителя в 2007 г. OMЧ в морской воде в летний период при температуре воды 27°C было на порядок, а в 2008 г. - на два порядка выше OMЧ, наблюдаемого у вхо-

да в бухту. Доминирующими группами микроорганизмов в бактериальной ассоциации были актиномицеты и дрожжеподобные организмы.

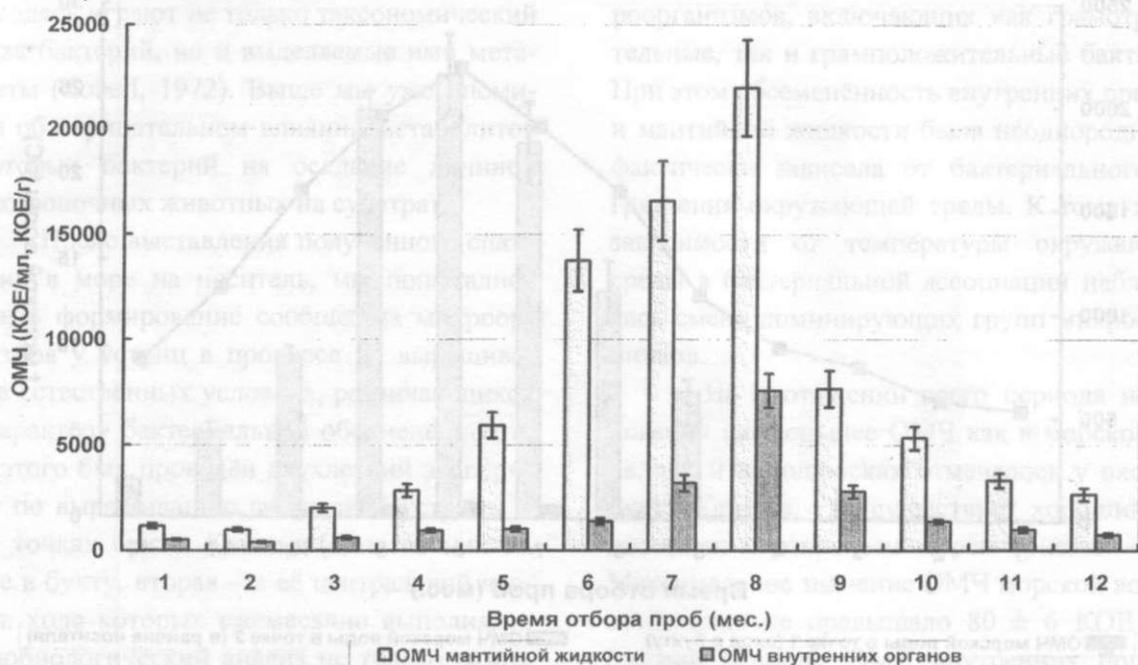


Рис. 9 Сезонная динамика численности микроорганизмов в мантийной жидкости и внутренних органах гигантской устрицы, выращиваемой на носителе в центре бухты Казачья в 2007 г.

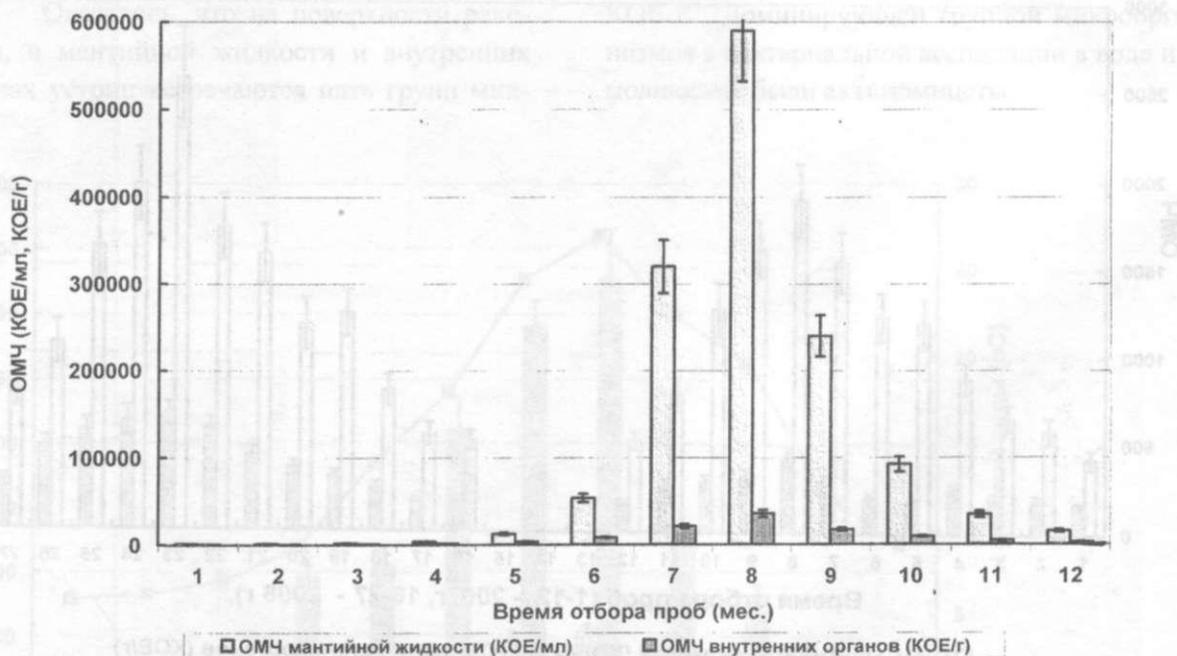


Рис. 10 Сезонная динамика численности микроорганизмов в мантийной жидкости и внутренних органах гигантской устрицы, выращиваемой на носителе в центре бухты Казачья в 2008 г.

Бактериальная обсеменённость устриц на носителях в зимний период в эти годы была значительно ниже ($952 \pm 89,2$ и $1393 \pm 145,4$ КОЕ г⁻¹) отмечаемой летом. Доминировали грамотрицательные палочки и актиномицеты.

Максимальная обсеменённость внутренних органов устриц здесь также отмечена в летние периоды. Причём в 2008 г. наблюдалось резкое (почти в 5 раз) увеличение обсеменённости устриц: ОМЧ достигало $36\ 000 \pm$

3970 КОЕ г⁻¹ (против 7500 ± 810 в 2007 г.). Доминирующими микроорганизмами были актиномицеты и дрожжеподобные микроорганизмы.

Столь резкое увеличение концентрации бактерий в морской воде и устрицах в летний период 2008 г., вероятно всего, связано с ликвидацией весной того года экспериментального мидиевого хозяйства, функционировавшего в бухте Казачья с 2002 г. В 2004 г. биомасса снятой с коллекторов мидий составляла 6,4 т, в 2006 г - 15 т (Кулагин и др., 2007). В 2007 г. расчётная биомасса мидий в нём достигла 59 т (Лебедевская и др., 2009). Эти мощные поселения мидий играли роль своеобразного биологического фильтра, очищающего воду бухты в частности от бактериального загрязнения.

Кроме того, наши исследования подтвердили известную закономерность роста бактериальной обсеменённойTM мантийной жидкости и внутренних органов, наблюдаемую у моллюсков-фильтраторов с увеличением их возраста. К примеру, если у годовиков гигантской устрицы ОМЧ во внутренних органах не превышало 1000 КОЕ г⁻¹, то у моллюсков старшей возрастной группы оно могло достигать 7 × 10⁴ КОЕ г⁻¹.

Мы уже отметили, что одновременно с микробиологическими исследованиями акклиматизированной в Чёрном море гигантской устрицы выполнялись работы по изучению формирования её симбиофауны. Более того, это исследование имело также своей целью сравнить фауну обнаруженных у гигантской устрицы симбионтов с таковой аборигенного вида - обыкновенной, или плоской, устрицы *Ostrea edulis*. Хорошо известно, что черноморская *O. edulis* подвержена ряду заболеваний: это и раковинная болезнь, вызываемая уже упомянутым выше паразитическим грибом *Ostracoblabe implexa*, и нематодозис, чей возбудитель - грегарина *Nematopsis legeri* De Beauchamp, 1910 - широко распространён у моллюсков в Средиземноморском бассейне, это и поражение раковины различными перфо-

раторами - губками, полихетами. Предстояло выяснить, как же отреагировали черноморские симбионты на нового для них потенциального хозяина - гигантскую устрицу.

Всего у устриц обнаружено два вида паразитических организмов (гриб *O. implexa* и грегарина *N. legeri*) и четыре вида организмов-перфораторов раковины [губка *Pione vastifica* (Hancock, 1849) и полихеты *Polydora ciliata* (Johnston, 1838) и *P. websteri* Hartman in Lousanoff et Engle, 1943]: 4 вида у обыкновенной устрицы и 3 - у гигантской.

Из числа найденных у устриц симбионтов наиболее значимым в мариккультуре этих моллюсков следует признать паразитического гриба *Ostracoblabe implexa*, рассматриваемого в качестве одной из основных причин исчезновения устричных поселений в Чёрном море. Этот высоко патогенный для устриц гриб по мере своего роста распространяется по всей раковине моллюска и может проникать на её внутреннюю поверхность, где постепенно образуются первоначально белые пятна, а затем и тёмно-зелёные конхиолиновые наросты, камеры. Створки раковин больных устриц становятся рыхлыми, ломкими, и, если гриб поражает мускул-замыкатель или толщу раковины в районе замка, перестают смыкаться, что неизбежно приводит к гибели моллюсков, которые, прежде всего, становятся лёгкой добычей хищников.

В наших исследованиях *O. implexa* был обнаружен у европейской устрицы в Казачьей бухте в среднем у 88 % обследованных особей. При этом заражённость устриц была одинаково высокой у моллюсков всех возрастных групп: от годовиков (81 %) до крупных производителей (94 %) (рис. 11).

Поскольку у гигантской устрицы мы не нашли *O. implexa*, то для проверки возможности заражения её данным паразитом мы содержали этих моллюсков в течение года в одних садках с особями европейской устрицы, поражёнными «раковинной болезнью».

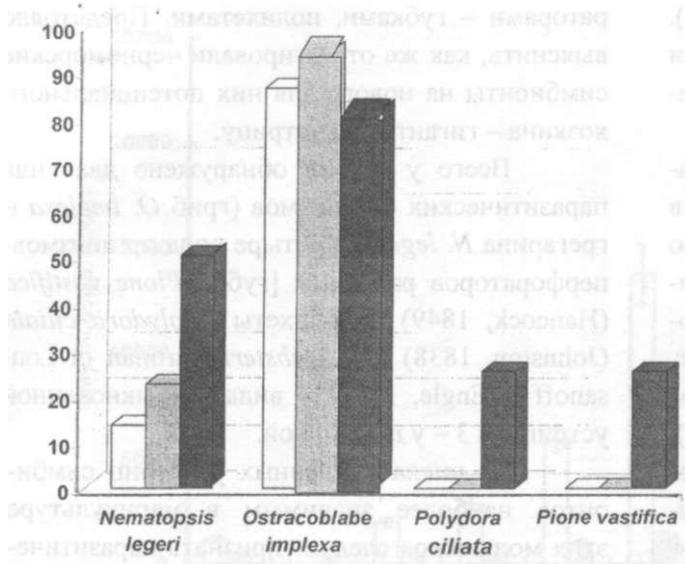


Рис. 11 Встречаемость (%) наиболее опасных представителей симбиофауны у обыкновенной устрицы *Ostrea edulis* в Чёрном море

- годовики
- двухлетки
- производители

Пробы для микробиологического и паразитологического анализа отбирали с поверхности раковины, из мантийной жидкости и внутренних органов (мантии, печени) у обоих видов моллюсков одновременно.

В противоположность заражённой грибом обыкновенной устрице, ни на поверхности раковины, ни в её толще, ни во внутренних органах гигантской устрицы после её содержания в садке с больной европейской устрицей *O. implexa* не был обнаружен. Следовательно, даже при совместном содержании с черноморскими устрицами, поражёнными раковинной болезнью, гигантская устрица не подвержена заражению этим грибом, во всяком случае, в настоящее время.

И ещё одна интересная деталь. Сравнение бактериальной обсеменённости обоих видов устриц после их совместного содержания в садке показало, что ОМЧ поверхности раковины гигантской устрицы на порядок ниже такового европейской устрицы (соответственно 4.6×10^3 и 2.2×10^4 КОЕ см⁻²). На поверхности раковины *O. edulis* при росте на среде МПА доминировали актиномицеты (94%), на среде Сабуро отмечался сливной рост колоний мицелиальных грибов и дрожжей. На поверхности раковины *S. gigas* на среде МПА доминировали грамотрицательные палочки, на

среде Сабуро рост микроорганизмов отсутствовал.

Ещё одной из причин вымирания обыкновенной устрицы в Чёрном море рассматривают заселение её раковин перфорирующей губкой *Pione vastifica* (историю описания этого вида, 150 лет фигурировавшего в научной и научно-популярной литературе под названием *S. Pona vastifica*, см. в обзорной монографии: Гаевская, 2009). При заселении моллюсков этой губкой у тех наблюдается повреждение лигамента, сопровождаемое сквозным сверлением раковины и её активным разрушением. У сильно поражённых моллюсков отмечается значительное снижение массы тела (Кракатица, Каминская, 1979). Пионе впервые отмечена у гигантской устрицы возрастом 7-8 лет, привезённой с Дальнего Востока и акклиматизированной в Чёрном море, ещё в 1986 г. (Ковальчук, 1989). Хорошо известно, что у губок-сверлильщиков фактически отсутствует избирательность в выборе хозяина для своего поселения, а основополагающим фактором в таких случаях выступает топическая близость моллюсков и губок. Как же *P. vastifica* осваивает гигантскую устрицу в настоящее время?

Мы проследили процесс освоения губкой гигантской устрицы из марихозьяства в бухте Казачья. В 2001 г. пионе у гигантской устрицы не встречалась (Лебедовская, Бело-

Фастова, 2008). Однако через 7 лет, в 2008 г., поселенец уже был выявлен у моллюсков, но только у тех, чей возраст превышал 4 года (высота раковины 60 - 125 мм). При этом доля поражённых особей среди моллюсков этого возраста составляла 64 %, а поражение раковины охватывало от 30 до 100 % её площади. В 2009 г. *P. vastifica* обнаружена здесь не только у 4-летних устриц, но и у 3-летних моллюсков: доля поражённых особей среди них составляла 10 %, а средняя площадь поражения раковин - 30 %. Заселённость губкой моллюсков 4-летнего возраста (3-летки в 2008-м году), обследованных в это же время, осталась практически на уровне предыдущего года - соответственно 58 и 73.3 %. У годовиков и двухлеток (96 экз.) пионе пока не обна-

ружена (Гаевская, Лебедовская, 2010) (рис. 12).

У трёхлетних устриц перфорация раковин сосредоточена в основном в районе верхушки, а у устриц старшей возрастной группы она захватывает не только верхушку, но и большую часть всей раковины. Это совпадает с имеющейся информацией об особенностях заселения пионной раковин черноморских мидий, которое всегда начинается с наиболее утолщённой верхушечной части, уже несколько изношенной в естественных условиях и имеющей ряд потерто-

Рис. 12 Экстенсивность и интенсивность заселения гигантской устрицы сверлящей губкой *P. vastifica*



И хотя мнения исследователей относительно характера взаимоотношений между *P. vastifica* и заселяемыми ею моллюсками расходятся, однако в целом следует признать наличие отрицательного влияния этой губки на хозяина.

Прежде всего, губка механически разрушает раковину устрицы, поэтому моллюск вынужден наращивать дополнительные слои раковины, что приводит к её утолщению при одновременном уменьшении массы мягких тканей. Наконец, на примере черноморских мидий показано, что у поражённых губкой моллюсков уменьшается содержание гликогена, снижаются темпы роста (Гаевская и др., 1990).

При микробиологическом исследовании мантийной жидкости и внутренних органов устриц выяснилось, что обсеменённость

мантийной жидкости заселённых губкой устриц (ОМЧ в среднем 5×10^5 КОЕ мл⁻¹) на 2 порядка, а внутренних органов (8×10^4 КОЕ мл⁻¹) на порядок выше, чем у особей того же возраста, но не заселённых губкой (соответственно 4×10^3 и 1×10^3) (Гаевская, Лебедовская, 2010).

Доминирующей группой в бактериальной ассоциации здоровых устриц, как в мантийной жидкости, так и во внутренних органах, были актиномицеты, составлявшие от 72 до 100 % от всех бактерий (Гаевская, Лебедовская, 2010). При этом в бактериальных

ассоциациях присутствовали микроорганизмы, относящиеся к 4 систематическим группам. У пораженных *P. vastifica* устриц высевались лишь дрожжи (76 %) и мицелиальные грибы (24 %) (Гаевская, Лебедевская, 2010; рис. 46).

В целом высокие показатели заселённости губкой *Pione vastifica* культивируемой в Чёрном море гигантской устрицы свидетельствуют о том, что она, равно как и другие виды черноморских моллюсков с крупной раковиной (например, мидия, рапана), активно используются данным сверлильщиком в качестве субстрата. Выявленная нами более высокая обсеменённость микроорганизмами внутренних органов и мантийной жидкости заселённых губками устриц, в сравнении с незаселёнными особями, говорит о наличии положительной корреляции между встречаемостью у этих моллюсков губки и численностью обнаруживаемых в них микроорганизмов, что также вполне объяснимо. И устрица, и губка относятся к группе фильтраторов, пропускающих через свой организм в процессе питания огромные объёмы воды. Результатом столь активной фильтрационной деятельности является концентрация в их организмах самых разных бактерий (среди которых могут оказаться и патогенные виды), иногда в значительных количествах. Иными словами, более высокая обсеменённость микроорганизмами заселённых губками устриц в определённой степени отражает обсеменённость и её поселенца.

Ещё одним перфоратором раковин моллюсков, в том числе гигантской устрицы, являются полихеты рода *Polydora*. Негативное влияние полидору на устриц, выращиваемых в марихозяйствах, отмечают многие авторы (подробную информацию по этому вопросу см. в монографии: Гаевская, 2008). При этом подчёркивается их серьёзное экономическое значение во многих хозяйствах мира. До последнего времени у моллюсков Чёрного моря отмечали один вид *Polydora* - *P. ciliata*. Однако недавно показано, что в этом водоёме у них встречается ещё один вид данного рода - *P. websteri*. Именно этот вид и зарегистрирован у

гигантской устрицы в обоих хозяйствах (Лисицкая и др., 2010).

В марихозяйстве, расположенном в бухте Казачья, полидоры были найдены у устриц, начиная с двухлетнего возраста; у сеголеток и годовиков они не обнаружены.

На внутренней поверхности поражённых полихетами раковин обнаруживаются заполненные илом крупные блистеры, занимающие от одной четверти до одной трети её площади. В блистерах одновременно может находиться от 1 до 3 червей. Кроме блистеров, в толще раковины наблюдаются U-образные ходы, просверленные полидорами и заполненные детритом (рис. 13).

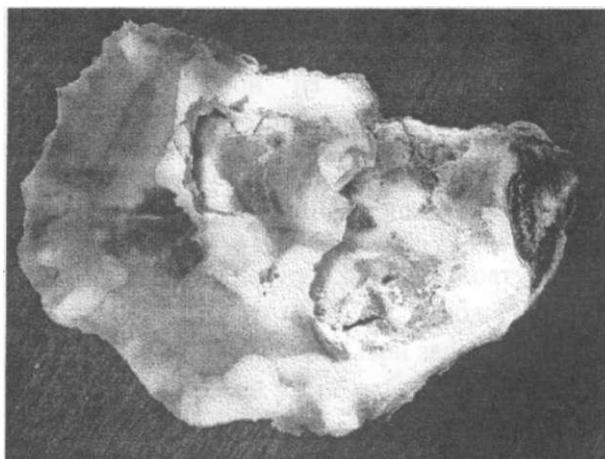


Рис. 13 Вскрытые блистеры на внутренней поверхности раковины гигантской устрицы (ориг.)

Экстенсивность (доля заселённых моллюсков от общего числа обследованных особей, ЭП) и интенсивность поражения (среднее количество полихет, обнаруженных в одном заселённом моллюске, ИП), а также индекс обилия (среднее количество полидору, регистрируемых в обследованной выборке моллюсков, ИО) увеличиваются с возрастом моллюсков (табл. 6).

В 2001 г. доля поражённых полидорой устриц в марихозяйстве в бухте Казачья достигала 22,7 %, причём полидоры (тогда вид определили как *Polydora ciliata*) были обнаружены

только у устриц старших возрастных групп (Лебедовская, Белофастова, 2008).

Табл. 6 Встречаемость полихеты *Polydora websteri* у гигантской устрицы в марихозийстве бухты Казачья

Возраст устриц	Средняя экстенсивность поражения, %	Средняя интенсивность поражения, экз./молл.	Индекс обилия, экз./молл.
2-хлетки	12,9	1,5	0,19
3-летки	25,0	1,88	0,47
Старше 4 лет	29,31	2,24	0,66

Как мы видим, в настоящее время встречаемость полихет у устриц здесь возросла, при одновременном освоении этими червями моллюсков моложе 4-летнего возраста (у годовиков полидора пока не найдена).

Иные результаты получены при изучении встречаемости полидоры у гигантской устрицы в марихозийстве в районе Качивели: здесь эти черви обнаружены уже и у годовиков, причём показатели поражённое™ устриц этой возрастной группы были практически на том же уровне, что двухлеток в бухте Казачья. Средняя ЭП этих моллюсков составляла 11,34 %, средняя ИП - 1,2 экз. полидор/устр., ИО - 0,13 экз. полидор/устр. У двухлеток этого хозяйства эти показатели были значительно выше: соответственно 27,45 %, 1,7 экз. и 0,47 экз. полидор/устр., и фактически соответствовали таковым, регистрируемым у 3-леток в бухте Казачья. Максимальное количество полидор, обнаруженных в одном блистере, составляло 4 экз. У некоторых моллюсков блистер на внутренней поверхности раковины занимал до половины площади всей створки моллюска (у устриц в бухте Казачья не более одной трети). Естественно, столь значительное повреждение раковины резко ухудшает товарные качества выращиваемых устриц, что при высокой доле поражённых моллюсков может негативно повлиять на рентабельность марихозийства.

Более того, учитывая результаты, полученные при изучении заселённости полидорой

гигантской устрицы в марихозийстве Качивели, вполне можно предположить, что и в бухте Казачья будет наблюдаться постепенный рост встречаемости этих полихет у данного хозяина, способных заселять моллюсков уже в годовалом возрасте. Кстати, многие исследователи относят *P. websteri* к числу наиболее патогенных для устриц полидор (см. обзор: Гаевская, 2008).

Итак, попробуем подвести итоги впервые выполненного на Чёрном море комплексного микробиологического и паразитологического обследования гигантской устрицы, выращиваемой в двух хозяйствах у побережья Крыма. Кратко их можно представить следующим образом:

- бактериальное загрязнение морской воды влияет на рост личинок гигантской устрицы, выращиваемых в контролируемых условиях: при высоком загрязнении (1000 КОЕ мл⁻¹) наблюдается снижение темпов роста личинок;
- бактериальное загрязнение морской воды действует на растущих личинок устриц как фактор стресса, что подтверждает значительное увеличение их каталазной активности;
- степень развития бактериальной микроплёнки на субстрате влияет на интенсивность оседания личинок устрицы: в первые 2 - 3 недели бактериальная плёнка в определённой степени стимулирует оседание спата, но в дальнейшем по мере её развития оказывает угнетающее воздействие;
- уровень бактериальной обсемененности™ мантийной жидкости и внутренних органов моллюсков растёт с их возрастом, и в значительной мере зависит от степени бактериального загрязнения окружающей среды и температуры воды;
- в зависимости от температуры окружающей среды в бактериальной ассоциации гигантской устрицы наблюдается смена доминирующих групп микроорганизмов;
- опасный для устриц паразитический гриб *Ostracoblabe implexa* у гигантской устри-

цы пока не найден, попытки заразить им этого моллюска оказались безуспешными;

- за последние годы опасная для моллюсков полихета-сверлильщик *Polydora websteri*, ранее регистрируемая у устриц только старше 4 лет, появилась у моллюсков уже годовалого возраста; высокая степень заселённости ею раковин устриц и наличие крупных блистеров резко ухудшают товарные качества выращиваемых моллюсков и при высокой доле поражённых особей могут негативно повлиять на рентабельность марихозяйства;
- губка-сверлильщик *Pione vastifica*, отмечаемая в 2008 г. только у устриц старше четырёх лет, в 2009 г. обнаружена уже у моллюсков трёхлетнего возраста; степень поражённости раковины у крупных особей может достигать 100%;

Адлер Ю. П., Маркова Е. В., Грановский Ю. В. Планирование эксперимента при поиске оптимальных условий. - М.: Наука, 1976. - 279 с.

Гаевская А. В. Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus*, *Mytilidae*). VI. Полихеты (Polychaeta). Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008. - 137 с.

Гаевская А. В. Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus*, *Mytilidae*). VIII. Губки (Porifera). - Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. - 101 с.

Гаевская А. В. Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus*, *Mytilidae*). X. Бактерии (Bacteria). - Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2010. - 202 с.

Гаевская А. В., Губанов В. В. и др. Паразиты, комменсалы и болезни черноморской мидии. - Киев: Наук, думка, 1990. - 132 с.

Золотницкий А. П. Биологические основы культивирования промысловых двустворчатых моллюсков (*Bivalvia Mytiliformes*) в Чёрном море: автореф. ДИСС...ДОКТ. биол. наук. - Киев, 2004. - 35 с.

Ковальчук Н. А. Фауна перфораторов раковин тихоокеанской устрицы, культивируемой в Чёрном море // Научно-технические проблемы марикультуры в стране - Тез. докл. Всесоюз. конф. (Владивосток, 23 - 28 окт. 1989 г.). - Владивосток, 1989. - С. 181-182.

Крактица Т. Ф., Каминская Л. Д. Сверлящая деятельность губок - вредителей устричных банок Черного моря // Биология моря. 1979. - Вып. 6. - С. 15-19.

- между встречаемостью *Pione vastifica* у гигантской устрицы и высокой обсемененностью её внутренних органов и мантийной жидкости микроорганизмами наблюдается положительная корреляция, что связано с биологическими особенностями этих животных, относящихся к группе активных фильтраторов.

Таким образом, наши исследования убедительно свидетельствуют о необходимости тщательного контроля микробиологического состояния воды, используемой для получения спата гигантской устрицы, а также об обязательном включении мониторинга микробиологического и паразитологического состояния как самих устриц, так и района установки устричного хозяйства в биотехнологический процесс культивирования этих моллюсков.

Кулагин В.В., Чернига А. Ю., Ерохин В. Е. Культивирование мидий в бухте Казачья // Экологические проблемы Черного моря: Сборник научных статей по материалам Международной научно-практической конференции (31 мая - 1 июня 2007 г, г. Одесса). - Одесса, 2007. - С. 192 - 197.

Ладыгина Л. В. Микроводоросли как кормовые объекты личинок мидий и устриц: автореф. дисс. . . . канд. биол. наук. - Севастополь, 2007. - 24 с.

Лебедевская М. В. Особенности роста спата тихоокеанской устрицы (*Crassostrea gigas*) в контролируемых условиях // Рыбное хозяйство Украины. - 2005. - Спец. выпуск по материалам научно-практической конференции: Морские технологии: проблемы и решения (Керчь, 2005 г.). - С. 100 - 102.

Лебедевская М. В., Белофастова И. П. Паразиты и заболевания устриц *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) и *Ostrea edulis* (Linne, 1758) в Чёрном море // Сб. научн. статей по материалам IV Съезда Паразитологического общества при РАН (Санкт-Петербург, 20 - 25 октября 2008 г.). - С.-Петербург, 2008. - С. 122- 126.

Лебедевская М. В., Шахматова О. А. Активность каталазы и рост личинок гигантской устрицы при их культивировании в различной по бактериальной загрязненности среде // Заповедники Крыма 2009: Сборн. научн. статей по материалам 6 Международной научно-практич. конф. «Заповедники Крыма- 2009» (22 - 23 октября 2009 г, г. Симферополь). - Симферополь, 2009. - С. 303 - 306.

- Лебедевская М. В., Штейнберг Т. С., Остапчук Т. В. Мидийно-устричное хозяйство и микробиологическая обстановка в бухте Казачья // Рыбное хозяйство Украины. - 2009. - 4 (63). - С. 25 - 26.
- Лисицкая Е. В. Меропланктон прибрежных вод Крыма (черноморский сектор): автореф. дисс. ... канд. биол. наук. - Севастополь, 2005. - 23 с.
- Лисицкая Е. В., Болтачева Н. А., Лебедевская М. В. Новый для фауны Украины вид - *Polydora websteri* Hartman, 1943 (Polychaeta: Spionidae) из прибрежных вод Крыма (Чёрное море) // Морск. экол. журн. - 2010. - 9, 2. - С. 74 - 80.
- Переладов М. В. Современное состояние популяции черноморской устрицы // Прибрежные гидробиологические исследования: Тр. ВНИРО. - 2005. - 144.-С. 254-274.
- Пиркова А. В. Пораженность черноморских устриц раковинной болезнью. Профилактика и селекция на устойчивость к заболеванию // Рыб. хоз-во Украины - 2002. - № 3, 4. - С. 45 - 47.
- Пиркова А. В., Ладыгина Л. В. Определение оптимальных условий роста и выживаемости личинок устрицы *Crassostrea gigas* на разных стадиях развития // Рыбное хозяйство Украины. - 2004. - Спец. выпуск по материалам научно-практич. Конф.: Морские технологии: проблемы и решения (Керчь, 2004 г.).-С. 173 - 177.
- Пиркова А. В., Попов М. А. Динамика линейного и весового роста устриц *Crassostrea gigas*, культивируемых в бухте Карантинная // Рыбное хозяйство Украины. - 2005. - Спец. вып. по материалам научно-практич. конф.: Морские технологии: проблемы и решения (Керчь, 2004 г.). - С. 115 - 116.
- Colwell R., Liston J. Microbiology of shellfish. Bacteriological study of the natural flora of Pacific oysters (*Crassostrea gigas*). // Appl. Microbiol. - 1960. - 8. - P. 104-109.
- Faveris R., Lubet P. Continuous primary production for the feeding of apogee bivalves / Mechanisms and control of marine biological production. Artificial closed systems. Littoral ecosystems: National Conference 'Ecotron' (Paris (France). - Publ. by CNEXO, Paris, 1979. - P. 155 - 180.
- Gu J.-D., Maki J. S., Mitchell R. Microbial biofilms and their role in the induction and inhibition of invertebrate settlement // Zebra mussels and other aquatic nuisance species // Frank D'Itri (ed.). - Chelsea, Michigan: An. Arbor Press, 1997. - P. 343 - 357.
- Lacoste A., Jalabert F., Malham S., Cuffe A., Gelebart F., Cordevant C, Lange M., Poulet S. A. A *Vibrio splendidus* strain is associated with summer mortality of juvenile oysters *Crassostrea gigas* in the Bay of Morlaix (North Brittany, France) // Dis. Aquat. Org. - 2001. - 46, 2.-P. 139- 145.
- Le Roux F., Gay M., Lambert C, Wachter M., Poubalanne S. et al. Comparative analysis of *Vibrio splendidus-rehted* strains isolated during *Crassostrea gigas* mortality events // Aquat. Living Resources. - 2002. -15, 4.-P. 251 -258.
- Pawiro S. 2. Bivalves: Global production and trade trends / Safe management of shellfish and harvest waters. - Eds. G. Rees, K. Pond, D. Kay et al. - World Health Organization (WHO). - IWA Publ., Lnd, UK, 2010.- P. 11 - 19.
- Young L. Y., Mitchell R. The role of microorganisms in marine fouling // Int. Biodeteriot. Bull. - 1973. - 9. - P. 105- 109.
- Zobell C. E. Bacteria, fungi and blue-green algae // Kinne O. (ed.). Marine Ecology. Vol. 1. Environmental factors. Part 3 // Wiley Interscience, N. Y., 1972.-P. 1251 - 1270.

6.2. Эпизоотологический мониторинг пилотной мидийной фермы как основа рационального ведения марихозяйства

Среди эндосимбионтов, зарегистрированных у мидии *Mytilus galloprovincialis* в Чёрном море, инфузория *Peniculistoma mytili* (De Morgan, 1925), грегарина *Nematopsis legeri* De Bechamp, 1910, сверлящая губка *Pione vastifica* (Hancock, 1849), турбеллярия *Urastoma cyprinae* (Graff, 1903) и трематода *Proctoeces maculatus* Odhner, 1911 могут вызывать у неё заболевания, а губка *P. vastifica*, полихета *Polydora ciliata* (Johnston 1838) и трематода *Parvatrema duboisi* Bartoli, 1974 ухудшают потребительские свойства мидий. Медицинское значение

имеют метацеркарии трематод *P. duboisi* и *Echinostoma sudanense* Odhner, 1911 (Гаевская, и др., 1990; Мачкевский, 1989). На основании биологических и экологических особенностей каждого из эндосимбионтов можно предположить, что в различных районах фермеры столкнутся с различными эпизоотическими ситуациями. В целях реализации концепции эпизоотологического мониторинга как элемента биотехнологии культивирования морских гидробионтов (Мачкевский, Гаевская, 2011), контроля и управления эпизоотической ситуа-

цией в акваториях, где располагаются марихозяйства, мы предприняли регулярные исследования на пилотной мидиевой ферме и в естественном биоценозе, в пределах которого находится эта ферма.

Пилотная мидиевая ферма (ЧП «Море-продукт») расположена внутри Севастопольской бухты у левой части мола, отделяющего её от внешнего рейда. Глубины под техническими конструкциями фермы - 8 - Юм. Водобмен в районе постановки конструкций фермы слабый, дно сильно заилено. Основным элементом конструкции является ярус: горизонтальный трос, поддерживаемый поплавками в приповерхностном горизонте, от которого вертикально вниз уходят 4-метровые коллектора из собранной в жгуты старой рыбацкой деди. На прибрежных камнях мола в 100 - 120 м от конструкций фермы расположены поселения «дикой» мидии.

Пробы мидий собирали ежемесячно с ноября 2008 по ноябрь 2009 гг. по 30 - 35 экз. на ферме и на камнях мола в приповерхностном горизонте с глубины 0,2 - 0,5 м, на коллекторах пробы отбирались с глубины 4 м. Размеры моллюсков 35 - 45 мм. Всего обследовано 30 проб. Дополнительно для изучения биологии эндосимбионтов из других бухт Севастополя исследовано 8 проб мидий. Учитывались такие эпизоотологические параметры как экстенсивность инвазии (ЭИ, %), интенсивность инвазии (ИИ, экз./особь) и индекс обилия (ИО, экз./особь).

Всего у мидий обнаружено 12 видов эндосимбионтов.

Peniculistoma mytili. Относится к группе инфузорий, живущих в мантийной полости мидий рода *Mytilus*. Мы находили её на мантии, ноге, поверхности жабр, в мантийной жидкости мидии. В пищеварительных вакуолях *пеникулистом* обнаруживаются бактерии, жгутиковые, микроводоросли, эпителиальные клетки мидии диаметром до 8 мкм (Гаевская и др, 1990; Гаевская, 2006). Не исключено, что в случае высокой численности *пеникулистома* может выступать не только как пищевой кон-

курент своего хозяина, который также питается бактериопланктоном, находящимся в мантийной жидкости хозяина, но и как вредитель мидий. «Отшелушивание» инфузориями с органов в мантийной полости (Гаевская, 2006) в большом количестве наружного эпителия, возможно, может лишать организм мидий защитного барьера от иных неблагоприятных внешних воздействий. В лабораторных условиях мы наблюдали ситуацию, когда мидии, ослабленные условиями содержания, оказались на 100% заражены пеникулистомой. Интенсивность инвазии инфузориями составляла 1500 - 2000 экз./особь, мидии при этом утрачивали способность смыкать раковину и погибали.

Численность *P. mytili* в мидиях в течение года подвержена сезонным колебаниям (рис. 1) и достигает наибольших величин при понижении температуры воды. Этим подтверждает мнение многих авторов о том, что вид относится к холоднолюбивым формам (Гаевская и др, 1990). Коллекторные мидии оказались сильнее заселены *P. mytili* (рис. 1). Вероятно, это связано с тем, что коллекторные мидии, находящиеся на удалении от берега в толще воды, в большей степени подвержены действию ветровых течений и лучше обеспечены кормами, от которых прямо (Гаевская и др, 1990) зависит изменение численности *P. mytili*.

Грибная инфекция. В одной из проб у мидий на внутренней перламутровой стороне раковины обнаружено аномальное образование. У одних моллюсков оно представляло собой сплошное тёмно-коричневое пятно, покрывающее половину или почти всю створку (рис. 2А), у других - в виде нескольких пятен разного размера; иногда это образование имело вид сетчатого, похожего на орнамент рисунка (рис. 2Б). Пятна покрывали от 5 до 85 % площади одной створки и чаще встречались симметрично на обеих створках (70 % от числа зараженных). Под пятнами поверхность раковины была неповрежденной. Микроскопическое исследование соскобов показало, что они состоят из коричневатых полупрозрачных пластинок неправильной формы.

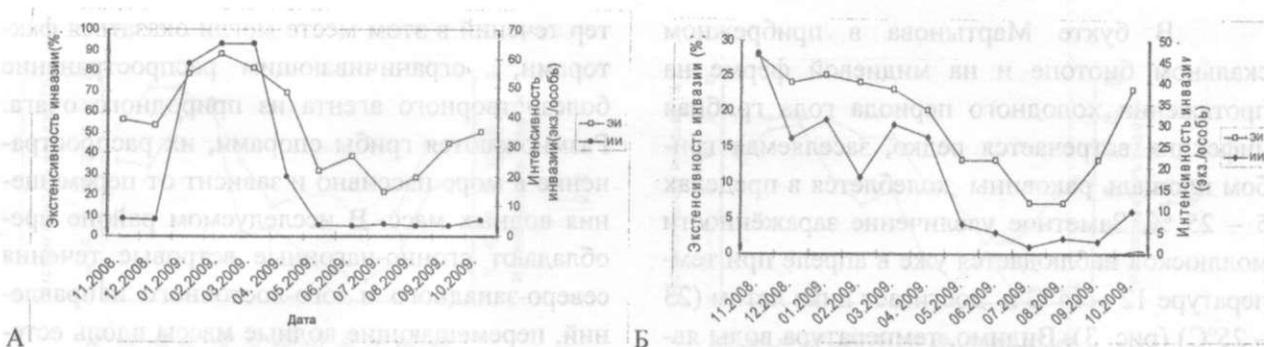


Рис. 1 Сезонная динамика зараженности мидий инфузорией *P. mytili* (экстенсивность инвазии, ЭИ – %; интенсивность инвазии, ИИ – экз./особь): А – коллекторные мидии, Б – мидии скального поселения

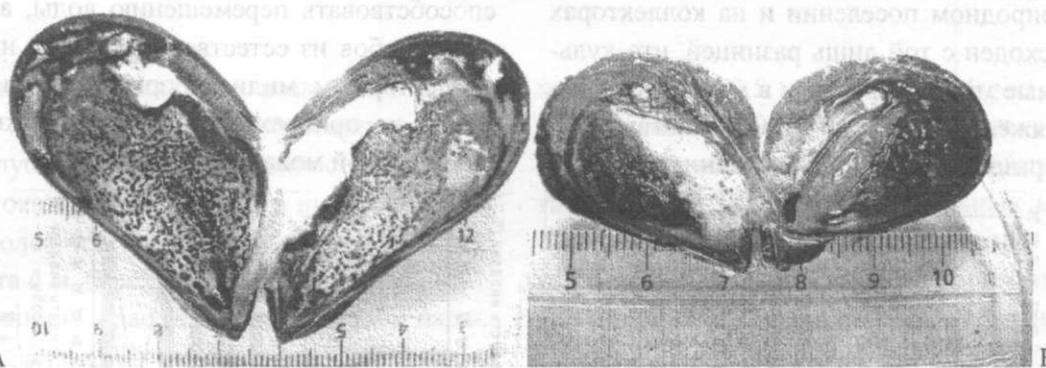


Рис. 2 Раковины мидий, поражённых грибной инфекцией: А – в виде сплошного пятна (на створке справа оно выступает над тканями моллюска); Б – в виде сетчатого рисунка (мантия мидии удалена) (ориг.).

Поместив поражённую раковину мидии в чашку Петри на стерильную целлюлозу, залитую стерильной морской водой, через 3 мес. мы обнаружили мицелий гриба с плодовыми телами конической и цилиндрической формы, отнесённый Н.И. Копытиной к роду *Cladosporium*.

Помимо ухудшения внешнего вида грибная инфекция, видимо, патогенна для мидий. На коллекторах в мидийных другах из 42 раковин погибших мидий 29 имели явные признаки грибкового поражения (69 %). На основании клинических признаков, мы назвали это поражение мидий «чёрной болезнью раковины» (ЧБР).

Учитывая значимость грибной инфекции для природных и культивируемых поселений мидий, мы предприняли специальное исследование её встречаемости у мидий в районе Севастополя: в бухтах Южная, Нефтегавань, Мартынова, Стрелецкая и Балаклавская. ЧБР была зарегистрирована во всех точках, кроме Балаклавской бухты. Наиболее часто заболевание встречалась у мидий в бухтах Южная, Мартынова и Стрелецкая, наименее оказались заражены мидии из Нефтегавани (табл. 1) (уместно сказать, что здесь, кроме ЧБР, других эндосимбионтов у мидий не найдено).

Табл. 1 Встречаемость ЧБР у мидий естественных поселений в различных бухтах региона Севастополя

Места взятия проб	Нефтегавань	Бухта Южная	Бухта Мартынова	Бухта Стрелецкая	Бухта Балаклавская
Показатели зараженности					
ЭИ (%)	4	38	40	38	0
ИИ(%)*	10	15	30	72	0

*- интенсивность инвазии оценивали в % площади поражения раковины.

В бухте Мартынова в прибрежном скальном биотопе и на мидиевой ферме на протяжении холодного периода года грибная инфекция встречается редко, заселяемая грибом площадь раковины колеблется в пределах 5-25 %. Заметное увеличение заражённости моллюсков наблюдается уже в апреле при температуре 12-14°C и достигает пика летом (23 - 25°C) (рис. 3). Видимо, температура воды является одним из факторов, регулирующих развитие ЧБР у мидий. Сезонный ход ЧБР у мидий в природном поселении и на коллекторах (рис. 3) сходен с той лишь разницей, что культивируемые мидии заражены в меньшей степени. Протяжённость водного пространства в 100 - 120 м, разделяющего оба поселения, и харак-

тер течений в этом месте могли оказаться факторами, ограничивающим распространение болезнетворного агента из природного очага. Размножаются грибы спорами, их распространение в море пассивно и зависит от перемещения водных масс. В исследуемом районе преобладают сгонно-нагонные ветровые течения северо-западного и юго-восточного направлений, перемещающие водные массы вдоль естественных поселений мидии, расположенных у мола. От западных ветров, которые могли бы способствовать перемещению воды, а с ней и спор грибов из естественного очага инвазии к коллекторным мидиям, природные поселения мидий на прибрежных камнях надежно защищены стеной мола высотой 7 - 8 м.

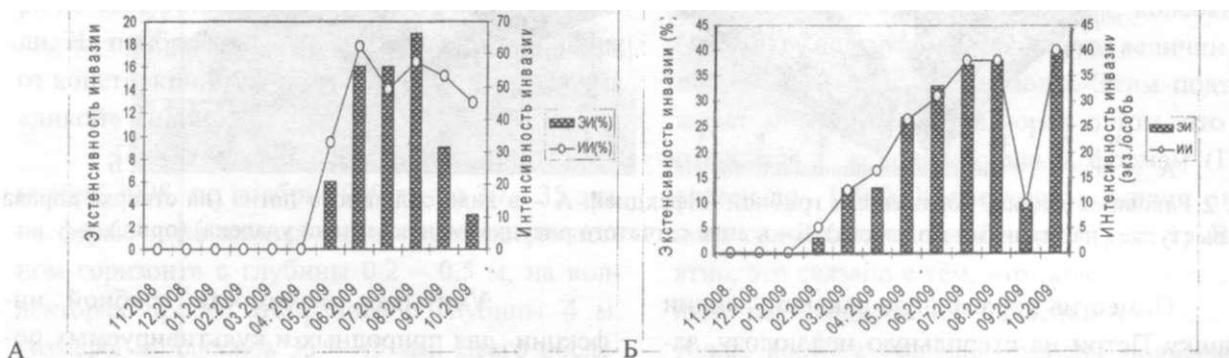


Рис. 3 Сезонная динамика встречаемости ЧБР в поселениях мидий: А - коллекторных и Б - из скального поселения

Nematopsis legeri. Один из характерных паразитов черноморской мидии. Кроме мидии, в его жизненном цикле в качестве промежуточного хозяина участвуют 2 вида гастропод и 5 - двусторчатых моллюсков; облигатный окончательный хозяин - каменный краб *Eriphia verrucosa* (Белофастова, 1997). Заболевание, вызываемое *N. legeri*, именуется *нематопсиозом* (Гаевская и др., 1990; Найдёнова и др., 1988). Изучение заражения мидий этой грегариной на ферме и в естественном поселении на молу бухты выявило её неравномерное распределение в обоих поселениях. В одной и той же размерной группе мидий интенсивность заражения колеблется в самых широких пределах - от 5 до 2017 экз. И всё же встречаемость нематопсиса в мидиях носит сезонный характер (рис. 4). Зимой наблюдалась наибольшая

заражённость мидий из обоих поселений. Весной по мере роста температуры наблюдалась тенденция уменьшения встречаемости грегарин до минимального значения к середине лета. С середины лета заражённость мидий вновь начинала расти, осенью достигала среднего, между зимой и летом, уровня. Объяснить сокращение числа сильно заражённых мидий можно тем, что фагоциты хозяина захватывают ооцисты паразита и перемещаются к поверхности органа, выталкивая их на поверхность эпителия, откуда со слизью они выводятся наружу (Гаевская и др., 1990). Так обеспечивается возможность заражения новых особей окончательного хозяина, каменного краба *E. verrucosa*. Однако не нужно исключать и то, что сильно зараженные мидии могут быть элиминированы хищниками.

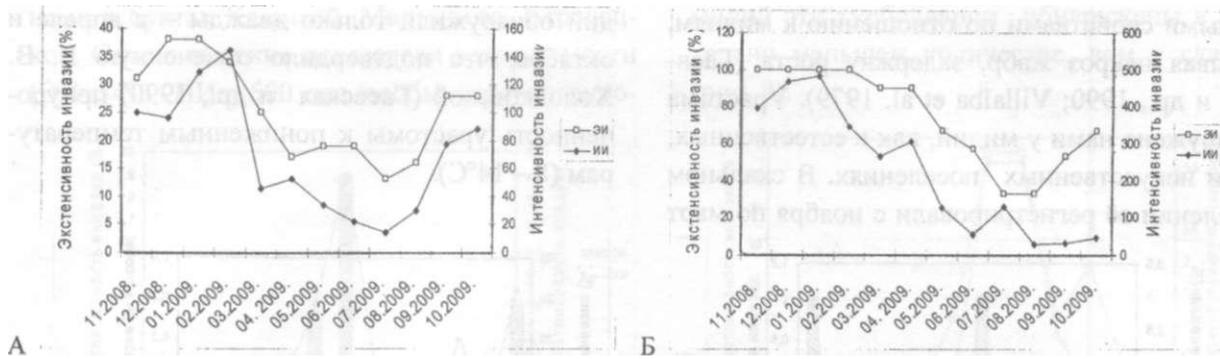


Рис. 4 Сезонные изменения зараженности мидии грегариной *N. legeri*: А - на коллекторах и Б - в природном поселении

На ферме выявлены различия в зараженности *N. legeri* мидий, обитающих на различной глубине. В приповерхностном горизонте ЭИ оказалась почти в 2, а интенсивность инвазии более чем в 3 раза выше, чем у мидий с горизонта 4 м (рис. 5). Можно предположить, что гимноспоры - расселительные стадии паразита, посредством которых инвазия передается от краба к мидии, обладают положительной плавучестью и поднимаются от дна к поверхности. В естественном поселении мидий на мо-

лу на глубине 0,5 м ооцисты *N. legeri* зарегистрированы у 100 % мидий. Интенсивность инвазии отдельных моллюсков достигала 2 тыс. ооцист. Зараженность скальных мидий в среднем в 3 раза превышала таковую коллекторных мидий с аналогичного горизонта. Объяснить наблюдаемые различия, вероятно, можно тем, что скальное поселение мидий расположено ближе к зоне обитания окончательного хозяина нематоды - *E. verrucosa*.

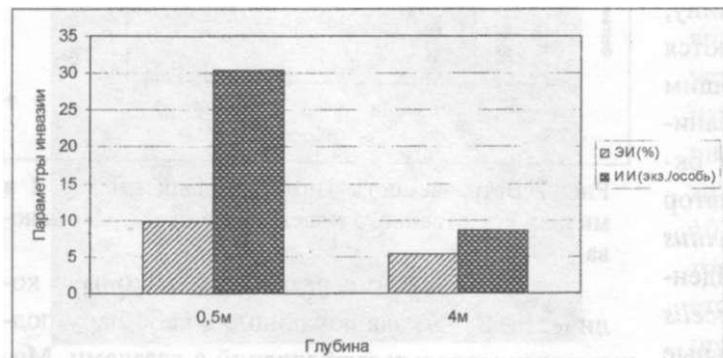


Рис. 5 Встречаемость *N. legeri* у коллекторных мидий в зависимости от глубины их обитания

Pione vastifica известна как болезнетворный агент мидии, наносящий ей серьёзный вред. Поселяясь в толще раковины моллюска, губка превращает его гипостракум в систему галерей, в которых размещается её тело. В случае высокой поражённости™ створка на изломе напоминает содовый бисквит и становится очень хрупкой. Сильно заражённые мидии теряют в массе мягких тканей, снижаются темпы роста раковины, ухудшаются биохимические показатели тканей (Гаевская и др., 1990; Хо-

лодковская, 2003). По старому родовому названию губки *Cliona* поражение ею мидий было названо *клинозисом* (Гаевская др., 1990). Поскольку *Cliona vastifica* переведена в род *Pione* (см. Гаевская, 2009), то правильнее называть вызываемое этой губкой заболевание *пионозисом*. В нашем исследовании заселение пионой раковины отмечено только у 3,3% коллекторных мидий.

Urastoma cyprinae паразитирует у разных видов двустворчатых моллюсков, включая

мидий. Установлено, что она обладает патогенными свойствами по отношению к мидиям, вызывая некроз жабр, задержку роста (Гаевская и др., 1990; Villalba et al. 1979). Урастома обнаружена нами у мидий, как в естественных, так и искусственных поселениях. В скальном поселении её регистрировали с ноября по март

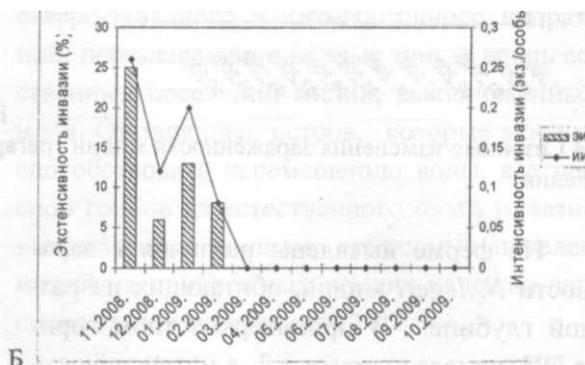
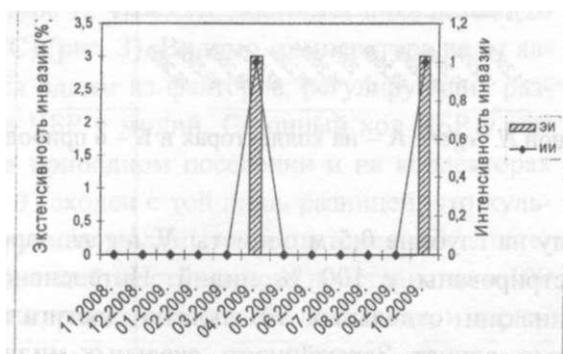


Рис. 6 Сезонная динамика встречаемости турбеллярии *U. cyprinae*: А - в скальном и Б - в коллекторном поселениях мидии в бухте Мартынова

Turbellaria fam. gen. sp. 1. Эта турбеллярия найдена у мидий из естественного поселения в бухте Мартынова. До выяснения её систематического положения мы условно назвали её *Turbellaria fam. gen. sp. 1.* Черви небольших размеров, 0,18 - 0,25 мм в длину, продолговатой формы, без глаз. Закрепляются на субстрате расширенным, напоминающим прикрепительный диск моногеней, образованием, противоположным концом ощупывал окружающее пространство. А.В. Гаевская - автор обзора по турбелляриям мидий рода *Mytilus* (Гаевская, 2009) - предположила, что найденные нами черви могут относиться к *Monocelis lineata*, также имеющем прикрепительные структуры на заднем конце тела и обитающем в Черном море. Как и *U. cyprinae*, присутствовала в пробах с ноября по февраль включительно, по 1 - 3 экз. в моллюске (рис. 7).

Turbellaria fam. gen. sp. 2. Второй вид турбеллярии неясного систематического положения первоначально обнаружен нами в апреле 2009 г. в мидиях из Казачьей бухты.

Продолговатые, относительно крупные черви достигали в длину 1-1,5 мм. Тело прозрачное и как бы разделено на 5 - 7 сегментов.

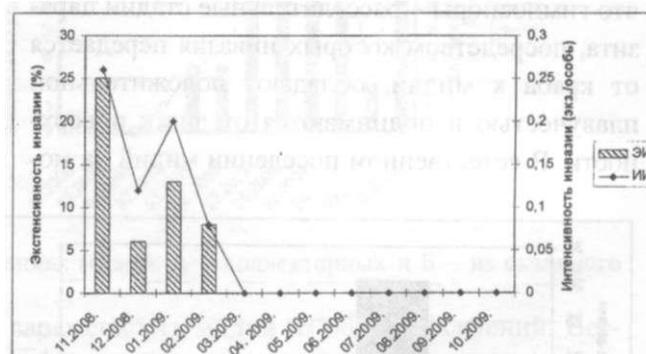


Рис. 7 Встречаемость *Turbellaria fam. gen. sp. 1* в мидиях естественного поселения в бухте Мартынова

В паренхиме различимы коконы в количестве 1 - 7, заключающие в себе пару подвижных молодых турбеллярий с глазками. Мидии, сильно заселённые турбелляриями (100 - 500 экз.), выглядели ослабленными. Характерно, что встречали мы их только в течение шести тёплых месяцев: первые особи обнаруживались в апрельской, последние - в сентябрьской пробах. Для этих турбеллярий также характерно сезонное изменение численности. Наибольшее заселение ими мидий наблюдалось в мае и летом, осенью зарегистрированы единичные особи (бухта Мартынова) (рис. 8).

Турбеллярии этого вида обнаружены нами в бухтах Казачьей, Мартынова, Стрелецкой. Самые высокие показатели встречаемости (ЭИ=54%, ИИ= 500 экз./особь) зарегистриро-

ваны у мидий в бухте Казачья. У коллекторных мидий эти турбеллярии обнаружены в значительно меньшем количестве, чем у скальных (рис. 8).

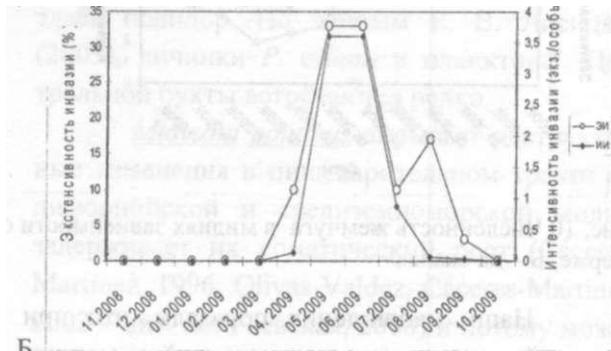
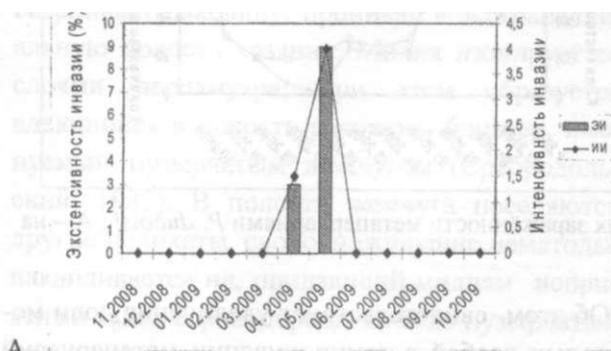


Рис. 9 Сезонная динамика встречаемости *Turbellaria* fam. gen. sp. 2.: А - в мидиях естественного поселения и Б - на ферме Мартыновой бухте

Parvatrema duboisi - птичья трематода, метацеркарии которой паразитируют у мидий. При 100%-й инвазии отдельных популяций мидий численность паразита в одной особи может измеряться 2 - 5 тыс. В этом случае от поражённого органа остаётся практически одна оболочка (рис. 9).

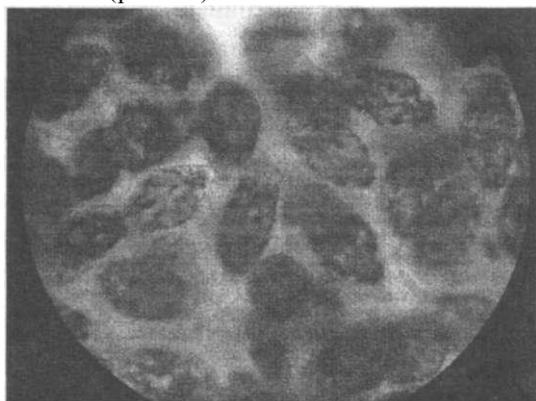


Рис. 19 Фрагмент мантии мидии с метацеркариями *P. duboisi*

Известно (Yanagida et al., 2009), что метацеркарии *P. duboisi* успешно приживаются в крысах и мышах, что даёт основание предположить их выживание у человека, домашних и сельскохозяйственных животных. Кроме того, метацеркарии провоцируют у мидий образование жемчуга. Появляется жемчуг у совсем мелких моллюсков длиной 8-10 мм. Его размеры варьируют от 0,025 мм до 3 мм и зависят, в

первую очередь, не от возраста мидии, а от «возраста» самой жемчужины. И всё же в молодых (2 - 3-месячных) мидиях жемчуг, как правило, некрупный. У 1,5 - 2-годовалых моллюсков наряду с относительно крупным жемчугом встречается и очень мелкий, что свидетельствует о том, что возникновение очагов жемчугообразования у заражённых мидий происходит на протяжении всего периода существования данной системы паразит-хозяин. Нами установлено, что процесс жемчугообразования начинается даже при наличии 1 - 3 метацеркарии в мидии. С увеличением численности паразита в мидии растёт и число жемчужин (рис. 10). При 100%-й инвазии метацеркариями частота встречаемости жемчуга также приближается к 100%, что характерно для мидий как из природных поселений, так и коллекторных.

Несомненно, мидии, содержащие жемчуг, иногда до нескольких тысяч экземпляров в одном моллюске, не могут быть рекомендованы в пищу. В этом случае парватрема выступает как агент, портящий качество мидийной продукции, превращая её из пищевой в техническую. Мясо мидий, содержащих жемчуг, должно утилизироваться как кормовой продукт или же направляться на изготовление гидролизата.

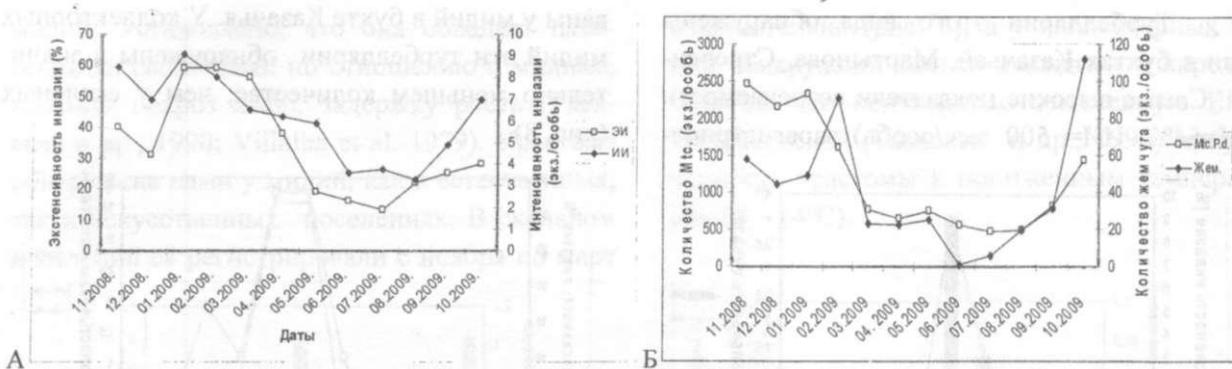


Рис. 10 Численность жемчуга в мидиях зависимости от их заражённости метацеркариями *P. duboisi*: А - на ферме, Б - на скалах

Наши наблюдения показали, что при высокой численности метацеркарии у моллюсков наблюдается дистрофия мантии. Реакция биоминерализации, направленная на образование ненужного организму жемчуга, отвлекает ресурсы мидии от другого процесса биоминерализации, направленного на жизненно необходимую функцию - рост раковины. Отсюда можно предположить отставание сильно заражённых моллюсков в линейном росте и наращивании толщины раковины. Кроме того, замещающая собой ацинусы гонад, паразиты вызывают частичную кастрацию хозяина.

Исследуя сезонную динамику численности метацеркарии, мы установили, что её рост приходится на период понижения температуры воды (рис. 11, график температуры). Это может быть связано с активизацией деятельности гемипопуляции партенит *P. duboisi* на продуцирование инвазионных личинок гермафродитного поколения трематод - церкарий.

Об этом свидетельствует увеличение доли молодых особей в гемипопуляции метацеркарии (рис. 11), являющееся следствием массовой дисперсии церкарий во внешней среде. В жизненном цикле *P. duboisi* стратегия увеличения в зимний период интенсивности инвазии второго промежуточного хозяина - мидии вполне оправдана. Именно в зимний период в прибрежной полосе - зоне массового естественного сосредоточения мидий, заражённых метацеркариями, скапливаются зимующие околоводные птицы - дефинитивные хозяева *P. duboisi*, что обеспечивает успешное завершение жизненного цикла паразита и поддержание высокой плотности его популяции.

Сравнивая сезонные изменения зараженности мидий метацеркариями в природном поселении и на коллекторах, можно увидеть сходную динамику, при том, что уровень заражения культивируемых мидий существенно ниже (рис. 11).

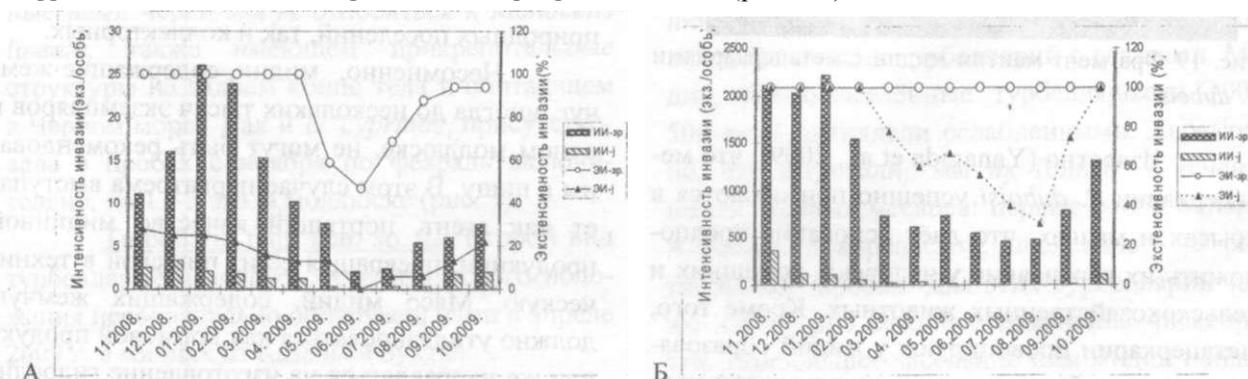


Рис. 11 Сезонная вариабельность численности и структуры гемипопуляции метацеркарии *P. duboisi*: А - у коллекторных и Б - у скальных мидий

Polydora ciliata использует раковину черноморской мидии в качестве среды обитания. После планктонного периода жизни молодая полихета прикрепляется к мидии и про сверливает раковину, проникая в экстрапаллиальную полость хозяина. Мидия изолирует её слоями перламутра, при этом образуется вдающийся в полость раковины блистер, именуемый пузырьчатым жемчугом (Сребродольский, 1985). В полости жемчуга поселяются другие полихеты, свободноживущие нематоды, накапливается ил, придающий мидиям неприятный запах сероводорода. Иногда пузырьчатый жемчуг занимает более 50 % объёма раковины, что не может не нарушить нормальную жизнедеятельность моллюска. Нередко со стороны пузырьчатого жемчуга наблюдается дистрофия гонад хозяина. Перфорируя раковину, полидора стимулирует мидию на восстановление её целостности, вследствие чего поражённые раковины сильно утолщаются. У заражённых мидий замедляются темпы роста, редуцируются мягкие ткани, ухудшается товарный вид (Гаевская, 2008; Гаевская и др., 1990).

В бухте Мартынова у мидий естественного поселения полидора встречалась редко (3,3 %), а на ферме не обнаружена. Известно, что полидора тяготеет к закрытым акваториям (Гаевская, 2008). К примеру, в солёном оз. Доузлав мидии естественных поселениях заселены полидорой на 20 %, а на коллекторах - на 17 % (Мачкевский, Лубянова, 1986). Условия бухты Мартынова, казалось бы, благоприятствуют заселению живущих здесь мидий полидорой, но этого не наблюдается. Возможно, мол,

перегораживающий вход в Севастопольскую бухту, ограничивает занос сюда личинок *P. ciliata*, а возможно, сильное загрязнение вод бухты иоллюгантами препятствует развитию здесь полидора. По данным Е. В. Лисицкой (2005), личинки *P. ciliata* в планктоне Центральной бухты встречаются редко.

Midicola ponticus вызывает деструктивные изменения в пищеварительном тракте калифорнийской и средиземноморской мидий, задерживает их соматический рост (Caceres-Martinez, 1996; Olivas-Valdez, Caceres-Martinez, 2002 - цит. по: Гаевская, 2008) и потому может рассматриваться в Чёрном море как потенциальный возбудитель заболевания местной мидии. Впервые копепода описана из вод Севастополя (Совинский, 1884), но с тех пор в черноморском регионе не появилось ни одной публикации о биологии, экологии, распространении мидиколы. Начав мониторинговые исследования в бухте Мартынова, мы обнаружили у мидии самцов, самок и молодых *M. ponticus* (рис. 12) и исследовали распределение этого вида в районе Севастополя. Мидикола зарегистрирована в бухтах Южная, Мартынова, Стрелецкая и Балаклавская (рис. 13). В бухте Мартынова исследовали сезонную динамику заражения этим паразитом мидий и изменчивость его популяционных характеристик, как в природной популяции, так и в условиях пилотной фермы.

Установлено, что в холодное время года популяция мидиколы малочисленна (рис. 13) и представлена незрелыми самцами и самками.

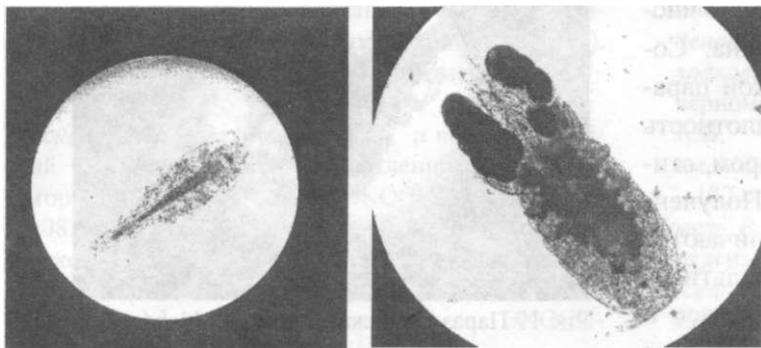


Рис. 12 Копепода *M. ponticus*: слева - самец, справа - зрелая самка с яйцевыми мешками (ориг.)

С середины июля и до первой декады октября в популяции присутствуют зрелые самки с яйцевыми мешками (рис. 13). Пик численности и размножения приходится на август - сентябрь. От одной крупной самки нам уда-

лось получить потомство. Через сутки после её помещения в миниатюрную чашку Петри с чистой морской водой в ней оказалось 14 науплиусов.

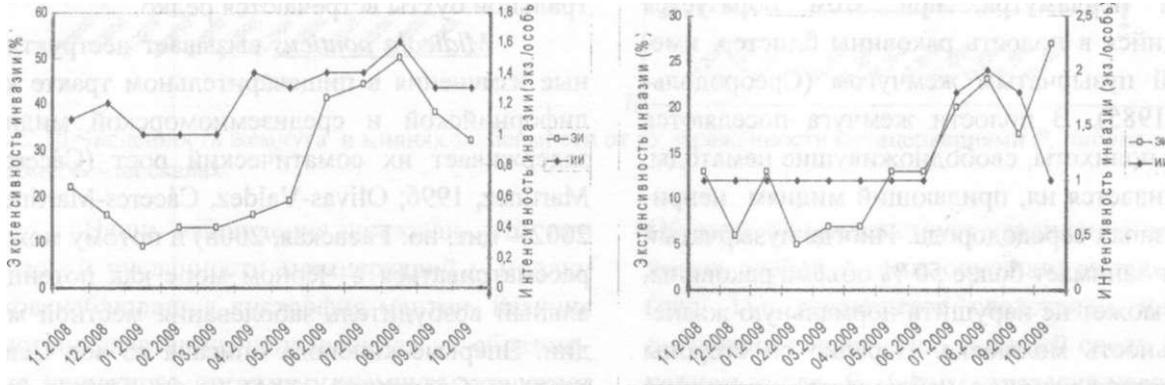


Рис. 15 Сезонные изменения встречаемости копеподы *M. ponticus*: А - на коллекторах, Б - в естественном поселении.

У культивируемых мидии при сравнительно одинаковой интенсивности инвазии мидикола встречалась в 2 раза чаще. Вероятно, сменяющие друг друга науплиальные и копепоditные стадии мидикола являются более активными пловцами по сравнению с другими эндосимбионтами мидии. Продолжительность жизни во внешней среде личиночных форм *митикола*, вплоть до инвазии хозяина, составляет около 30 сут. (Caceres-Martinez et al, 1996, Moon et al., 2006 из Гаевская, 2008). Эта особенность биологии мидикола существенно расширяет ее возможности к заселению новых поселений мидий. Плотность поселений мидий на коллекторах существенно выше, чем на прибрежных камнях, что также может оказаться фактором, стимулирующим увеличение численности паразита в поселении хозяина. Согласно одному из правил экологической паразитологии (Догель, 1947), высокая плотность популяции хозяина может быть фактором, стимулирующим численность паразита. Полученные нами данные принципиально отличаются от данных из другого региона, где культивируемая калифорнийская мидия оказалась в меньшей степени заражена *M. ponticus*, чем

мидия из природных поселений (Caceres-Martinez et al, 1996 из Гаевская, 2008). Как известно (Гаевская, 2008), кроме мидий *M. ponticus* паразитирует у 80 видов двустворчатых моллюсков, обитающих в различных морях Мирового океана. Часть этих видов встречается в Чёрном море, и может явиться дополнительным источником заражения черноморской мидии копеподой *M. ponticus*.

Lichomolgus sp. В Мартыновой бухте в пробе мидий, отобранной в сентябре, в кишечнике у одной из коллекторной мидии (ЭИ=3,3%), обнаружена самка копеподы с яйцевыми мешками (рис. 16).

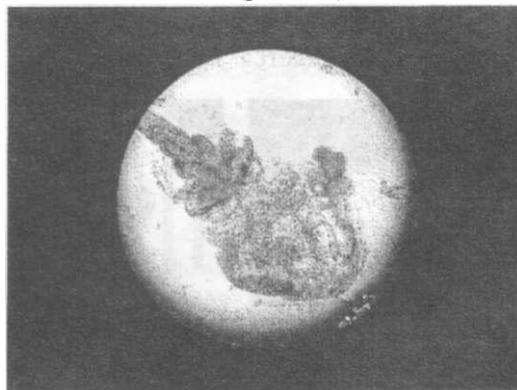


Рис 17 Паразитическая копепода *Lichomolgus sp.*

Опираясь на данные о других копеподах, паразитирующих у мидий (Гаевская, 2008), мы предположительно отнесли обнаруженную самку к роду *Lichomolgus* Thorell, 1859.

Резюмируя вышеизложенные результаты эпизоотологического мониторинга на пилотной мидийной ферме в бухте Мартынова, можно сказать следующее:

- Список эндосимбионтов мидии увеличен до 22 видов. На пилотной мидийной ферме и прилегающей акватории выявлено 11 видов эндосимбионтов, представляющих практический интерес при культивировании *M. galloprovincialis* в Чёрном море.

- Каждый из видов эндосимбионтов по-разному реагирует на сезонный ход температуры воды изменением своей популяционной структуры и численности. По отношению к температуре среды обнаруженных эндосимбионтов можно выделить «летние» и «зимние» виды. К первым отнесены: грибы - возбудители ЧБР, турбеллярия *Turbellaria* fam. gen. sp. 2, копепода *M. ponticus*, ко вторым - инфузория *P. mytili*, грегарина *N. legeri*, турбеллярии *U. cyprinae* и *Turbellaria* fam.gen. sp.1, трематода *P. duboisi*;

- Выявлены различия в заражённости эндосимбионтами мидий, выращиваемых на ферме, и мидий из естественного поселения. Коллекторные мидии оказались заражены бо-

лее чем в 3 раза инфузорией *P. mytili* и в два с лишним раза копеподой *M. ponticus*. У мидий из природного поселения в 2 раза чаще встречалась грибная инфекция (ЧБР) и в 2,5 раза - грегарина *N. legeri*. Интенсивность заражения мидий из природного поселения метацеркариями тематоды *P. duboisi* была в 80 раз выше таковой культивируемых мидий. Турбеллярии *U. cyprinae*, *Turbellaria* fam. sp. 1, *Turbellaria* fam. sp. 2 и полихета *P. ciliata* обнаружены только в естественном поселении мидии. Только у коллекторных мидий найдена копепода, *Lichomolgus* sp., и сверлящая губка"/, *vastifica*;

- Полученные новые данные об особенностях биологии эндосимбионтов мидии, наряду с уже существующими, могут быть положены в основу сертификации акваторий, предполагаемых для размещения марихозяйств и разработки мер по снижению ущерба от патогенных организмов или видов-вредителей на функционирующих фермах.

Благодарности. Автор выражает глубокую признательность коллегам: проф., д.б.н. А.В. Гаевской за ценные замечания и редакцию работы, к.б.н. Н. И. Копытиной за консультации при установлении систематической принадлежности грибов, м.н.с. В.Л. Лозовскому за помощь при сборе материала, М.А. Попову за предоставленные данные по температуре воды.

Белофастова И. П. *Nematopsis legeri* de Beachamp, 1910 (Eugregarinida, Porosporidae - паразиты моллюсков Черного моря // Экология моря. - 1997. - Вып. 46. - С. 3 - 6.

Гаевская А. В. Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus*, Mytilidae). I. Простейшие (Protozoa). - Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. - 101 с.

Гаевская А. В. Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus*, Mytilidae). V. Членистоногие (Arthropoda). - Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008. - 193 с.

Гаевская А. В. Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus*, Mytilidae). VI. Полихеты (Polychaeta). Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008. - 137 с.

Гаевская А. В. Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus*, Mytilidae). VII. Турбеллярии (*Turbellaria*). - Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. - 109 с.

Гаевская А. В., Губанов В. В., Мачкевский В. К., Найденова Н. Н., Солонченко А. И., Ткачук Л. П., Холодковская Е. В. Паразиты, комменсалы и болезни черноморской мидии (под редакцией Гаевской А.В. - Ин-т биологии южных морей им.А.О.Ковалевского). - Киев: Наук, думка, 1990. - 132 с.

Догель В. А. Курс общей паразитологии. - Л.: Учпедгиз, 1947. - 363 с.

Лисицкая Е. В. Меропланктон прибрежных вод Крыма (черноморский сектор): автореф., дисс.канд. биол. наук. - Севастополь. 2005. - 23 с.

- Мачкевский В. К. Особенности биологии трематоды *Parvatrema duboisi* - паразита черноморской мидии // Паразитология. - 1989. - 32, вып. 1. - С. 60 - 67.
- Мачкевский В. К. Комменсалы, паразиты и болезни черноморской мидии // Марикультура мидий на Черном море / Ред. Иванов В.Н. // НАНУ. Ин-БИОМ им. А.О. Ковалевского. - Севастополь: НПЦ «ЭКОСИ-Гидрофизика, 2007. - С. 196 - 220.
- Мачкевский В. К., Лубянова Ю. Н. О взаимоотношениях полихеты *Polydora ciliata* с черноморской мидией и ее распространение в оз. Донузлав // Тез. докл. 1-го Всесоюзн. совещ. по болезням морских гидробионтов (Б. Утриш, сент. 1986/ ВНИРО).-М, 1986.- С. 54-56.
- Мачкевский В. К., Гаевская А. В. Паразитология как важнейшая составляющая успешного развития марикультуры в азово-черноморском регионе // Совинский В. К. К фауне ракообразных Черного моря. Стягья 2-я I. О некоторых паразитарных формах из группы Copepoda // Зап. Киевского общ-ва естествоиспытателей. - 1884. - 7. - С. 225 - 262.
- Сребродольский Б. И. Жемчуг // М.: Наука, 1985. - 136 с.
- Найдёнова Н. Н., Захалева В. А., Солонченко А. И. «Нематодсиоз» черноморских мидий *Mytilus galloprovincialis* // III-я Всесоюз. конф. по морской биологии (тезисы докладов, часть 2). - Севастополь, октябрь 1988 г. - Киев, 1988. - С. 75 - 76.
- Нестерова Р. А. О влиянии экологических факторов на распространение сверлящей губки *Cliona vastifica* (Tetrachonidae, Clionidae) у берегов Крыма // Зоол. журн. - 1993.-72,2 - С. 12- 16.
- Холодковская Е. В. Итоги изучения фауны симбионтов промысловых черноморских двустворчатых моллюсков // Экол. моря. - 2003. - Вып. 63. - С. 66 - 72.
- Щенкина А. М. Влияние сверлящей губки *Cliona vastifica* на липидный состав тканей черноморской мидии // Экология моря. - 1985. - Вып. 20. - С. 48 -50.
- Caceres-Martinez C, Vasquez-Yeomans R., Saurez-Morales E. Two parasitic copepods, *Pseudomicroicola spinosus* and *Modiolicola gracilis*, associated with edible mussels *Mytilus galloprovincialis* and *Mytilus californianus*, from Baja California, NW Mexico // J. Shellfish Res. - 1996. - 15, 3. - P. 667 - 672.
- Kajahara N., Nakamura R. Lifespan and oviposition of the parasitic copepod *Pseudomicroicola spinosus* under rearing conditions // Mar. Biol. - 1985. - 87, 1. - P. 55-60.
- Lauckner G. Diseases of Mollusca: Bivalvia. - Diseases of Marine Animals. Vol. 2. Kinne O., ed. - 1983. - P. 477-879.
- Moon S. Y., Rha S. J., Yoon H. S., Choi S. D. Seasonal variation of infection by three species of symbiotic copepods in clam, *Tresus keenae* // Aquaculture. - 2006.-19, 4.-P. 236-241.
- Olivas-Valdez A., Caceres-Martinez C Infestation of the blue mussel, *Mytilus galloprovincialis* by the copepod *Pseudomicroicola spinosus* and its relation to size, density, and condition index of the host // J. Invert. Path. - 2002. - 79, 2. - P. 65-71.
- Yanagida T., Shirakashi S., Iwaki T., Ikushima N., Ogawa K. Gymnophallid digenean *Parvatrema duboisi* uses Manila clam as the first and second intermediate host // Parasitol. Intern. J. - 2009. - 58. - P. 308 - 310.
- Villalba A., Mourelle S. G., Carballal M. J., Lopez C. Symbionts and diseases of farmed mussels *Mytilus galloprovincialis* throughout the culture process in in the Rias of Galicia (NW Spain) // Dis. Aquat Org. - 1997.-31.-P. 127- 139.

ГЛАВА 7

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ КАК ОСНОВА ПРОМЫСЛОВОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ

7.1. Оценка биомассы фитопланктона и первичной продукции в Чёрном море по спутниковым данным

Исследования первичной продукции с применением радиоуглеродного метода начаты в Чёрном море в 1960 г. (Винберг и др, 1964; Сорокин, 1964). Первые измерения, выполненные в глубоководных районах и северо-западной части моря в летний и осенний периоды, позволили определить границы изменения первичной продукции в разных районах моря. Они показали, что суточная продукция фитопланктона в Чёрном море различается в пределах порядка величин. Максимальные значения (1 - 3 гС м⁻²) характерны для районов с высоким содержанием неорганических соединений азота и фосфора (>1мкМ), расположенных в мелководных западной и северо-западной частях моря, в бухтах и заливах, минимальные (0,1 - 0,3 гС м⁻²) - для глубоководных районов, где концентрация биогенных элементов < 0,1 мкМ. Эпизодические исследования 1970 - 1990-х гг. подтвердили основные черты пространственной изменчивости продукции фитопланктона в эти периоды года (Ведерников, 1989; Финенко, 1966, 1988).

Оценки годовой продукции фитопланктона для глубоководной части Чёрного моря были основаны на предположении, что определения, выполненные в период летнего минимума и осеннего максимума годовой динамики биомассы фитопланктона, могут быть усреднены и использованы для расчёта среднегодовых величин (Сорокин, 1982; Finenko, 1978). Однако исследования, проведённые в зимне-весенний период 1988 г. в западной части моря, показали, что в это время наблюдается интенсивное развитие диатомовых водорослей и относительно высокий уровень первичной продукции - от 0,5 до 1,5 гС м⁻² сутки⁻¹ (Сорокин, 1982; Финенко, Крупаткина, 1992). Если учесть, что с января по март образуется около 30 % от годовой продукции (Фи

ненко, 1979; Финенко, Крупаткина, 1992), то за год она составит 150 гС м⁻². Обобщение всех данных, полученных в глубоководных районах Чёрного моря в 1978 - 1992 гг., приводит к близкой величине годовой продукции — 130 — 140 гС м⁻² (Ведерников, 1989; Ведерников, Демидов, 1997; Stelmakh et al, 1998). Оценивая реальность величин годовой первичной продукции, следует иметь в виду, что эти значения получены не в результате систематических наблюдений в течение одного или более лет, а путем осреднения разрозненных измерений в разные годы и сезоны. Они не учитывают межгодовых изменений в развитии фитопланктона, которые обнаруживаются по прямым (Чурилова и др, 2004) и спутниковым определениям концентрации хлорофилла в поверхностном слое моря (Suslin et al, 2008).

Использование спутников в океанографии позволяет оценивать продуктивность вод в разных временных и географических масштабах. Первым этапом в использовании спутниковой информации для оценки продуктивности Чёрного моря было создание регионального алгоритма определения концентрации хлорофилла в поверхностном слое моря (Суслин и др, 2008), так как стандартный алгоритм NASA, используемый для Мирового океана, не даёт корректной оценки хлорофилла в поверхностном слое Чёрного моря (Чурилова и др, 2001).

Оценка хлорофилла а. Разработанный региональный алгоритм был использован для оценки содержания хлорофилла в поверхностном слое моря для периода с 1998 по 2007 гг. (Суслин и др, 2008). Сравнение динамики концентрации хлорофилла проведено в 11 районах (рис. 1). Для каждого из них рассчитаны средние величины концентрации хлорофилла за двухнедельный период.

В глубоководной части моря сезонные



Рис. 1 Районы Черного моря, выбранные для сравнения сезонных и годовых значений концентрации хлорофилла и первичной продукции

изменения хлорофилла имеют одинаковый характер и повторяются из года в год (рис. 2). В осенний период не происходит кратковременного повышения концентрации хлорофилла, связанного с разрушением температурного градиента: начиная с сентября - октября, концентрация хлорофилла непрерывно повышается и плавно переходит в зимне-весенний максимум. Межгодовые различия наблюдаются в продолжительности периода с относительно высоким содержанием хлорофилла и в амплитуде его сезонных колебаний. Таким образом, годовой цикл концентрации хлорофилла имеет U-образную форму с максимумом в холодный период года, что наблюдали в процессе регулярного (с шагом в одну - две недели) мониторинга биооптических характеристик в глубоководной западной части моря (Берсенева и др., 2004). В зависимости от температуры и атмосферных условий (облачности в зимний период) максимум в годовом цикле содержания хлорофилла *a* в поверхностном слое может отмечаться либо в январе - феврале, либо в марте - апреле (рис. 2). В период 1998 - 2007 гг. интенсивное «цветение» фитопланктона зарегистрировано в 1998, 2003 и 2004 гг., когда были более холодные зимы и происходило выхолаживание поверхностных вод до 6,5 - 8,0°C (Чурилова, 2009). В годы с тёплыми зимами, когда температура поверхностных вод не опускалась ниже 8 - 8,5°C, максимальные значения хлорофилла, регистрируемые в январе - феврале, в 2 - 5 раз меньше, чем в годы с холодными зимами (рис. 2). Зимне-весенний период высоких концентраций хлорофилла продолжался от 1,5 до 3 мес, после чего его содержание посте-

пенно снижалось, достигая минимальных значений к концу лета.

В годы с холодными зимами «цветение» фитопланктона начинается в виде отдельных пятен над куполами циклональных круговоротов, они быстро расширяются и сливаются в одно огромное пятно, вытянутое в меридиональном направлении. Размеры пятна могут достигать несколько сот километров, как, например, в марте 1998 г. (рис. 3). В это время концентрация хлорофилла в глубоководной области значительно выше, чем в прибрежных районах. В годы с тёплыми зимами весеннее развитие фитопланктона проходит менее интенсивно, концентрация хлорофилла обычно не превышает 1,0 мг м⁻³, и она одинакова в открытых и прибрежных районах (рис. 2 и 4).

В глубоководной области Чёрного моря начало биологической весны (февраль - март) является наиболее продуктивным периодом в сезонном цикле развития фитопланктона. В марте процесс «цветения» распространяется на всю открытую акваторию моря (Финенко, 2001; Finenko, 1998), а содержание хлорофилла *a* и величины первичной продукции увеличиваются в среднем в 1,5-2 раза по сравнению с зимними месяцами (Берсенева и др., 2004; Ведерников, Демидов, 1997; Финенко, 2001; Финенко, Крупаткина, 1992; Stelmakh et al., 1998).

В умеренных широтах Мирового океана в процессе весеннего «цветения» фитопланктона расходуется биогенные элементы, накопленные в зоне фотосинтеза в предшествующий зимний период. В глубоководной области Чёрного моря зимой значительного накопления нитратов в поверхностных водах не наблюдается (Кривенко, 2005; 2006),

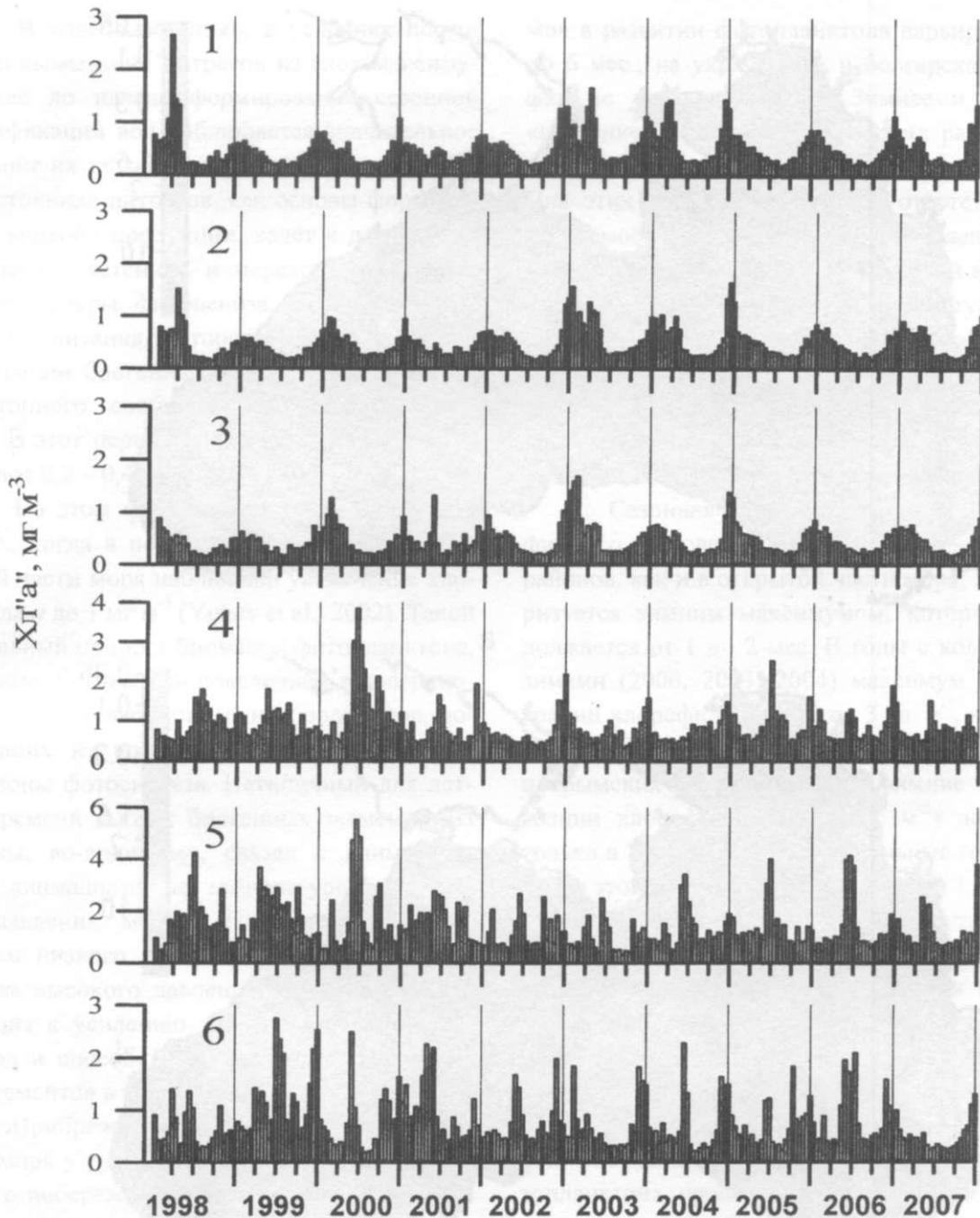


Рис. 2 Средние для районов величины концентрации хлорофилла *a* в поверхностном слое ($X_{л\ a}$ мг м^{-3}) в 1 – 6 районах Чёрного моря (см. рис. 1), рассчитанные по разработанному региональному алгоритму с использованием данных SeaWiFS с 1998 по 2007 гг.

поэтому массовое развитие водорослей связано с дополнительным поступлением питательных солей из глубины. К физическим процессам, влияющим на восходящий поток нитратов, можно отнести интенсификацию центральных циклонических круговоротов и охлаждение

поверхностных вод моря, что приводит к более глубокому конвективно-ветровому перемешиванию и увеличению вертикального потока биогенных элементов (Овчинников и др., 1991; Рябцев, 2001).

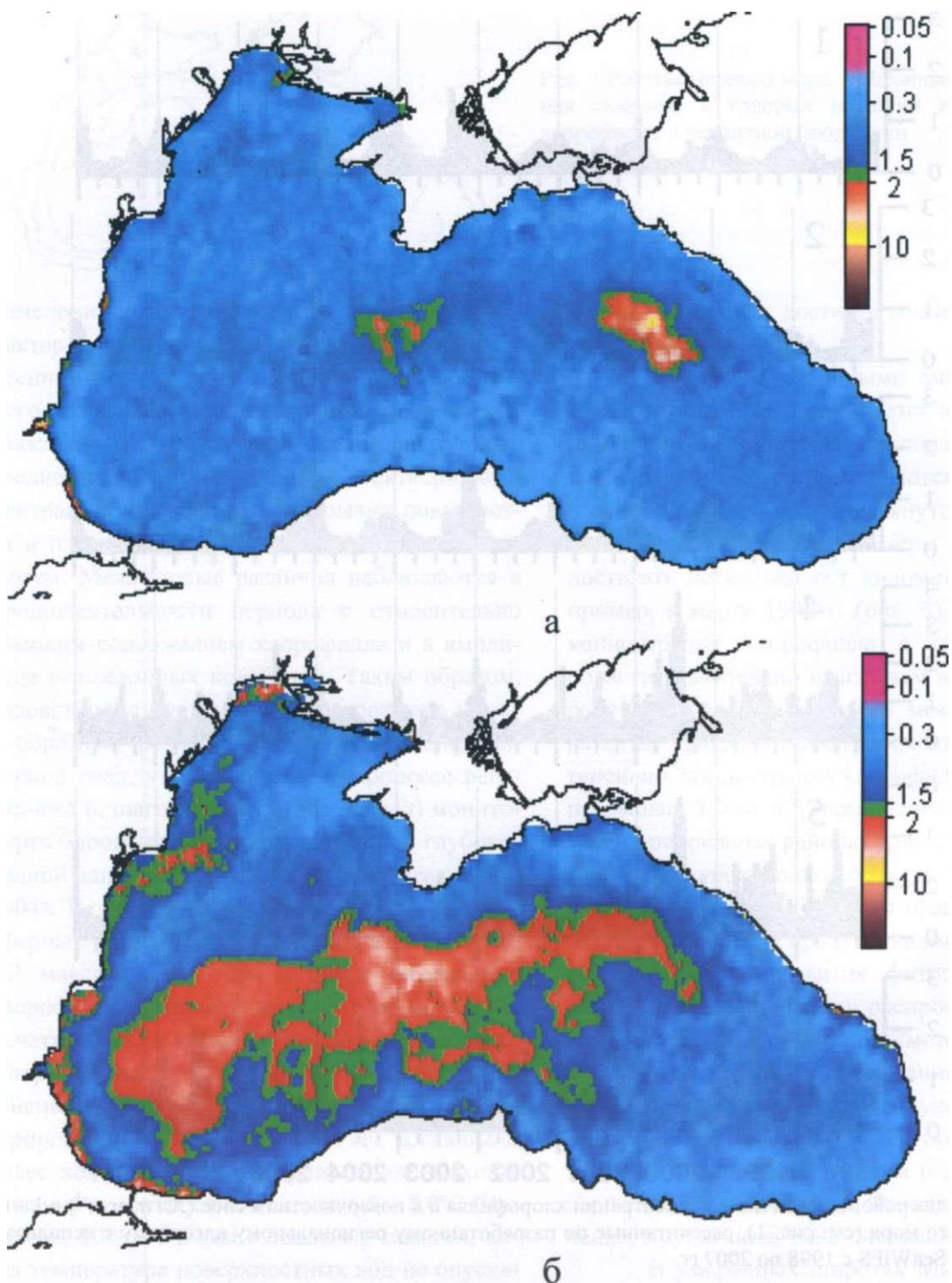


Рис. 3 Композиционные карты распределения хлорофилла *a* (мг м^{-3}) в поверхностном слое Чёрного моря в феврале (а) и марте (б) 1998 г.

Наиболее благоприятные гидродинамические условия для пополнения зоны фотосинтеза питательными солями складываются в центрах циклонических круговоротов (Титов,

2000), где в период весеннего «цветения» фитопланктона концентрация хлорофилла в поверхностном слое достигает 2 мг м^{-3} (Финенко, Крупаткина, 1992; Чурилова и др, 2004).

В ходе «цветения», в условиях постоянного вымывания нитратов из слоя максимума, ещё до начала формирования сезонной стратификации вод наблюдается значительное снижение их запасов в аэробной зоне. Истощение источника нитратов, как основы формирования «новой» продукции, ведёт к деградации весеннего «цветения» и переходу к летнему типу структуры фитопланктона, в основе минерального питания которого лежат процессы регенерации биогенных элементов в пределах планктонного сообщества (Кривенко, 2005; 2006). В этот период значения хлорофилла составляют 0,2 - 0,4 мг м³.

На этом фоне исключением был июль 1992 г., когда в поверхностном слое глубоководной части моря наблюдали увеличение хлорофилла а до 1 мг м³ (Yunev et al., 2002). Такой аномальный прирост биомассы фитопланктона, возможно, был вызван появлением в поверхностном слое «новых» биогенных элементов, поступивших из водных масс, расположенных ниже зоны фотосинтеза. Нетипичный для летнего времени выброс биогенных элементов из глубины, во-видимому, связан с климатическими аномалиями по температуре и перепадом давления между северо-атлантическим центром низкого давления и субтропическим центром высокого давления (Oguz, 2008), что приводит к усилению ветрового перемешивания вод и способствует поступлению биогенных элементов в зону фотосинтеза.

Прибрежные воды северо-западной части моря у румынского, болгарского и украинского побережий подвержены влиянию речного стока и характеризуются повышенными концентрациями хлорофилла по сравнению с глубоководной частью моря. Сезонный цикл характеризуется несколькими максимумами, из которых наиболее мощный наблюдается летом. Максимальные величины > 1 мг м³ в течение всего года характерны для румынского шельфа. В мае - июне под влиянием паводкового стока рек они могут достигать нескольких десятков миллиграмм (рис. 4). На румынском шельфе продолжительность летних максимумов

в развитии фитопланктона варьирует от 2 до 6 мес, на украинском и болгарском шельфах не превышает трёх. Зимнее и осеннее «цветение» фитопланктона в этих районах по длительности и амплитуде меньше летнего. Для этих районов характерно отсутствие повторяемости годового цикла фитопланктона в разные годы. Изменчивость ветровой активности, речного стока и количества поступающих биогенных веществ определяют особенности годовой динамики концентрации хлорофилла.

В прибрежных районах у анатолийского побережья концентрация хлорофилла несколько выше, чем в глубоководной части моря.

Сезонная динамика содержания хлорофилла *a* в поверхностном слое прибрежных районов, как и в открытой части моря, характеризуется зимним максимумом, который продолжается от 1 до 2 мес. В годы с холодными зимами (2000, 2003, 2004) максимум концентрации хлорофилла достигал 3 мг м³, в другие годы не превышал 1,5 мг м³. Вдоль кавказских и крымских берегов высокие зимние концентрации хлорофилла (~ 2,0 мг м³) получены только в 2000 и 2003 гг., в остальные годы значения этого параметра не превышали 1,0 мг м³.

Таким образом, данные спутниковых измерений позволили впервые получить детальную картину сезонной динамики концентрации хлорофилла в разных районах Чёрного моря. В глубоководной части моря сезонное изменение концентрации хлорофилла имеет U-образную форму, которая регулярно повторяется из года в год. Интенсивное развитие фитопланктона происходит в зимний период и сопровождается более высокими концентрациями хлорофилла по сравнению с летним периодом. В районах северо-западного мелководья, подверженных стоку рек, в течение года регистрируется несколько максимумов хлорофилла. В отличие от глубоководного района моря максимумы чаще приурочены к летнему и осеннему периодам.

Оценка биомассы фитопланктона (в весовых единицах органического углерода) сделана на основе содержания хлорофилла *a* и

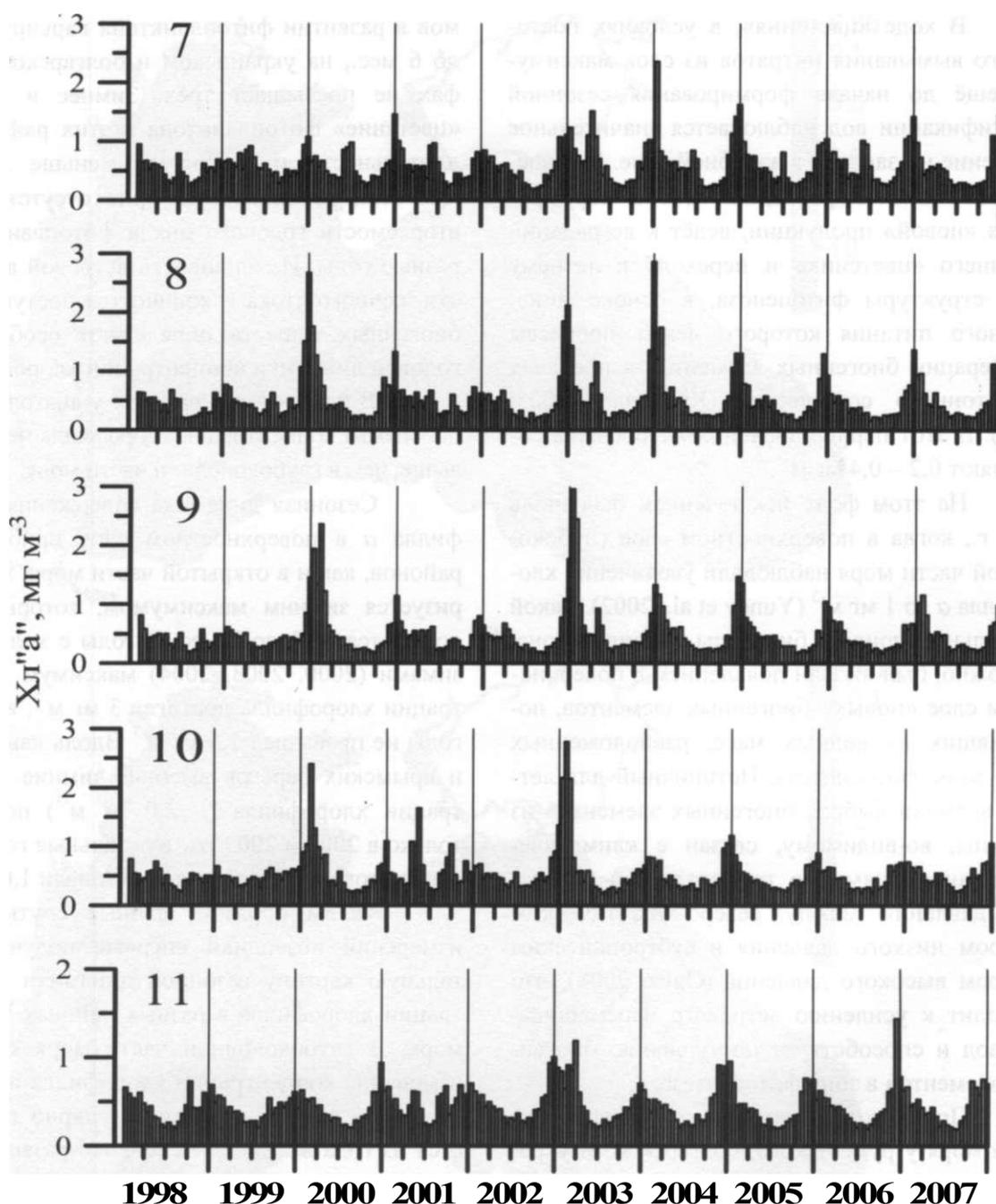


Рис. 4 Средние для районов величины концентрации хлорофилла a в поверхностном слое ($\text{Хл } a \text{ мг м}^{-3}$) в 7 - 11 районах Чёрного моря (см. рис. 1), рассчитанные по разработанному региональному алгоритму с использованием данных SeaWiFS с 1998 по 2007 г.

весевого соотношения хлорофилла a к органическому углероду клеток микроводорослей ($\text{Хл}/\text{С}$). Для определения содержания пигментов в верхнем освещенном слое моря необходимо восстановить вертикальный профиль хлорофилла a по его поверхностной концентрации с учётом сезонных особенностей его

вертикального распределения: гомогенное распределение по слою фотосинтеза в холодный период года и одномодальное - в тёплый период. Изменение с глубиной хлорофилла a в тёплый период описывается уравнением Гаусса (Финенко и др. 2005).

Первичная продукция как основа промысловой продуктивности

В зимнее время во время сильных штормов в январе - феврале Хл/С соотношение в клетках фитопланктона в среднем составляло $0,021 \pm 0,08$ (рис. 5). Исследования, проведенные в начале зимы в районе свала глубин в восточной части моря и в зимне-весенний период в Севастопольской бухте, показали, что Хл/С отношение в зоне фотосинтеза и поверхностном слое находилось в пределах 0,018 - 0,028 (Ведерников и др., 1983; Стельмах и Бабич, 2003; Финенко, 1970).

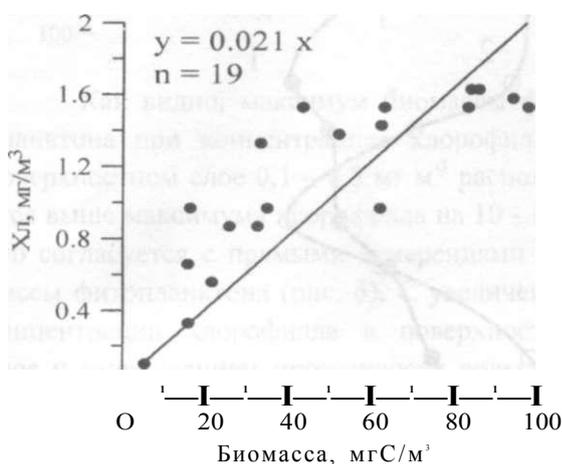


Рис. 5 Связь между биомассой фитопланктона и концентрацией хлорофилла *a* в слое 0 - 30 м зимой (по: Финенко и др., 2005)

Следовательно, можно принять, что в холодный период года в пределах эвфотической зоны Хл/С близко к 0,025. Эта величина Хл/С отношения может быть использована для оценки содержания биомассы фитопланктона (в единицах органического углерода) в зимнее время. При толщине зоны фотосинтеза 30 - 35 м, равномерном распределении хлорофилла с концентрациями 1 - 3 мг м⁻³, которые типичны для зимне-весеннего периода, биомасса фитопланктона составит 1,3 - 3,9 гС м⁻². При обычном допущении, что биомасса фитопланктона, выраженная в сыром весе, в 10 раз больше веса органического углерода, этим величинам будут соответствовать значения биомассы 13 - 39 г м⁻². Величины суммарной биомассы фитопланктона, полученные методом прямого микроскопирования, составляют в зимне-весенний период 10 - 126 г м⁻² (Микаэлян и др., 1992;

Нестерова, Георгиева, 1992; Стельмах, Бабич, 2003). Как видно, рассчитанные величины соответствуют данным прямых наблюдений.

В тёплый период года, когда зона фотосинтеза разделена сезонным термоклином, отношение Хл/С изменяется с глубиной. На рис. 6 в качестве примера приведены результаты одновременных измерений вертикального распределения биомассы фитопланктона и концентрации хлорофилла, полученные в июне в глубоководных районах моря. Летом по численности в фитопланктоне преобладали виды классов Prymnesiophyceae и Dinophyceae, по биомассе доминировали мелкие виды класса Dinophyceae, составляющие 50 - 80 % общей биомассы фитопланктона. Основная масса фитопланктона была сконцентрирована в верхнем 30 - 40 м слое с максимум на глубинах 5 - 20 м. Как видно, вертикальное распределение концентрации хлорофилла и биомассы фитопланктона не совпадают и различаются по глубине расположения максимумов и их амплитуде (рис. 6). Эти различия обусловлены изменением Хл/С отношения у водорослей, обитающих при разных световых условиях. При высоких интенсивностях света в верхнем однородном по температуре слое отношение Хл/С в фитопланктоне минимально (табл. 1). В слое термоклина оно монотонно повышается, достигая максимальных значений на глубинах, куда проникает в среднем 0,4 % света, что соответствует 5,5 оптическим глубинам. С увеличением оптической глубины от 5,5 до ~ 10 хлорофилл-углерод отношение снижается в 1,5 раза.

Как видно, в летний период зависимость Хл/С отношения в фитопланктоне от оптической глубины z (оптическая глубина определяется как произведение коэффициента ослабления света - k и глубины - z , $\hat{z} = k \cdot z$) имеет одномодальную форму. Эта зависимость хорошо описывается уравнением Гаусса:

$$\text{Хл/С} = 0,006 + 0,028 \times \exp(-\hat{z} - 6,42)^2 / 16,93) \quad (1)$$

Для определения вертикального распределения биомассы фитопланктона в единицах углерода примем значения концентрации

хлорофилла в поверхностном слое 0,1; 0,3 и 0,5 мг м⁻³ и соответствующие им коэффициенты ослабления света 0,13; 0,19 и 0,25 м⁻¹. Используя эти значения параметров в уравнении (1), можно рассчитать Хл/С отношения для

слоя 0 - 100 м, и затем, разделив концентрацию хлорофилла на Хл/С отношение, определить вертикальный профиль биомассы фитопланктона (рис. 7).

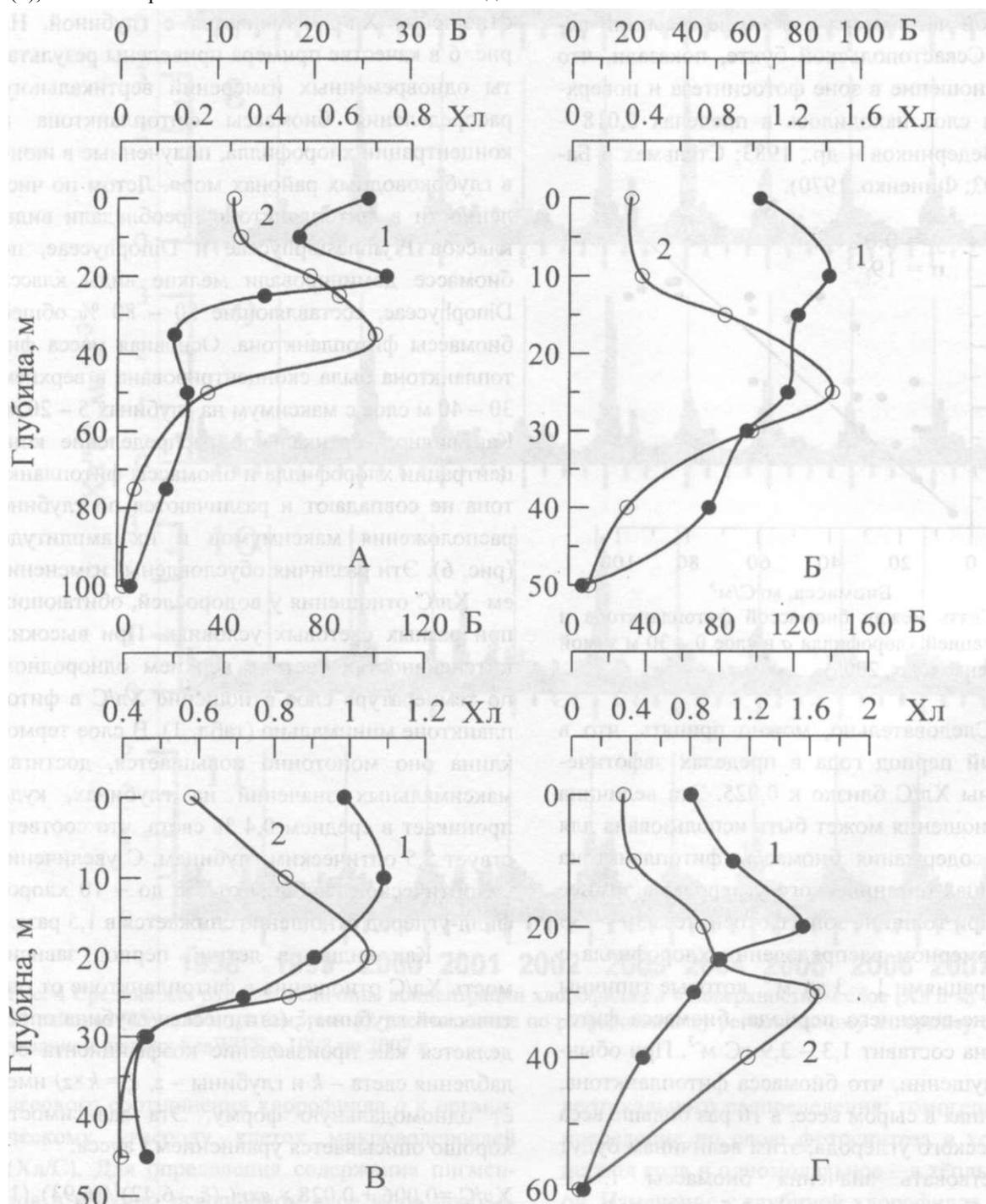


Рис. 6 Характерные профили вертикального распределения биомассы фитопланктона - Б, мг м³ (1) и концентрации хлорофилла *a*-Хл, мг м³ (2) в летний период в глубоководных районах моря (по: Финенко и др., 2005)

Первичная продукция как основа промышленной продуктивности

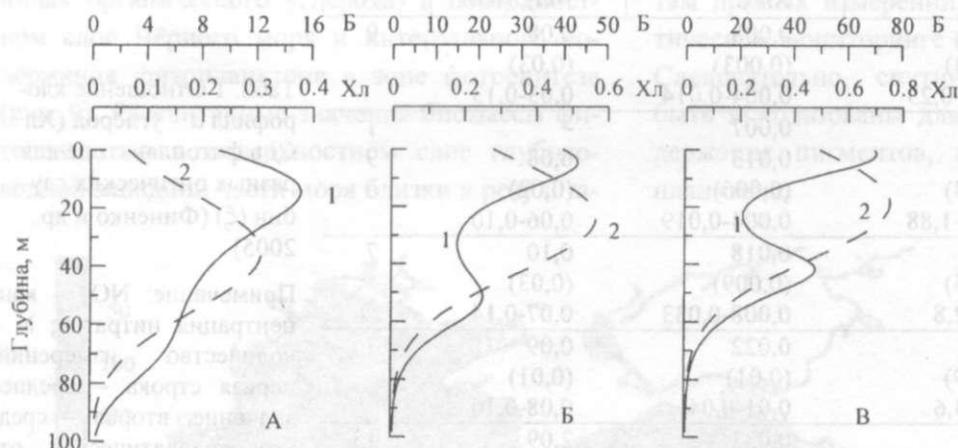


Рис. 7 Вертикальные профили биомассы фитопланктона (1) – (Б, мгС·м⁻³) и концентрации хлорофилла *a* (2) – (Хл, мг·м⁻³): концентрация хлорофилла *a* в поверхностном слое – 0,1 мг·м⁻³ (А), 0,3 мг·м⁻³ (Б) и 0,5 мг·м⁻³ (В)

Как видно, максимум биомассы фитопланктона при концентрациях хлорофилла в поверхностном слое 0,1 - 0,3 мг м⁻³ располагается выше максимума хлорофилла на 10 - 15 м, что согласуется с прямыми измерениями биомассы фитопланктона (рис. 6). С увеличением концентрации хлорофилла в поверхностном слое и уменьшением прозрачности воды максимумы профилей концентрации хлорофилла и биомассы фитопланктона будут подниматься к поверхности. Следует отметить, что уравнения, описывающие вертикальное распределение хлорофилла и Хл/С отношения, дают представления об ожидаемом среднем профиле этих параметров и не учитывают возможных отклонений, связанных с особенностями среды на разных глубинах.

Данные, приведённые в табл. 1, показывают, что Хл / С отношения на глубинах с близкими значениями оптической глубины значительно варьируют. Это может быть связано как с ошибками определения численности водорослей, содержания органического углерода в фитопланктоне, рассчитанного по объёму клеток, так и с тем, что не учитывались другие факторы среды, влияющие на изменение удельного содержания хлорофилла в водорослях.

Для оценки совместного действия трёх независимых переменных - оптической глубины, концентрации нитратов (**NO3**) и температуры (7) - на отношение хлорофилл-углерод в

эвфотической зоне был использован метод множественной регрессии.

$$\text{Хл/С} = a + B * \text{£} + c * \text{NO}_3 + d * T \quad (2)$$

где $a = 0,038$ (0,46), $B = 0,0017$, $c = -0,001$, $d = -0,0016$; $r^2 = 0,96$, $Sd = 0,004$; $n = 65$

Совместное действие трёх факторов объясняет 96 % общей дисперсии Хл/С отношения, а статистическая ошибка модельных расчётов на середине шкалы составляет 10 %. Роль всех трёх факторов в изменении отношения Хл/С высока, но оптическая глубина вместе с температурой оказывают наибольшее влияние.

Таким образом, расчёт органического углерода фитопланктона в теплый период года может быть выполнен: 1) с использованием формулы (1) и переменной 4. 2) формулы (2) с переменными 4, **NO3** и T.

Коэффициент ослабления света на разных глубинах - $k(z)$, необходимый для определения оптической глубины, рассчитывали по формуле:

$$H(z) = Mz \times \ln (E_{\text{,,z}}/E_0) \quad (3)$$

где E_0 - падающая на поверхность моря фотосинтетически активная радиация ФАР (данные спутника SeaWiFS, <http://oceancolor.gsfc.nasa.gov>; версия 5.2), E_z - ФАР на глубине z , которую вычисляли по алгоритму, описанному ранее (Финенко и др., 2009).

Глава 7

Глубина, м	\bar{a}	Хл/С	NO ₃ , мкМ	N
1	0,16	0,008	0,08	9
(0)	(0,03)	(0,003)	(0,03)	
1-1	0,11-0,23	0,004-0,014	0,03-0,13	
5	0,85	0,007	-	1
10	1,54	0,013	0,08	9
(0)	(0,23)	(0,006)	(0,02)	
10-10	1,15-1,88	0,004-0,019	0,06-0,10	
15	2,47	0,018	0,10	7
(4)	(0,35)	(0,009)	(0,03)	
10-20	2,0-2,8	0,008-0,033	0,07-0,14	
25	3,39	0,022	0,09	7
(4)	(0,19)	(0,01)	(0,01)	
20-30	3,1-3,6	0,01-0,04	0,08-0,10	
30	4,50	0,033	2,09	13
(6)	(0,30)	(0,02)	(3,6)	
25-40	4,0-4,8	0,01-0,12	0,1-7,53	
35	5,50	0,035	2,00	9
(6)	(0,33)	(0,03)	(3)	
30-45	5,0-5,8	0,02-0,07	0,23-5,50	
44	6,65	0,031	2,56	7
(5)	(0,50)	(0,015)	(1,68)	
40-50	6,0-7,0	0,02-0,05	1,30-4,45	
51	9,08	0,025	3,35	6
(5,5)	(0,45)	(0,014)	(2,93)	
45-60	8,50-9,66	0,01-0,04	0,19-5,97	
75	13,0	0,021		3
(0)	(2,85)	(0,016)		
75-75	10,0-15,0	0,01-0,04		

Табл. 1 Отношение хлорофилл *a* - углерод (Хл / С) в фитопланктоне для разных оптических глубин (4) (Финенко и др., 2005)

Примечание: NO₃ - концентрация нитратов; N - количество измерений; первая строка - среднее значение, вторая - среднее квадратическое отклонение, третья - минимальное и максимальное значения соответственно

В летний период гидрологическая и гидрохимическая структура зоны фотосинтеза определяется наличием сезонной плотностной стратификации. Для более корректного расчёта принимали трёхслойную модель: выделяли верхний перемешанный слой толщиной 17 м с температурой, равной поверхностной величине, 10-метровый слой термоклина с равным температурным градиентом и ниже лежащий слой с температурой 8 °С (рис. 8). В модель входит концентрация неорганических соединений азота (NO₃, уравнение 2).

В летний период верхний перемешанный слой характеризуется очень низкими величинами нитратов, содержание которых начинает увеличиваться под сезонным термоклином (Кривенко, 2005). В модели для этого периода года принимали одинаковое вертикальное распределение нитратов (рис. 8). Это допущение является приемлемым, так как концентрация нитратов влияет на соотношение Хл/С в мень-

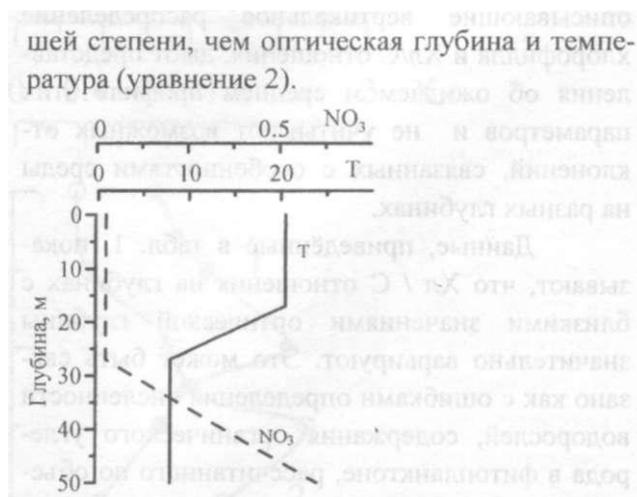


Рис. 8 Вертикальное распределение температуры (Т, °С) и концентрации нитратов (NO₃, мкМ), которые приняты для модельных расчётов биомассы фитопланктона в летний период в Чёрном море

В качестве примера модельных расчётов приведены карты пространственного распределения биомассы фитопланктона (в еди-

ницах органического углерода) в поверхностном слое Чёрного моря и интегрального содержания фитопланктона в зоне фотосинтеза (рис. 9). Рассчитанные значения биомассы фитопланктона в поверхностном слое глубоководной западной части моря близки к результа-

там прямых измерений, полученных в биооптическом мониторинге (Берсенева и др., 2004). Следовательно, спутниковые данные могут быть использованы для оценки не только содержания пигментов, но и биомассы фитопланктона.

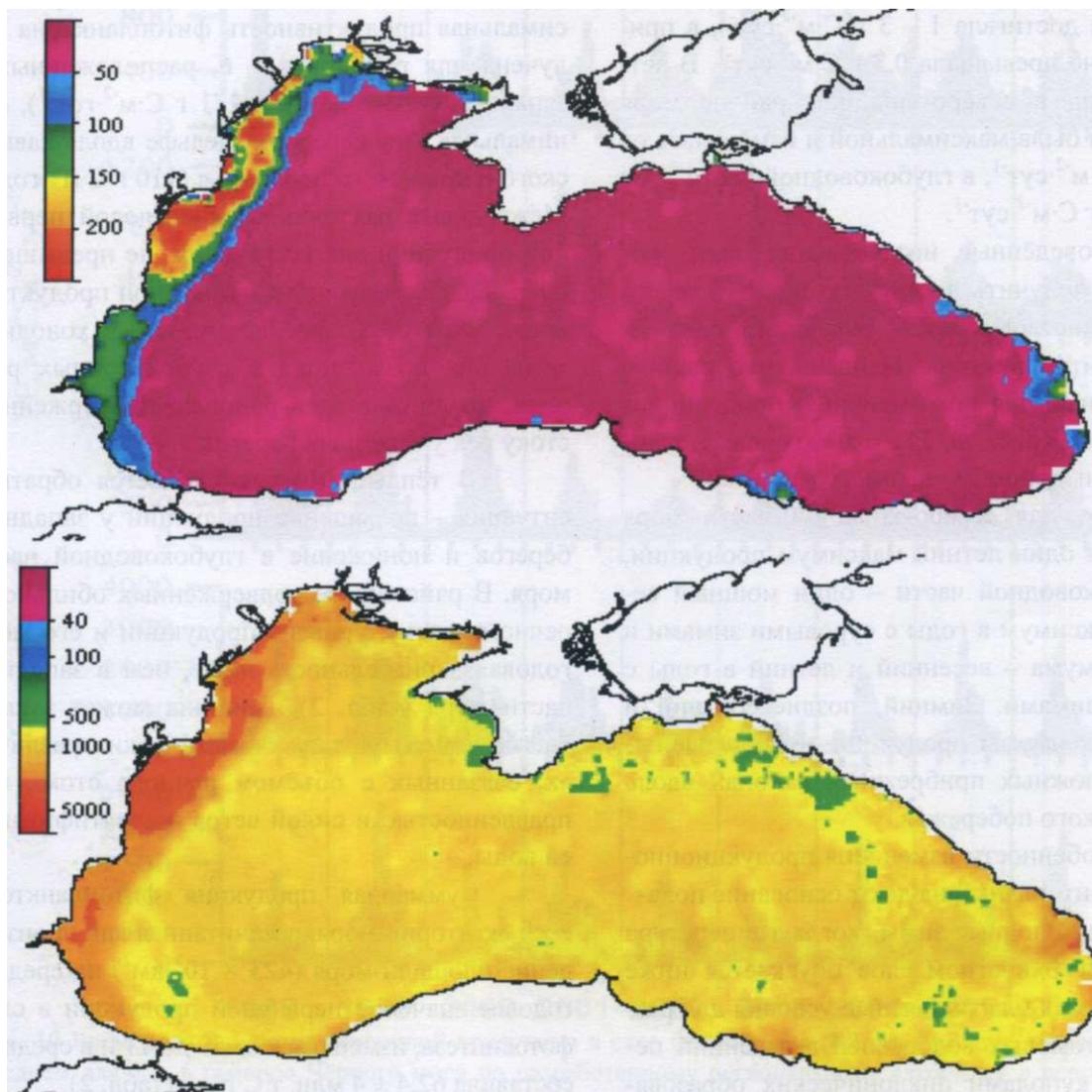


Рис. 9 Пространственное распределение биомассы фитопланктона в Чёрном море в первой половине июня 1998 г.: а - в поверхностном слое, в мг С м^{-3} ; б - в зоне фотосинтеза, в $\text{мг О}_2 \text{ м}^{-3}$

Оценка первичной продукции. Для расчётов использованы данные спутникового сканера цвета моря SeaWiFS за период 1998 - 2007 гг. (<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov>; версия 5.2) и математическая модель, учитывающая совместное действие плотности светового по-

тока, температуры и концентрации хлорофилла на фотосинтетические свойства фитопланктона в поверхностном слое и их изменение с глубиной (Финенко и др., 2002, 2004). Для районов, показанных на рис. 1, выполнено сравнение продуктивности фитопланктона в течение

десятилетнего периода.

Величина суточной продукции фитопланктона изменялась от $< 0,1$ до 5 г С м^{-3} . В зимне-весенний период она повышалась от берега в открытые районы моря, летом - уменьшалась. Во время весеннего «цветения» фитопланктона продукция в глубоководных районах моря достигала $1 - 3 \text{ г С м}^{-3}\text{сут}^{-1}$, в прибрежных не превышала $0,3 \text{ г С м}^{-3}\text{сут}^{-1}$. В летний период в северо-западном районе моря продукция была максимальной и изменялась от 1 до $5 \text{ г С м}^{-3}\text{сут}^{-1}$, в глубоководной части - от $0,3$ до $0,6 \text{ г С м}^{-3}\text{сут}^{-1}$.

Проведённые исследования дали возможность получить достаточно полную картину пространственно-временной динамики продукции фитопланктона. Найдено, что районы моря различаются по изменению продукции в течение года (рис. 10, 11), а межгодовые отличия вызваны климатическими условиями.

Так, для северо-западной части моря характерен один летний максимум продукции, для глубоководной части - один мощный весенний максимум в годы с суровыми зимами и два максимума - весенний и летний в годы с тёплыми зимами. Зимний, поздневесенний и летний максимумы продукции обычно наблюдаются в южных прибрежных районах вдоль анатолийского побережья.

Особенности изменения продукционного цикла фитопланктона дают основание полагать, что в холодные зимы, когда температура воды в поверхностном слое опускается ниже 8 С , создаются благоприятные условия для развития диатомовых водорослей в весенний период над куполами циклонических образований. К таким условиям относятся: 1) подъём основного пикноклина и поступление биогенных веществ в зону фотосинтеза; 2) уменьшение толщины гомотермного слоя и образование градиента плотности, удерживающего фитопланктонное сообщество в слое фотосинтеза.

В тёплые зимы менее интенсивное конвективное перемешивание сопровождается слабой эрозией пикноклина, что приводит к уменьшению восходящего потока биогенных

веществ к поверхности и соответственно к снижению уровня продуктивности.

В течение десятилетнего периода среднегодовая продукция фитопланктона в различных районах моря колебалась от 110 до $271 \text{ г С м}^{-3}\text{год}^{-1}$ (табл. 2) и для всей акватории моря составила в среднем $152 \text{ г С м}^{-3}\text{год}^{-1}$. Максимальная продуктивность фитопланктона получена для районов 4 - 6, расположенных у западных берегов ($176 - 271 \text{ г С м}^{-3}\text{год}^{-1}$), минимальная - на северном шельфе вдоль кавказского и крымского побережья ($110 \text{ г С м}^{-3}\text{год}^{-1}$). Межгодовые различия среднегодовой первичной продукции для всего моря не превышают 20% . Слабые различия суммарной продуктивности моря обусловлены тем, что в холодные зимы она повышается в глубоководных районах, но снижается в районах, подверженных стоку рек у западных берегов.

В тёплые зимы наблюдается обратная ситуация - повышение продукции у западных берегов и понижение в глубоководной части моря. В районах, не подверженных обильному речному стоку, уровень продукции и его межгодовая вариабельность ниже, чем в западной части моря (табл. 2). Причина может заключаться в межгодовых климатических различиях, связанных с объёмом речного стока, направленностью и силой ветра и стратификацией воды.

Суммарная продукция фитопланктона всей акватории моря, рассчитанная как произведение площади моря ($423 \times 10^6 \text{ км}^2$) на среднегодовое значение первичной продукции в слое фотосинтеза, изменялась от 59 до 71 и в среднем составила $62,4 \pm 4 \text{ млн. т С-г,од}^{-1}$ (табл. 2).

В глубоководных районах (1 - 3), занимающих 63% площади моря, образуется 59% суммарной продукции (табл. 2).

На долю продуктивных районов у западных берегов моря (районы 4 - 6), составляющих 14% площади моря, приходится 21% суммарной продукции.

Приведённые данные среднегодовой (за 10 лет) первичной продукции фитопланктона в слое фотосинтеза для отдельных районов

Первичная продукция как основа промысловой продуктивности

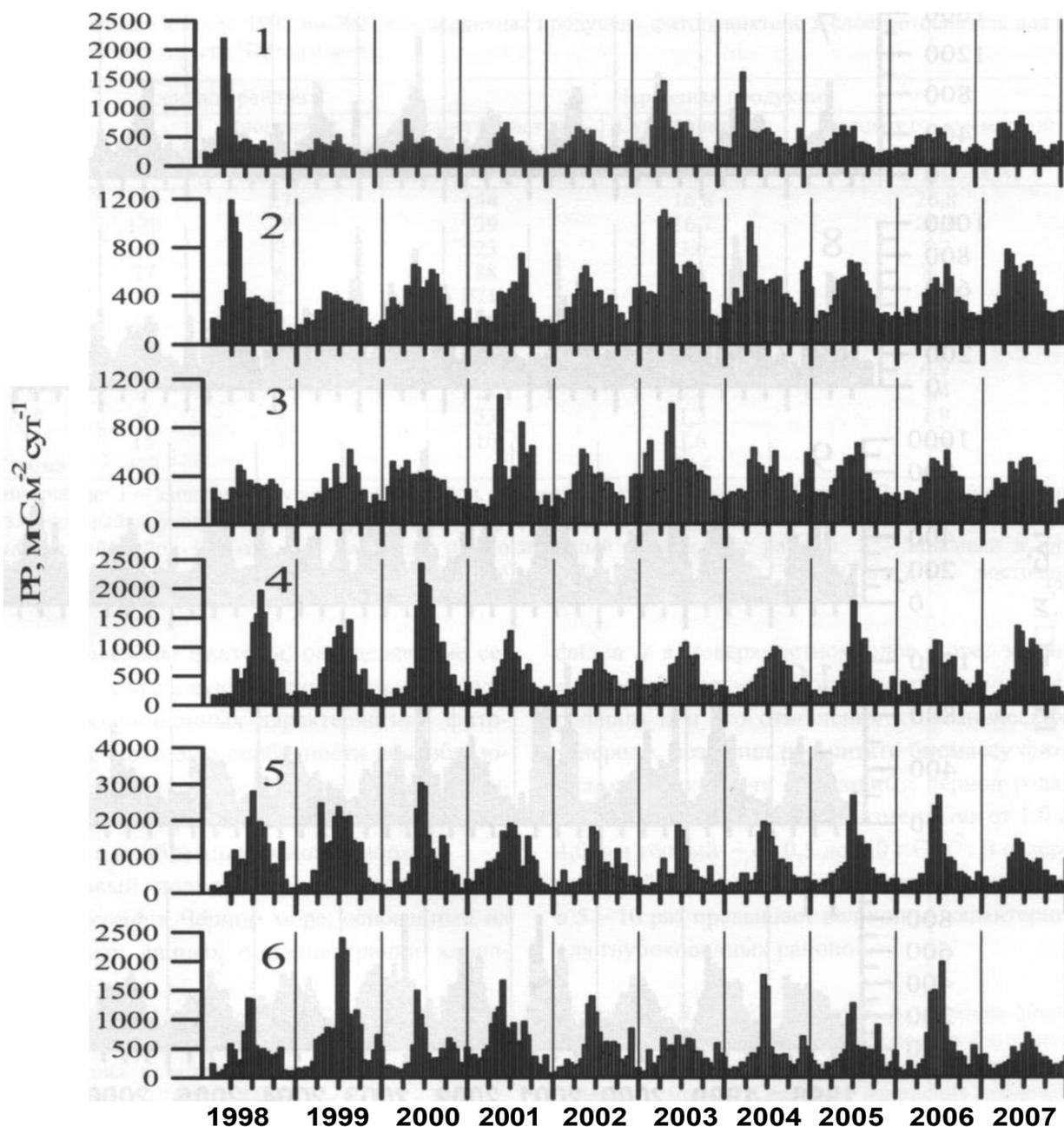


Рис. 10 Временная динамика первичной продукции в слое фотосинтеза (PP, мг С м⁻² сут⁻¹), рассчитанная в среднем для 1 - 6 районов Чёрного моря по разработанному региональному алгоритму с использованием данных SeaWiFS (данные с 1998 по 2004 гг. опубликованы в (Финенко и др., 2009) и дополнены новыми результатами за 2005 - 2007 гг.)

и всего Чёрного моря являются наиболее точными по сравнению с оценками, предпринятыми ранее (Ведерников, Демидов, 2002; Демидов, 2008; Сорокин, 1982), поскольку впервые проведена оценка первичной продукции фитопланктона для всей акватории моря с высокой пространственной и временной дискретностью в течение десятилетнего периода.

Если судить о трофическом статусе Чёрного моря по годовым величинам первичной продукции фитопланктона, то следует признать, что большая часть его акватории относится к типично мезотрофным водам, к эвтрофному типу принадлежат лишь прибрежные воды, расположенные вблизи рек.

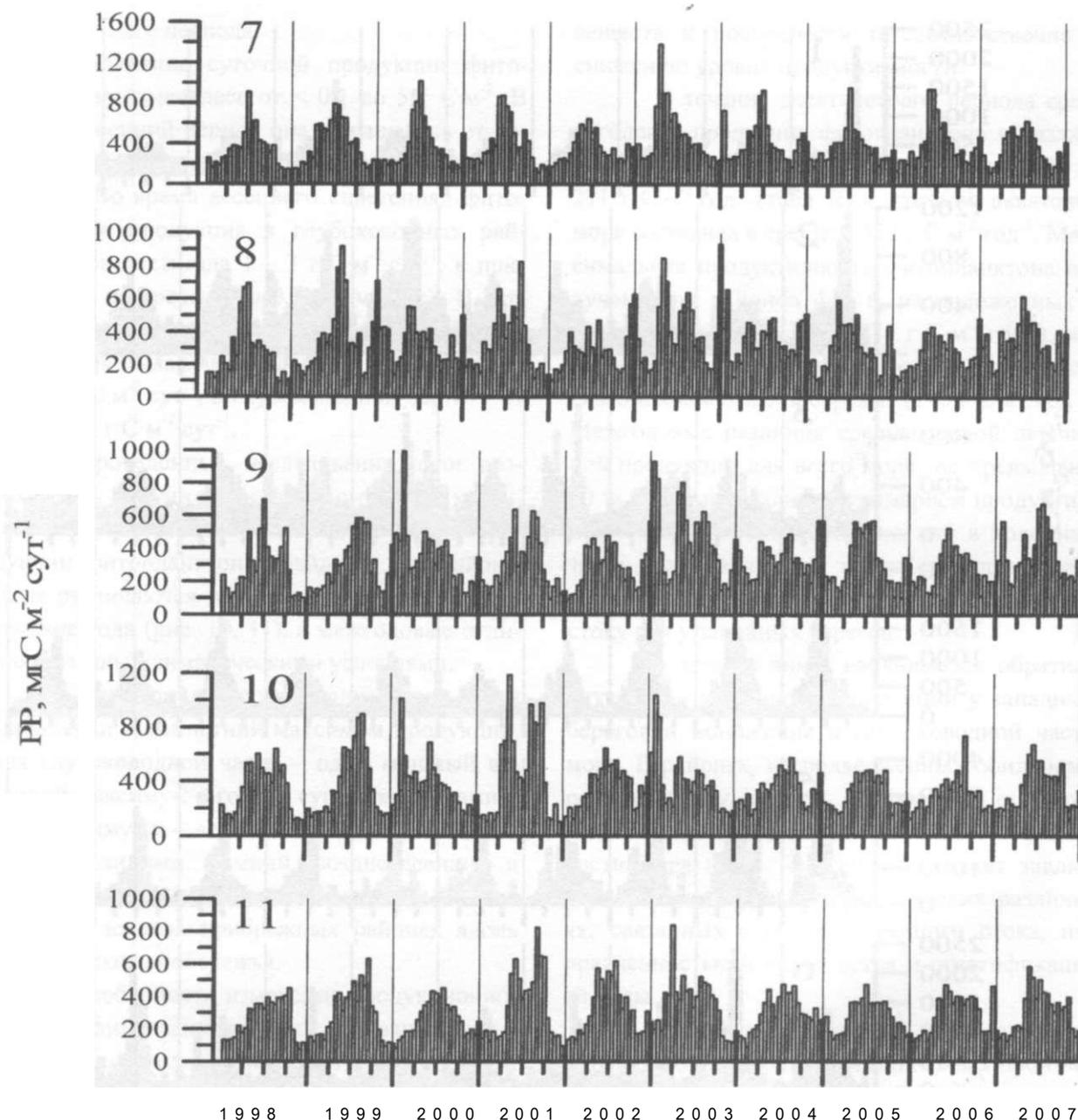


Рис. 11 Временная динамика первичной продукции в слое фотосинтеза (PP, мг С-м⁻²сут⁻¹), рассчитанная в среднем для 7-11 районов Чёрного моря по разработанному региональному алгоритму с использованием данных SeaWiFS (данные с 1998 по 2004 гг. опубликованы в (Финенко и др., 2009) и дополнены новыми результатами за 2005 - 2007 гг.)

Таким образом, полученные данные позволили впервые характеризовать межгодовые колебания продуктивности фитопланктона и показать, что в экосистеме Чёрного моря первично-продукционные процессы достаточно устойчивы.

Заключение. Региональные алгоритмы оценки содержания пигментов, биомассы фи-

топланктона и первичной продукции, основанные на спутниковой информации и учитывающие закономерности изменения биооптических и фотобиологических характеристик от факторов среды, открывают новые возможности для исследования биологической продуктивности моря на разных временных и пространственных масштабах.

Первичная продукция как основа промышленной продуктивности

Табл. 2 Среднегодовая (с 1998 по 2007 гг.) первичная продукция фитопланктона в слое фотосинтеза для отдельных районов и всего Чёрного моря

Район	Площадь района		Первичная продукция		
	10 ³ , км ²	Процент от общей площади, %	Среднегодовая за 10 лет в слое фотосинтеза, г См ⁻¹ год ⁻¹	Суммарная для района ЮЧС год ⁻¹	Процент от суммарной продукции всего Чёрного моря, %
1	116	27	144	16,8	26,8
2	120	29	139	16,7	26,8
3	29	7	123	3,6	5,7
4	27	6	188	5,1	8,1
5	20	5	271	5,4	8,7
6	14	3	176	2,5	4,0
7	39	9	143	5,6	8,9
8	26	6	119	3,1	4,9
9	7	2	121	0,8	1,4
10	9	2	133	1,2	1,9
11	15	3	ПО	1,6	2,6
Сумма	423			62,4	

Примечание: 1 - западный глубоководный район, 2 - восточный глубоководный район, 3 - восточный антициклональный круговорот, 4 - северо-западный прибрежный район (Днепр-Бугский район), 5 - западный прибрежный район (Дунай), 6 - западный и юго-западный прибрежные районы, 7 - западный и юго-западный склон шельфа, 8 - южный шельф (30° - 35° в.д.), 9 - южный шельф (35° - 40° в.д.), 10 - восточный шельф, 11 - северный шельф

Выявлены факторы, определяющие сезонную и межгодовую изменчивость структурных и продукционных характеристик фитопланктона. Показаны особенности новообразования органического вещества в процессе фотосинтеза на северо-западном шельфе, в глубоководных и прибрежных районах моря.

Новый подход для оценки биомассы фитопланктона в Чёрном море, основанный на спутниковых данных о концентрации хлоро-

филла *a* в поверхностном слое море, закономерностях вертикального распределения хлорофилла *a* и его отношения к органическому углероду, позволил рассчитать биомассу фитопланктона, которая в холодный период года в глубоководной части моря изменяется от 1,0 до 4,0, а в тёплый - от 0,5 до 1,0 г См⁻¹. В северо-западной части моря биомасса фитопланктона в 5 - 10 раз превышает величины, характерные для глубоководных районов.

Берсенева Г. П., Чурилова Т. Я., Георгиева Л. В. Сезонная изменчивость хлорофилла и биомассы фитопланктона в западной части Чёрного моря // *Океанология*. - 2004. - **44**, № 3. - С. 389 - 398.

Ведерников В. И. Первичная продукция и хлорофилл в Чёрном море в летне-осенний период // Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Чёрного моря. - М: Наука, 1989. - С. 65 - 83.

Ведерников В. И., Демидов А. Б. Вертикальное распределение первичной продукции и хлорофилла в разные сезоны в глубоководных районах Чёрного моря // *Океанология*. - 1997. - **37**, № 5. - С. 376-384.

Ведерников В. И., Демидов А. Б. Долговременная и сезонная изменчивость хлорофилла и первичной продукции в восточных районах Чёрного моря // Комплексные исследования северо-восточной части Чёрного моря. - М, 2002. - С. 212 -234.

Ведерников В. И., Коновалов Б. В., Кобленц-Мишке О. И. Сезонные изменения пигментов фитопланктона в прибрежных водах северо-восточной части Чёрного моря // Сезонные изменения черноморского планктона. - М: Наука, 1983. - С. 66 - 84

Винберг Г. Г., Муравлева Е. П., Финенко З. З. Некоторые данные по содержанию хлорофилла в планктоне и первичной продукции Черного моря // *Тр. Севастоп. биол. ст.* - 1962. - **17**. - С. 212 - 220.

Демидов А. Б. Сезонная изменчивость и оценка годовых величин первичной продукции фитопланктона в Черном море // *Океанология*. - 2008. - **48**, jfe 5. - С. 718—733!

Кривенко О. В. Динамика потребления неорганических соединений азота микропланктоном в Черном море: Автореф. дисс... канд. биол. наук: 03.00.17 - гидробиология. - Севастополь, 2005. - 20 с.

Кривенко О. В. Основные закономерности формиро-

- вания "новой" и регенерационной продукции в Черном море // Морск. гидрофиз. журн. - 2006. - № 6. - С. 29-43.
- Микаэлян А. С., Нестерова Д. А., Георгиева Л. В. Зимнее "цветение" *Nitzschia delicatula* в открытых водах Черного моря // Зимнее состояние экосистемы открытой части Черного моря. - М., 1992. - С. 58 - 71.
- Нестерова Д. А., Георгиева Л. В. Вертикальное распределение фитопланктона Черного моря в феврале // Зимнее состояние экосистемы открытой части Черного моря. - М., 1992. - С. 51 - 57.
- Овчинников И. М., Москаленко Л. В., Попов Ю. И. и др. Некоторые особенности зимней гидрологической обстановки Черного моря // Изменчивость экосистемы Черного моря: естественные и антропогенные факторы. - М.: Наука, 1991. - С. 8 - 25.
- Рябцев Ю. Н. Анализ формирования холодного промежуточного слоя в Черном море // Морск. гидрофиз. журн. - 2001. - № 1. - С. 32 - 45.
- Сорокин Ю. И. Первичная продукция фотосинтеза в Черном море // Изв. АН СССР. Сер. биол. - 1964. - № 5. - С. 749-757.
- Сорокин Ю. И. Черное море. - М.: Наука, 1982. - 216 с.
- Стедьмах Л. В., Бабич И. И. Сезонные изменения отношения органического углерода к хлорофиллу "а" в фитопланктон прибрежных вод Черного моря в районе Севастополя // Океанология. - 2003. - 43, № 6. - С. 875 - 884.
- Суслин В. В., Чурилова Т. Я., Сосик Х. М. Региональный алгоритм расчета концентрации хлорофилла а в Черном море по спутниковым данным SeaWiFS // Морск. экол. журн. - 2008. - № 2. - С. 24-42.
- Титов В. Б. Формирование зимней гидрологической структуры Черного моря в зависимости от суровости зим // Океанология. - 2000. - 40, № 6. - С. 826 - 832.
- Финенко З. З. Первичная продукция в Черном, Азовском морях и тропической части Атлантического океана...Дисс... канд. биол. наук по специальности гидробиология - Минск, 1966. - 180 с.
- Финенко З. З. Расчет продукции фитопланктона в Черном море по содержанию хлорофилла // Биология моря. - Киев, 1970. - Вып. 19. - С.74 - 82.
- Финенко З. З. Продукция фитопланктона // Основы биологической продуктивности Черного моря. - Киев: Наук. думка, 1979. - Гл. 5. - Фитопланктон. - С. 88-98.
- Финенко З. З. Первичная продукция в летний период // Динамика вод и продуктивность Черного моря. - М.: АН СССР, 1988. - С. 315 - 322.
- Финенко З. З. Первичная продукция Черного моря: экологические и физиологические характеристики фитопланктона // Экология моря. - 2001. - Вып. 57. - С. 60-67.
- Финенко З. З., Крупаткина Д. К. Первичная продукция в Черном море в зимне-весенний период // Океанология. - 1993. - 33, № 1. - С. 97- 104.
- Финенко З. З., Суслин В. В., Чурилова Т. Я. Региональная модель для расчета первичной продукции Черного моря с использованием данных спутникового сканера цвета SeaWiFS // Морск. экол. журн. - 2009. - 8, № 1. - С.81 - 106.
- Финенко З. З., Чурилова Т. Я., Ли Р. И. Вертикальное распределение хлорофилла и флуоресценции в Черном море // Морск. экол. ж. - 2005. - 4, № 1. - С. 15-45.
- Финенко З. З., Чурилова Т. Я., Сосик Х.М. Вертикальное распределение фотосинтетических характеристик в Черном море // Океанология. - 2004. - 44, № 2. - С. 222-237.
- Финенко З. З., Чурилова Т. Я., Сосик Х. М., Бастурк О. Изменчивость фотосинтетических параметров фитопланктона в поверхностном слое Черного моря // Океанология. - 2002. - 42, № 1. - С. 53 - 67.
- Чурилова Т. Я. Сезонная и межгодовая вариабельность глубины зоны фотосинтеза в Черном море по модельным расчетам // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа: Сб. науч. тр. - Севастополь, 2009. - Вып. 19. - С. 265 - 278.
- Чурилова Т. Я., Берсенева Г. П., Георгиева Л. В. Изменчивость био-оптических характеристик фитопланктона в Черном море // Океанология. - 2004. - 44, № 2. - С. 208-221.
- Чурилова Т.Я., Берсенева Г.П., Георгиева Л.В., Брюнцева Ю.В. Биооптические характеристики фитопланктона в период зимне-весеннего «цветения» в Черном море // Морск. гидрофиз. журн. - 2001. - № 5. - С. 28-40.
- Finenko Z. Z. Production in Plant Populations // New-York. Marine Ecology. - 1978. - 4. - P. 13 - 87.
- Finenko Z. Z. Seasonal phytoplankton cycle in the contrastic ecosystems of the Black Sea // Oceanography. - 1998. - 11 (Suppl), № 2. - P. 46.
- Oguz T. Climatic regulation of the Black Sea // State of the Environment of the Black Sea (2001 - 2006/7). - Istanbul, Turkey, 2008. - P. 419-420.
- Stelmakh L. V., Yunev O. A., Finenko Z. Z. et al. Peculiarities of seasonal variability of primary production in the Black Sea // Ecosystem modeling as a management tool for the Black Sea. - Dordrecht: Kluw. Acad. Publ, 1998. - 1. - P. 93 - 104.
- Suslin V., Sosik ft., Chuhlova T, Korolev S. Remote Sensing of Chlorophyll a Concentration and Color Detrital Matter Absorption in the Black Sea: A Semi-Empirical Approach for the Sea-Viewing Wide Field-of-View Sensor (SeaWiFS) // Ocean Optics XIX: Conf. Proc- Italy, 6-10 Oct. 2008. - 6 p (CD-ROM).
- Yunev O. A., Vedernikov V. I., Bastuk O. et al. Long-term variations of surface chlorophyll a and primary production in the open Black Sea // MEPS. - 2002. - 230. - P. 11-28.

7.2. Оценка биомассы фитопланктона в Чёрном море за период 1948 - 2001 гг.

Биомасса фитопланктона и основные тенденции её долговременной изменчивости являются ключевыми показателями при определении трофического статуса и динамики развития морских экосистем. Начало количественному изучению черноморского фитопланктона положено в 20 - 30-е годы прошлого столетия работами П. И. Усачёва и Г. И. Коноплева. Регулярные исследования фитопланктона в открытых водах Чёрного моря начаты С. М. Малятским и Н. В. Морозовой-Водяницкой, работы которых легли в основу представлений о развитии черноморского фитопланктона. Было установлено (Морозова-Водяницкая, 1950, 1954), что в открытых районах Чёрного моря биомасса фитопланктона варьирует от 5 до 20 гм², и глубинные воды открытой части моря являются постоянным источником биогенных элементов, обеспечивая развитие водорослей на протяжении всего года.

В 1950-е годы, в связи с изучением перспектив рыбного промысла, проводились комплексные съёмки Чёрного моря, позволившие детально описать пространственную и вертикальную структуру распределения фитопланктона, а также оценить его сезонную изменчивость (Белогорская, Кондратьева, 1965; Кондратьева, Белогорская, 1961; Пицык, 1950, 1968). В 1960-е годы проводились многочисленные исследования фитопланктона северо-западной части Чёрного моря (Иванов, 1958; Маштакова, 1964; Петрова, 1963; Сколка, Бодяну, 1963; и др.), которые показали, что количественное развитие фитопланктона в этой области моря, как в пространстве, так и во времени, в первую очередь, определяется интенсивностью материкового стока. Из обобщения результатов многолетних исследований, выполненных в работе (Кондратьева, Белогорская, 1961), следует, что в открытых районах Чёрного моря с 1948 по 1956 гг. величины биомассы фитопланктона не претерпевали резких изменений по сезонам и годам, в то время как в се-

веро-западной части они могли различаться более чем в 20 раз. Следующий этап интенсивного изучения черноморского фитопланктона начался в конце 1970-х гг. Полученные за последние 30 лет материалы позволили проанализировать сезонную, пространственную и многолетнюю изменчивость биомассы фитопланктона в Чёрном море (Георгиева, 1993; Маштакова, Роухийнен, 1979; Mikaelyan, 1997; Nesterova et al, 2009).

Представления об общем запасе фитопланктона в Чёрном море ограничиваются оценками его суммарной биомассы, выполненными для периода с 1946 по 1956 гг. (Кондратьева, Белогорская, 1961), а также для летнего сезона 1989 г. (Сеничкина и др, 1989). Очевидно, что для оценки современного состояния и тенденций развития черноморской экосистемы этих сведений недостаточно.

Оценить общую биомассу фитопланктона и изменение её запасов на протяжении второй половины прошлого века позволяют материалы междисциплинарного банка данных «Black Sea Database supplied with Ocean Base 3.07 DBMS» (Black Sea Database..., 2003). На их основе, с учётом не вошедших в него литературных данных (Белогорская, 1959; Георгиева, 1969; Зернова, Незлин, 1983; Иванов, 1960; Ковалёва, 1969; Кондратьева, Белогорская, 1961; Кошевой, 1960; Кузьменко, Сеничкина, 2001; Морозова-Водяницкая, 1950, 1954; Суханова, Беляева, 1980; Пицык, 1950) был создан массив информации, содержащий результаты измерений биомассы фитопланктона в Чёрном море за период 1948 - 2001 гг. Он содержит сведения о 8900 определениях, выполненных сотрудниками ИнБЮМ (Украина, 1948 - 1995 гг.), ИО РАН (Россия, 1978 - 2001), Института морских наук (Турция, 1995 - 1996), Института морских исследований и развития (Румыния, 1976 - 1991) на 2404 станциях более чем в 60 научных экспедициях.

Для характеристики распределения рассматриваемых станций по пространству, они были сгруппированы по $1^{\circ} \times 1^{\circ}$ квадратам простой географической сетки. Количество станций в каждом квадрате приведено на рис. 1.

Видно, что более 60 % всех станций сосредоточено в приустьевой зоне Дуная и вблизи юго-восточного побережья Крыма, а на остальной акватории они распределены достаточно равномерно.

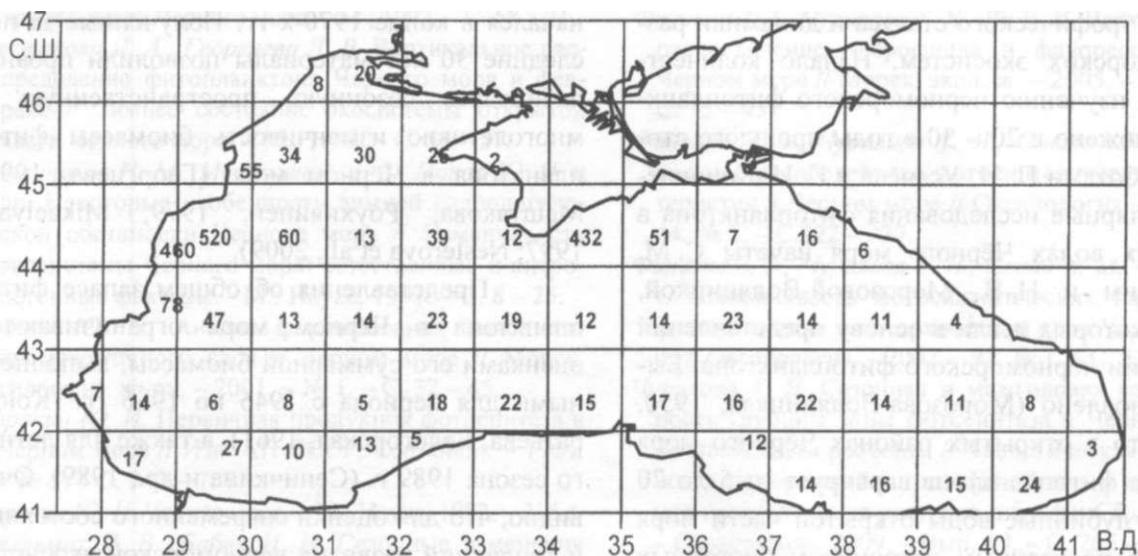


Рис. 1 Количество станций, где проводились определения биомассы фитопланктона (по $1^{\circ} \times 1^{\circ}$ квадратам простой географической сетки) за период с 1948 по 2001 гг.

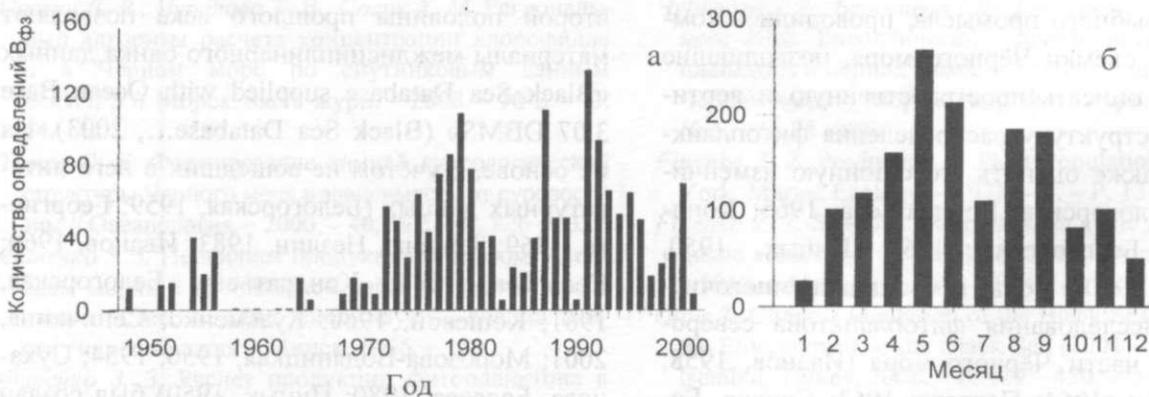


Рис. 2 Количество определений биомассы фитопланктона (n) в зоне фотосинтеза Чёрного моря по отдельным годам (а) и месяцам (б)

Количество определений биомассы фитопланктона в зоне фотосинтеза в отдельные годы рассматриваемого периода представлено на рис. 2 а, из которого следует, что данные распределены неравномерно: наименьшая обеспеченность данными соответствовала периоду наблюдений с 1948 по 1972 гг. До 1968 г. отдельные годы представлены материалами, относящимися только к одному месяцу. Число

определений биомассы водорослей, выполненных в отдельные месяцы (рис. 2б), варьирует от минимального количества в декабре - январе (менее 50) и до максимального (262) - в мае. Если разделить год условно на два основных периода - холодный (ноябрь - апрель) и тёплый (май - октябрь), то данных, характеризующих тёплый период, в среднем в 1,8 раза больше, чем холодный. Число определений

биомассы фитопланктона, выполненных в поверхностном слое, в среднем на 20 % больше, чем в зоне фотосинтеза. При этом картина обеспеченности данными наблюдений по отдельным месяцам и годам сохраняется. Выбирая масштаб осреднения, исходили из его минимально возможной величины, которая, с одной стороны, позволит добиться однородности данных в границах осреднения, а с другой, будет достаточно обеспечена данными наблюдений. Учитывая распределение данных наблюдений по акватории моря (рис. 1), минимальный масштаб осреднения по пространству не может быть меньше $1^\circ \times 1^\circ$. Для характеристики временной изменчивости был выбран месячный интервал, который сопоставим с длительностью отдельных стадий сезонной сукцессии фитопланктона и, в то же время, хорошо обеспечен данными (рис. 26).

Как известно, методика измерения численности и биомассы фитопланктона с 1948 г. по настоящее время претерпела существенные изменения, суть которых заключалась в усовершенствовании процедуры концентрирования фитопланктона, его фиксации и техники микроскопирования. С 1948 по 1977 гг. концентрирование фитопланктона проводилось методом осаждения (Белогорская, Кондратьева, 1965; Георгиева, 1969; Кондратьева, Белогорская, 1961; Пицык 1950, 1968), начиная с 1978 г. и по настоящее время в основном используется метод мягкой обратной фильтрации. Он позволяет анализировать пробы фитопланктона в живом состоянии без фиксации, сохраняя при этом целостность клеток тонкостенных перидиней, жгутиковых и кокколитин, и не ограничивает объёма воды, необходимого для учёта численности водорослей, которая может значительно варьировать в зависимости от глубины, района и сезона года (Суханова, Беляева, 1980). Сравнительный анализ данных, полученных методом осаждения и методом обратной фильтрации, показал, что первый занижает результаты примерно в 2 - 4 раза (Суханова, Ратькова, 1977). Дальнейшее совершенствование метода измерения биомассы фитопланкто-

на в основном связано с техникой микроскопирования. С 1989 г. для определения численности фитопланктона в Чёрном море используется люминесцентная и флуоресцентная микроскопия (Микаэлян и др., 2007), что позволяет учесть более широкий размерный спектр микроводорослей и, соответственно, с большей точностью оценить их численность и биомассу. Очевидно, что при сопоставлении и анализе результатов долговременных измерений биомассы фитопланктона всегда следует учитывать особенности модификации метода, использовавшегося при определении численности и биомассы водорослей в тот или иной период времени (Георгиева, Сеничкина, 1996; Суханова, Ратькова, 1977; Mикаэлян, 1997).

Среднемноголетняя оценка запасов фитопланктона в Чёрном море. При определении запасов фитопланктона по данным разрозненных многолетних наблюдений, прежде всего, необходимо оценить вариабельность его биомассы во времени и пространстве. Для анализа пространственной и временной изменчивости фитопланктона использовали два основных показателя (выраженных в единицах сырой массы): биомассу на поверхности моря ($\text{г}\cdot\text{м}^{-2}$) и интегральную биомассу ($\text{г}\cdot\text{м}^{-2}$) в слое, где концентрируется подавляющая часть микроводорослей. Нижняя граница этого слоя в глубоководной области моря (за 100 м изобатой) была ограничена 50 м, а в шельфовой зоне для её оценки использовали глубину, на которой биомасса водорослей составляла менее 10 % от её значения в максимуме. В результате толщина этого слоя в различных районах западного и северо-западного шельфа варьировала от 10 м (на наиболее мелководных участках) до 20 - 25 м (на основной части шельфа). В дальнейшем для краткости мы будем называть этот слой зоной фотосинтеза, на основании того, что распределение фотосинтетических процессов по вертикали тесно связано с изменением биомассы продуцентов, при этом понимая условность такого допущения в строгом смысле термина «эвфотический слой».

Для оценки пространственной изменчивости биомассы фитопланктона были рассчитаны её среднемноголетние (\bar{B}_j и B_j) и среднемесячные (B_i и B_i) для каждого i -того месяца значения в поверхностном слое и в зоне фотосинтеза соответственно по всем обеспеченным данными наблюдениям $1^\circ \times 1^\circ$ j -тым квадратам (рис. 1), а также среднеквадратические отклонения этих параметров ($\sigma \bar{B}_j$, σB_j и σB_i , σB_i соответственно).

Картина пространственного распределения среднемноголетних B_j (рис. 3а) соответствует сложившимся представлениям о

продуктивности отдельных районов Чёрного моря. Наиболее высокие значения биомассы характерны для непосредственно прилегающих к берегу участков северо-западного шельфа (более 50 г-м^{-2}). С юга эта область ограничивается $44^\circ - 45^\circ$ с. ш., что совпадает с границей распространения высоких концентраций основных биогенных элементов в северо-западной части моря (СЗЧ), полученной по данным о распределении их среднемноголетних значений (Геворгиз и др., 2005). В центральной и северной частях моря и на северо-западном шельфе среднемноголетняя биомасса фитопланктона составляла $30 - 40 \text{ г-м}^{-2}$, при коэффициенте вариации средней $150 - 250 \%$.

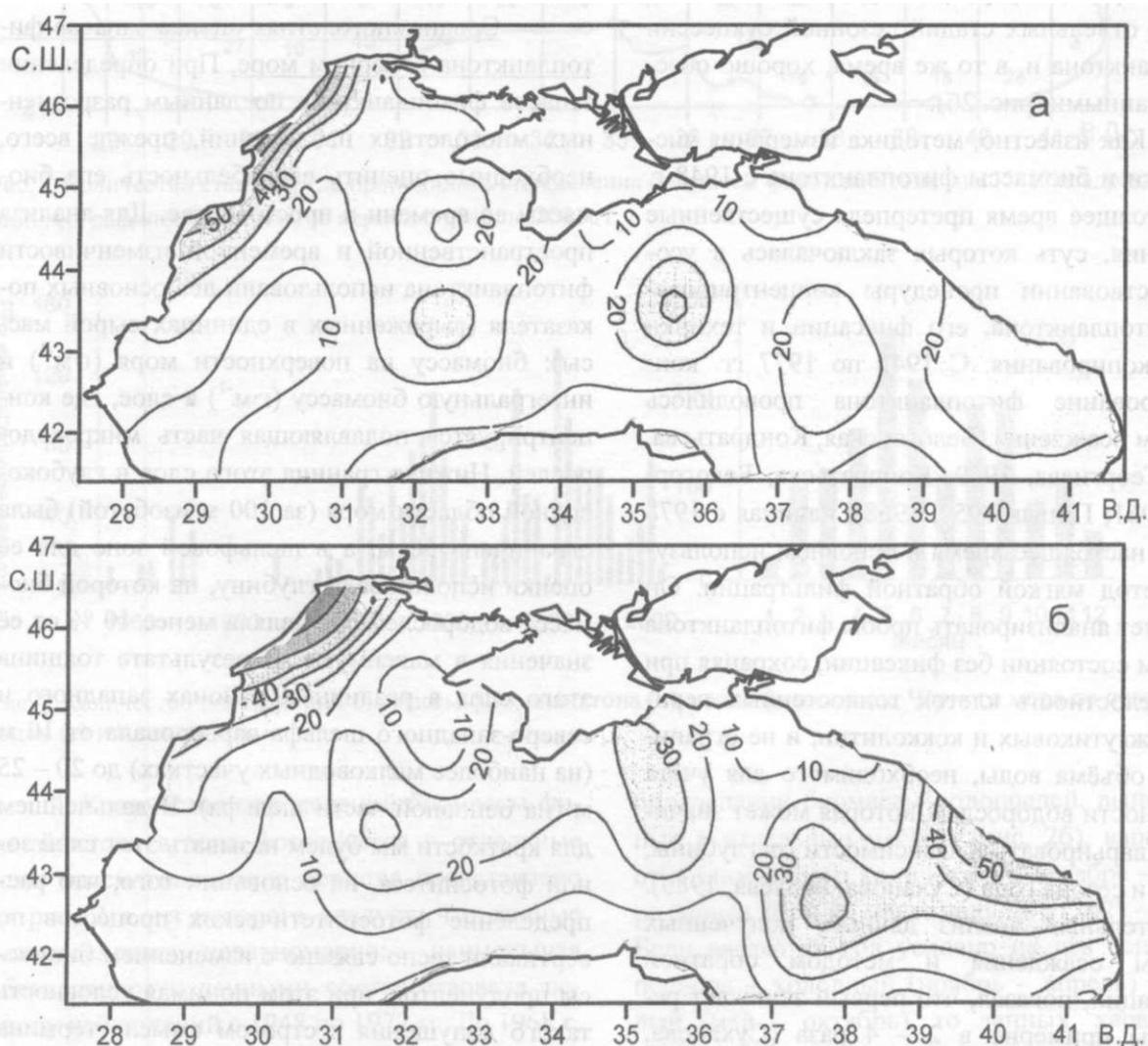


Рис. 3 Пространственное распределение: (а) – среднемноголетних значений биомассы фитопланктона (\bar{B}_j , г-м^{-2}) и (б) – среднеквадратических отклонений её годового хода ($\sigma \bar{B}_j$) в зоне фотосинтеза Чёрного моря

Первичная продукция как основа промысловой продуктивности

Биомасса фитопланктона на большей части остальной акватории Чёрного моря изменялась от 10 до 20 г·м⁻² (коэффициент вариации средней снижался и изменялся в интервале 80 - 100 %). На этом фоне выделяются несколько локальных участков, где среднемноголетние значения биомассы достигали 30 - 40 г·м⁻². В центральной части моря их положение соответствует куполам западного и восточного циклонических круговоротов (Изменчивость..., 1984), которые выделяются более интенсивным развитием фитопланктона в зимний период (Суханова и др., 1991; Финенко, Крупаткина, 1992). Коэффициент вариации рассматриваемого параметра в этой области составлял 80 %. Более высокая степень вариабельности среднемноголетних значений (с коэффициентом вариации до 150 %) характерна для прибрежных вод в юго-восточной части моря. Увеличение средней биомассы фитопланктона в этой области, очевидно, связано со вспышкой развития водорослей за счёт дополнительного поступления биогенных элементов с речным стоком в период весеннего половодья. Таким образом, пространственное распределение среднемноголетних значений биомассы фитопланктона соответствует имеющимся представлениям о продуктивности отдельных районов Чёрного моря и отражает её связь с динамикой вод.

В качестве меры сезонной изменчивости биомассы фитопланктона рассматривали среднеквадратическое отклонение её годового хода (σ_{V_t}). Пространственное распределение величины этого показателя по морю (рис. 36) достаточно неоднородно, но в целом соответствует распределению среднемноголетних значений биомассы (рис. 3а). Из сопоставления этих двух рисунков следует, что на основной части акватории внутригодовые колебания биомассы фитопланктона составляют 75 - 100 % от среднемноголетнего значения. Более высокая степень внутригодовой вариабельности (200 - 300 %) характерна для двух районов: в юго-восточной части моря и вблизи восточного побережья Крыма (рис. 3б)

На основании среднемноголетних значений биомассы водорослей в отдельных 1°х² квадратах и с учётом площади последних, для каждого квадрата рассчитали запасы фитопланктона в поверхностном слое и в зоне фотосинтеза. Получено, что в период с 1948 по 2001 гг. среднемноголетняя суммарная биомасса черноморского фитопланктона составляла 300 тыс. т. и 7,9 млн. т (сырой массы) в поверхностном слое и в зоне фотосинтеза соответственно. Значение аналогичного показателя, рассчитанного (Кондратьева, Белогорская, 1961) для периода 1948 - 1956 гг., примерно в два раза ниже этой величины. Наиболее существенные отличия в запасах фитопланктона получены для северо-западной части моря. Однако, как отмечают сами авторы, в их расчеты не входили результаты определений биомассы в районах, расположенных непосредственно в зоне влияния речных и береговых стоков. Отличительной, особенностью этой зоны является периодическое массовое развитие водорослей, за счет которого различия в биомассе фитопланктона для одного и того же периода могут достигать порядка величин (Кондратьева, Белогорская, 1961). Кроме того, для количественной оценки численности и биомассы водорослей в этот период использовался метод осаждения, который по сравнению с методом обратной фильтрации занижает реальную биомассу фитопланктона в 2 - 4 раза (Суханова, Ратькова, 1977). Поэтому двукратное увеличение биомассы фитопланктона по настоящим оценкам не может служить доказательством существенного изменения трофического статуса моря по сравнению с серединой прошлого века. На отсутствие выраженных отличий в оценках биомассы фитопланктона в Черном море в летние месяцы 1948 - 1956 гг. (Кондратьева, Белогорская, 1961) и летом 1989 г. указывается и в работе (Сеничкина и др., 1991). Суммарная биомасса фитопланктона в эти периоды времени составляла 3 - 7 млн. т и 6,6 млн. т сырого веса соответственно.

Оценки вклада отдельных частей Чёрного моря в суммарную биомассу фитопланк-

тона проведены по трём областям, выделенным на основании пространственного распределения среднемноголетних значений биомассы (рис. 3а). Первая область - это наиболее продуктивная северо-западная часть моря, к которой отнесено 14 квадратов, расположенных на северо-западном шельфе (до 200-м изобаты) севернее 43°с.ш. (рис. 1). Остальную часть акватории по этой же широте разделили на две половины - северную и южную, учитывая тенденцию к снижению среднемноголетних значений биомассы в южной части моря (рис. 3а). Среднемноголетние значения биомассы в по-

верхностном слое и в зоне фотосинтеза в квадратах, относящихся к каждой из выделенных областей, были усреднены, а величины запасов биомассы, соответственно, суммированы. Согласно расчётам, среднемноголетняя биомасса фитопланктона в поверхностном слое Чёрного моря изменяется от минимальных значений (0,36 гм³) в южной половине моря до 2,1 гм³ - в СЗЧ (табл. 1). Около половины запасов фитопланктона поверхностного слоя (табл. 1) сосредоточено в СЗЧ, четверть в южной, и менее трети - в северной половине моря.

Табл. 1 Среднемноголетняя (V_0 и V_0) и суммарная ($L V_0$ и $E 5_{,}$) биомасса фитопланктона (сырая) соответственно в поверхностном слое и в зоне фотосинтеза по отдельным районам Чёрного моря (за период с 1948 по 2001 г.)

Районы моря	Площадь районов 10 ⁴ км ²	Средне-многолетняя V_0 , гм ³	Средне-многолетняя V_0 , г-м ³	$2 V_0$ 10 ³ т	$2 V_0$ %	$2 V_0$ 10 ⁶ т	ΣV_0 %
Северная часть	151	0,62	19,9	90	29	3,1	39
Южная часть	204	0,36	12,4	70	24	2,6	32
СЗЧ	73	2,1	35,6	140	47	2,3	29
Общая	428	0,83	20,2	310	100	7,9	100

В зоне фотосинтеза среднемноголетняя биомасса фитопланктона варьирует по акватории моря, также как и в поверхностном слое (табл. 1): минимальные значения характерны для южной части моря (12,4 г-м³), максимальные - для СЗЧ (35,6 г-м³). При этом вклад СЗЧ в суммарную биомассу фитопланктона в зоне фотосинтеза составляет около 30 %, примерно треть водорослей сосредоточена в южной половине моря и до 40 % - в его северной части.

Величина суммарной годовой первичной продукции в Чёрном море, по разным оценкам, составляет 0,08 - 0,1-10⁶ т-С-год³ (Сорокин, 1982; Финенко и др, 2009). Полученная нами общая биомасса черноморского фитопланктона, выраженная в углеродных единицах, при использовании коэффициента 0,08 (Финенко и др, 2009), соответствует 0,63-10⁶ т-С. Тогда суточный и годовой коэффициент П/Б, рассчитанные по среднегодовой величине продукции фитопланктона (Финенко и др, 2009) и его биомассе - 0,63 10⁶ т-С, будут

составлять 127 год³ и 0,34 сут³, или соответственно 158 год³ и 0,43 сут³ (Сорокин, 1982). Как показали результаты экспериментальных исследований, среднесуточные величины П/Б в верхнем перемешанном слое открытой части Чёрного моря составляли в феврале - начале апреля 1991 г. - 0,18 сут³ (Сорокин и др, 1992), в марте - апреле 1988-го - 0,1 сут³ (Шушкина, Виноградов, 1991), в мае 1984-го - 0,23 сут³, в сентябре - октябре 1984 г. - 0,52 сут³, в июле - сентябре 1989-го - 0,31 сут³ (Шушкина, Виноградов, 1991) и в сентябре - октябре 2005 г. - 0,4 сут³ (Стельмах и др, 2009). Исходя из данных по биомассе фитопланктона и его продукции, полученных в мае - июне 1986 г. для прибрежных и мористых акваторий восточной части Чёрного моря (Ведерников, Микаэлян, 1989), среднесуточные значения П/Б в этих районах составляли 0,63 ± 0,11 и 0,78 ± 0,08 сут³ соответственно. После осреднения всех выше приведённых данных среднесуточная величина П/Б в Чёрном соста-

Первичная продукция как основа промысловой продуктивности

вила $0,39 \pm 0,23$ сут⁻¹, что соответствует величине П/Б, полученной нами на основе осреднённых среднесуточных оценок биомассы и продукции фитопланктона - $0,34 - 0,43$ сут⁻¹. Таким образом, запасы черноморского фитопланктона, рассчитанные на основе среднесуточных значений биомассы, хорошо согласуются с оценками годовой суммарной первичной продукции.

Межгодовая изменчивость биомассы фитопланктона. Величина запасов черноморского фитопланктона в отдельные годы может в значительной степени отличаться от приведённых выше среднесуточных оценок, что связано с межгодовой динамикой биомассы фитопланктона. Межгодовую изменчивость этого параметра оценивали по величине отклонения значений биомассы фитопланктона в зоне фотосинтеза (B_{ij}) от соответствующих среднемесячных величин (для каждого i -того месяца и j -того квадрата) по формуле: $5B_{ij} = B_{ij} - B_{ij}$, которые затем усредняли по годам за период с 1948 по 2001 гг. В качестве меры меж-

Табл. 2 Среднесуточная биомасса (B) фитопланктона в зоне фотосинтеза и среднеквадратическое отклонение аномалий её годового хода $\sigma(8B)$ в открытой части Чёрного моря

Период исследований	B , г·м ⁻³	$\sigma(8B)$, г·м ⁻³	п	Т°С
1948- 1984 гг.	6,1	5,9	261	8,6
1985- 1994 гг.	24,0	14,9	286	7,6
1995-2001 гг.	15,7	7,1	151	8,6

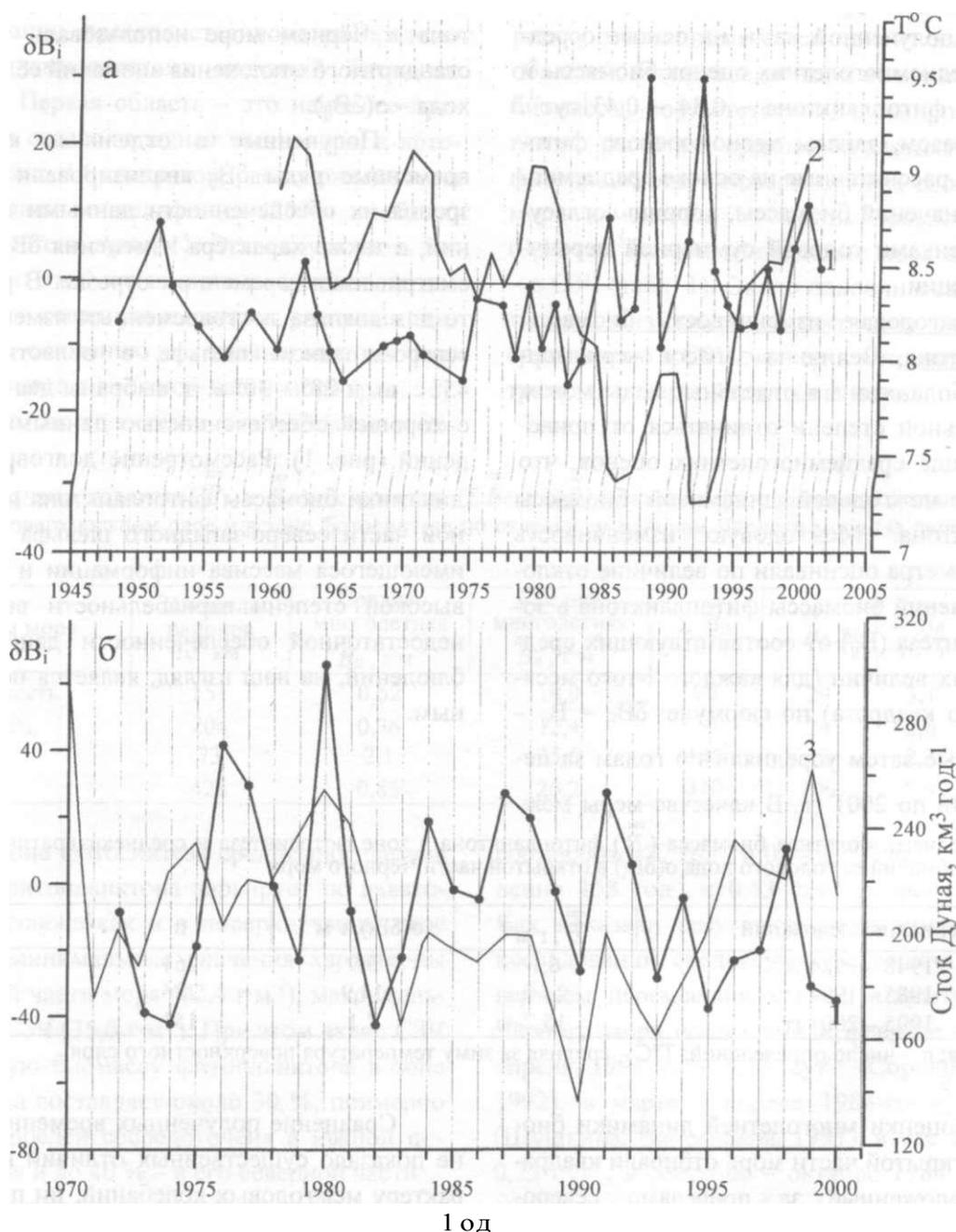
Примечания: п - число определений; Т°С - средняя за зиму температура поверхностного слоя

Для оценки многолетней динамики биомассы в открытой части моря отбирали квадраты, расположенные за пределами северо-западной и западной части шельфа, подавляющая часть площади которых находилась за 100-метровой изобатой. Учитывая невысокую обеспеченность данными наблюдений отдельных квадратов, полученные временные ряды $5B_{ij}$ усредняли по трём областям - северной (учитывались квадраты, расположенные севернее 44° с.ш.), центральной (квадраты, расположенные между 43° и 44° с.ш.) и южной (квадраты южнее 44° с.ш.).

годовой вариабельности биомассы фитопланктона в Чёрном море использовали значения стандартного отклонения аномалий её годового хода - $\sigma(8B_{ij})$.

Полученные в отдельных квадратах временные ряды $5B_{ij}$ анализировали с точки зрения их обеспеченности данными наблюдений, а также характера изменения $8B_{ij}$ на рассматриваемом временном отрезке. В результате для анализа долговременных изменений на северо-западном шельфе в области $44^\circ - 45^\circ$ с. ш. и $28^\circ - 30^\circ$ в. д. выбраны два квадрата с хорошей обеспеченностью данными наблюдений (рис. 1). Рассмотрение долговременной динамики биомассы фитопланктона на остальной части северо-западного шельфа в рамках имеющегося массива информации и с учётом высокой степени вариабельности величин и недостаточной обеспеченности данными наблюдений, на наш взгляд, является некорректным.

Сравнение полученных временных рядов не показало существенных отличий ни по характеру межгодовых колебаний, ни по величине стандартного отклонения $\sigma(5B_{ij})$, значение которого варьировало в пределах $9,4 - 10,3$ г·м⁻³. Поэтому, чтобы достичь более высокой равномерности в обеспеченности данными всего временного отрезка, в дальнейших расчётах использовали осреднение рядов $6B_{ij}$ по всей открытой части моря. Среднеквадратическое отклонение по полученному временному ряду межгодовых аномалий $\sigma(6B_{ij})$ составило $11,5$ г·м⁻³.



1 од

Рис. 4 Временной ход: 1 - межгодовых аномалий биомассы фитопланктона в зоне фотосинтеза (δB_i); 2 - средне-зимней температуры поверхностных вод (Oguz, Gilbert, 2007); 3 - объёма водостока р. Дунай (Cociasu et al., 1997; Marine environmental..., 2004) в глубоководной области Чёрного моря (а) и в прилегающей к Дунаю области СЗЧ (б)

Межгодовая изменчивость аномалий биомассы фитопланктона в открытой части моря приведена на рис. 4а. Для сравнения также показана долговременная динамика средне-зимней (декабрь - март) температуры поверхностного слоя вод открытой части Чёрного мо-

ря (Oguz, Gilbert, 2007). Сопоставление двух кривых свидетельствует о наличии сходных периодов колебаний многолетнего хода δB_i и температуры, при анализе которых выделяется три временных отрезка (табл. 1). От начала наблюдений и до 1984 г. в изменчивости анома-

лий годового хода биомассы фитопланктона выраженный тренд отсутствует, доминирующими являются примерно десятилетние волнообразные колебания, очевидно, связанные с циклическими изменениями климатических условий, на фоне которых прослеживаются периодические возмущения меньшего порядка. Стандартное отклонение аномалий годового хода биомассы фитопланктона с(8В,) для этого периода составляет 5,9 г-м³.

Второй период (1985 - 1994 гг.) характеризуется значительным увеличением, как биомассы фитопланктона, так и стандартного отклонения аномалий годового хода этого показателя, которое для рассматриваемого временного отрезка составляет 14,9 г-м³. Аналогичные значения средних и стандартного отклонения биомассы фитопланктона получены при обобщении массива данных, собранного сотрудниками ИО РАН в разных районах Чёрного моря в летний и осенний сезоны с 1978 по 1995 гг. (Mikaelyan, 1997).

Наблюдаемая вариабельность биомассы фитопланктона в этот период, очевидно, связана с изменениями климатических условий, на что неоднократно указывалось в предшествующих исследованиях (Mikaelyan, 1997; Oguz, Gilbert, 2007). На протяжении этого периода средне - зимняя температура поверхностного слоя (рис. 4а) была значительно ниже её среднемноголетнего значения (+8,4°C). Учитывая, что восьмиградусная изотерма ограничивает обогащенный биогенными элементами холодный промежуточный слой (ХПС), охлаждение поверхностных вод до 8°C и ниже означает активное вовлечение вод ХПС в процессы зимнего конвективного перемешивания и, соответственно, увеличению потока минеральных солей в зону фотосинтеза. Синтезированное на этой основе органическое вещество может определять не только дополнительное накопление биомассы фитопланктона в зимне-весенний период, но и создавать химическую базу для более интенсивного развития водорослей в летний и осенний сезоны (Ведерников, Демидов, 2002; Mikaelyan, 1997).

С другой стороны, в эти же годы в Чёрном море отмечались существенные сдвиги в структуре зоопланктонного сообщества, связанные с резким изменением климатических индексов в северном полушарии в середине 1980-х - 1990-х гг. (Neirmann et al., 1999). Долговременные колебания метеоусловий и соответствующие им изменения гидрологического режима, наряду с перестройкой структуры пелагического сообщества, рассматриваются в качестве основных причин двукратного увеличения первично-продукционных характеристик вод северо-восточной части Черного моря в 1985 - 1992/1993 гг. (Ведерников, Демидов, 2002).

Третий период (после 1995 г.) характеризуется снижением биомассы фитопланктона в среднем в полтора раза и уменьшением степени её межгодовой вариабельности в два раза. Аналогичные тенденции отмечены и в изменении содержания хлорофилла и величин первичной продукции в глубоководной и свальной области северо-восточной части моря после 1993 г. (Ведерников, Демидов, 2002). В это же время средне-зимняя температура воды поверхностного слоя соответствовала уровню начала 1980-х гг., экосистема открытой части Чёрного моря начинала восстанавливаться после последствий массового развития гребневика *Mnemiopsis leidyi*, биомасса которого уменьшалась (Шиганова и др., 2003), тогда как количество кормового зоопланктона увеличивалось (Shiganova et al., 1997). Следовательно, в этот период времени поступление биогенных элементов с глубинными водами должно было снижаться, а пресс фитофагов на фитопланктон - возрастать. Так как оба эти процесса отрицательно влияют на накопление биомассы фитопланктона, то её снижение, наблюдаемое во второй половине 1990-х гг., представляется закономерным.

Временной ряд межгодовых аномалий биомассы фитопланктона в придунайском районе приведен на рис. 46. Статистически значимого тренда по рассматриваемому временному ряду 8Вj в период с 1972 по 2000 гг. не выявлено.

но. Однако после 1994 г. прослеживается тенденция некоторого уменьшения биомассы фитопланктона. Если до 1994 г. её среднемноголетняя величина составляла 52 г-м³, то для периода 1995 - 2000 гг. этот показатель в два раза ниже. Стандартное отклонение аномалий годового хода биомассы фитопланктона по всему временному ряду составляет 27 г-м³. При этом выделяются два периода: до 1984 г. средняя величина $\sigma(8B)$ составляла 34 г-м³, и после 1985 г. значение этого показателя снижалось до 19 г-м³. Таким образом, период 1972 - 1984 гг. характеризовался высокой биомассой водорос-

лей и высокой межгодовой изменчивостью этого показателя (табл. 3). В 1985 - 1994 гг. отмечается снижение показателя $\sigma(5B)$ в два раза, при сохранении среднемноголетней биомассы на том же уровне. После 1994 г. биомасса фитопланктона уменьшалась в два раза, по сравнению с предшествующим периодом, а величина $\sigma(8B)$ не изменялась. В процентном выражении от среднемноголетнего значения биомассы, межгодовая изменчивость фитопланктона в это время достигала уровня, наблюдавшегося до 1984 г.

Табл. 3 Среднегодовая биомасса фитопланктона в зоне фотосинтеза B и среднеквадратическое отклонение аномалий её годового хода $\sigma(5B)$ в придунайском районе

Период исследований	B , г-м ³	Интервал B	$\sigma(6B)$, г-м ³	n
1972- 1984 гг.	51,0	2,34-112,1	33,8	540
1985- 1994 гг.	55,1	23,2-78,9	19,5	284
1995-2000 гг.	27,5	2,9-59,8	17,6	109

Примечание: n - число определений.

Межгодовые аномалии биомассы фитопланктона в зоне фотосинтеза ($5B_j$) были сопоставлены с объемом годового стока Дуная за период с 1972 по 2000 гг. (рис. 46). Прослеживается синхронность периодических изменений этих двух параметров. Причем, если с начала 1980-х до середины 1990-х годов колебания временного хода $8B_j$ и речного стока практически совпадают, то до 1980-го и после 1994 г. наблюдается отставание колебаний временного хода $6B_j$ относительно колебаний стока Дуная. В целом долговременные изменения биомассы фитопланктона и в открытой части Черного моря, и придунайском районе характеризуются выраженной периодичностью временного хода и отсутствием статистически значимых трендов по рядам $5B$. На основе представленных временных рядов аномалий биомассы водорослей среднемноголетние оценки запасов фитопланктона в этих районах (табл. 1), при необходимости, могут быть пересчитаны в годовые значения.

Детальный анализ рассмотренных долговременных изменений запасов фитопланктона и их причин выходит за рамки настоящей

работы ввиду крайней сложности вопроса и множества взаимовлияющих факторов как естественной, так и антропогенной природы. На основании полученных результатов можно утверждать, что динамика биомассы фитопланктона на выделенном участке шельфа тесно связана с межгодовой изменчивостью водного режима р. Дунай, а устойчивые однонаправленные тренды изменения биомассы фитопланктона в придунайском районе, начиная с 1970-х гг. и до конца века, отсутствуют. Очевидно, что факторы, контролирующие периодические изменения запасов фитопланктона в этом районе моря, требуют дальнейших исследований, которые должны базироваться на детальном статистическом анализе временных рядов физических, химических и биологических показателей (Белевич, Орлова, 1997).

Таким образом, обобщение обширных материалов многолетних наблюдений о количественном развитии водорослей в Чёрном море позволило оценить запасы фитопланктона и межгодовую изменчивость его биомассы за период с 1948 по 2001 гг., что может послужить фундаментом дальнейшего исследования

Первичная продукция как основа промышленной продуктивности

основных тенденций в развитии как первично-продукционного звена, так и всей экосистемы в целом.

Статистическая обработка разрозненных многолетних наблюдений в открытой части моря за период с 1948 по 2001 гг. показала, что среднемноголетние значения биомассы фитопланктона изменяются в интервале 10-20 г-м². На северо-западном шельфе отмечается постепенное увеличение этого показателя до 30 - 40 г-м² с максимальными величинами (более 50 г-м²) в придунайском районе. Пространственное распределение среднеквадратических отклонений сезонного хода биомассы фитопланктона, как меры её сезонной изменчивости, в целом соответствует изменению среднемноголетних значений биомассы по акватории Чёрного моря. Внутригодовые колебания биомассы фитопланктона в основном составляют 80 - 100 % среднегодовых величин и значительно увеличиваются (в 2 - 3 раза) в юго-восточной области моря и в районе, прилегающем к восточному побережью Крыма.

Многолетняя динамика фитопланктона в Черном море во второй половине прошлого столетия характеризовалась волнообразными изменениями его развития при отсутствии статистически значимых трендов по рядам аномалий годового хода биомассы, как в открытых

районах моря, так и на северо-западном шельфе. Межгодовая вариабельность, оцененная по величине среднеквадратического отклонения по рядам аномалий сезонного хода, для всего рассматриваемого периода составляет около 12 г-м² в открытой части моря и 27 г-м² в придунайском районе.

В глубоководной области межгодовая динамика биомассы фитопланктона отражает изменения климатических условий в зимний период, особенно на фоне охлаждения поверхностного слоя вод до 8°C и ниже, а в придунайском районе она тесно связана с межгодовой изменчивостью объема речного стока. На большей части акватории моря основной вклад во временную изменчивость биомассы фитопланктона вносит сезонная составляющая, и только в придунайской области доминирует межгодовая компонента.

В период с 1948 по 2001 гг. биомасса фитопланктона для всей акватории Чёрного моря в среднем за год составляла 7,9-10 т (сырой массы). Около 70 % её сосредоточено в глубоководной области и около трети - на северо-западном шельфе. Анализ многолетней изменчивости биомассы фитопланктона в Чёрном море свидетельствует о том, что трофический статус бассейна на протяжении последних пятидесяти лет не изменился.

Белевич Р. Р., Орлова И. Г. Особенности межгодовой изменчивости гидролого-гидрохимических характеристик вод на северо-западном шельфе Чёрного моря в последние десятилетия (60 - 90-е годы) // Морск. гидрофиз. журн. - 1997. - № 2. - С. 62-73.

Белогорская Е. В. Некоторые данные о распределении и количественном развитии фитопланктона в Черном море // Тр. Севаст. биол. ст. - 1959. - 12. - С. 87-101.

Белогорская Е. В., Кондратьева Т. М. Распределение фитопланктона в Черном море // Исследования планктона Черного и Азовского морей. - К. : Наук, думка, 1965. - С. 36 - 58.

Берсенева Г. П. Сезонная динамика концентрации хлорофилла «а» // Планктон Черного моря. - Киев: Наук, думка, 1993. - С. 92 - 102.

Берсенева Г. М., Чурилова Т. Я., Горгиева Л. В. Сезонная изменчивость хлорофилла и биомассы фи-

топланктона в западной части Чёрного моря // Океанология. - 2004. - 44, № 3. - С. 389 - 398.

Ведерников В. И., Демидов А. Б. Долговременная и сезонная изменчивость хлорофилла и первичной продукции в восточных районах Чёрного моря // Комплексные исследования северо-восточной части Чёрного моря. - М.: Наука, 2002. — С. 212 — 234.

Ведерников В. И., Микаэлян А. С. Структурно-функциональные характеристики разных размерных групп фитопланктона Чёрного моря // Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Чёрного моря. - М.: Наука, 1989.-С. 84- 105.

Геворгиз Н. С., Кривенко О. В., Кондратьев С. И. Обобщение данных многолетних исследований гидрохимического режима вод северо-западной части Чёрного моря за период 1980-2002 гг. //

- Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа: Сб. науч. тр. - Севастополь, 2005. - Вып. 12. - С. 149-154.
- Георгиева Л. Г. Качественный состав и количественное распределение фитопланктона // Водобмен через Босфор и его влияние на гидрологию и биологию Чёрного моря. - К.: Наук. думка, 1969. - С. 184-196.
- Георгиева Л. В. Видовой состав и динамика фитоцены // Планктон Чёрного моря. - К.: Наук. думка, 1993. - С. 31-54.
- Георгиева Л. В., Сенечкина Л. Г. Фитопланктон Черного моря: современное состояние и перспективы исследований // Экология моря. - Киев, 1996. - Вып. 45. - С. 6-13.
- Зернова В. В. Изменение количества фитопланктона в течение года в прибрежных водах северо-восточной части Чёрного моря // Экосистемы пелагиали Чёрного моря. - М.: Наука, 1980. - С. 96-105.
- Зернова В. В., Незлин И. П. Сезонные изменения фитоцены северо-восточной части Чёрного моря // Сезонные изменения черноморского планктона. - М.: Наука, 1983. - С. 12-34.
- Иванов А. И. Результаты изучения фитопланктона северо-западной части Чёрного моря в 1954 - 1957 гг. / Науч. сессия учёных, совета Ин-та гидробиологии АН УССР на Одесск. биол. ст. 3 - 4 ноября 1958. - Одесса, 1958. - С. 27-30.
- Иванов А. И. Особенности качественного состава и количественного распределения фитопланктона северо-западной части Чёрного моря // Тр. Всесоюз. гидробиол. общ-ва. - 1960. - 10. - С. 182 - 196.
- Изменчивость гидрофизических полей Черного моря / Ред. Блатов А. С, Булгаков Н. П, Иванов В. А. и др. - Л.: Гидрометеиздат, 1984. - 240 с.
- Ковалёва Т. М. Сезонные изменения фитопланктона в неарктической зоне Чёрного моря в районе Севастополя // Биология моря. - 1969. - Вып. 17. - С. 18-31.
- Кондратьева Т. М., Белогорская Е. В. Распределение фитопланктона в Чёрном море // Тр. Севастоп. биол. ст. - 1961. - 14. - С. 45 - 63.
- Кошевой В. В. Наблюдения за фитопланктоном Чёрного моря у берегов Карадага // Бюл. Океаногр. Комис. АН СССР. - 1959. - № 3. - С. 40-45.
- Кошевой В. В. Количественное распределение фитопланктона в Чёрном море // Тр. Всесоюз. гидробиол. общ-ва. - М.: АН СССР, 1960. - 10. - С. 197 - 200.
- Кузьменко Л. В., Сенечкина Л. Г. и др. Количественное развитие и распределение фитопланктона в водах у юго-восточного побережья Крыма // Карадаг. История, биология, археология: Сб. науч. тр., посвящ. 85-летию Карадаг, науч. станции им. Т. И. Вяземского. - Симферополь, 2001. - С. 126 - 134.
- Маштакова Г. П. Влияние вод материкового стока на развитие фитопланктона в северо-западной части Чёрного моря // Тр. АзЧерНИРО. - 1964. - Вып. 23. - С. 55 - 68.
- Маштакова Г. П. Сезонная динамика фитопланктона в восточной части Чёрного моря // Тр. АзЧерНИРО. - 1968. - Вып. 27. - С. 52 - 59.
- Микаэлян А.С., Паутова Л.А., Георгиева Л.В., Дьяков В.Ю. База данных по фитопланктону Черного моря // Океанология. - 2007. - 47, № 3. - С. 477-480.
- Морозова-Водяницкая И. В. Численность и биомасса фитопланктона в Черном море // ДАН АН СССР. - 1950.-73, № 4. - С. 821 -824.
- Морозова-Водяницкая И. В. Фитопланктон Черного моря. Ч. 2 // Тр. Севастоп. биол. ст. - 1954. - 8. - С. 11-99.
- Петрова В. И. Фитопланктонът в Черно море Българския бряг за периода 1954 - 1957 // Изв. ЦНИИ рыб. и рыб. - Варна, 1963. - № 3. - С. 5-32.
- Пицък Г. К. О количественном развитии и горизонтальном распределении фитопланктона в западной половине Черного моря (предварительное сообщение) // Тр. АзЧерНИРО. - 1950. - Вып. 14. - С. 215-245.
- Пицък Г. К. Исследования фитопланктона Чёрного моря в 1953 - 1963 гг. // Биологические исследования Чёрного моря и его промысловых ресурсов. - М.: Наука, 1968.-234 с.
- Сенечкина Л. Г, Георгиева Л. В., Нестерова Д. А. и др. Фитопланктон Черного моря летом 1989 г.: биомасса и ее связь с гидрологическими условиями // Изменчивость экосистемы Черного моря: естественные и антропогенные факторы. - М.: Наука, 1991.-С. 104-116.
- Сколка В. Х., Водяну Н. Исследования фитопланктона прибрежной части Чёрного моря // Rev. boil. Acad. RPR. - 1963.-7, N. 1. - P. 89- 104.
- Сорокин Ю. И. Чёрное море: Природа, ресурсы. - М.: Наука, 1982.-216 с.
- Сорокин Ю. И., Сухомлин А. В., Сорокина О. В. Первичная продукция фитопланктона в Чёрном море в конце зимы - начале весны // Зимнее состояние экосистемы открытой части Черного моря. - М.: ИОАН РАН, 1992. - С. 72 - 77.
- Стельмах Л. В., Бабич И. И, Тургул С. и др. Скорость роста фитопланктона и его выедание зоопланктоном в западной части Чёрного моря в осенний период // Океанология. - 2009. - 49, № 1. - С. 90-100.

- Суханова И. Н., Беляева Т. В. Видовой состав, распределение и суточные изменения фитопланктона Чёрного моря в октябре 1978 г. // Экосистемы пелагиали Чёрного моря 1980. - М.: Наука, 1980. - С. 65-91.
- Суханова И. Н., Ратькова Т. Н. Сравнение численности фитопланктона в пробах собранных методом двойной фильтрации и стандартным методом осаждения // Океанология. - 1977. - 17, № 4. - С. 692 - 698.
- Суханова И. Н., Микаэлян А. С., Георгиева Л. В. Пространственное распределение и временные изменения черноморского фитопланктона в период весеннего "цветения" (март-апрель, 1988) // Исследования фитопланктона в системе мониторинга Балтийского моря и других морей СССР. - М.: Наука, 1991. - С. 135- 151.
- Финенко З. З., Крупаткина Д. К. Первичная продукция в Черном море в зимне-весенний период // Океанология. - 1992. - 32, № 1. - С. 97- 104.
- Финенко З. З., Суслин В. В., Чурилова Т. Я. Региональная модель для расчёта первичной продукции Чёрного моря с использованием данных спутникового сканера цвета Sea WiFS // Морск. экол. журн. - 2009. - 8, № 1. - С. 81 - 106.
- Шиганова Т. А., Мусаева Э. И., Булгакова Ю. В. и др. Гребневика вселенцы *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) и *Beroe ovata* Mayer 1912 и их воздействие на пелагическую экосистему северо-восточной части Чёрного моря // Известия АН. Сер. биол. - 2003. - № 2. - С. 225 - 325.
- Шушкина Э. А., Виноградов М. Е. Изменения планктонного сообщества открытых районов Чёрного моря и воздействие на него гребневика мнемииопсиса (1978 - 1989 гг.) // Изменчивость экосистемы Чёрного моря (естественные и антропогенные факторы). - М.: Наука, 1991. - С. 248 - 261.
- Black Sea Database supplied with Ocean Base 3.07 DBMS // NATO SfP-971818 ODBMS Black Sea Project. - July 15, 2003. - CD for Windows NT, 98, 2000, Me, XP.
- Cociasu A., Diaconu V., Popa, Buda L. et al. The nutrient stock of the Romanian Shelf of the Black Sea during the last three decades // Sensitivity to change: Black Sea, Baltic Sea and North Sea. - Ser. 2: Environment. - Dordrecht: Kluw. Acad. Publ., 1997. - 27. - P. 49-65.
- Marine Environmental Assessment of the Black Sea // Working material. Regional Technical Cooperation Project RER/2/003. - Vienna: Reproduced by the IAEA, 2004.-358 p.
- Mikaelyan A. S. Longtime variability in phytoplankton communities in the open Black Sea in relation to environmental changes // Sensitivity to change: Black Sea, Baltic Sea and North Sea.- Ser. 2: Environment.- Dordrecht: Kluw. Acad. Publ., 1997. - 27. - P. 105-116
- Nesterova D., Moncheva S., Mikaelyan A- et al. The state of phytoplankton // State of the Environment of the Black Sea (2001-2006/7). - Publications of the Commission on the Protection of the Black Sea Against Pollution (BSC) 2008-3. - Istanbul, Turkey, 2009.-P. 173-200.
- Niermann U., Kideys A.E., Kovalev A. V. et al. Fluctuations of pelagic species of the open Black Sea during 1980-1995 and possible teleconnections // Environmental Degradation of the Black Sea: Challenges and Remedies. - Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1999. - 56. - P. 147- 174.
- Oguz T., Gilbert D. Abrupt transitions of the top-down controlled Black Sea pelagic ecosystem during 1960-2000: Evidence for regime-shifts under strong fishery exploitation and nutrient enrichment modulated by climate-induced variations // Deep-Sea Res. I. - 2007. - 54. - P. 220-242.
- Shiganova T. A., Kideys A. E., Gucu A. et al. Changes in species diversity and abundance of the main components of the Black Sea pelagic community during the last decade // Ecosystem modelling as a management tool for the Black Sea. - Dordrecht: Kluw. Acad. Publ., 1998.-47.-P. 171 - 188.

7.3. Сезонные изменения отношения органического углерода к хлорофиллу *a* и оценка биомассы фитопланктона по содержанию хлорофилла *a* в прибрежных водах Чёрного моря

Одним из основных показателей уровня продуктивности водоёмов является биомасса фитопланктона. Поскольку метод прямой микроскопии, позволяющий определять этот показатель, очень трудоёмок, то в настоящее время всё большую популярность приобретают косвенные методы её оценки. Среди них самым

распространённым является метод определения биомассы фитопланктона по содержанию хлорофилла *a*. Для перехода от концентрации этого пигмента к фитопланктонной биомассе необходимо знать величину отношения между органическим углеродом и хлорофиллом *a* ($C : \text{хл } a$) в клетках водорослей.

В Чёрном море данное отношение изменяется в широком диапазоне, как правило, от 30 до 500, что определяется комплексным действием на его величину факторов среды и видового состава фитопланктона (Ведерников, Микаэлян, 1989; Стельмах, Бабич, 2003, 2006; Финенко и др, 2005; Goericke, Welschmeyer, 1998).

Для оценки отношения $C : \text{хл } a$ и его сезонных изменений в прибрежных поверхностных водах Чёрного моря были выполнены экс-

периментальные исследования на пяти станциях в районе Севастополя в течение 2000 - 2007 гг. Полученные результаты обобщены в данной работе. Методика исследований подробно описана в работах (Стельмах, Бабич, 2003, 2006).

Сезонные изменения отношения $C : \text{хл } a$
а. В Севастопольской и Карантинной бухтах, а также в открытом побережье у б. Круглая отношение органического углерода фитопланктонных клеток к $\text{хл } a$ в течение года изменялось от 30 до 500 (табл. 1).

Табл. 1 Величина отношения органического углерода к хлорофиллу a ($C : \text{хл } a$), интенсивность света (E), температура и концентрация нитратов в поверхностных водах Чёрного моря в районе Севастополя

Сезон, месяц	$C : \text{хл } a$	$E, \text{Э-м}^{-2}\text{-сут}^{-1}$	$T, ^\circ\text{C}$	$\text{NO}_3, \text{мкМ}$	p	
Зима (декабрь - февраль)	59 (22)	4- 6	7- 10	0.0- 7.0	29	Примечание: в скобках дано среднее квадратичное отклонение
Весна (март - май)	114(40)	12-20	9- 14	0.1 - 11.0	37	
Лето	276 (56)	25 -40	19-27	0.0- 14.0	34	
Июнь	182 (138)	25 -30	19-21	0.1 - 8.0	18	
Июль	400(100)	30 -40	24-27	0.0- 3.0	11	
Август	302 (43)	30 -40	23-24	0.0- 14.0	5	
Осень (сентябрь - октябрь)	108 (63)	15-25	16-20	0.1 - 6.0	29	

Минимальные значения (30 - 50) получены в декабре - январе при самых низких показателях интенсивности солнечной радиации ($4-6 \text{Э-м}^{-2}\text{-сут}^{-1}$) и температуре воды $7 - 10^\circ\text{C}$. В этих условиях концентрация нитратов изменялась в широком диапазоне: от 0 до 7 мкМ. Такие низкие величины $C : \text{хл } a$ в зимний период были связаны с развитием диатомовых водорослей *Skeletonema costatum* (Grev). Cl, *Chaetoceros socialis* (Laud.) и *C. curvisetus* (Cl.) и слабой интенсивностью солнечной радиации. В экспериментах на культурах показано, что в утренние часы в условиях слабого естественного освещения ($30 - 50 \text{мкЭ-м}^{-2}\text{-сек}^{-1}$), при температуре $18 - 20^\circ\text{C}$ и достаточном количестве биогенных веществ эти массовые представители черноморского фитопланктона характеризуются наиболее низкими значениями отношения $C : \text{хл } a$: 25 - 40 (Стельмах, 1982).

Максимальные величины отношения (300 - 500) отмечались чаще всего в июле, когда интенсивность солнечной радиации была наибольшей ($40 \text{Э-м}^{-2}\text{-сут}^{-1}$), а 70 - 80 % био-

массы нано- и микрофитопланктона составляли динофитовые водоросли *Prorocentrum cordatum* (Ostf.) Dodge, *Scrippsiella trochoidea* (Stein) Balech, *Ceratium tripos* (O.F. Mull.) Nitzsch, *C.furca* (Ehr.) Clap, et Lach. В культурах динофитовых водорослей при оптимальных по биогенам, свету и температуре условиях для роста водорослей также получены сравнительно высокие значения отношения между органическим углеродом и хлорофиллом a (100 - 200), что, как считают (Стельмах, 1982; Finenko et al, 2003), является их систематической особенностью.

Весной и осенью отмечены промежуточные величины отношения органического углерода к $\text{хл } a$, изменявшиеся от 40 до 180.

Расчёты для всего полученного нами массива данных (около 150 определений) показали, что в целом для зимнего периода среднее значение данного отношения составило 59 ± 22 . Практически такие же величины $C : \text{хл } a$ были отмечены в декабре в прибрежных водах около Геленджика (Ведерников, 1983).

Летом этот показатель в прибрежных водах у Севастополя достигал максимальных значений (в среднем 276 ± 56). Близкие величины для летнего периода получены и у Геленджика (Ведерников, 1983).

В весенний период в Севастопольской бухте и на прилегающей акватории отношение $C : \text{хл } a$ составило в среднем 114 ± 40 . По нашим расчётам, выполненным на основе результатов одновременных определений концентрации хлорофилла a и биомассы фитопланктона в 41-м рейсе НИС «Профессор Водяницкий», в апреле 1993 г. в поверхностных водах северо-западной части Чёрного моря отношение органического углерода к хлорофиллу a составило в среднем 117 ± 29 . Эти результаты практически совпадают с величинами, полученными В. И. Ведерниковым и А. С. Микаэляном (1989) у побережья Болгарии в мае 1986 г.

Осенью отношение $C : \text{хл } a$ в прибрежных водах у Севастополя в среднем было равно 108 ± 63 . Подобные значения (101 ± 93) получены нами в северо-западной части Чёрного

моря в сентябре – октябре 2005 г. (Стельмах и др., 2006).

Следовательно, в разных районах прибрежной акватории для каждого сезона получены близкие величины отношения $C : \text{хл } a$, что даёт основание использовать эти значения для расчёта фитопланктонной биомассы в углеродных единицах. Для перехода от данной величины к сырой биомассе могут быть использованы коэффициенты, полученные для основных таксономических групп фитопланктона (Стельмах, Бабич, 2006).

Связь отношения $C : \text{хл } a$ с основными факторами среды и видовым составом фитопланктона. Для оценки действия света, температуры, питательных веществ и таксономического состава фитопланктона, а также их роли в изменчивости отношения органического углерода к хлорофиллу a использован метод множественной линейной регрессии. Влияние этих факторов на величину отношения $C : \text{хл } a$ можно представить в виде следующих уравнений:

$$C : \text{хл } a = 10,15 \cdot E - 30,86, \quad r^2 = 0,68 \quad (1)$$

$$C : \text{хл } a = 12,54 \cdot E - 2,85 \cdot T - 24,44, \quad r^2 = 0,73 \quad (2)$$

$$C : \text{хл } a = 8,62 \cdot E + 90,88 \cdot e^{-\text{NO}_3} - 42,85, \quad r^2 = 0,82 \quad (3)$$

$$C : \text{хл } a = 10,39 \cdot E + 90,32 \cdot e^{-(\text{NO}_3 + \text{NH}_4)} - 55,38, \quad r^2 = 0,82 \quad (4)$$

$$C : \text{хл } a = 10,86 \cdot E - 2,38 \cdot T + 92,43 \cdot e^{-\text{NO}_3} - 40,69, \quad r^2 = 0,84 \quad (5)$$

$$C : \text{хл } a = 8,80 \cdot E - 3,66 \cdot T + 82,40 \cdot e^{-\text{NO}_3} + 1,65 \cdot D\% - 22,15, \quad r^2 = 0,87 \quad (6)$$

где E – интенсивность света, $\text{Э} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$; T – температура, $^{\circ}\text{C}$; NO_3 и NH_4 – концентрация нитратов и аммония в среде, мкМ ; $D\%$ – доля динофитовых водорослей в суммарной биомассе фитопланктона.

Как видно, основное влияние (68 %) на величину $C : \text{хл } a$ оказывает интенсивность света. Вторым по значимости фактором среды являются нитраты, вклад которых вместе со светом в общую изменчивость отношения органического углерода к хлорофиллу a максимальный и составляет 82 %. Сравнение коэффициентов детерминации для уравнений (3) и (4) позволяет заключить, что аммонийный азот не оказывает заметного влияния на величину $C : \text{хл } a$. Вклад температуры и таксономического состава в общую изменчивость составляет 5 %. В целом, 87 % изменчивости данного от-

ношения определяется совместным действием четырёх независимых переменных: света, температуры, нитратов и таксономического состава водорослей.

Представленные регрессионные зависимости позволяют рассчитать отношение $C : \text{хл } a$ по абиотическим факторам, что открывает возможность экспресс-оценки биомассы фитопланктона поверхностных вод Чёрного моря по концентрации хлорофилла a с использованием $C : \text{хл } a$ в качестве конверсионного коэффициента между хлорофиллом a и биомассой водорослей.

Рассчитанные нами значения суммарной биомассы фитопланктона по хлорофиллу *a* и отношению $C : \text{хл } a$ в Севастопольской бухте в 2001 г. (Стельмах, Бабич, 2003) сопоставимы с величинами этого показателя, полученными в это же время методом прямого учёта клеток фитопланктона под микроскопом (Поликарпов и др., 2003). Например, в мае концентрация хлорофилла *a* в планктоне составила 1,17 мг-м³, что в переводе на биомассу, в соответствии с нашими расчётами, составляет 1600 мг-м³ и совпадает с прямыми определениями (Поликарпов и др., 2003). В конце октября - начале ноября, когда было отмечено осеннее «цветение» воды, связанное с интенсивным развитием диатомовых водорослей, концентрация хлорофилла *a* повысилась до 5,1 мг-м³. В это время значения биомассы фитопланктона, полученные с помощью метода прямого учёта клеток под микроскопом и рассчитанные нами по хлоро-

филлу *a*, совпали и составили 10000 мг-м³. Это позволяет заключить, что по концентрации хлорофилла *a* можно достаточно точно рассчитать биомассу фитопланктона, если мы знаем величину $C : \text{хл } a$.

На основе данных прямых определений биомассы фитопланктона, выполненных в 1950-е и 1970-е годы (Сеничева, 1980; Сеничкина, 1994), а также данных по концентрации хлорофилла *a*, полученных в 1960 и 1980-е годы (Стельмах, 1988; Финенко, 1978) и с 2000 по 2007 гг. (Стельмах, Бабич, 2003, 2006; Стельмах и др., 2009), была реконструирована многолетняя динамика биомассы фитопланктона в поверхностном слое Севастопольской бухты. Показано, что за этот период среднегодовая суммарная биомасса фитопланктона в бухте существенно не изменилась (рис. 1), и её значения большую часть времени находились на уровне около 2000 мг-м³

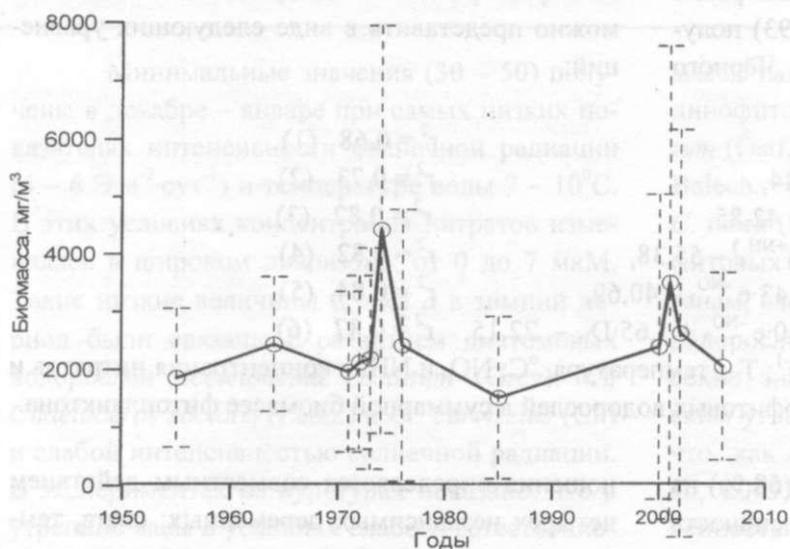


Рис. 1 Многолетняя динамика среднегодовой биомассы фитопланктона в поверхностных водах Севастопольской бухты (пунктир - стандартное отклонение)

Только в отдельные годы (1974 и 2001) этот показатель возрастал в 1,5 - 2 раза, что было обусловлено сравнительно редким для бухты явлением - массовым развитием в холодное время года (ноябрь - декабрь) диатомовой водоросли *Cerataulina pelagica* (Cl.) Hend.

Отсутствие наблюдений в Севастопольской бухте в 1990-е годы не позволяет оценить уровень развития фитопланктона в этот период. Тем не менее, сопоставление структурных и функциональных характеристик фитопланктона Севастопольской бухты за последние полвека позволяют говорить о постоянстве его биомассы на фоне периодически изменяющихся природных и антропогенных факторов (Stelmakh, 2008). Их влияние выражается в измене-

нии видовой структуры фитопланктона и, прежде всего, в увеличении доли кокколитофориды *Emiliana huxleyi* (Lohm.) Hay & Mohler в суммарной биомассе фитопланктона. В последние годы этот вид вызывает «цветение» воды, не только в прибрежных районах и Севастопольской бухте (Стельмах и др., 2009), но и в открытой части Чёрного моря.

Оценка биомассы фитопланктона по концентрации хлорофилла *a* в прибрежных районах Чёрного моря. Известно, что в прибрежных водах Чёрного моря в сезонной динамике концентрации хлорофилла *a* и биомассы фитопланктона наблюдается, как правило, два - три максимума (Поликарпов и др., 2003; Руснак, 2006; Сеничева, 1980;

Стельмах, 1988; Стельмах, Бабич, 2003). Например, как в Балаклавской, так и Севастопольской бухтах в период с мая 2002 г. по май 2003 г. отмечено два максимума хлорофилла *a*. В Балаклавской бухте первый максимум зарегистрирован в июле 2002 г., второй - в марте 2003 г. (рис. 2).

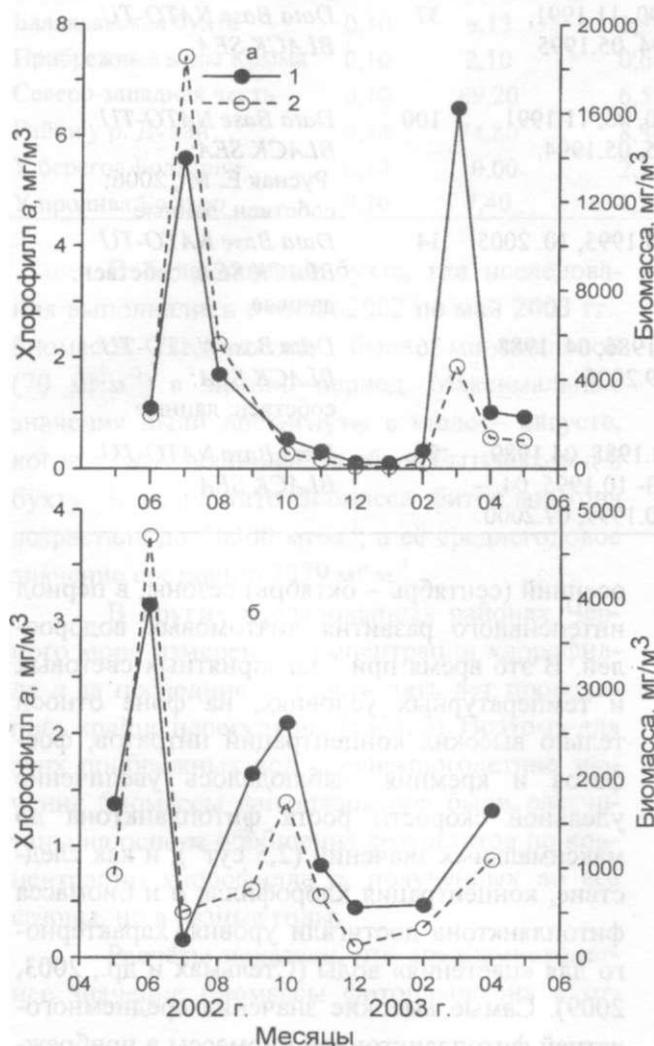


Рис. 2 Сезонные изменения концентрации хлорофилла *a* (1) и биомассы фитопланктона (2) в Балаклавской (а) и Севастопольской (б) бухтах в 2002 - 2003 гг.

Видно, что при близких значениях концентрации хлорофилла *a* в максимумах (5,8 и 6,5 мг·м⁻³) биомасса фитопланктона, рассчитанная нами по хлорофиллу *a*, различалась в 4 раза, составив 18500 и 4600 мг·м⁻³ соответственно. Последнее обусловлено большими различиями в величине отношения *C* : хл *a* в летний и весенний периоды, о чем было сказано выше. В осенне-зимний период содержание хлорофилла *a* снижается относительно максимальных значений приблизительно на порядок, а биомасса фитопланктона - на два порядка. В Севастопольской бухте в течение года также отмечено два максимума хлорофилла *a*. В первом максимуме, наблюдавшемся в июне, концентрация данного пигмента составила 3,2 мг·м⁻³, во втором, отмеченном в октябре, была приблизительно в 1,5 раза ниже. Рассчитанная по хлорофиллу *a* биомасса фитопланктона в первом максимуме достигла почти 5000 мг·м⁻³, тогда как во втором была в 2,5 раза ниже.

Представленные результаты свидетельствуют о том, что для корректной оценки биомассы фитопланктона по концентрации хлорофилла *a* следует учитывать сезонную динамику этого пигмента и знать величину *C* : хл *a*.

Для оценки биомассы фитопланктона по концентрации хлорофилла *a* в прибрежных поверхностных водах Чёрного моря использо-

вана международная база данных {Data Base NATO-TU BLACK SEA}, а также собственные результаты (табл. 2). Расчёты проводили по данным, полученным в нескольких бухтах в районе Севастополя, в открытом побережье у Крымского п-ова, а также в северо-западной и западной частях моря с 1984 по 2007 гг.

Табл. 2 Характеристика данных, использованных для расчёта биомассы фитопланктона по концентрации хлорофилла *a* в прибрежных поверхностных водах Чёрного моря

Район	Сезон (месяц, год)	N	Источник
Севастопольская бухта	05.1985 - 05. 1986, 04.2000 - 12.2003, 06.2006 - 06.2007	60	Собствен, данные
Карантинная бухта	02.2002 - 12.2003, 06.2006 - 06.2007	72	Собствен, данные
Прибрежные воды у бухты Круглая	02.2002 - 12.2003, 06.2006 - 06.2007	72	Собствен, данные
Балаклавская бухта	06.2002 - 05.2003	48	Собствен, данные
Прибрежные воды у Крыма	03.1986, 12.1987, 08 -09.1990, 11.1991, 08.1992, 05,04. 1993, 12.1994, 05.1995	37	<i>Data Base NATO-TU BLACK SEA</i>
Северо-западная часть моря	01.1986, 04.1988, 08, 09.1990, 06, 11.1991, 07, 08.1992, 04.1993, 03.1995, 05.1994, 12.1994, 10.2005	100	<i>Data Base NATO-TU BLACK SEA</i> ; Руснак Е. М., 2006; собствен, данные
Придунайский район	01.1986, 06.1991, 07.1992, 04.1993, 10. 2005	14	<i>Data Base NATO-TU BLACK SEA</i> ; собствен. данные
У берегов Болгарии	05, 06.1984, 10.1985,01,03.1986,04. 1988, 04.1994, 12.1989, 03.1995,09.2005	36	<i>Data Base NATO-TU BLACK SEA</i> ; собствен, данные
У пролива Босфор	01 -07.1986, 04, 05.1987, 08.1988, 04.1989, 02.1990, 07.1992, 08.1993, 03- 10.1995, 04. - 09.1996, 07.1997, 09.1998, 10.1999, 07.2000	50	<i>Data Base NATO-TU BLACK SEA</i>

Как следует из табл. 2, регулярные измерения концентрации хлорофилла *a* в течение нескольких лет проводили только в районе Севастополя. Эти результаты позволили рассчитать для каждой бухты этого района минимальную и максимальную величину биомассы фитопланктона за весь период наблюдений, а также ее среднегодовое значение.

Расчёты показали, что в Севастопольской и Карантинной бухтах, а также в районе бухты Круглая максимальные и минимальные величины биомассы фитопланктона различались от 3 до 6-ти раз (табл. 3). Минимальные значения (109 - 234 мг·м⁻³) обычно наблюдались зимой, когда температура воды составляла 7 - 10°C. В этот период продолжительность светового дня и интенсивность солнечной радиации были минимальными, а содержание нитратов и кремния в воде снижалось до аналитического нуля (Стельмах и др, 2009). Максимальные величины (5810 - 8346 мг·м⁻³) зарегистрированы в весенний (апрель - май) и

осенний (сентябрь - октябрь) сезоны, в период интенсивного развития диатомовых водорослей. В это время при благоприятных световых и температурных условиях, на фоне относительно высоких концентраций нитратов, фосфатов и кремния, наблюдалось увеличение удельной скорости роста фитопланктона до максимальных значений (2,5 сут⁻¹), и как следствие, концентрация хлорофилла *a* и биомасса фитопланктона достигали уровня, характерного для «цветения» воды (Стельмах и др, 2003, 2009). Самые высокие значения среднегодовой фитопланктонной биомассы в прибрежных водах у Севастополя наблюдаются в закрытой Севастопольской бухте. Здесь этот показатель составил 2050 мг·м⁻³, тогда как в Карантинной бухте был почти в 1,5 раза ниже. В районе бухты Круглая среднегодовая биомасса фитопланктона была в 2 раза ниже, чем в Севастопольской бухте.

Табл. 3 Среднегодовое значения концентрации хлорофилла *a* и биомассы фитопланктона в поверхностных прибрежных водах Чёрного моря

Район	Хлорофилл <i>a</i> мг-м ³			Биомасса, мг-м ³		
	Мин.	Макс.	Сред.	Мин.	Макс.	Сред.
Севастопольская бухта	0,16	5,10	1,35	234	6732	2050
Карантинная бухта	0,20	2,52	0,99	142	8346	1620
Открытое побережье у бухты Круглая	0,10	2,70	0,60	109	5810	1010
Балаклавская бухта	0,10	6,13	1,24	70	20300	2079
Прибрежные воды Крыма	0,10	2,10	0,64	137	1735	722
Северо-западная часть	0,10	69,20	6,55	276	96400	12000
Район у р. Дунай	0,84	74,80	8,34	595	163363	18664
У берегов Болгарии	0,10	10,00	2,18	70	19656	2936
У пролива Босфор	0,10	7,40	1,39	246	6361	1812

В Балаклавской бухте, где исследования выполнялись с июня 2002 по май 2003 гг., биомасса водорослей была минимальной (70 мг-м³) в зимний период. Максимальные значения были достигнуты в июле - августе, когда резко увеличивался сброс бытовых вод в бухту. В результате биомасса фитопланктона возрастала до 20300 мг-м³, а её среднегодовое значение составило 2079 мг-м³.

В других исследованных районах Чёрного моря измерения концентрации хлорофилла *a* за последние двадцать пять лет проводились крайне нерегулярно (табл. 2). Поэтому для этих прибрежных вод среднегодовое значения биомассы фитопланктона были рассчитаны на основе обобщения результатов по концентрации хлорофилла *a*, полученных во все сезоны, но в разные годы.

Расчёты показали, что среднегодовое значение биомассы фитопланктона в от-

крытом побережье у Крыма было минимальным и составило 772 мг-м³ при колебаниях от 137 до 1735 мг-м³. У пролива Босфор этот показатель был в 2,4 раза выше, чем у берегов Крыма. От пролива Босфор в направлении прибрежных вод Болгарии и далее в район акватории у р. Дунай и в северо-западную мелководную часть моря среднегодовое значения биомассы фитопланктона возрастали приблизительно на порядок (табл. 3).

Полученные результаты позволяют заключить, что среднегодовое значения биомассы фитопланктона в исследованных прибрежных водах Чёрного моря различаются в широких пределах (в 26 раз). Максимальные значения характерны для района у реки Дунай, минимальные - для открытого побережья у берегов Крыма. Промежуточные значения получены в закрытых бухтах (Севастопольской и Балаклавской) и у пролива Босфор.

Ведернжов В. И., Коновалов Б. В., Кобленц-Мишке О. И. Сезонные изменения пигментов фитопланктона в прибрежных водах северо-восточной части Чёрного моря // Сезонные изменения черноморского планктона. - М.: Наука, 1983. - С. 66 - 84.

Ведерников В. И., Микаэлян А. С. Структурно-функциональные характеристики разных размерных групп фитопланктона Чёрного моря // Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Чёрного моря. - М.: Наука, 1989. - С. 84- 105.

Поликарпов И. Г., Сабурова М. А., Манжос Л. А. и др. Биологическое разнообразие микропланктона прибрежной зоны Чёрного моря в районе Севастополя (2001 - 2003 гг.) // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (Черноморский сектор). - Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. - С. 16-42.

Руснак Е. М. Пространственно-временная характеристика хлорофилла "а" // Северо-западная часть Чёрного моря: биология и экология. - Киев: Наук. думка, 2006. - С. 194- 195.

- Сеничева М. И.* Сезонная динамика численности, биомассы и продукции фитопланктона Севастопольской бухты // Экология моря. - 1980. - Вып. 1. - С. 3-11.
- Сеничкина Л. Г.* Изменение структуры черноморского фитопланктона при антропогенном воздействии // Морские биологические исследования. 100-летнему юбилею В. А. Водяницкого посвящается. - Севастополь, 1994. - С. 54 - 64.
- Стельмах Л. В.* Суточные изменения относительного содержания хлорофилла "а" в культурах морских планктонных водорослей // Экология моря. - Киев, 1982. - Вып. 11. - С. 68-72.
- Стельмах Л. В.* Вклад пикопланктона в первичную продукцию и содержание хлорофилла "а" в эвтрофных водах на примере Севастопольской бухты // Океанология. - 1988. - 28, № IV - С. 127 - 132.
- Стельмах Л. В., Бабич И. И.* Сезонные изменения отношения органического углерода к хлорофиллу "а" в фитопланктоне прибрежных вод Чёрного моря в районе Севастополя // Океанология. - 2003. - **43**, № 6. - С. 875 - 884.
- Стельмах Л. В., Бабич И. И.* Сезонная изменчивость отношения органического углерода к хлорофиллу "а" и факторы, ее определяющие в фитопланктоне прибрежных вод Чёрного моря // Морск. экол. журн. - 2006. - 5, № 2. - С. 74 - 87.
- Стельмах Л. В., Бабич И. И., Тугрул С.* Отношение органического углерода к хлорофиллу "а" в фитопланктоне поверхностных вод западной части Чёрного моря в период осеннего "цветения" // Экология моря. - 2006. - Вып. 72. - С. 87-91.
- Стельмах Л. В., Куфтаркова Е. А., Бабич И. И.* Сезонная изменчивость скорости роста фитопланктона в прибрежных водах Чёрного моря (район Севастополя) // Морск. экол. журн. - 2009. - 5, № 2. - С. 74-87.
- Стельмах Л. В., Сеничева М. И., Бабич И. И.* Эколого-физиологические основы "цветения" воды, вызываемого *Emiliania huxleyi* в Севастопольской бухте // Экология моря. - 2009. - Вып. 77. - С. 28 - 32.
- Финенко З. З.* Продукция фитопланктона // Основы биологической продуктивности Чёрного моря. - Киев: Наук, думка, 1979. - С. 88 - 98.
- Финенко З. З., Чурилова Т. Я., Лу П. И.* Вертикальное распределение хлорофилла и флюоресценции в Чёрном море // Морск. экол. журн. - 2005. - 4, № 1. - С. 15-45.
- Data Base NATO-TU BLACK SEA.* Download datable at: <http://sfj1.ims.metu.edu.tr/ODBMSDB/>
- Finenko Z. Z., Hoepffner N., Williams R., Puiontkovski S. A.* Phytoplankton carbon to chlorophyll a ratio: response to light, temperature and nutrient limitation // Mar. Ecol. Journ. - 2003. - 2, № 2. - P. 40 - 64.
- Goericke R., Welschmeyer N. A.* Response of Sargasso sea phytoplankton biomass, growth rates and primary production to seasonally varying physical forcing // J. Plankton Res. - 1998. - 20, № 12. - P. 2223 - 2249.
- Stelmakh L. V.* Long-term variability of structural and functional characteristics of phytoplankton in the coastal waters of the Crimea area of the Black Sea (Sevastopol Bay) // Climate change in the Black Sea - hypothesis, observations, trends scenarios and mitigation strategy for the ecosystem. - 2nd Biannual and Black Sea Scene EC Project Joint Conference, 6 - 9 October 2008, Sofia, Bulgaria. - P. 48.

ГЛАВА 8

ЗООПЛАНКТОН КАК КОРМОВАЯ БАЗА ПРОМЫСЛОВЫХ ПЕЛАГИЧЕСКИХ РЫБ

Зоопланктон как вторичный продуцент совместно с фитопланктоном как первичным продуцентом всем своим разнообразием и комплексностью поддерживают обширную систему пищевых цепей в морских пелагических сообществах. Понижение биоразнообразия планктона негативно отражается на всех трофических уровнях морской экосистемы.

Кроме того, участвуя в процессах круговорота веществ в водоеме и обладая высокими фильтрующими возможностями, зоопланктон повышает самоочищающий потенциал акватории, способствуя таким образом улучшению рекреационных показателей морской среды, наряду с другими сообществами, формирующими черноморскую экосистему.

В работе использованы материалы исследований ИнБЮМ у берегов Крыма в 2000-х годах. Пробы мезопланктона (0,5- 10,0 мм) в основном отбирались сетью Джели ($S = 0,1 \text{ м}^2$) с ситом № 46, а более крупные животные - сетью Богорова-Раса ($S = 0,5 \text{ м}^2$). Животных идентифицировали до вида и измеряли, копепод определяли до стадии развития. Учёт численности и биомассы зоопланктона проводили стандартным методом, принятым в ИнБЮМ.

Таксономическое разнообразие «кормового» зоопланктона. Одним из основных факторов, определяющих обилие и распределение промысловых рыб в море, является состояние их кормовой базы. Зооштанктонные организмы составляют основу питания планктоноядных рыб, однако не весь зоопланктон потребляется ими. В отечественной литературе широко используют термин «кормовой» и «некормовой» зоопланктон (Кусморская, 1950 и др.). К «кормовому» зоопланктону отнесены: копеподы, кладоцеры, коловратки, сагитты, ойкоплевры, а также личинки практически всех встречающихся в планктоне донных беспозвоночных. «Некормовой» зоопланктон представлен желетелыми организмами: ноктилюкой,

медузами и гребневиками. Некоторые авторы полагают, что желетелые могут использоваться рыбами в качестве корма при недостатке кормовых организмов (Дука, 1988). В 1990-х годах в районе мыса Фиолент неоднократно встречались медузы с объединенными щупальцами (Загородняя, 2007).

Рыбы на протяжении своего жизненного цикла питаются разными планктонными организмами и если личинки рыб не находят корма, соответствующего размерам их рта, то они погибают. В результате нарушается пополнение популяций старших возрастных групп, в том числе промысловых рыб. Следовательно, разнообразие зоопланктона, в том числе размерное, важно не менее, чем его количество. Для черноморского зоопланктона характерно относительно небольшое число видов из-за пониженной солёности воды и наличия сероводородной зоны в глубинах Черного моря (Грезе, 1979).

Ракообразные копеподы и кладоцеры - массовый и постоянный компонент в черноморском планктоне, который определяет состояние кормовой базы рыб. В настоящее время таксоцен копепод Крымского побережья представлен 8 массовыми видами: *Calanus euxinus*, *Pseudocalanus elongatus*, *Paracalanus parvus*, *Acartia clausi*, *A. tonsa*, *Centropages ponticus*, *Oithona similis* и *Oithona brevicornis*. Последний вид после своего первого обнаружения в Севастопольской бухте в 2001 г. (Загородняя, 2001) стал массовым сначала в севастопольских бухтах (Алтухов, Губанова, 2006), позднее (2007 г.) найден в открытом побережье, а с 2009 г. распространился вдоль крымского побережья (Алтухов, 2010; Загородняя, 2010) до Керченского предпроливья, где его численность в декабре 2009 г. (по материалам рейса н/с «Паршин») достигала 2000 экз. м^{-3} . Встречался он и в северо-западной части моря, а в ноябре 2010 г. вид был массовым и в

открытом море.

Таким образом, видовой состав кормового зоопланктона пополнился двумя видами копепод-вселенцев - *A. tonsa* (1980-е годы) и *O. brevicomis* (2000-е), которые стали естественным компонентом черноморского зоопланктона, пополнив группу «fall species». Исчезнувшая из черноморского планктона в 1990-е годы копепода *Oithona nana* (Загородняя, Скрыбин, 1999) в настоящее время встречается крайне редко и в единичных экземплярах (Загородняя, 2001, 2009), равно как и другие виды копепод, в частности, гипонейстонные рачки семейства Pontellidae (*Anomalocera patersoni*, *Pontella mediterranea* и *Labidocera brunescens*).

В прибрежье в формировании численности и биомассы кормового зоопланктона участвуют интерстициальные формы копепод: часто встречающиеся гарпактициды и более редкие виды *Cyclopina gracilis*, *C. esilis*, *Cyclopinoides littoralis*, *Cymbasoma longispinosum*, *Monstrella grandis*, *Monstrella helgolandica* (Загородняя, 2003), однако их удельный вклад невелик. В Керченском проливе, наряду с обычными черноморскими видами, встречаются азовоморские формы (копеподы *Calanipeda aquaedulcis* и *Heterocope caspia*), малочисленные здесь в 2000-е годы.

Вторая по значимости группа, формирующая кормовую базу рыб, - кладоцеры. Они были представлены 4 видами: *Pleopis polyphemoides*, *Penilia avirostris*, *Pseudevadne tergestina* и *Evadne spinifera*. В число других групп, определяющих количественные показатели кормового зоопланктона, входят коллатки, представленные несколькими видами и обычно массовые весной, а также хетогнаты *Sagitta setosa* и аппендикулярии *Oicopleura dioica*.

В планктоне встречались личинки практически всех основных групп беспозвоночных: моллюсков, полихет, десятиногих и усонюгих рачков, мшанок. Наряду с пелагическими личинками, в прибрежном планктоне обнаружены бентопелагические формы, такие как нема-

тоды, фораминиферы, кумовые раки, амфиподы, креветки (*Crangon crangon* и другие), мизиды (*Mesopodopsis slabberi*, *Paramysis koyeigi*). Все эти организмы составляют корм планктоноядных рыб и их молоди на мелководье.

Количественное развитие планктона в умеренно-холодных широтах определяется в значительной степени сезонным ходом температуры. На протяжении последних тридцати лет существенное влияние на обилие кормового зоопланктона оказывала антропогенная деятельность в регионе (загрязнение прибрежных акваторий, вселение новых видов). В результате резко упала численность аборигенных видов, а некоторые исчезли из планктона. В планктоне появились новые виды - вселенцы, которые оказали существенное, как положительное, так и отрицательное влияние на состояние кормовой базы рыб, наравне с другими факторами среды.

Основные тенденции динамики кормовой базы планктоноядных рыб. С середины 1970-х годов в результате возрастающего загрязнения моря начались структурные изменения зоопланктона. Они проявились в уменьшении численности кормового зоопланктона и увеличении доли «некормового» в суммарном зоопланктоне (Ковалёв и др., 1995; Малышев и др., 1991; и др.), на один - два порядка выросла биомасса медуз по сравнению с 1950- 1960 гг. (Загородняя, 1988; Зайцев, Полищук, 1984). Максимальное обилие медуз отмечали в северо-западной части (до 2 - 3 кг м⁻²). Одновременно значительно увеличилась биомасса других желетельных форм: ноктилюки в северо-западной части моря и плевробрахии в открытых районах моря. Резкое увеличение биомассы желетельных организмов, потребляющих «кормовой» зоопланктон, наравне с нарастающим загрязнением моря привели к сокращению биомассы кормовых организмов, а именно, копепод, кладоцер, сагитт, ойкоплевр. Наиболее сильно пострадали обитатели приповерхностного слоя - гипонейстонные копеподы семейства потеллид. Их численность с 1960 по 1980 гг. сократилась в регионе в 35 раз (Полищук, 1984).

В конце 1980-х и в 1990-е годы с вселением и массовым развитием в Черном море гребневика мнемнопсиса изменения в кормовом зоопланктоне приобрели катастрофический характер. Сократилось его видовое богатство, в 1990-е годы в северной половине моря практически исчезли гипонейстонные рачки и массовая копепода *Oithona nana*. Резко упала численность всех кормовых организмов, что проявилось в общей трансформации планктонного сообщества (Губанова, 2003; Загородняя и др, 2003; Ковалёв и др, 1995). Копеподы и кладоцеры перестали быть доминирующей группой кормового зоопланктона. За счёт исчезновения *O. nana* и сокращения численности мелких копепод других видов в кормовом зоопланктоне возросла доля более крупных организмов (Ковалёв и др, 1995). Последнее обстоятельство отрицательно сказалось на питании и выживании личинок рыб. В таксоценозе копепод доминировали акарцииды, которые в верхнем квазиоднородном слое летом составляли 86 % по биомассе и 71 % по численности. В прибрежье их доминирование сохранялось и осенью.

С появлением в Чёрном море в конце 1990-х годов гребневика *Beroe ovata*, потребляющего в основном мнемнопсиса, состояние кормовой базы планктоноядных рыб в начале 2000-х годов стало улучшаться. Прежде всего, увеличилась численность и биомасса кормового зоопланктона и возросла доля рачкового планктона (Губанова, 2003; Загородняя и др, 2003; Загородняя, Морякова, 2008; Ковалев и др, 1995; Финенко и др. 2006 а, б) - основного корма планктоноядных рыб.

Количественные показатели кормового зоопланктона. На фоне относительной однородности фаунистического состава, количественное распределение зоопланктона характеризуется более выраженной региональной неравномерностью. Мы попытались проанализировать уровень развития кормового зоопланктона в разных акваториях у берегов Крыма, воспользовавшись схемой (Водяницкий, 1949), согласно которой в акватории Крыма выделяют

пять основных районов: Каркинитский залив (регион 1), Евпаторийско-Севастопольский (2), южный берег Крыма (3), Феодосийский (4) и район Керченского пролива (5). В литературе имеются разрозненные данные о качественном и количественном составе зоопланктона, полученные в этих районах на протяжении 1970-1980 гг. В этих публикациях рассматривались частные вопросы, тогда как в сравнительном плане полученные материалы не анализировались. Позднее, в 1990 - 2000 гг, планктонные съёмки в этих акваториях, за исключением Севастопольского региона, были редкими. В данной работе проведён сравнительный анализ кормовой базы рыб в этих районах по материалам отдельных экспедиций, выполненных на протяжении последних лет.

Каркинитский залив. Район всегда отличался количественным богатством планктона и служил летней кормовой базой рыб (Водяницкий, 1949). Среднемноголетняя биомасса зоопланктона в заливе составляла 863,3 мг м⁻³, что дало основание (Галаджиев, 1949) отнести его к эвтрофным. В 1930 гг. здесь насчитывалось 64 таксона. На протяжении 1980-х годов видовой состав кормового зоопланктона резко сократился. Число таксонов уменьшилось с 37 в 1980-м до 20 в 1990 г. (Полищук и др, 1991). Рассчитанная по данным цитируемых авторов численность кормового зоопланктона в эти годы не превышала нескольких тыс. экз. м⁻³, а биомасса колебалась от 40 до 111,9 мг м⁻³ в зависимости от сезона и года. По мнению этих авторов, в 1980-е гг. район перестал быть промысловым из-за ухудшения кормовой базы рыб. Произшедшие изменения авторы связывают как с загрязнением акватории залива, так и с хищничеством медуз и гребневиков, поскольку 1980- 1990-е гг. характеризуются резким увеличением биомассы желтелого планктона.

Летом 2007 и 2008 гг. в регионе обнаружено только 11 таксонов кормового зоопланктона. Численность кормового зоопланктона в эти годы оказалась ниже, чем в 1980-х годах, в то время как биомасса, за счёт

массового развития кладоцер, в сентябре 2007-го достигла величин, отмечаемых в 1980-е годы (табл. 1). Уровень обилия всех групп зоо-

планктона в сентябре 2007-го был значительно выше, чем в июне 2008 г.

Группы организмов	Сентябрь 2007		Июнь 2008	
	Количество станций			
	5		2	
	Ч	Б	Ч	Б
Копеподы	726,5	13,96	140,0	0,79
Кладоцеры	869,4	28,13	10	0,4
<i>Sagitta setosa</i>	111,0	28,51	0	0
Личинки бентосных животных	594,6	7,22	151,7	11,23
Кормовой зоопланктон	2301,5	77,83	306,7	12,45

Табл. 1 Средняя численность (Ч, экз. м⁻³) и биомасса (Б, мг м⁻³) основных групп кормового зоопланктона в Каркинитском заливе в сентябре 2007 и июне 2008 гг. (по сети Джеди)

Евпаторийско-Севастопольский район.

Наиболее полно исследованиями зоопланктона охвачен Севастопольский район (Беляева, Загородняя, 1988; Губанова, 2003; Губарева и др, 2004; Ковалев, 1980; Павлова и др, 1999; Павлова, Мельникова, 2006; Петипа, Павлова, 1995; Финенко и др, 2006 а, б). В итоге здесь регистрируется наибольшее число видов зоопланктона (Загородняя, Мурина, 2003). Среднегодовая численность кормового зоопланктона в Севастопольской бухте, рассчитанная по (Губанова, 2003), была высокой в 1970-х гг. (9 - 14 тыс. экз. м⁻³). В начале 1980-х годов она возросла до 14 тыс. экз. м⁻³ (Беляева, Загородняя, 1988), достигнув 30 тыс. экз. м⁻³ в 1983-м. К началу 1990-х годов она снизилась до 1,5 тыс. экз. м⁻³, с появлением в Чёрном море в конце 1990-х гребневика *Beroe ovata*, потребляющего в основном мнемииописа, количественные показатели кормового зоопланктона опять возросли, достигнув 4 тыс. экз. м⁻³ в начале 2000-х (Губанова, 2003). Биомасса кормового зоопланктона в эти годы в летний период колебалась от 10 мг м⁻³ в 1998-х до нескольких сотен в 1970 - 1980 и в начале 2000-х гг, порой превышая 1 г м⁻³ (например, в 1988-м) (Загородняя и др, 2003; Петипа, Павлова, 1995). На протяжении нескольких десятилетий уровень развития зоопланктона в Севастопольской бухте менялся от олиго-мезотрофного до мезотрофного с элементами эвтрофии.

В течение почти 10 лет (2000-2009) в Балаклавской бухте (совместно с отделом ма-рикультуры ИнБЮМ) проводили наблюдения за состоянием планктонного сообщества. В целом, количественные показатели кормового зоопланктона (без учёта личинок бентосных животных) в эти годы различались в среднем вдвое (табл. 2). Исключение составил июнь 2008 г, когда уровень количественного развития зоопланктона был крайне низким. Ранее было показано, что на величины зоопланктона в Балаклавской бухте в летнее время существенное влияние оказывает сгонно-нагонная циркуляция, в результате которой на протяжении лета численность и биомасса зоопланктона резко менялись (Гринцов и др, 2003).

Исследования всех групп зоопланктона (сентябрь 2007) показали, что личинки донных животных вносили существенный вклад в биомассу кормового зоопланктона в Балаклавской бухте и на сопредельной акватории, составляя в среднем 7 %, а биомасса желетельных форм превышала биомассу кормового зоопланктона (табл. 3).

Многолетний мониторинг зоопланктона Балаклавской бухты и прилегающей акватории позволил уточнить региональные особенности сезонной динамики зоопланктона в прибрежье при наличии в море двух видов гребневиков-вселенцев (*Mnemiopsis leidyi* и *Beroe ovata*).

Зоопланктон как кормовая база промысловых пелагических рыб

Табл. 2 Средняя численность (Ч, экз. м⁻³) и биомасса (Б, мг. м⁻³) копепод, клadoцeр и кормового голопланктона (т.е. без учёта личинок бентосных животных) в Балаклавской бухте в 2000-е годы (по сети Джели)

Годы	месяцы	К-во проб	Показатели	Копеподы	Кладoцeры	Кормовой
2004	IY-X	36	Ч	430,0	114,4	547,8
			Б	4,89	3,88	9,49
2005	I-XI	43	Ч	1205,0	94,4	1349,7
			Б	6,64	3,28	10,69
2006	YI, YIII	13	Ч	730,9	94,3	864,2
			Б	7,97	3,29	11,48
2007	II, IY, YI	27	Ч	872,6	9,5	986,9
			Б	6,33	0,08	6,71
2008	VI	8	Ч	27,7	12,6	46,4
			Б	0,39	0,11	0,60
2009	II, IY, YI	24	Ч	506,5	22,0	595,7
			Б	5,99	0,27	7,72

Табл. 3 Средняя биомасса (мг. м⁻³) зоопланктона в прибрежной акватории Черного моря у Балаклавы в сентябре 2007 г. (по сети Джели).

Район	Мраморная бухта	Балаклавская бухта
	Количество станций	
Группы организмов	2	5
Копеподы	10,89	12,64
Кладoцeры	19,10	2,82
<i>Oicopleura dioica</i>	0,09	0,72
<i>Sagitta setosa</i>	0,18	0,16
<i>Favella ehrenbergi</i>	0	0,001
Личинки бентосных животных	0,71	2,78
Кормовой зоопланктон	30,96	18,10
<i>Noctiluca scintillans</i>	0	24,21
<i>Mnemiopsis leidyi</i>	0	0
<i>Amelia aurita</i>	0,000	0,03
суммарная биомасса	30,97	42,35

Максимальная численность кормового зоопланктона наблюдалась в ноябре и определялась обилием копепод, прежде всего, акарциид (рис. 1). Вторым по обилию был *Paracalanus parvus*. Наиболее высокая биомасса кормового зоопланктона отмечена в июле. Её величина определялась массовым развитием клadoцeр, в частности, *Penilia avirostris*, имеющей относительно высокую индивидуальную массу.

В 1980-е годы пик биомассы в севастопольском регионе обычно приходился на август и определялся обилием эципланктонных форм (Грезе, 1979 и др.).

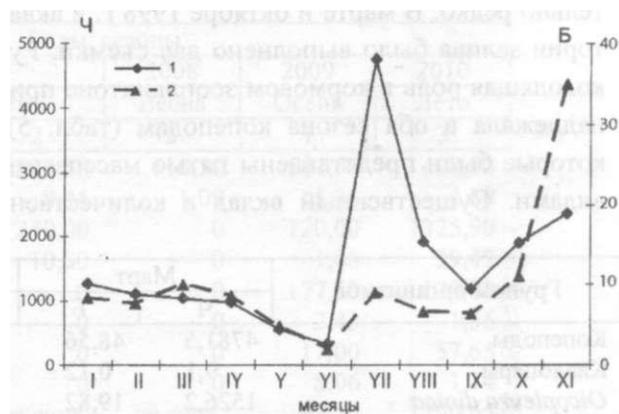


Рис. 1 Осреднённый (по материалам съёмки 2004 - 2009) сезонный ход численности (Ч, экз. м⁻³) и биомассы (Б, мг м⁻³) кормового зоопланктона в Балаклавской бухте и на прилегающей акватории.

Выедание зоопланктона мнемипсисом в верхнем слое в конце июля - августе и последующее, с появлением в Черном море береое, восстановление численности планктона в сентябре явилось причиной смещения летнего пика на сентябрь (Загородняя и др., 2004; Финенко и др., 2006 а, б). Так, сентябрьский пик биомассы кормового зоопланктона отмечали в акватории Карадагского природного заповедника в 1999 г. Здесь он совпал с максимальным прогревом воды и массовым развитием теплолюбивых видов копепод и клadoцeр (Загородняя и др., 2004). В осреднённом за несколько лет сезоном цикле развития зоопланктона в Балаклавской бухте сентябрьский пик биомассы не просматривается.

При осреднении величин кормового зоопланктона за 2000-е годы по четырем сезонам более высокие показатели регистрировались летом и осенью (табл. 4). В целом они

значительно ниже количественных показателей зоопланктона, регистрируемых в севастопольском регионе в 1970 - 1980-е годы.

Табл. 4 Численность (Ч, экз. м³) и биомасса (Б, мг. м³) кормового зоопланктона, осредненная за шесть лет (2004 - 2009) по сезонам, в Балаклавской бухте

Показатели	зима	весна	лето	осень	Средняя
Ч	1006,7	983,2	752,8	2872,7	1403,1
Б	9,55	6,84	16,37	17,06	12,45

В Евпаторийско-Севастопольский район входит Каламитский залив, исследования зоопланктона в котором проводились относительно редко. В марте и октябре 1998 г. в акватории залива было выполнено две съемки. Руководящая роль в кормовом зоопланктоне принадлежала в оба сезона копеподам (табл. 5), которые были представлены пятью массовыми видами. Существенный вклад в количествен-

ные показатели вносили ойкоплевра весной и ветвистоусые рачки осенью. Вклад личинок бентосных животных в суммарные показатели кормового зоопланктона колебался в марте в пределах 1 - 2 %. В октябре он увеличился до 10 % по численности и 8 % по биомассе. Среди личинок донных животных преобладали двустворчатые моллюски.

Группы организмов	Март		Октябрь	
	Ч	Б	Ч	Б
Копеподы	4781,5	48,56	106,9	2,01
Кладоцеры	9,1	0,12	21,6	0,68
<i>Oicopleura dioica</i>	1526,2	19,82	14,1	0,20
<i>Sagitta setosa</i>	7,1	2,20	2,1	2,27
Личинки донных животных	140,4	0,82	17,5	0,43
Кормовой зоопланктон	7186,5	73,23	163,5	5,58

Табл. 5 Численность (Ч, экз.-м³) и биомасса (Б, мг-м³) кормового зоопланктона в Каламитском заливе в 1998 г. в обловленном слое (0-30 и 0-50 м) по сети Джели

Более высокие величины кормового зоопланктона отмечены весной. Осенью они уменьшилась на порядок, при этом изменилась структура кормового зоопланктона. Среди копепод доминировало два вида Acartiidae. Вторыми по численности были ветвистоусые рачки. На фоне уменьшения биомассы ранкового планктона и ойкоплевр существенный вклад в суммарную биомассу кормового зоопланктона вносили сагитты. Полученные весной 1998 г. величины численности и биомассы кормового зоопланктона были на порядок ниже показателей, регистрируемых в эти сезоны в 1980-е годы, но выше значений, отмечаемых у западных берегов Крыма весной 1995 г. (Ковалёв, Загородняя, 1996) и в акватории Балаклавской бухты в 2000-е годы.

Район южного берега Крыма. В этом районе исследования проводились в нескольких акваториях. Так, в бухте Ласпи зоопланктон изучали на протяжении четырех лет (2007 - 2010), однако количество сборов и отсутствие надлежащей периодичности не позволили выявить сезонный ритм и межгодовую изменчивость. В целом, для бухты характерна большая изменчивость количественных показателей зоопланктона (табл. 6). Его численность и биомасса менялась на порядок, например, в период с апреля по май 2007 г. Такая вариабильность количественных показателей зоопланктона в значительной степени связана с интенсивной сгонно-нагонной циркуляцией характерной для акваторий южного побережья Крыма (Загородняя, 1990).

Зоопланктон как кормовая база промысловых пелагических рыб

Летом уровень количественного развития зоопланктона сильно зависит от времени массового появления мнемииопсиса, который существенно снижает численность и биомассу кормового зоопланктона (Финенко и др, 2006 а, б; Gordina et al, 2005). Сравнивая данные одного летнего сезона, но в разные годы (июль 2007 и август 2010), видно, что уровень развития всех групп кормового зоопланктона в 2010 г. оказался выше за счёт массового развития кладоцер.

Исследования в б. Ласпи в 1984- 1986 гг. показали, что максимальные величины кормового зоопланктона наблюдались здесь летом, при этом средняя численность достигала 10 тыс. экз. м³, а биомасса составляла почти 70 мг м³ (Загородняя, 1990). Величины кормового зоопланктона на протяжении 2000-х годов был значительно ниже его обилия в 1980-х. Средние величины кормового зоопланктона почти одинаковы в южнобережном районе (б. Ласпи) и в акватории Балаклавы в 2000-е годы..

Табл. 6 Средняя численность (Ч, экз. м³) и биомасса (Б, мг. м³) основных групп зоопланктона в бухте Ласпи в разные годы (по сети Джели)

Группа организмов	n*	Годы, сезоны					
		2007			2008	2009	2010
		Зима	Весна	Лето	Весна	Осень	Лето
		4	6	2	3	1	3
Копеподы	Ч	366,80	523,36	2280,50	110,30	581,50	408,90
	Б	2,01	4,59	8,44	1,09	5,36	4,80
Кладоцеры	Ч	0	0,70	250,00	0	120,00	1325,90
	Б	0	0,01	10,00	0	1,08	29,43
<i>Oicopleura dioica</i>	ч	0	1,66	0	0	177,50	130,00
	Б	0	0,005	0	0	2,43	1,55
<i>Sagitta setosa</i>	Ч	0	0	0	0	17,00	57,65
	Б	0	0	0	0	8,06	1,74
Личинки бентосных животных	Ч	не счит.	не счит.	не счит.	не счит.	92,50	1190,65
	Б	не счит.	не счит.	не счит.	не счит.	1,24	6,08
Кормовой зоопланктон	Ч	366,80	530,15	1530,50	110,30	988,50	3131,05
	Б	2,04	4,60	18,44	1,09	18,17	43,57
<i>Noctiluca scintillans</i>	ч	4,50	0,840	0	0,70	0	50,45
	Б	0,29	0,060	0	0,04	0	2,95
Ctenophora	Ч	0	0	0	0	0	30,70
	Б	0	0	0	0	0	0,78
Medusae	ч	0,50	0	0	0	0	1,22
	Б	3,13	0	0	0	0	0,99
Сумма	Ч	371,80	531,15	2530,50	111,30	988,50	3216,45
	Б	5,43	4,66	18,44	1,13	18,17	48,30

n - количество станции

Акваторию Карадагского Природного заповедника (КаПриЗ) мы включили в южнобережный район на том основании, что здесь в летнее время наблюдается характерное для этого региона кратковременное понижение температуры воды у берега, вызванное сгонными ветрами, в результате которых меняется видовая структура кормового зоопланктона и уменьшается его обилие (Загородняя и др, 2004). Для акватории заповедника характерны

и другие признаки южнобережного района, а именно, незначительные колебания уровня моря, слабая изменчивость солёности воды, сильные волнения, довольно устойчивое течение с востока на запад (Чекменёва, Субботин, 2004). Обычно съёмка акватории заповедника включала 10 станций, охватывающих все бухты. В табл. 7 приведены колебания средней биомассы кормового зоопланктона за последние годы, полученные в разные сезоны.

Год	2002	2003	2004	2009
месяц	VIII, IX	V	VII, IX, XI	VI
Группа организмов				
Copepoda	36,72	94,53	18,65	10,88
Cladocera	33,3	1,08	0,79	1,28
Rotatoria	1,40	0,13		
<i>Oicopleura dioica</i>		1,23	0,005	0,04
<i>Sagitta setosa</i>	8,99	2,68	1,04	0,26
Личинки бентосных животных	не счит.	не счит.	не счит.	3,50
Кормовой зоопланктон	75,14	99,66	20,47	16,01

Табл. 7 Средняя биомасса (Б, мг. м⁻³) кормового зоопланктона в акватории КаПриЗ в разные годы и месяцы

На протяжении года эти величины значительно разнятся. Например, в 2002 г. биомасса копепод колебалась от 2 мг м⁻³ в августе до 71 мг м⁻³ в сентябре, а в ноябре опять была на уровне 2 мг м⁻³. Такая изменчивость количественных показателей обусловлена с одной стороны сезонным циклом развития планктонных организмов, а с другой - преобладающим влиянием нового биологического компонента, а именно двух видов гребневиков-вселенцев (Шиганова и др., 2003; Finenko et al., 2003; Gordina et al., 2005 и др.). В целом в 2000-х годах низкий уровень количественного развития кормового зоопланктона в акватории КаПриЗ сохранялся, хотя он был выше величин, отме-

чаемых здесь в конце 1990-х (Загородняя, Мурина, 2001).

Феодосийский район. Является наименее изученным по сравнению с другими прибрежными акваториями Крыма. В 2006 - 2007 гг. в регионе обнаружено около 40 таксонов зоопланктона, из которых 32 определяли кормовую базу рыб. Средняя численность и биомасса зоопланктона в этом районе приведены в табл. 8. В целом, биомасса кормового зоопланктона на уровне 150 - 200 мг м⁻³ является в последние годы довольно высокой для прибрежных районов Крыма. Более высокие величины отмечаются только в Севастопольской бухте.

Табл. 8 Средняя численность (Ч, экз. м⁻³) и биомасса (Б, мг. м⁻³) основных групп зоопланктона в Феодосийском районе в декабре 2006 и сентябре 2007 гг. (по сети Джели)

Район	Феодосийский залив				Мыс. Чауда	
	Декабрь 2006 г.*		Сентябрь 2007 г.		Сентябрь 2007 г.	
Месяц, год	26		6		3	
Количество станций	26		6		3	
Группы организмов	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б
Копеподы	5731,2	156,76	3999,5	92,00	9202,5	48,03
Кладоцеры	43,7	0,40	1035,8	32,72	179,1	1,26
<i>Oicopleura dioica</i>	654,2	13,47	96,8	0,78	11,6	0,03
<i>Sagitta setosa</i>	43,6	31,46	240,1	25,15	11,0	0,20
Личинки бентосных животных	309,1	2,04	1047,9	6,54	5191,9	7,34
Кормовой зоопланктон	6786,9	203,35	6420,3	156,92	14526,0	56,85
<i>Noctiluca scintillans</i>	410,05	34,01	0	0	0	0
<i>Aurelia aurita</i>	9,92	8,04	0	0		
<i>Pleurobrachia pileus</i>	7,08	367,50	8,3	0,17		
Сумма	7208,9	614,04	6429,1	157,36	14527,5	56,85
Стандартное отклонение	4060,6	641,04				
Доверительный интервал	1560,8	246,57				

по: Загородняя, Морякова, 2008

Зоопланктон как кормовая база промысловых пелагических рыб

По обилию кормового зоопланктона Феодосийский район значительно превосходит южнобережный, Каркинитский и акваторию Балаклавской бухты.

Район Керченского пролива. По сравнению с Феодосийским районом Керченский пролив, отличается более низкими величинами кормового зоопланктона (табл. 9), что видно на примере съёмов, выполненных в этих районах

в один сезон. Например, зимой (декабрь 2006 г. в Феодосийском заливе и декабрь 2007-го в Керченском проливе), а также летом (сентябрь 2007 и август и сентябрь 2009 гг.). К сожалению, эти съёмки проводились в разные годы, и межгодовая изменчивость не принималась во внимание при сравнении продуктивности двух районов.

Табл. 9 Средняя численность (Ч, экз. м⁻³) и биомасса (Б, мг. м⁻³) основных групп зоопланктона в районе Керченского пролива в разные годы (по сети Джели)

Местоположение	Керченский пролив				Керченское пред-проливье (Чёрное море)	
	Декабрь 2007 г.*		Август 2009 г.		Сентябрь 2009 г.	
Месяц, год	10		20		8	
Количество станций	10		20		8	
Группы организмов	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б
Копеподы	1570,5	19,6	2275,0	17,69	653,4	5,36
Кладоцеры			2580,4	26,96	137,8	4,75
<i>Oicopleura dioica</i>			46,3	1,76	322,2	3,68
<i>Sagitta setosa</i>			51,8	0,17	192,3	2,76
Личинки бентосных животных	2073,1	24,55	1900,3	17,90	11,0	0,49
Прочие			144,6	0,49		
Кормовой зоопланктон	3043,6	44,15	6998,4	64,97	1361,7	17,04
<i>Noctiluca scintillans</i>	2,86	0,23	0	0	23,8	2,04
<i>Mnemiopsis leidyi</i>	0,3	24915**	1,4	0,08	0,3	0,01
<i>Beroe ovata</i>			1,0	909,00	1,0	0,50
<i>Aurelia aurita</i>			0	0	0,25	20,8
Hydromedusae			1,5	0,07	7,01	0,32
Сумма	3897,3	44,93***	3763,1	974,12	1356,0	19,9
Стандартное отклонение	3763,1	33,72	9078,2	2107,08	1445,3	16,81

* по: Загородняя, 2009; ** сети Джели и ДжОМ; *** без учёта мнемииопсиса

Открытые районы моря. В отдельный район мы выделили открытые воды у берегов Крыма. Таксономический состав кормового зоопланктона здесь беднее за счёт отсутствия интерстициальных и эпибентических форм, а также более низкой численности пелагических личинок донных животных, которые заносятся сюда из прибрежных районов. В целом, количественные показатели кормового зоопланктона весной 2005 и 2006 гг. в открытом море у берегов Крыма (табл. 10) не сильно отличались от величин, регистрируемых в прибрежных акваториях в соответствующие сезоны в эти годы. Высокая биомасса личинок бентос-

ных животных в июне 2010 г. связана с наличием в планктонных пробах крупных амфипод и двустворок.

К сожалению, все эти сборы выполнялись в разные сезоны и годы, что затрудняет сравнение полученных материалов между собой. В сентябре 2007 г. на протяжении нескольких дней вдоль крымского побережья проведены исследования зоопланктона на 22 станциях в акваториях Балаклавской и Мраморной бухт, Феодосийского и Каркинитского заливов, которые показали, что во всех акваториях доминировали мелкие ракообразные (копеподы и кладоцеры).

Количество станций	Май, 2001**		Март-апрель, 2005*		Май, 2006*		Июнь, 2010**	
	5		5		4		6	
	4	Б	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б
Копеподы	7,67	0,105	362,2	4,10	272,8	6,57	171,32	1,62
Кладоцеры	2,33	0,02					18,26	0,16
<i>Oicopleura dioica</i>	0,2	0,004	20,1	0,68	58,3	0,95	0,083	
<i>Sagitta setosa</i>			0,15	0,22	0,17	2,42	0,81	0,35
Личинки бентосных животных	11,51	0,08	45,5	0,17	0	0	9,38	10,24
Кормовой зоопланктон	21,97	0,34	524,0	5,42	331,3	9,94	200,26	12,08
<i>Noctiluca scintillans</i>	99,58	8,76	105,2	11,72	2601,9	208,16	16	1,51
<i>Aurelia aurita</i>	2,17		0,06	0,4* 10 ^m	0,12	1,71		
<i>Beroe ovata</i>	0	0			0,6	5,91		
<i>Pleurobrachia pileus</i>	0	0	0,36	226,2	0	0		
Сумма	117,55	9,10	630,02	243,35	2933,9	225,72	216,3	16,59

у берегов Крыма; ** - в северо-западной части

Доля копепод обычно превышала 50 % и только в Каркинитском заливе оказалась ниже за счёт высокой численности кладоцер. Среди копепод в Феодосийском и Каркинитском заливах доминировали акарции. В первом они были представлены *Acartia tonsa* и *A. clausi*, во втором - только *A. tonsa*. В Балаклавской бухте и расположенной рядом Мраморной среди копепод доминировал *Centropages ponticus*. Акарции здесь оказались вторыми по численности с практически близкими величинами численности. Наряду с этими видами копепод, в Балаклавской бухте встречались эвритермный *Paracalanus parvus* и холодноводные *Calanus euxinus*, *Pseudocalanus elongatus* и *Oithona similis*. Последние были принесены в бухту водными массами, поступившими из открытых районов моря в результате сгона, о чём свидетельствуют данные по температуре, которая в Балаклавской бухте была ниже (15 - 15,5°C), чем в Каркинитском (20,1 - 20,5) и Феодосийском заливах (24 - 26). В целом, по числу видов наиболее богатыми в летний период оказались планктонные сообщества Феодосийского залива и Балаклавской бухты.

Максимальная биомасса кормового зоопланктона зарегистрирована в Феодосийском заливе, вторым по обилию был Каркинитский залив, тогда как в акватории Балаклавы

отмечены минимальные величины. Здесь их снижение вызвано преобладавшей накануне исследований сгонной циркуляцией. Количественное развитие зоопланктона в Каркинитском заливе осенью 1990 и в сентябре 2007 гг. мало отличалось, но было значительно ниже величин, регистрируемых в этом регионе в 1970-е годы. В настоящее время Каркинитский залив по относительно бедному видовому составу зоопланктона и низкому уровню развития кормовых организмов не является благоприятным для нагула планктоноядных рыб.

На этом фоне выделяется Феодосийский залив, с относительно высоким обилием кормового зоопланктона. Повсеместное увеличение доли мелкого рачкового планктона (копеподы и кладоцеры) отражает улучшение условий нагула рыб, а его фильтрующие возможности способствуют улучшению рекреационных показателей водоема. Что касается открытых районов моря у берегов Крыма, то у нас пока недостаточно наблюдений, чтобы судить о тенденциях изменений биомассы кормового зоопланктона (табл. 11).

В открытом прибрежье в 2006 - 2009 гг. явного доминирования акарциид в таксоцене копепод, как это имело место в 1990-е годы, не наблюдалось. Наблюдалось выравнивание доли разных видов копепод (рис. 2).

Табл. 10 Средняя численность (Ч, экз. м⁻³) и биомасса (Б, мг м⁻³) основных групп зоопланктона в открытом море по ловам сетью Джели

Зоопланктон как кормовая база промысловых пелагических рыб

Табл. 11 Средне-годовые биомассы (мг • м⁻³) основных компонентов зоопланктона в слое 0 - 100 м в открытых районах моря у Южного берега Крыма из (Загородняя и др., 2003), дополненные материалами 2010 г.

Группа организмов	Годы и месяцы наблюдений						
	1960 - 1970	1971 - 1980	1981 - 1988	1989 - 1994	1994 - 1995	1999, март	2010, июль
Кормовой зоопланктон	87	78	64	58	45	59	23
<i>Noctiluca scintillans</i>	199	150	141		45	5	14
<i>Pleurobrachia pileus</i>	60	100	82		348	41	83
Суммар. зоопланктон	346	328	287		438	105	120
% желетелых	75	76	78		90	55	80
<i>Mnemiopsis leidyi</i>				12545	8383	143	
<i>Amelia amita</i>				1795	2122	658	

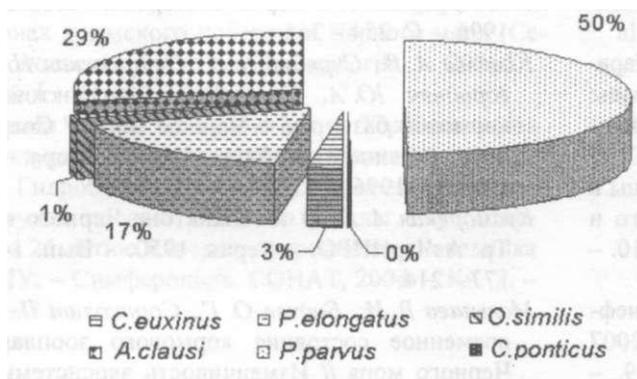


Рис. 2 Соотношение видов (% численности, экз. м⁻³) в таксоценозе копепоид в Феодосийском заливе в декабре 2006 г.

В число лидирующей группы в конце лета в настоящее время опять входят кладоцеры, в отличие от первой половины 1990-х годов, когда они сильно выедались мнемииопсисом. В то же время, полученные на протяжении 2000-х годов данные не позволяют говорить о восстановлении качественного состава и количественных характеристик кормового зоо-

планктона. Многие аборигенные виды остаются редкими, видовой состав пополнился новыми видами (вселенцы). Количественные характеристики кормового зоопланктона в 2000-х годах, выше величин отмечаемых в середине 1990-х, однако они значительно уступают его обилию в 1970 - 1980-х годах.

Алтухов Д. А. Распределение популяции *Oithona brevicornis* (Copepoda: Cyclopoida) вдоль побережья Крыма // Морск. экол. журн. - 2010. - 9, № 1. - С. 71.

Алтухов Д. А., Губанова А. Д. *Oithona brevicornis* Giesbrecht в Севастопольской бухте в октябре 2005 - марте 2006 гг. // Морск. экол. журн. - 2006. - 5, № 2. - С. 32.

Беляева Н. В., Загородняя Ю. А. Зоопланктон Севастопольской бухты в 1981 - 1984 гг. // Экология моря. - 1988. - Вып. 29. - С. 77 - 84.

Водяницкий В. А. О естественноисторическом районировании Черного моря и, в частности, у берегов Крыма // Тр. Севастоп. биол. ст. - 1949. - 7. - С. 249-255.

Галаджиев М. А. Сравнительный состав, распределение и количественные соотношения зоопланктона Каркинитского залива и открытого моря в

районе южного берега Крыма // Тр. Севастоп. биол. ст. - 1948. - 6. - С. 173 - 223.

Грезе В. Н. Зоопланктон // Основы биологической продуктивности Черного моря. - Киев: Наук. думка, 1979. - С. 164- 168.

Гринцов В. А., Загородняя Ю. А., Ковригина Н. Г. и др. Комплексные исследования Балаклавской бухты Черного моря // Водные экосистемы и организмы: Тр. науч. конф. (Москва, 19 июня 2002 г.) - М.: Max Press, 2003. - С. 59.

Губанова А. Д. Многолетние изменения в сообществе зоопланктона Севастопольской бухты // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). - Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. - С. 83 - 93.

Губарева Е. С., Светличный Л. С., Романова З. А. и др. Состояние зоопланктонного сообщества Севастопольской бухты после вселения гребневика

- Beroe ovata* в Черное море (1994 - 2003 гг.) // Морск. экол., ч. журн. - 2004. - 3, № 1. - С. 39 - 46.
- Дука Л. А. Питание шельфовых рыб в морях Средиземноморского бассейна. - Киев: Наук, думка, 1988.- 195 с.
- Загородняя Ю. А. Неравномерность пространственного распределения мезо- и макропланктона в летний период 1980 г. // Динамика вод и продуктивность планктона Черного моря. - М.: Коорд. центр стран членов СЭВ по пробл. "Мировой океан", 1988. - 24, N 2. - С. 356 - 367.
- Загородняя Ю. А. Структурная и продукционная характеристики зоопланктона в районе размещения мидиевой плантации // Экология моря. - Киев, 1990.-Вып. 36.-С. 21 -26.
- Загородняя Ю. А. Зоопланктон // Заповедный Карадаг. Очерк-путеводитель. Симферополь: СОНАТ, 2007. - С. 191 - 197. (Сер.: Новый крымский путеводитель).
- Загородняя Ю. А. 2.2. Мезоопланктон // Вселенцы в биоразнообразии и продуктивности Азовского и Черного морей. - Ростов-н/Д: ЮНЦ РАН, 2010. - С. 49-62.
- Загородняя Ю. А. Оценка воздействия разлива нефтепродуктов в Керченском проливе осенью 2007 г. на зоопланктон // Экология моря. - 2009. - Вып. 77.-С. 17-22.
- Загородняя Ю. А., Морякова В. К. Зоопланктон Феодосийского залива в декабре 2006 г. // Экология моря. - 2008. - Вып. 75. - С. 58 - 65.
- Загородняя Ю. А., Мурина В. В. Зоопланктон Карадагского заповедника // Карадаг. История биологии и археология. Сб. науч. тр, посвящ. 80-летию Карадаг, биол. станц. Симферополь: Сонат, 2001. -С. 143-153.
- Загородняя Ю. А., Мурина В. В. Приложение // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). - Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. - Гл. 2. - С. 117-120.
- Загородняя Ю. А., Павловская Т. В., Морякова В. К. Современное состояние зоопланктона у берегов Крыма // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). - Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. - Гл. 2. -С. 49-83.
- Загородняя Ю. А., Павловская Т. В., Морякова В. К. Видовое разнообразие и сезонная динамика зоопланктона в прибрежной акватории Карадагского природного заповедника // Карадаг. Гидробиологические исследования. (Сб. науч. трудов посвящ. 90-летию Карадаг, науч. станции и 25-летию Карадаг, природного заповедника НАНУ). - Симферополь: СОНАТ, 2004. - Кн. 2. - С. 104 - 121.
- Загородняя Ю. А., Скрябин В. А. Современные тенденции изменений зоопланктона в прибрежных районах Черного моря // Исследования шельфовой зоны Азово-Черноморского бассейна. - Севастополь: МГИ НАН Украины, 1995. - С. 87-95.
- Зайцев Ю. П., Полищук Л. Н. Вспышка численности медузы *Aurelia aurita* (L.) в Черном море // Экология моря. - 1984. - Вып. 17. - С. 67 - 69.
- Ковалёв А. В. Сезонные изменения зоопланктона в Севастопольской бухте // Гидробиол. журн. - 1980.- 16, 6.-С. 9-14.
- Ковалёв А. В., Островская И. А., Загородняя Ю. А. Исследования зоопланктона Черного моря в 1995 г. // Диагноз состояния среды прибрежных и шельфовых зон Черного моря. - Севастополь, 1996.-С. 254-265.
- Ковалёв А. В., Скрябин В. А., Островская Н. А., Загородняя Ю. А. Состояние зоопланктона, как кормовой базы рыб в Черном море // Современное состояние ихтиофауны Черного моря. - Севастополь, 1996.-С. 131-152.
- Кусморская А. П. О зоопланктоне Черного моря // Тр. АзЧерНИРО. - Керчь, 1950. - Вып. 14. - С. 177-214.
- Мальшев В. И., Бидуля О. Г., Сороколит Л. К. Современное состояние кормового зоопланктона Черного моря // Изменчивость экосистемы Черного моря, естественные и антропогенные факторы.-М.: Наука, 1991.-С. 237-240.
- Мурина В. В. Гринцов В. А., Евстигнеева И. К. и др. Видовое разнообразие морской акватории Карадагского природного заповедника; сохранение и перспективы // Наук, записки Терноп. держ. пед. ун-ту. Сер. Біол. - 2005. - № 4 (27). - Спец. вип.: Гідроекологія. - С. 158 - 160.
- Павлова Е. В. Мельникова Е. Б. Годовые колебания количественных показателей зоопланктона в прибрежье у Севастополя (1998 - 2003) // Морск. экол. журн. - 2006. - 5, № 2. - С. 63 - 73.
- Павлова Е. В., Овьянный Е. П., Гордина А. Д. и др. Современное состояние и тенденции изменения экосистемы Севастопольской бухты // Акватория и берега Севастополя: экосистемные процессы и услуги обществу. - Севастополь: Аквавита, 1999. - С. 70 - 94.
- Павловская Т. В., Загородняя Ю. А., Морякова В. К. Зоопланктон прибрежной акватории Карадагского природного заповедника в 2001 г. // Летопись природы, 2001 г. - Симферополь: СОНАТ, 2003. - 18.-С. 111 - 119.
- Петипа Т. С, Павлова Е. В. Смертность зоопланктона в Севастопольской бухте // ДАН Украины. - 1995.-6.-С. 146- 148.
- Полищук Л. Н., Настенко Е. В., Гаркавая Г. П. Некоторые особенности современного состояния пелагического и нейстонного зооценозов Черного

Зоопланктон как кормовая база промысловых пелагических рыб

- моря // Экология моря. - 1984. - Вып. 18. - С. 25 - 34.
- Полищук Л. Н., Настенко Е. В., Трафанчук Г. М. Современное состояние зоопланктона Каркинитского залива северо-западной части Черного моря. - Деп. в ВИНТИ, № 2111-В91, 23.05.1991 г. -Одесса, 1991.-45 с.
- Финенко Г. А., Романова З. А., Аболмасова Г. И., Аннинский Б. Е. Трофические взаимоотношения в планктонном сообществе Черного моря на современном этапе // Экология моря. - 2006а. - Вып. 71. -С. 50-54.
- Финенко Г. А., Романова З. А., Аболмасова Г. И. и др. Гребневики - вселенцы и их роль в трофодинамике планктонного сообщества в прибрежных районах крымского побережья Черного моря (Севастопольская бухта) // Океанология. - 2006б. - 46, № 4. - С. 507-517.
- Чекменева И. И., Субботин А. А. Термохалинная структура вод Карадагского побережья // Карадаг. Гидробиологические исследования. (Сб. науч. трудов, посвящ. 90-летию Карадаг, науч. станции и 25-летию Карадаг, природного заповедника НАНУ. - Симферополь. СОНАТ, 2004. - Кн. 2. - С. 7 - 11.
- Шиганова Т. А., Мусаева Э. И., Булгакова Ю. В. и др. Гребневики-вселенцы *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) и *Beroe ovata* Mayer 1912 и их воздействие на пелагическую экосистему северо-восточной части Черного моря // Известия РАН. Сер. биол. - 2003. - 2. - С. 225 - 235.
- Экосистемы пелагиали Черного моря. - М.: Наука, 1980.-249 с.
- Finenko G. A., Romanova Z. A., Abolmasova G. I. et al. Population dynamics, ingestion, growth and reproduction rates of the invader *Beroe ovata* and its impact on plankton community in Sevastopol Bay, the Black Sea // J. Plankt. Res. - 2003. - 25, N 5. - P. 539 - 549.
- Gordina A. D., Zagorodnyaya JU. A., Kideys A. E. et al. 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 // J. Mar. Biol. Ass. UK - 2005. - 85, N 3. - P. 537-548.

ГЛАВА 9

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ МЕЛКИХ ПЕЛАГИЧЕСКИХ РЫБ И ИХ КОРМОВОЙ БАЗЫ ПО ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИМ ПОКАЗАТЕЛЯМ

9.1. Физиолого-биохимические исследования состояния ресурсов черноморских рыб и беспозвоночных

Физиолого-биохимические показатели играют важную роль при изучении состояния промысловых биоресурсов и факторов, с которыми они связаны. Именно эти показатели позволяют выявить закономерности и особенности процессов жизнедеятельности организмов и популяций, которые недоступны так называемым «визуальным» методам, ограничивающимся определением размерно-весовых характеристик, коэффициентом упитанности, наполнением пищеварительного тракта, содержания жира в баллах и т. п.

Использование физиолого-биохимических подходов для оценки состояния промысловых биоресурсов в Азово-Черноморском бассейне началось в 1950 - 1960 гг. и во многих отношениях было пионерским для морских акваторий бывшего Советского Союза. В качестве только нескольких примеров можно назвать: разработку системы прогнозирования сроков и характера зимовальной миграции азовской хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* через Керченский пролив в Чёрное море (Шульман, 1959; Shulman, 2002); определение генетической структуры азовской и черноморской рас *E. encrasicolus* (Алтухов и др, 1969); организацию постоянного многолетнего мониторинга обеспеченности пищей черноморского шпрота (Шульман, 1972). Впоследствии эти исследования были продолжены и расширены (Алтухов, 1983; Доброволов, 1992; Никольский и др, 2007; Чашин, Акселев, 1990; Шульман и др, 1994, 2007; Shulman et al, 2005), при этом аналогичные работы начали проводить и на черноморских беспозвоночных. Были подробно изучены: элементы энергетического баланса (бюджета) копеподы *Calanus euxinus* - одного из важнейших компо-

нентов кормовой базы планктоноядных рыб (Светличный, Губарева, 2002); медузы *Amelia aurita* (Аннинский, 1990) и гребневиков-вселенцев *Mnemiopsis leidyi* и *Beroe ovata* (Финенко и др, 2000, 2000 а), кардинальным образом влияющих на кормовую базу хамсы и шпрота; моллюска мидии *Mytilus galloprovincialis*, играющей важную роль в трофодинамике бентосных сообществ (Финенко и др, 1990). В последнее время к проводимым исследованиям подключились работы по выявлению механизмов адаптации нескольких видов бычков рода *Gobius* и моллюска-вселенца *Anadara inaequalvis* к дефициту кислорода в шельфовых зонах Черного и Азовского морей, который может привести к существенной перестройке биоты гипоксических районов (Солдатов, 1996, 2008).

На протяжении последних трёх лет (2007 - 2009) сотрудники отдела физиологии животных и биохимии ИнБЮМ НАН Украины продолжали широкие экспериментальные и полевые физиолого-биохимические исследования состояния черноморских рыб (шпрота, хамсы, бычков) и беспозвоночных (калянуса, медузы аурелии, гребневиков мнемииопсиса и берое, моллюска анадары). Целью этих работ было определить, как неустойчивый режим черноморского бассейна влияет на состояние важных компонентов экосистемы, среди которых имеются как непосредственно промысловые объекты, так и объекты, оказывающие на них большое воздействие. В связи с этим мы посчитали целесообразным привести также результаты изучения влияния первичной кормовой базы (фитопланктона) на запасы мелких пелагических рыб.

Оценка состояния мелких пелагических рыб и их кормовой базы.

- Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. - М: Наука, 1983. - 279 с.
- Алтухов Ю. П., Лиманский В. В., Паюсова А. М. Иммунно-генетический анализ внутривидовой дифференциации европейского анчоуса, обитающего в Черном и Азовском морях // Генетика. - 1969. - **5**, № 4. - С. 50-64.
- Аннинский Б. Е. Энергетический баланс медузы *Aurelia aurita* в условиях Черного моря // Биоэнергетика гидробионтов. - Киев: Наук, думка, 1990.-С. 11-32.
- Никольский В. Н., Шульман Г. Е., Юнева Т. В. и др. О современном состоянии обеспеченности пищей черноморского шпрота // ДАН України. - 2007. - № 5. - С. 194-198.
- Светличный Л. С., Губарева Е. С., Арашкевич Е. Г. Влияние концентрации кислорода на энергетический обмен мигрирующих и диапаузирующих копепод *Calanus euxinus* в Черном море // Океанология. - 2002. - **42**, № 5. - С. 702 - 708.
- Солдатов А. А. Цитохромная система и напряжение кислорода в мышечной ткани морских рыб различной естественной активности // Журн. эвол. биох. и физиол. - 1996.-**32**, № 2. - С. 142 - 146.
- Солдатов А. А., Андреевко Т. И., Головина И. В. Особенности организации тканевого метаболизма у двустворчатого моллюска-вселенца *Anadara inaequalis* // ДАН України. - 2008. - № 4. - С. 161 - 165.
- Финенко Г. А., Романова З. А. Популяционная динамика энергетики гребневика *Mnemiopsis leidyi* // Океанология. - 2000. - **40**, № 5. - С. 315 - 320.
- Финенко Г. А., Романова З. А., Аболмасова Г. И. Экологическая энергетика черноморской мидии / Биоэнергетика гидробионтов. - Киев: Наук, думка, 1990.-С. 32-71.
- Финенко Г. А., Романова З. А., Аболмасова Г. И. Новый вселенец в Черное море гребневик *Beroe ovata* // Экология моря. - 2000. - Вып. 50. - С. 21 -25.
- Чащин А. К., Акселев О. И. Миграции скоплений и доступность черноморской хамсы для промысла в осенне-зимний период // Биологические ресурсы Черного моря. Сб. научн. трудов. - М: ВНИРО, 1990.-С. 80-93.
- Шульман Г. Е. Химический состав азовской хамсы в преднерестовый, нерестовый и предмиграционный периоды годового жизненного цикла // Вопросы ихтиол. - 1959.-№ 13.-С. 170-181.
- Шульман Г. Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. - М.: Пищевая промышленность, 1972.-368 с.
- Шульман Г. Е., Никольский В. Н., Юнева Т. В. Воздействие глобальных климатических и региональных факторов на мелких пелагических рыб Черного моря // Морск. экол. журн. - 2007. - 6, № 4. - С. 18-30.
- Шульман Г. Е., Чащин А. К., Минюк Г. С. и др. Многолетний мониторинг состояния черноморского шпрота // ДАН РАН. - 1994. - **335**, № 1. - С. 124-126.
- Dobrovolov I. S. Study of the interspecific divergence of anchovy *Engraulis encrasicolus* // Compte rendus de l'Academic Bolgar des Sciences. - 1992. - **45**, № 2.-P. 63 -65.
- Shulman G. E. Anchovies of the Sea of Azov and the Black Sea: regularities of wintering migrations // Морск. экол. журн. - 2002. - 1, № 1. - С. 67 - 77.
- Shulman G. E., Nikolsky V. N., Yuneva T. V. et al. Fat content in Black Sea sprat as an indicator of fish food supply and ecosystem condition // Mar. Ecol. Progr. Series. - 2005. - **293**. - P. 201 - 212.

9.2. Влияние желтелых хищников на кормовую базу мелких пелагических рыб

9.2.1. Современное состояние популяции гребневиков *Mnemiopsis leidyi* как пищевых конкурентов промысловых рыб в прибрежных районах крымского побережья Чёрного моря

Экологическая важность крупного желтелого зоопланктона - таких, как медузы и гребневики - всё больше отмечается во многих экосистемах, включая Чёрное море. Так как большинство из них являются пищевыми конкурентами планктоноядных рыб и одновременно хищниками, потребляющими их икру и личинок, увеличение биомассы желтелых может привести к падению рыбных запасов и коммерческого вылова. Известно, что в конце

1980-х годов запасы хамсы и шпрота в Чёрном море катастрофически упали, что было вызвано пищевой конкуренцией с вселившимся из Северной Атлантики гребневиком *Mnemiopsis leidyi*. Этот эффект несколько снизился благодаря вселению в конце 1990-х другого гребневика - *Beroe ovata*, потребляющего мнемипсиса, что позволило некоторым видам зоопланктона восстановиться; однако запасы и уловы мелких пелагических рыб ещё

не достигли прежнего уровня.

В прибрежных районах крымского побережья плотность мнемипсиса и в настоящее время может достигать величин, наблюдавшихся в годы до вселения берое. Продолжительность присутствия мнемипсиса в планктоне, определяемая как факторами среды, так и временем появления берое, варьирует от года к году. Соответственно, пресс мнемипсиса на зоопланктон (кормовую базу рыб) и его пищевая обеспеченность будут зависеть от обилия и длительности развития популяции гребневиков.

Цель данной работы - оценить состояние популяции гребневика *Mnemiopsis leidyi* в последние (2004 - 2008) годы и степень выедания ею мезопланктона в прибрежных районах крымского побережья Чёрного моря.

Исследования численности и биомассы популяции гребневиков проводили в 2004 - 2008 гг. по методике, описанной ранее (Финенко и др., 2006). Параллельно на некоторой выборке (10 - 15 экз.) изучали содержимое гастральной полости для установления качественного и количественного состава пищи животных в естественных условиях. В лабораторных экспериментах определяли время переваривания мнемипсисом зоопланктона (Финенко и др., 2010).

Суточные рационы гребневиков рассчитывали по массе содержимого кишечника, определенного по численности отдельных организмов и их индивидуальной массе, и времени переваривания. На основании полученных величин рационов и численности кормового зоопланктона (Дацьк, Романова, 2009) был рассчитан объём воды, из которого в единицу времени при данных пищевых и температурных условиях гребневика потребляли все жертвы (освобожденный объём). Этот показатель положен в основу определения скорости выедания кормового зоопланктона популяцией мнемипсиса в исследуемые годы.

Мониторинг состояния популяции мнемипсиса. Сезонная динамика. В зимние месяцы (январь - февраль) мнемипсис либо

полностью отсутствовал, либо встречался в небольших количествах (0,7 - 3,3 экз.м⁻³), как в бухте, так и на шельфе, за исключением 2008 г, когда его численность в шельфовой зоне составила 46 экз.-м⁻³, а биомасса - 670,4 гм⁻³, что характерно для летних месяцев (рис. 1 А, Б; 2 А, Б).

Такая высокая биомасса была обусловлена присутствием большого количества крупных взрослых особей длиной до 70 мм и индивидуальной сырой массой до 45,6 г. Одновременно в популяции отмечалось большое количество личинок размером меньше 1 мм, составлявшей 36 % от общей численности.

Таким образом, зимующие гребневика в 2008 г. размножались в зимние месяцы при температуре воды 7 - 9°C, чего ранее не наблюдали.

Весной (март - май) биомасса мнемипсиса на шельфе и в бухте варьировала в пределах зимних величин, как за счет соматического роста перезимовавших крупных особей, так и из-за отмирания некоторой части популяции.

С июня начинается постепенное возрастание численности и биомассы мнемипсиса как на шельфе, так и в бухте благодаря размножению взрослых гребневиков, продолжающемуся в течение всего лета и приводящему к максимальным величинам численности и биомассы. Основное размножение идет в бухте, где средняя за лето численность достигает в отдельные годы 1500 - 2000 экз.м⁻³. В шельфовой зоне в летний период численность мнемипсиса ниже, чем в бухте при близких величинах биомассы в обоих районах (рис. 1 А, Б.). Это обусловлено различиями в структуре популяции по районам: личинки до 1 мм в период интенсивного размножения составляют 100 % от общей численности популяции в бухте и не более 70 % - на шельфе.

Во второй половине лета динамика численности мнемипсиса резко изменяется, что вызвано появлением в планктоне другого гребневика - берое, в течение короткого периода (10 - 12 дн.) на порядок

Оценка состояния мелких пелагических рыб и их кормовой базы.

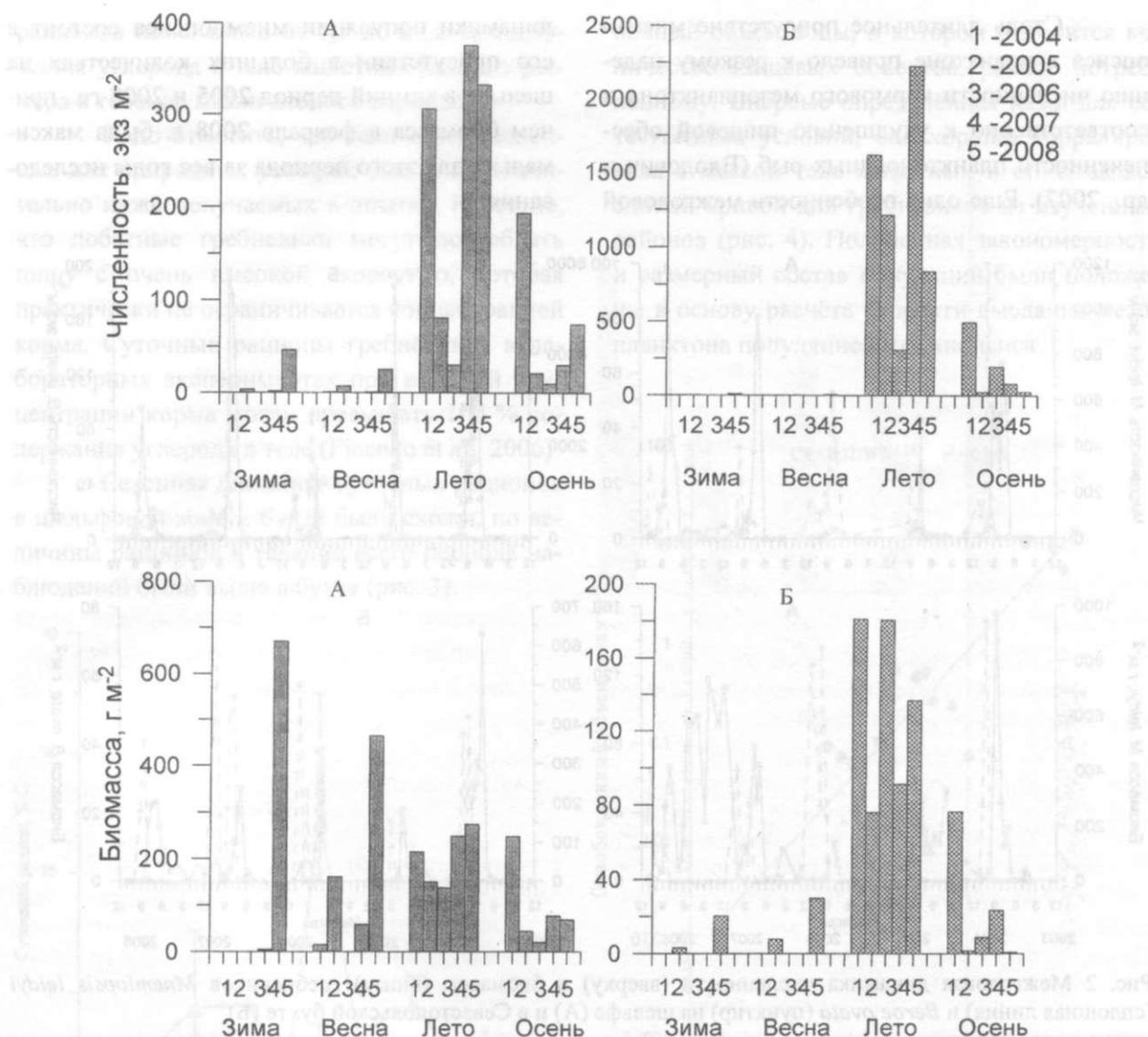


Рис. 1 Сезонная динамика численности (вверху) и биомассы (внизу) гребневика *Mnemiopsis leidyi* на шельфе (А) и в Севастопольской бухте (Б)

снижающего численность и биомассу мнемипсиса (рис. 2 А, Б).

По мере развития популяции берое популяция мнемипсиса сокращается вплоть до ноября - декабря в бухте, когда в планктоне доступными нам методами сбора гребневика не обнаруживались. На шельфе немногочисленные особи сохраняются в течение всей зимы.

Особенности межгодовой динамики популяции мнемипсиса. В течение всех лет наблюдений характер динамики развития популяций обоих видов гребневиков был сходен,

однако время появления и количественные показатели обилия видов различались в отдельные годы (рис. 2 А, Б). Так, в 2004 г. мнемипсис появился в значительных количествах в море поздно - только во второй половине июля - начале августа, и высокая численность (до 5000 экз.-м³) сохранялась около 2,5 мес. (до октября); во все остальные годы его присутствие ограничивалось 2-3 неделями в июле - августе. Также поздно появился в планктоне берое (конец сентября - начало октября), в другие годы его появление отмечено в конце августа - начале сентября.

Столь длительное присутствие мнемипсиса в планктоне привело к резкому падению численности кормового мезопланктона и соответственно к ухудшению пищевой обеспеченности планктоноядных рыб (Вдодович и др., 2007). Еще одна особенность межгодовой

динамики популяции мнемипсиса состоит в его присутствии в больших количествах на шельфе в зимний период 2005 и 2008 гг., причем биомасса в феврале 2008 г. была максимальна для этого периода за все годы исследования.

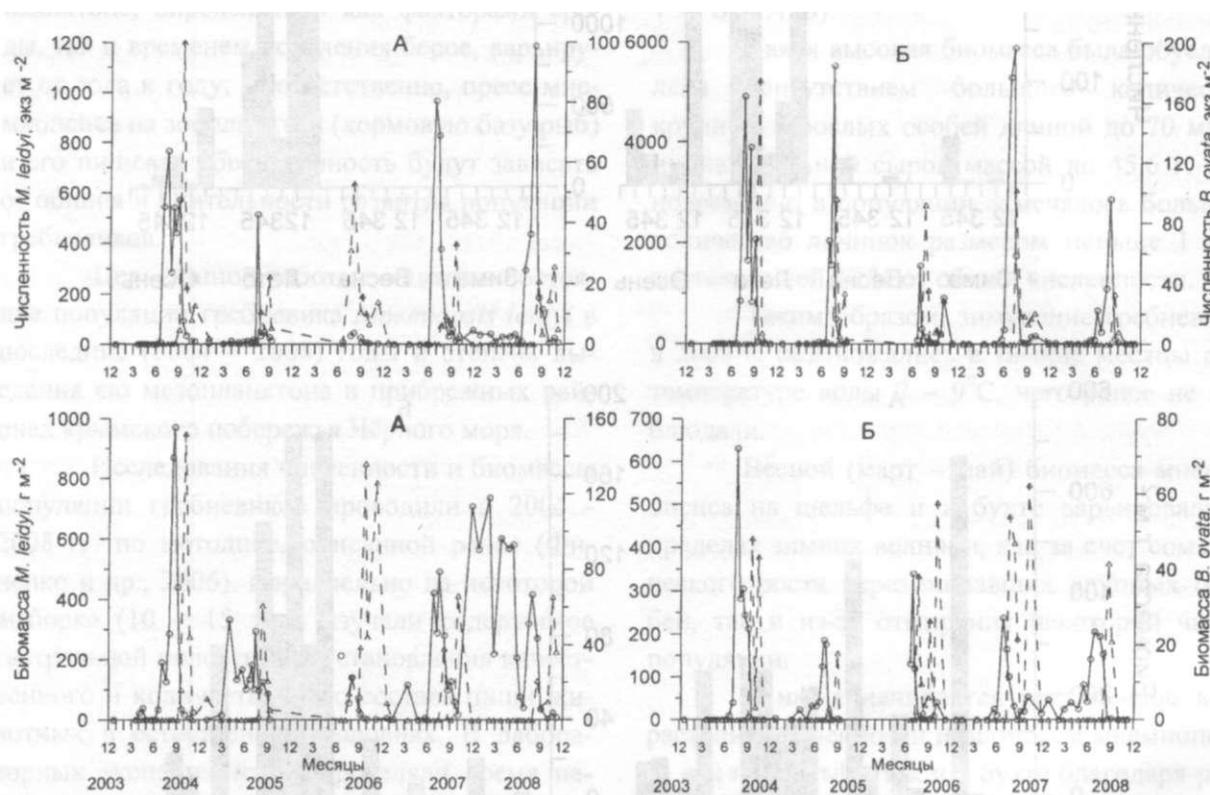


Рис. 2 Межгодовая динамика численности (вверху) и биомассы (внизу) гребневиков *Mnemiopsis leidyi* (сплошная линия) и *Beroe ovata* (пунктир) на шельфе (А) и в Севастопольской бухте (Б)

Состав пищи и время переваривания мнемипсисом естественного мезозoopланктона. Наблюдения за составом пищи мнемипсиса в природе выявили многообразие пищевых объектов. Основными компонентами пищи были мезозoopланктон (все стадии планктонных копепод *Acartia clausi*, *A. tonsa*, *Oithona nana*, *O. brevicornis*, *Calanus euxinus*, клadoцер *Penilia avirostris* и *Pleopis polyphemoides*), а также меропланктон - велигеры двустворок, гастропод и науплиусы циррипедий. Икра рыб в гастральной полости гребневиков отмечалась лишь в очень редких случаях, а личинки рыб не были обнаружены.

Время переваривания пищи животными длиной от 50 до 3 - 5 мм в диапазоне температур 10 - 25°C составляло 1 - 2,3 ч. Несмотря на то, что количество захваченных за время питания жертв широко варьировало - от 1 до 89 экз. -, достоверной, связи между временем переваривания и количеством пищевых объектов в гастральной полости гребневиков не выявлено.

Скорость питания гребневиков и выедание ими мезозoopланктона. По содержанию гастральной полости животных и времени переваривания пищи были рассчитаны суточные рационы гребневиков на природных концентрациях зоопланктона. Величины

Оценка состояния мелких пелагических рыб и их кормовой базы.

рационов изменялись от 1,5 до 24,5 % содержания углерода в теле животных разного размера в течение наблюдаемого периода.

Надо отметить, что величины, оцененные для природных условий, оказались значительно ниже получаемых в опытах. Известно, что лобатные гребневики могут потреблять пищу с очень высокой скоростью, которая практически не ограничивается концентрацией корма. Суточные рационы гребневиков в лабораторных экспериментах при высокой концентрации корма могли превышать 100 % содержания углерода в теле (Finenko et al., 2006)

Сезонная динамика суточных рационов в шельфовой зоне и бухте были схожи, но величины рационов в течение всего периода наблюдений были выше в бухте (рис. 3).

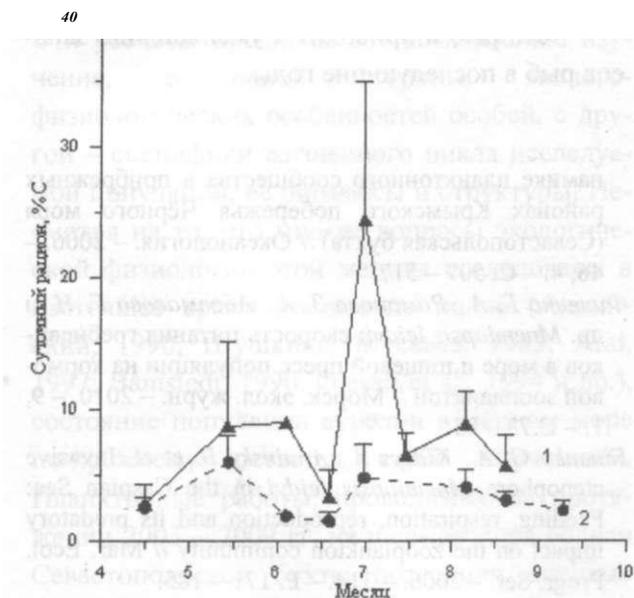


Рис. 3 Сезонная динамика суточных рационов популяции мнемипсиса в Севастопольской бухте (1) и в шельфовой зоне Чёрного моря (2)

Так, на шельфе они изменялись от 1,5 до 6 % содержания углерода в теле животных, в то время как в бухте - от 2,8 до 25,5 %. В бухте наблюдалось два пика потребления - в мае и в июле, на шельфе - один, в мае, второй пик не был чётко выражен.

Важнейшая характеристика пищевого поведения гребневиков - величина облавливаемого объёма, под которым понимается ус-

ловный объём воды, в котором находится количество пищевых объектов, равное потребленному. Впервые определённая нами для естественных условий, она хорошо коррелировала с массой тела животных и описывалась единой кривой для гребневиков из изученных районов (рис. 4). Полученная закономерность и размерный состав популяции были положены в основу расчёта скорости выедания мезопланктона популяцией мнемипсиса.

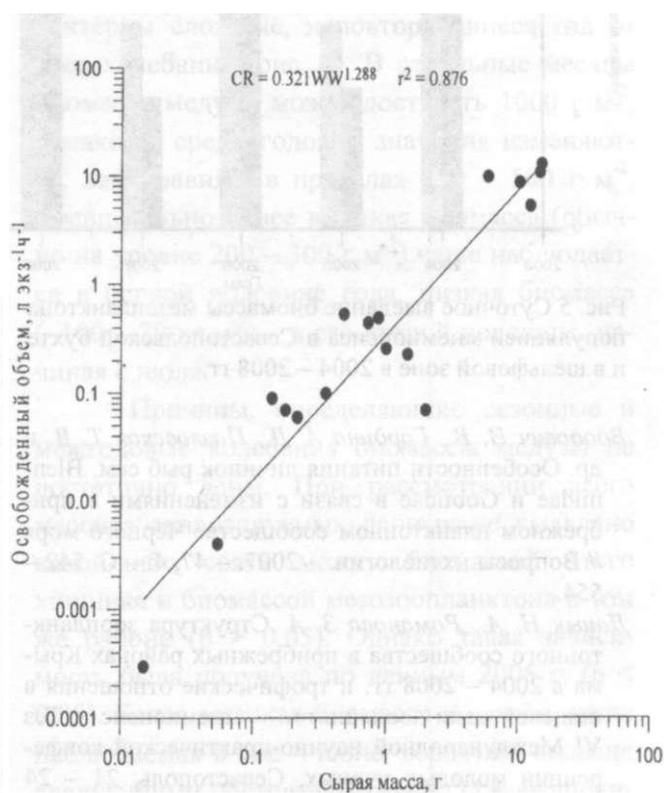


Рис. 4 Зависимость величины освобожденного объёма воды от массы тела гребневиков при температуре 18 - 22 °С (бухта и шельф)

Как показано выше, пик численности и биомассы мнемипсиса приходится на летнее время, именно тогда пресс гребневиков на мезопланктон и конкуренция за пищу с планктонными рыбами также оказываются максимальными. В летний период 2004 - 2008 гг. в шельфовой зоне суточное выедание биомассы зоопланктона популяцией мнемипсиса было выше, чем в бухте (до 16 % на шельфе и 12 % - в бухте) (рис. 5).

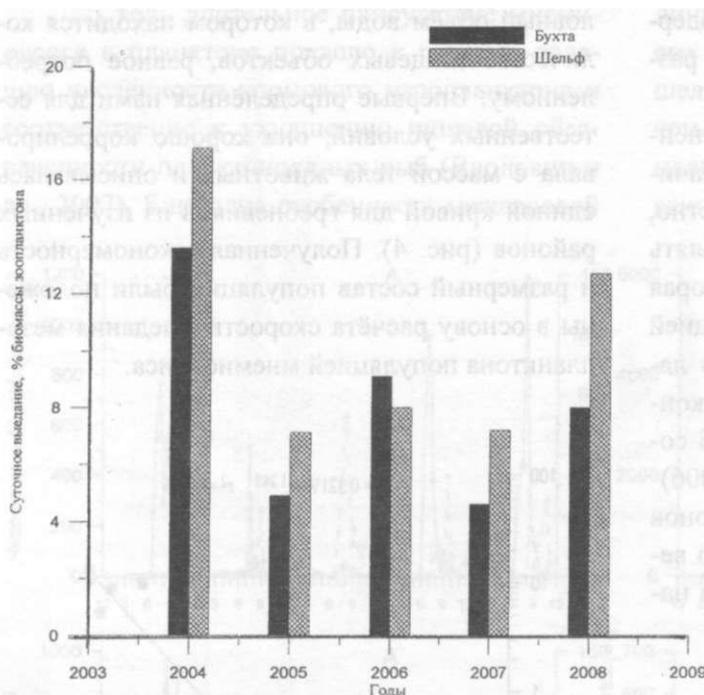


Рис. 5 Суточное выедание биомассы мезопланктона популяцией мнемипсиса в Севастопольской бухте и в шельфовой зоне в 2004 - 2008 гг.

Вдодович И. В., Гордина А. Д., Павловская Т. В. и др. Особенности питания личинок рыб сем. *Vleniidae* и *Gobiidae* в связи с изменениями в прибрежном планктонном сообществе Чёрного моря // Вопросы ихтиологии. - 2007. - 47, 4. - С. 542 - 554.

Дацык Н. А., Романова З. А. Структура зоопланктонного сообщества в прибрежных районах Крыма в 2004 - 2008 гг. и трофические отношения в пищевой цепи зоопланктон - мнемипсис // Тез VI Международной научно-практической конференции молодых ученых, Севастополь, 21-24 сентября 2009 г. - С. 38 - 39.

Финенко Г. А., Романова З. А., Аболмасова Г. И. и др. Гребневика - вселенцы и их роль в трофоди-

Наибольший пресс на зоопланктон гребневика оказывали в 2004 и 2008 гг., отличающихся от других продолжительным присутствием мнемипсиса в планктоне и его количеством. Столь высокие скорости выедания привели к резкому снижению биомассы зоопланктона и усилению пищевой конкуренции гребневиков с планктоноядными рыбами.

Таким образом, особенности межгодовых различий в динамике развития популяции гребневиков определяют их пресс на зоопланктонное сообщество и степень пищевой обеспеченности планктоноядных рыб: высокая степень выедания зоопланктона гребневиками снижает степень пищевой обеспеченности рыб и приводит к уменьшению запасов рыб в последующие годы.

наимике планктонного сообщества в прибрежных районах Крымского побережья Чёрного моря (Севастопольская бухта) // Океанология. - 2006. - 46, 4. - С. 507-517.

Финенко Г. А., Романова З. А., Аболмасова Г. И. и др. *Mnemiopsis leidyi*: скорость питания гребневиков в море и пищевой пресс популяции на кормовой зоопланктон // Морск. экол. журн. -2010.-9, 1.-С.73 - 83.

Finenko G. A., Kideys A., Anninsky B. et al. Invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian Sea: Feeding, respiration, reproduction and its predatory impact on the zooplankton community // Mar. Ecol. Progr. Ser.-2006.-314.-P. 171-185.

9.2.2. Выедание мезозоопланктона медузой *Amelia aurita* L. в Чёрном море

Оценка хищничества медузы в море может быть произведена с использованием различных алгоритмов расчётов: 1) по скорости питания или освещению воды медузой в экспериментах с экстраполяцией данных на природные условия; 2) по составу пищи медузы в море и экспериментальной скорости переваривания потребляемых организмов; 3) по энерге-

тическим потребностям популяции. Получаемые этими методами результаты могут не совпадать, поскольку аккумулируют в себе многие ошибки исходных допущений и обобщений. Так, длительность переваривания зоопланктона аурелией (*Aurelia aurita*), обычно принимаемая в расчётах равной 1 - 4 ч, в действительности может колебаться в пределах

Оценка состояния мелких пелагических рыб и их кормовой базы.

0,5 - >24 ч, в зависимости от вида пищи, ее количества, температуры, массы и физиологического состояния особи (Martinussen, Vamstedt, 2001). При средних концентрациях зоопланктона в море рацион часто не обеспечивает не только роста, но и стандартного обмена медузы. Следовательно, либо эти железные хищники обладают способностью ориентироваться относительно более плотных скоплений пищи, либо ограничение их пищевого спектра рамками исключительно мезопланктонных организмов является в какой то мере ошибочным (Arai, 1997).

В основе используемого нами балансового подхода к оценке хищничества *A. aurita* лежит очевидное допущение того, что биомасса медузы сама по себе является результатом более или менее обеспеченного хищничества. Эти расчёты предполагают комплексное изучение, с одной стороны, эколого-физиологических особенностей особей, с другой - специфики жизненного цикла исследуемой популяции, ее биомассы и структуры. Несмотря на то, что многие вопросы экологической физиологии этой медузы исследованы в настоящее время достаточно полно (Аннинский, 1990; Шушкина, Мусаева, 1983; Arai, 1997; Vamstedt, 1990; Olesen et al., 1994 и др.), состояние популяции аурелии в Чёрном море по-прежнему остается слабо изученным. Планктонные работы, проводимые на протяжении 2003 - 2009 гг. на шельфе моря вблизи Севастопольской бухты позволили впервые проследить сезонные и многолетние колебания биомассы этой медузы и её возможное влияние на сообщества мезозоопланктона в районе крымского побережья.

Параметры энергетического баланса *A. aurita*, оценивающие различные аспекты питания, обмена и роста медузы, были экспериментально определены нами в 1983 - 1984 гг. При изучении биомассы и структуры популяции *A. aurita* в 2003 - 2009 гг. исследования проводили на 3-х станциях, расположенных вдоль 50 - 60 м изобаты шельфа вблизи Севастопольской бухты. Медуз отлавливали сетью

БР (входной диаметр 80 см, газ 500 мкм), делая вертикальные ловы до дна. Детали сбора и обработки проб, а также методические особенности различных физиологических экспериментов и измерений подробно обсуждаются в работах (Аннинский, Тимофте, 2009; Финенко и др., 2006; Anninsky, 2009).

Биомасса и структура популяции медузы. При анализе данных последних лет обнаружилось, что в исследованном районе шельфа Чёрного моря для биомассы *A. aurita* характерны сложные, неповторяющиеся год от года колебания (рис. 1). В отдельные месяцы биомасса медузы может достигать 1000 г м⁻², однако её среднегодовые значения изменяются, как правило, в пределах 100 - 500 г м⁻². Сравнительно более высокая биомасса (обычно на уровне 200 - 300 г м⁻²) чаще наблюдается в первой половине года, низкая биомасса (~100 — 200 г м⁻²) - в его второй половине, начиная с июля.

Причины, определяющие сезонные и межгодовые колебания биомассы медузы не достаточно ясны. При рассмотрении всего массива анализируемых данных не выявлено какой-либо связи между биомассой этого хищника и биомассой мезозоопланктона в том же районе ($p > 0,05$). Однако такая зависимость была получена по данным 2005 г. ($p < 0,05$). Более высокая биомасса *A. aurita*, чаще наблюдаемая в мае - июне, вероятно, вызвана следующими обстоятельствами: 1) завершением годового цикла роста аурелии, по окончании которого особи достигают максимальной величины; 2) физиологически благоприятными температурными условиями, обеспечивающими высокую функциональную активность, а, следовательно, и рост особей в весенне-летний период года; 3) весенним пиком размножения микрзоопланктона, создающим благоприятную почву для развития популяции.

При оценке роста особей по сезонной динамике средних размеров купола медузы было обнаружено, что с проникновением в Чёрное море гребневиков *Mnemiopsis leidyi*

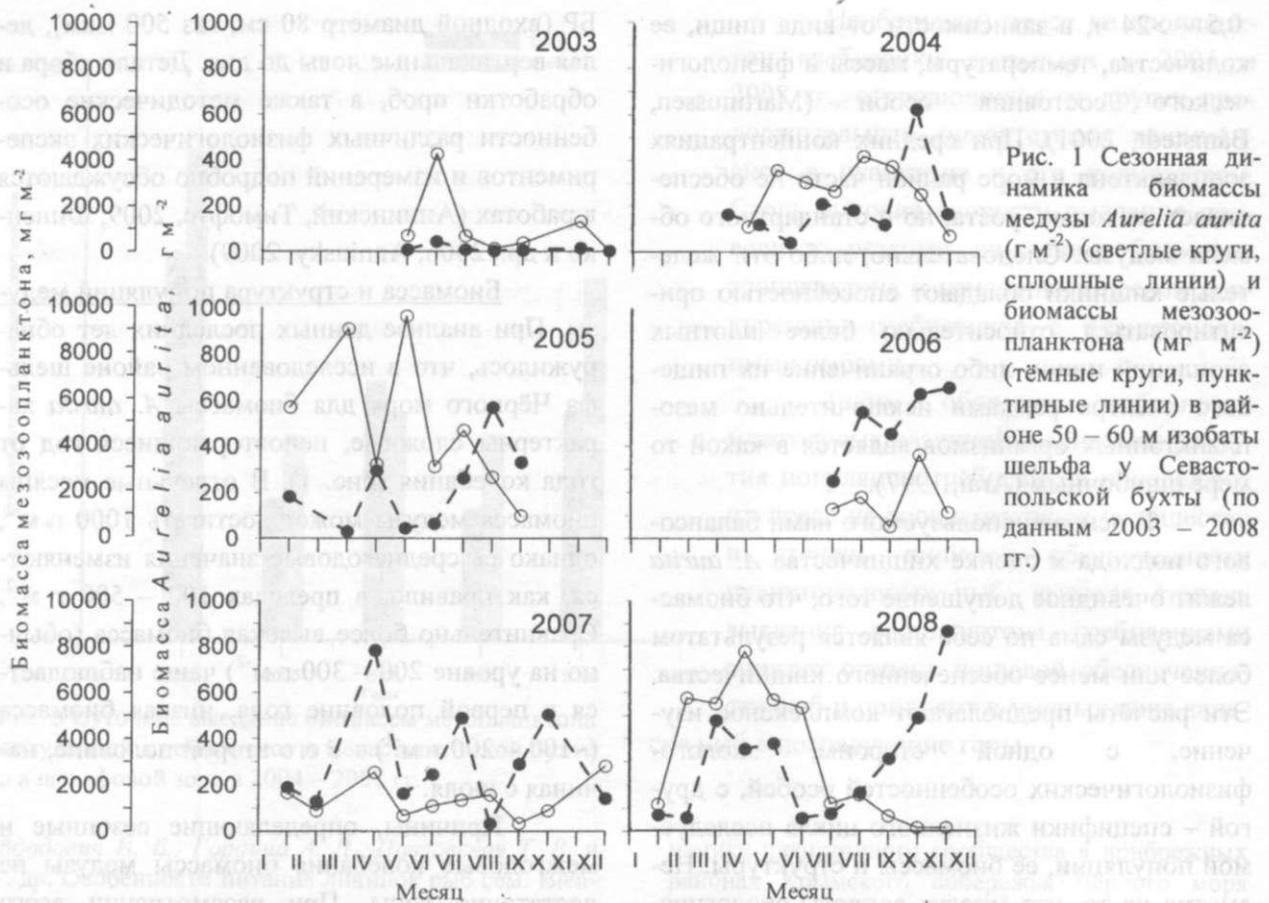


Рис. 1 Сезонная динамика биомассы медузы *Aurelia aurita* (г м^{-2}) (светлые круги, сплошные линии) и биомассы мезозoopланктона (мг м^{-2}) (тёмные круги, пунктирные линии) в районе 50 – 60 м изобаты шельфа у Севастопольской бухты (по данным 2003 – 2008 гг.)

и *Beroe ovata* произошла значительная инверсия роста и структуры популяции медузы. Если в 1983 - 1984 гг. особи росли на протяжении всего года, с некоторым замедлением скорости роста в зимние месяцы, то с 1999 г., а, возможно, и ранее, рост оставался прежним только в зимне-весенний период. Летом при среднем диаметре зонтика медузы в пределах 40 - 60 мм скорость роста особей резко снижалась вплоть до нулевых и даже негативных величин (рис. 2). В результате этого для летнего состава популяции стало характерным тотальное преобладание практически не растущих, голодающих особей, функционирующих в лучшем случае на уровне поддерживающего обмен рациона. Как правило, такое состояние особей сохранялось до тех пор, пока приповерхностный горизонт моря не охлаждался до $\sim 20^\circ \text{C}$, и рост аурелии возобновлялся лишь во второй половине осени.

Частным случаем замедленного роста аурелии летом 1999 - 2008 гг. можно считать

снижение дефинитивных размеров особей. В 1983 - 1984 гг. максимальный диаметр купола медузы нередко достигал 300 или даже 350 мм, а в 1999 - 2008-м - лишь 150 - 230 мм. По-видимому, синхронно этому изменилось и соотношение полов: по нашим наблюдениям, в 1983 - 1984 гг. самцы и самки встречались приблизительно в равной пропорции (1 / 1), а, например, в 2009-м - уже в соотношении - 1/14.

Все эти явления, в конечном счете, могли быть вызваны двумя основными причинами: 1) обеднением планктона в эпипелагиали моря вследствие экспансии гребневика *M. leidyi*, контролирующего развитие многих мелких организмов на прогреваемых горизонтах; 2) самим летним повышением температуры поверхности до $26 - 28^\circ \text{C}$, градиентно ограничившим биотоп обитания медузы до горизонта с температурой $< 20^\circ \text{C}$, за пределами которого тепловодный зоопланктон оказался для нее малодоступным, а эффективность его утилизации - сниженной.

Оценка состояния мелких пелагических рыб и их кормовой базы.

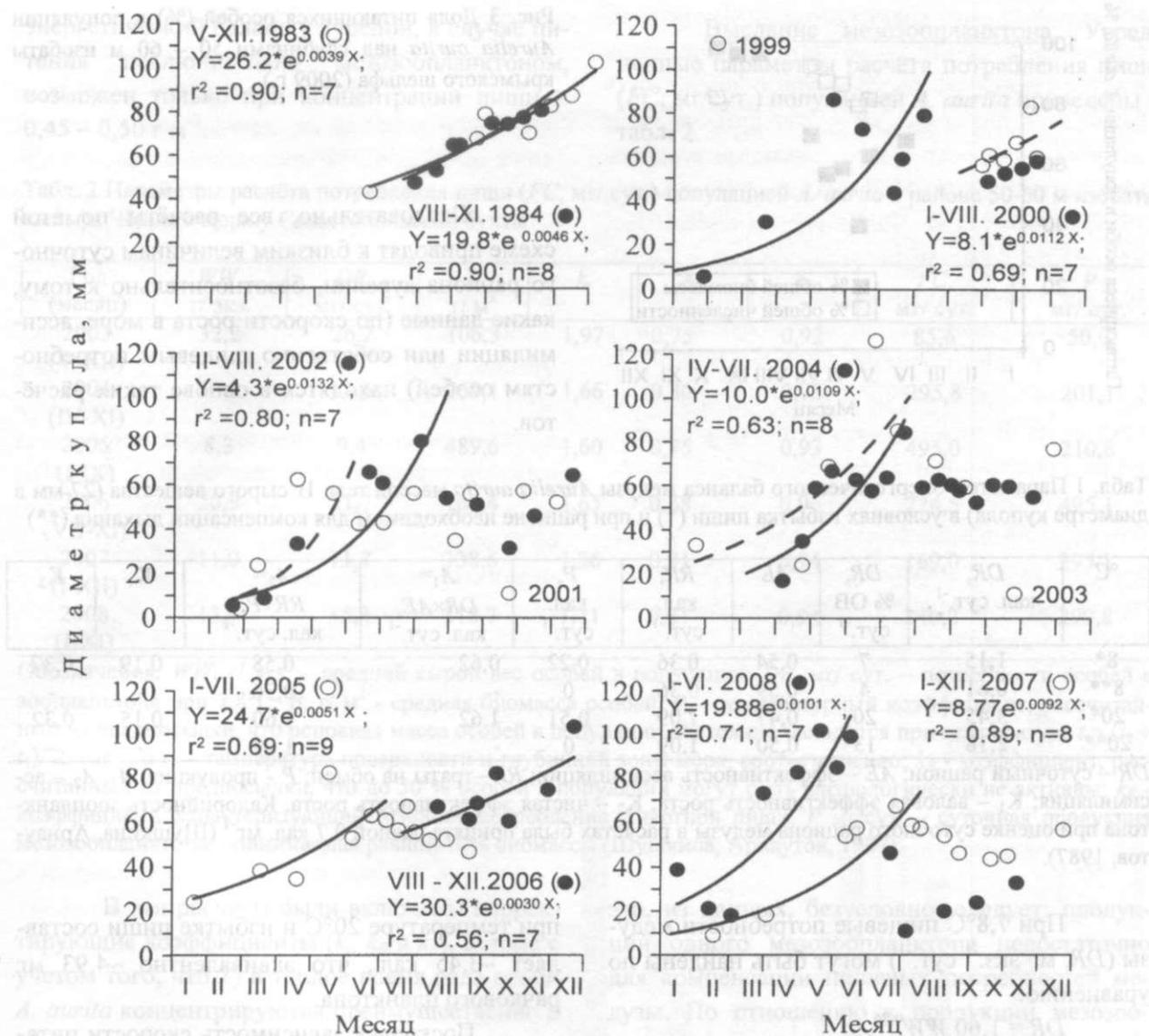


Рис. 2 Сезонная динамика среднего диаметра купола медузы *Aurelia aurita* (мм) в районе 50 – 60 м изобаты шельфа у Севастопольской бухты в 1983 – 1984 и 2003 – 2008 гг.

Пополнение популяции медузы с большей или меньшей интенсивностью (сильнее весной) продолжается в течение всего года. Также постоянно, но сильнее летом, происходит и элиминация особей. В результате этого состав популяции испытывает регулярные сезонные изменения, формируясь либо преимущественно из особей развивающейся генерации (этого года), либо из отнерестившихся и не питающихся особей отмирающей генерации (прошлого года). Судя по данным, полученным для района крымского шельфа в 2009 г., доля питающихся особей в популяции

медузы наиболее низка в мае - июне, когда по биомассе и численности она может достигать ~ 50 и ~ 80 %, соответственно (рис. 3).

Хищническая активность. Согласно многим экспериментальным данным (Anninsky, 2009), распределение энергии пищи в теле *A. aurita* может быть охарактеризовано следующими величинами балансовых параметров (табл. 1). Хотя все эти параметры установлены независимо друг от друга, из равенства альтернативных величин ассимиляции ($A_f \sim A_i$) следует, что полученная схема энергетического баланса медузы внутренне непротиворечива.

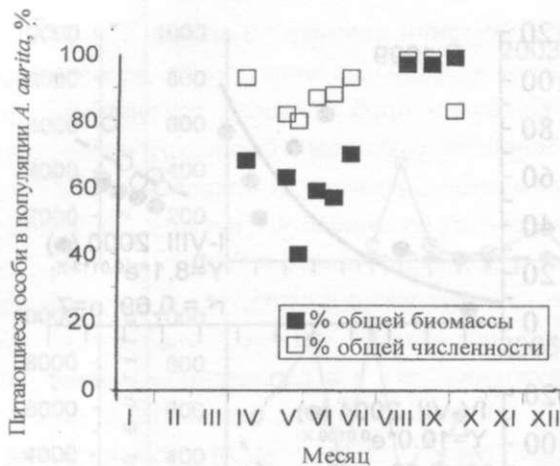


Рис. 3 Доля питающихся особей (%) в популяции *Aurelia aurita* над глубинами 50 – 60 м изобаты крымского шельфа (2009 г.)

Следовательно, все расчёты по этой схеме приводят к близким величинам суточного рациона аурелии, безотносительно к тому, какие данные (по скорости роста в море, ассимиляции или собственно пищевым потребностям особей) находятся в основе таких расчётов.

Табл. 1 Параметры энергетического баланса медузы *Aurelia aurita* массой тела 1 г сырого вещества (27 мм в диаметре купола) в условиях избытка пищи (*) и при рационе необходимом для компенсации дыхания (**)

°C	DR, кал. сут. ⁻¹	DR, % ОБ сут. ⁻¹	AE	RR, кал. сут. ⁻¹	P, кал. сут. ⁻¹	A ₁ = DR×AE, кал. сут. ⁻¹	A ₂ = RR+P, кал. сут. ⁻¹	K ₁	K ₂
8*	1,15	7	0,54	0,36	0,22	0,62	0,58	0,19	0,37
8**	0,61	4	0,59	0,36	0	-	0,36	-	-
20*	3,45	20	0,47	1,09	0,51	1,62	1,60	0,15	0,32
20**	2,18	13	0,50	1,09	0	-	1,09	-	-

DR – суточный рацион; AE – эффективность ассимиляции; RR – траты на обмен; P – продукция; A₁, A₂ – ассимиляция; K₁ – валовая эффективность роста; K₂ – чистая эффективность роста. Калорийность зоопланктона при оценке суточного рациона медузы в расчётах была принята равной 0,7 кал. мг⁻¹ (Шушкина, Арнаут, 1987).

При 7,8°C пищевые потребности медузы (DR, мг экз.⁻¹ сут.⁻¹) могут быть найдены по уравнению:

$$DR = 1,60 WW^{0,86},$$

где WW – сырая масса тела особей (г). С повышением или понижением температуры (t) рацион *A. aurita* изменяется в соответствии с эмпирически найденной зависимостью, связывающей величину t и возможные значения коэффициента Вант – Гоффа (Q₁₀):

$$Q_{10} = 6,34 - 0,275 t$$

Откуда:

$$DR_2 = DR_1 (6,34 - 0,275 t)^{0,1(2-t)},$$

где DR₂ – пищевые потребности медузы при более высокой (t₂), а DR₁ – при более низкой (t₁) температуре. При температуре, близкой к 19 – 20°C, физиологическая активность у этого вида максимальна (Аннинский, 1990; Malej et al., 2006). Суточный рацион медузы массой 1 г

при температуре 20°C и избытке пищи составляет ~3,45 кал., что эквивалентно ~4,93 мг рачкового планктона.

Поскольку зависимость скорости питания медузы (FR, мг экз.⁻¹ ч.⁻¹) от концентрации пищи (K, г м⁻³) при 7, 8°C имеет вид:

$$FR = 0,094 K^{1,11},$$

то концентрация мезозoopланктона, требующаяся для полного насыщения медузы при этой температуре, должна составлять ~0,73 г м⁻³. Так как с температурой скорости питания и обмена изменяются в равной пропорции, то эта величина вряд ли существенно изменится при какой-либо другой температуре. Рацион, необходимый для компенсации обмена, не превышает ~60 % от потребностей медузы в пище и может быть достижим при концентрации мезозoopланктона ~0,45 – 0,50 г м⁻³. Отсюда следует, что любой позитивный

Оценка состояния мелких пелагических рыб и их кормовой базы.

энергетический баланс у аурелии, в случае питания исключительно мезозoopланктоном, возможен только при концентрации пищи > 0,45 - 0,50 г м⁻³.

Выедание мезозoopланктона. Усредненные параметры расчёта потребления пищи (*FC*, мг/сут.) популяцией *A. aurita* приведены в табл. 2.

Табл. 2 Параметры расчёта потребления пищи (*FC*, мг/сут.) популяцией *A. aurita* в районе 50-60 м изобаты шельфа Чёрного моря у Севастопольской бухты

Год (месяц)	<i>WW</i> , г/экз.	<i>DR</i> , мг/сут.	<i>B</i> , г/м ³	<i>*</i>	<i>κ</i>	<i>κ</i>	<i>FC</i> , мг/сут.	<i>P</i> мг/сут.
2003 (V-XII)	32,2	26,2	106,3	1,97	0,75	0,92	85,6	50,0
2004 (IV-XI)	10,2	11,6	269,1	1,66	0,80	0,93	295,8	201,1
2005 (I-IX)	8,3	9,4	489,6	1,60	0,75	0,93	495,0	210,8
2006 (VII-XI)	20,9	21,7	168,4	1,65	0,88	0,96	224,5	495,1
2007 (I-XII)	11,0	11,7	138,5	1,36	0,81	0,94	169,0	295,1
2008 (i-Xi)	13,9	15,4	318,7	1,11	0,81	0,94	340,2	299,8

Обозначения: *WW*, г/экз. - средний сырой вес особей в популяции; *DR*, мг/сут. - потребности особей в зоопланктоне при 7,8°C; *B*, г/м³ - средняя биомасса особей; *κ*, - температурный коэффициент, рассчитанный из предпосылки, что основная масса особей в популяции постоянно находится при температуре $t = (t_s + t_d)/2$, где t_s и t_d - температура поверхности и глубинной зоны моря, соответственно; *κ*, - коэффициент, рассчитанный из предпосылки, что до 50 % особей в популяции могут быть физиологически не активны; *k_s* - коэффициент, характеризующий сезонное потребление животной пищи. *P* мг/сут. - суточная продукция мезозoopланктона, принимаемая равной 10% биомассы (Шушкина, Арнаутов, 1987).

В эти расчёты были включены корректирующие коэффициенты (*κ_s*, *κ* и *k_s*), взятые с учетом того, что 1) в тёплое время года особи *A. aurita* концентрируются преимущественно в области термоклина (*κ_s*) (Шушкина, Арнаутов, 1987; Malej et al., 2006); 2) часть популяции медузы физиологически неактивна (*κ_s*); 3) рацион особей летом достаточен лишь для компенсации обмена (*κ_s*). Последний коэффициент был рассчитан, исходя из наблюдаемой специфики сезонного роста *A. aurita* (см. рис. 2), свидетельствующей о том, что рацион медузы по отношению к оптимальному рациону в июле - августе составляет 60 %, в июне, сентябре - 80 % и в другие месяцы - 100 %.

И коэффициенты, используемые по отношению к биомассе, и коэффициенты, минимизирующие рацион медузы летом, приводят к сравнительно более низким оценкам пищевых потребностей популяции. Несмотря на

это, из данных, безусловно, следует: продукция одного мезозoopланктона недостаточно для компенсации пищевых потребностей медузы. По отношению к продукции мезозoopланктона эти потребности достигали в среднем ~ 128 %, но только в редких случаях (в 2005 г.) такое хищничество аурелии могло сопровождаться снижением биомассы организмов. Если считать, что *A. aurita*, как и другие планктонные хищники (гребневики, рыбы, хетогнаты) питается одним мезозoopланктоном, то существование этого вида в Чёрном море не объяснимо.

Проблемность существования некоторых медуз при условии их облигатного хищничества была понята еще в начале 20-го века (Хайлов, 1971). Однако из-за многих методических сложностей при изучении естественного питания этих желелетелых хищников полной ясности здесь по-прежнему нет. В ряде работ

принималось, что спектр питания *A. aurita* не ограничен исключительно мезозoopланктоном и может включать также микрзоопланктон (в размерном диапазоне 20 - 200 ргп), частицы детрита, водоросли и бактериальные агрегаты (Аннинский, 1990; МБИег, 1980; Olesen et al., 1994; Stoecker et al., 1987). Не исключено также, что пищевые потребности особей в какой-то мере удовлетворяются за счет растворенного органического вещества (РОВ). Однако, поскольку при отсутствии обычной пищи (мезозoopланктона) медузы худеют очень быстро, вряд ли РОВ может иметь существенное значение для питания *A. aurita*.

Допуская, что наряду с мезопланктоном аурелия в равной мере улавливает и утилизирует микрзоопланктон, биомасса которого в шельфовой зоне моря близка к -500 мг/ м^2

(как это получено в 2003 г. (Финенко и др., 2006), и, соответственно, продукция -500 мг/сут. (Заика, 1983), получим, что в действительности этот вид на шельфе может выедать лишь до 20 - 90 % продукции мезозoopланктона в мае - июне, 5 - 40 % - в июле - августе и 10 - 70 % - сентябре - октябре (рис. 4). Среднее, наиболее вероятное, выедание мезозoopланктона медузой по этим данным можно оценить на уровне - 30 % его суточной продукции, однако оно, возможно, было сильнее в 2004 - 2005 и 2008 гг. В открытой части моря влияние медузы на мезозoopланктон следует ожидать несколько более слабым, чем на шельфе. Решающее значение уже имеет то, что её биомасса здесь обычно ниже, а продукция мезозoopланктона - выше.

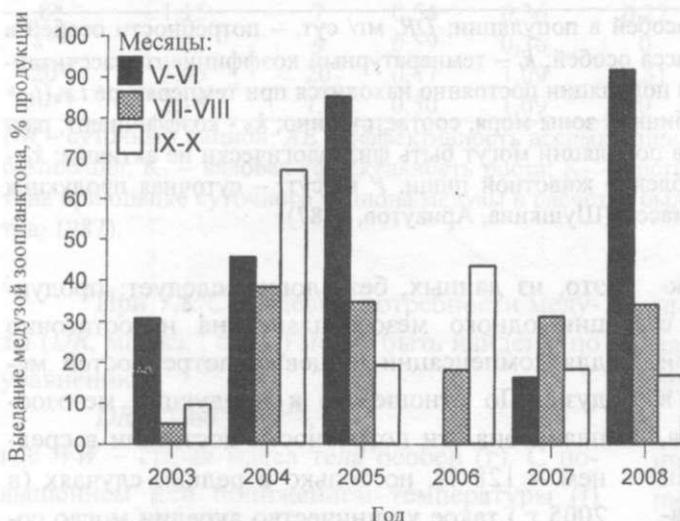


Рис. 4 Выедание мезозoopланктона (% продукции) медузой *A. aurita* над глубинами около 50 - 60 м изобаты на шельфе у Севастополя в 2003 - 2008 гг.

В осеннем рейсе НИС «Владимир Паршин» (6 - 14 октября 2005 г.) в западной части Чёрного моря пищевые потребности медузы при средней сезонной температуре обитания $\sim 15^\circ\text{C}$ в шельфовой (глубины $< 50 \text{ м}$), промежуточной (глубины $< 200 \text{ м}$) и глубоководной ($> 200 \text{ м}$) части моря были определены в 17, 62 и $70 \text{ кал. м}^{-2} \text{ сут.}^{-1}$, соответственно. Продукция зоопланктона при его биомассе $3,99 \pm 1,00$, $4,11 \pm 1,28$ и $8,72 \pm 1,25 \text{ г м}^{-2}$ (без учета желетелых форм), а также удельной скорости роста $\sim 0,1 \text{ сут.}^{-1}$, в этих районах составляла 279, 288 и $610 \text{ кал. м}^{-2} \text{ сут.}^{-1}$. Следовательно,

при питании исключительно мезозoopланктоном, в среднем медуза могла выедать здесь не более 6,3, 21,5 и 14,3 % его продукции, соответственно. Эти величины значительно ниже тех, что были получены для аурелии в осенние месяцы 1970 - 1980 гг., в период до экспансии гребневиков-вселенцев в Чёрное море. В сентябре - октябре 1978 г. выедание медузой мезозoopланктона в центральных районах моря было оценено на уровне $\sim 40 \%$ (Шушкина, Мусаева, 1983), а в мае 1984-го - 50 - 70 % его продукции (Шушкина, Арнаутов, 1987).

Оценка состояния мелких пелагических рыб и их кормовой базы.

- Аннинский Б. Е. Энергетический баланс медузы *Amelia aurita* L. в условиях Чёрного моря // Биоэнергетика гидробионтов. - Киев: Наук, думка, 1990.-С. 11-32.
- Заика В.Е. Сравнительная продуктивность гидробионтов. - Киев: Наук, думка, 1983. - 206 с.
- Финенко Г. А., Романова З. А., Аболмасова Г. И. и др. Гребневиков-вселенцы и их роль в трофодинамике планктонного сообщества в прибрежных районах крымского побережья Чёрного моря (Севастопольская бухта) // Океанология. - 2006. - 46, №4. - С. 507-517.
- Хайлов К. М. Экологический метаболизм в море. - Киев: Наук, думка, 1971. - 252 с.
- Шушкина Э. А., Арнауттов Г. Н. Медузы аурелии в планктоне Чёрного моря в мае 1984 г. // Современное состояние экосистемы Чёрного моря. - М.: Наука, 1987.-С. 186-196.
- Шушкина Э. А., Мусаева Э. И. Роль медуз в энергетике планктонных сообществ Чёрного моря // Океанология. - 1983.-**23**, № 1.-С. 125 - 130.
- Anninsky B. E. Organic composition and ecological energetics of jellyfish *Amelia aurita* L. (Cnidaria, Scyphozoa) under the Black Sea conditions // Trophic relationships and Food Supply of Heterotrophic Animals in the Pelagic Ecosystem of the Black Sea. - Istanbul: Black Sea Commission Publ. - 2009. - P. 99-160.
- Arai M. N. A functional biology of Scyphozoa. - London et al.: Chapman & Hall, 1997-320 p.
- Bamstedt U. Trophodynamics of scyphomedusae *Aurelia aurita*. Predation rate in relation to abundance, size and type of prey organism // J. Plankt. Res. - 1990.- **12**.-P. 215-229.
- Malej A., Turk V., Lucie D., Benovic A. Direct and indirect trophic interactions of *Amelia* sp. (Scyphozoa) in stratified marine environment (Mljet Lakes, Adriatic Sea) // Mar. Biol. - 2006. - 151 - P. 827 - 841.
- Martinussen M. B, Bamstedt U. Digestion rate in relation to temperature of two gelatinous planktonic predators // Sarsia. - 2001. - **86**. - P. 21 - 35.
- Moller H. Scyphomedusae as predators and food competitors of larval fish // Meeresforsch. - 1980. - **28**. - P. 90-100.
- Olesen N. J., Frandsen K. T., Riisgdrd H. U. Population dynamics, growth and energetics of jellyfish *Aurelia aurita* in a shallow fjord // Mar. Ecol. Prog. Ser. - 1994.-105.-P. 9- 18
- Sorokin Yu. I. The Black Sea. Ecology and oceanography. - Leiden: Backhuys Publ., 2002. - 875 p.
- Stoecker D., Michaels A. E., Davies L. H. Grazing by the jellyfish, *Amelia aurita*, on microzooplankton // J. Plankton Res. - 1987.-9.-P. 901 -915.

9.3. Продукционные характеристики *Calanus euxinus* - важного компонента кормовой базы планктоноядных рыб Чёрного моря

Планктонные ракообразные (преимущественно копеподы) составляют основную часть рациона, как личинок, так и взрослых особей промысловых пелагических черноморских рыб. Среди них бореальный атлантический реликт *Calanus euxinus* является самым крупным и единственным видом Чёрного моря, способным накапливать резервные липиды в жировом мешке, достигающем 30 - 40 % сырой массы тела (Петипа, 1966; Svetlichny et al., 2009). В глубоководных районах Чёрного моря *C. euxinus* образует более 30 % биомассы всего зоопланктона (Виноградов и др. 1992). В северных морях Атлантики периоды развития копепод рода *Calanus* сопряжены с периодами сезонного увеличения концентрации хлорофилла (Skreslet et al., 2000), тогда как в Чёрном море *C. euxinus* способен развиваться и формировать липидные резервы в течение всего года. От количества накопленных калянусами

липидов зависит генеративная продукция, определяющая развитие следующих поколений этого вида, и, следовательно, судьба абсолютного большинства планктоноядных рыб, включая хамсу и шпрота.

Мы проанализировали собственные и литературные данные о межгодовой и сезонной динамике численности и биомассы, возрастной популяционной структуре, скорости роста и накопления липидов, онтогенетическом изменении скорости дыхания и удельной продукции *C. euxinus*. Этот анализ позволяет оценить вероятную роль калянуса в продукции копепод в Чёрном море.

Биомасса, численность и возрастная структура популяции *C. euxinus*. Имеющиеся сведения о сезонной и межгодовой динамике количественного развития калянусов в Чёрном море фрагментарны и противоречивы. Л. И. Сажина (1971), выполнив непрерывный ряд

наблюдений за развитием популяции *S. euxinus* у берегов Севастополя с июня 1965 по июнь 1966 гг, сделала вывод о том, что в течение года калянус может образовывать до 7 - 8 максимумов численности, соответствующих числу генераций. Тем не менее, на приведённом ею рисунке можно определить две основные «волны» развития рачков, начинающиеся с массового появления первых копеподитов поздней весной и осенью, заканчивающиеся пиками численности самок и самцов в летне-осенний и зимне-весенний периоды.

В открытых районах восточной, центральной и северо-западной частей Чёрного моря в 1959 - 1974 гг. среднегодовая биомасса *S. euxinus* (в слое 100 - 0 м) составляла 2,3, 2,4 и 1,7 г-м³ соответственно (Грезе, 1979). В южных районах моря М. Е. Виноградов и др. (1992) отметили более высокую биомассу этого вида летом 1978 г. (7,9 г-м³) и в зимне-весенний период 1988 г. (около 5,0 г-м³). В центральных районах в 1980 - 1990 гг. биомасса *S. euxinus* менялась в пределах 7 - 11 г-м³ (Ковалёв, 1996). Осенью 1991 и 1992 гг. она снизилась соответственно до 1,8 и 1,1 г-м³ в южном (Виноградов и др., 1992) и 0,5 и 1,1 г-м³ в центральном (Ковалёв, 1996) районах. В августе 1993 г. биомасса *S. euxinus* варьировала в пределах 0,6 - 5,5 г-м³ (580 - 5600 экз.-м³), а в ноябре достигала 4,3 г-м³ в северных и 2,2 г-м³ в южных частях моря (Vinogradov et al., 1995). М. Е. Виноградов и др. (Vinogradov et al., 1995) предположили, что вселившийся в Чёрное море в конце 1980-х мнемипсис, подорвавший развитие многих неритических копепод в начале 1990-х, сократит и плотность популяции *S. euxinus*. Однако, по данным (Niermann et al., 1998), в южном и юго-западном районах Чёрного моря средняя биомасса калянусов в 1991 - 1995 гг. варьировала незакономерно в пределах 1,6 - 5,7 г-м³ с минимумом в июле 1992 и максимумом в апреле 1994 гг.

Ю. А. Загородняя и др. (2001), выполнив исследования глубоководных районов у берегов Крыма, отметили наименьшую биомас-

су калянусов в сентябре 1994 и январе 1995 гг. (0,74 и 0,91 г-м³), а наибольшую - в апреле и августе 1995-го (соответственно 6,68 и 9,78 г-м³). Последние величины оказались сопоставимы с показателями 1980-х годов. Включив в свой анализ данные Л. Н. Грузова и др. (1994), Ю. А. Загородняя и др. (2001) сделали заключение о том, что «прогноз о снижении запасов *S. euxinus* в результате пресса мнемипсиса (Виноградов, Шушкина, 1992) не подтвердился» (стр. 21). Наоборот, А. Консулов и Л. Камбурская (Konulov, Kamburska, 1997) установили тренд устойчивого роста *S. euxinus* у болгарского побережья в период 1991 - 1995 гг. В феврале 1999 г. суммарная численность калянусов у северного побережья Турции достигала уже 23990 инд.-м³, а биомасса - 12,6 г-м³ (Bat et al., 2007).

В центральных районах моря плотность популяции *S. euxinus* обычно меньше, чем в основном черноморском течении. Летом и осенью 1992 г. биомасса калянусов составляла 1,11 - 1,17 г-м³ (Загородняя, Скрыбин, 1995), а в ноябре 1993 г. - 1,1 г-м³ (Vinogradov et al., 1995).

В последнее десятилетие среднегодовая биомасса *S. euxinus*, наблюдаемая в глубоководных районах северо-восточной части Чёрного моря, варьирует в пределах 8 - 12 г-м³, достигая в отдельные периоды 20 г-м³ (Виноградов и др., 2005, 2006; Arashkevich et al., 2008). В юго-западной части моря в 2000 - 2005 гг. численность вида, по нашим данным, менялась от 2500 до 24000 инд.-м³, а биомасса - от 1,2 до 11,4 г-м³. В южной части моря у берегов Синопа в 2002 - 2005 гг. численность *S. euxinus* варьировала в пределах 1400 - 23400 инд.-м³ на глубоководной станции (300 м) и от 5 до 5200 инд.-м³ у берега ((Isinibilir et al., 2009). Выявленного сезонного изменения численности калянуса не было отмечено.

В период наших исследований (1999 - 2005) основную часть популяции *S. euxinus* (от 33 % в феврале до 66 % в июле - ноябре) в глубоководных районах моря (рис. 1), представляли копеподиты 5 стадии развития (CV).

Оценка состояния мелких пелагических рыб и их кормовой базы.

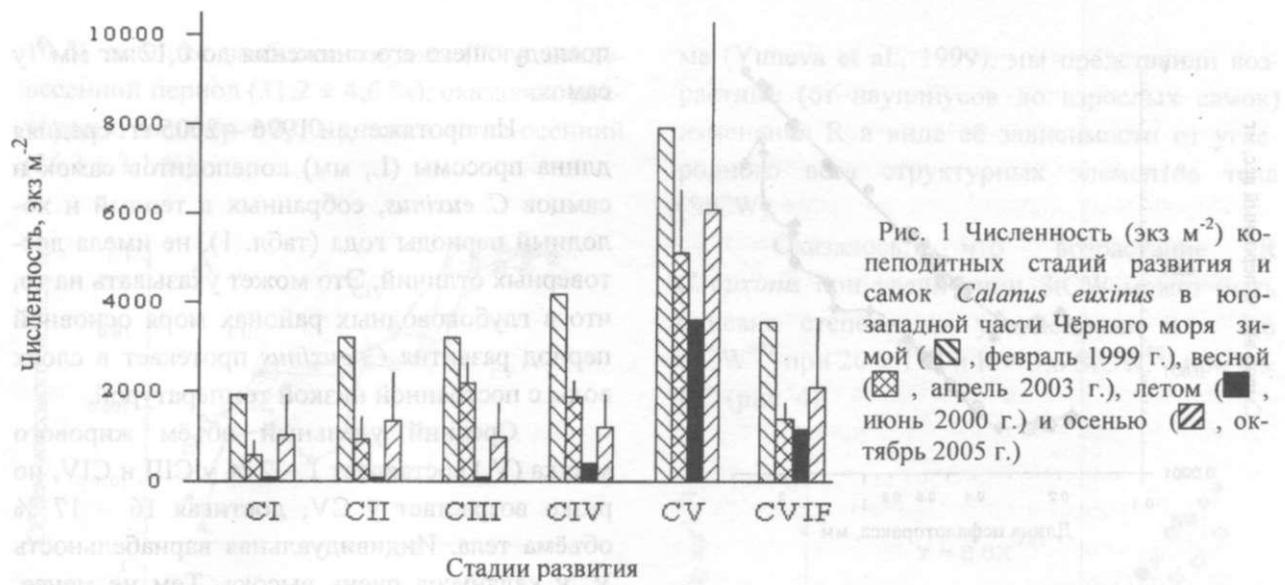


Рис. 1 Численность (экз м⁻²) копеподитных стадий развития и самок *Calanus euxinus* в юго-западной части Чёрного моря зимой (▨, февраль 1999 г.), весной (▩, апрель 2003 г.), летом (■, июнь 2000 г.) и осенью (▧, октябрь 2005 г.)

Преобладание CV над свалом глубин в разные сезоны года отмечено также в работах (Besiktepe, 2001; Besiktepe, Telli, 2004), тогда как у берега встречаются преимущественно науплиусы и младшие копеподиты. Недавно показано (Арашкевич и др., 2002), что такое пространственное перераспределение в структуре популяции *C. euxinus* обусловлено особенностями гидродинамики основного черноморского течения и сопровождающих его циклональных и антициклональных вихрей.

Размерно-весовые характеристики *C. euxinus*. Средний диаметр яиц *C. euxinus* составляет $0,179 \pm 0,006$ мм, а объём, рассчитанный нами по формуле шара, - $0,003 \pm 0,0003$ мм³. У науплиусов 1 - 2 стадий объём, определенный нами инструментально (Svetlichny et al., 2010), остается примерно таким же, как у яиц, так как эти науплиальные стадии калянусов не питаются.

Начиная с 3 стадии, объём науплиусов увеличивается пропорционально длине цефалоторакса (L_{pr}) от $0,0031 \pm 0,00015$ до $0,0166 \pm 0,0039$ мм³ в соответствии со степенным уравнением $V = 0,056L_{pr}^{2,62}$ (рис. 2). В этом же размерном диапазоне углеродный вес науплиусов родительского (для *C. euxinus*) вида *C. helgolandicus*, имеющего такие же размеры яиц и науплиусов, меняется в соответствии с уравнением $V = 0,005L_{pr}^{2,61}$ с очень близким сте-

пенным показателем (Rey et al., 2001). Следовательно, в 1 мм³ объёма тела морфологически подобных науплиусов содержится примерно 0,09 мг углерода. Содержание углерода в единице объёма яиц *C. helgolandicus* равно 0,12 мг мм⁻³ (Rey et al., 2001). Удельное содержание углерода в яйцах близкородственного вида *C. finmarchicus* оказалось почти таким же - 0,125 мг мм⁻³ (Hugum et al., 2000). Близким у *C. helgolandicus* и *C. finmarchicus* оказался и углеродный вес одноразмерных науплиусов. Это дало нам основание использовать коэффициенты 0,12 и 0,09 для расчёта содержания углерода соответственно в яйцах и науплиусах *C. euxinus*.

Зависимость сырого веса от длины тела (рис. 2) у копеподитов хорошо описывается степенным уравнением $W = * 0,058L_{pr}^{2,78}$, коэффициенты которого очень близки таковым в уравнении, описывающем рост науплиусов. Однако углеродный рост копеподитов, определенный на основании стехиометрии особей, представляющих пять личиночных фаз всех копеподитных стадий (Svetlichny et al., 2009), оказался неравномерным. Это обусловлено тем, что у копепод линька в следующую стадию сопровождается резким увеличением длины и объёма тела, тогда как содержание углерода нарастает постепенно и достигает максимального перед последующей линькой.

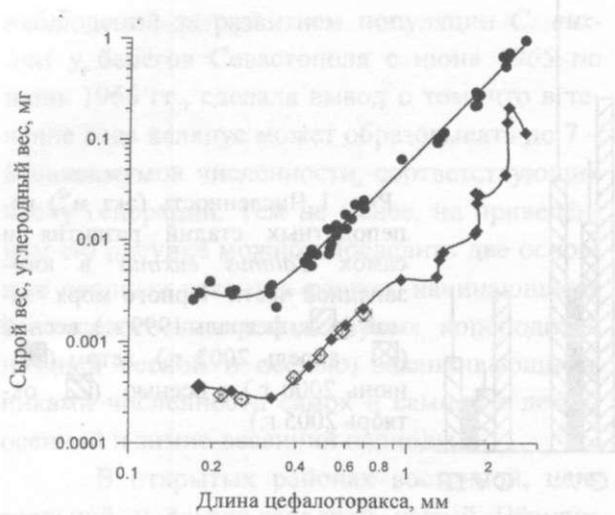


Рис. 2 Зависимость сырого (●) и углеродного (◆) веса *Calanus euxinus*, а также углеродного веса *Calanus helgolandicus* (Rey et al., 2001; ◇) от длины цефалоторакса

В целом, у копеподитов наблюдается тенденция увеличения удельного содержания углерода от $0,084 \text{ мг мм}^{-3}$ у копеподитов 1 стадии до $0,29 \text{ мг мм}^{-3}$ у копеподитов 5 стадии и

последующего его снижения до $0,12 \text{ мг мм}^{-3}$ у самок.

На протяжении 1996 - 2005 гг. средняя длина просомы (L_p , мм) копеподитов самок и самцов *C. euxinus*, собранных в теплый и холодный периоды года (табл. 1), не имела достоверных отличий. Это может указывать на то, что в глубоководных районах моря основной период развития *C. euxinus* протекает в слоях воды с постоянной низкой температурой.

Средний удельный объем жирового мешка (V_f) составляет 1 - 2 % у СШ и CIV, но резко возрастает у CV, достигая 16 - 17 % объема тела. Индивидуальная вариабельность V_f у калянусов очень высока. Тем не менее, нам удалось выявить возрастные тренды изменения V_f на протяжении каждой из III—V копеподитных стадий развития (рис. 3 А), заключающиеся в увеличении V_f в постмолтный период (фаза межличного цикла после обновления кутикулы) до интерфазы (середины межличного цикла) и последующем его уменьшении у премолтов (фаза формирования новой кутикулы).

Табл. 1 Длина просомы (L_p) и объем жирового мешка (V_f , % объема тела) у копеподитов CI - CV, самок (F) и самцов (M) *C. euxinus*, собранных в южной и юго-западной частях Чёрного моря в период 1996 - 2005 гг.

Периоды года	CI		CII		CIV		CV		CVIF		CVIM	
	Lpr, мм	Lpr, мм	Lpr, мм	V_f , %	Lpr, мм	V_f , %	Lpr, мм	V_f , %	Lpr, мм	V_f , %	Lpr, мм	V_f , %
Зимне-весенний	0,69 ±0,05	0,94 ±0,05	1,36 ±0,04	1,1 ±0,9	1,78 ±0,06	2,1 ±1,9	2,28 ±0,09	17,4 ±7,2	2,67 ±0,06	6,8 ±4,1	2,52 ±0,08	12,2 ±5,4
Летне-осенний	0,71 ±0,01	0,97 ±0,03	1,29 ±0,04	1,3 ±0,8	1,7 ±0,07	2,1 ±0,1	2,20 ±0,10	15,7 ±5,3	2,57 ±0,09	7,9 ±3,4	2,51 ±0,06	15,8 ±7,5

Хотя длина тела в межличинный период не меняется, объем тела увеличивается пропорционально количеству липидов, накопленных в жировом мешке (рис. 3 Б).

У CV, развивающихся в апреле 2003 г. без диапаузы, нами отмечено 20-кратное увеличение V_f от $0,008 \pm 0,007 \text{ мм}^3$ у постмолтов до $0,109 \pm 0,066 \text{ мм}^3$ у поздних постмолтов и $0,165 \pm 0,054 \text{ мм}^3$ у интермолтов. Последняя величина не имеет достоверного отличия от V_f диапаузирующих CV ($0,151 \pm 0,039 \text{ мм}^3$). Та-

ким образом, диапаузирующие и развивающиеся непрерывно без диапаузы CV обладают одинаковыми липидными резервами, обеспечиваемыми самкам и самцам, появившимся в результате альтернативных стратегий развития, равные возможности производства потомства.

Хотя большая вариабельность V_f не позволила нам выявить сезонные отличия средних показателей жирности калянусов, их максимальные величины, определённые по

10 % выборке наиболее жирных CV в зимне-весенний период ($31,2 \pm 4,6 \%$), оказались достоверно выше ($p < 0,001$), чем в летне-осенний ($26,3 \pm 3,1 \%$).

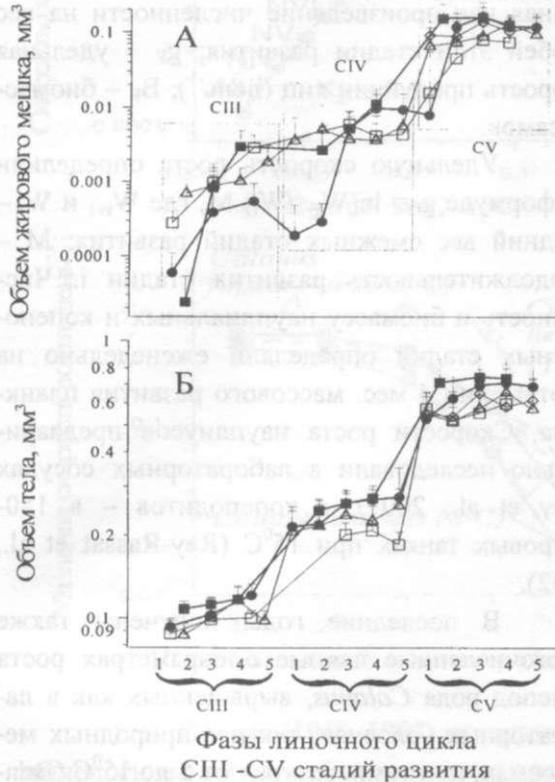


Рис. 3 Изменение объёма жирового мешка (А) и объёма тела (Б) во время развития CIII – CV копепоидов *C. euxinus* в феврале (■) и сентябре (□) 1999, июле 2000 (◇), июне 2001 (△) и апреле 2003 гг. (●). (1 – 5) – фазы личиночного цикла

Возрастные изменения скорости дыхания *C. euxinus*. Скорость дыхания (R , $\text{мкгO}_2 \text{экз}^{-1} \text{ч}^{-1}$) всех возрастных стадий определили амперометрическим методом (Svetlichny, Nubareva, 2005), помещая по 20 – 30 науплиусов 5 – 6 стадий, 10, 5, 2, 1 копепоидов соответственно 1 – 2, 3, 4, 5 – 6 стадий в респирометры объёмом 2 мл. Экспозиция составляла 1 ч при 20°C и 2 ч при 8°C . Для анализа использовали результаты только тех опытов, в которых рачки более 50 % времени находились в движении. Поскольку липиды старших копепоидных стадий *C. euxinus* включают до 80 % инертных восков, принимающих участие только в долгосрочных процессах метаболиз-

ма (Yuneva et al., 1999), мы представили возрастные (от науплиусов до взрослых самок) изменения R в виде её зависимости от углеродного веса структурных элементов тела (StCW).

Оказалось, что возрастание R *C. euxinus* при увеличении StCW может быть описано степенными уравнениями $R = 6,6 \text{ StCW}^{0,81}$ при $20 \pm 1^\circ\text{C}$ и $R = 3,6 \text{ StCW}^{0,81}$ при $8 \pm 1^\circ\text{C}$ (рис. 4).

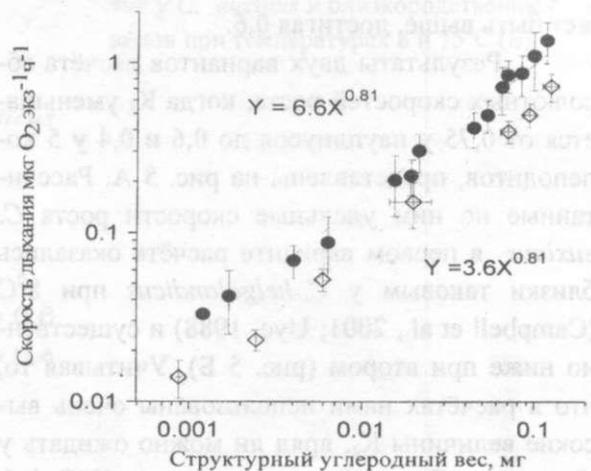


Рис. 4 Связь скорости потребления кислорода с углеродным весом структурных компонентов тела при $20 \pm 1^\circ\text{C}$ (●) и $8 \pm 1^\circ\text{C}$ (◇) у науплиусов, копепоидов и самок *Calanus euxinus*

Возрастная динамика скорости роста *C. euxinus*. Абсолютные скорости роста (g_a) науплиальных и копепоидных стадий *C. euxinus* рассчитаны нами по величинам скорости потребления кислорода (мкг O_2) при 8°C , конвертированным в единицы углерода (мкг C), применив коэффициент 0,363 при $RQ=0,97$ (Ikeda et al., 2000), а также величинам коэффициента использования на рост ассимилированной пищи (K_2): $g_a = RK_2/(1-K_2)$. В экспериментах по росту и питанию *C. helgolandicus* показано, что K_1 (общая эффективность использования энергии на рост) у науплиусов достигает 0,6 (Rey et al., 2001), а у копепоидов меняется в онтогенезе от 0,3 – 0,5 у ранних копепоидов до 0,15 – 0,3 у поздних копепоидов (Rey-Rassat et al., 2002). Следовательно, при ассимиляционном коэффициенте

0,8 максимальные величины K_2 . *C. helgolandicus* в онтогенезе должны уменьшаться от 0,75 до 0,38. Такой тренд изменения K_2 соответствует концепции Г.Г. Винберга (Методы ..., 1968), согласно которой чистая эффективность роста ювенильных стадий может достигать теоретического максимума (0,8). Т.С. Петипа (1966) установила уменьшение K_2 в копепоидный период развития *C. euxinus* от 0,55 до 0,056. Однако, по данным (Ikeda et al., 2001), у старших стадий каланоидных копепод K_2 может быть выше, достигая 0,6.

Результаты двух вариантов расчёта абсолютных скоростей роста, когда K_2 уменьшается от 0,75 у науплиусов до 0,6 и 0,4 у 5 копепоидитов, представлены на рис. 5 А. Рассчитанные по ним удельные скорости роста *C. euxinus* в первом варианте расчёта оказались близки таковым у *C. helgolandicus* при 8 С (Campbell et al., 2001; Uye, 1988) и существенно ниже при втором (рис. 5 Б). Учитывая то, что в расчётах нами использованы очень высокие величины K_2 , вряд ли можно ожидать у *C. euxinus* большей скорости роста., У *C. helgolandicus* при 15°C удельные скорости роста (Rey-Rassat et al., 2002) оказались выше, чем у *C. euxinus* при 8 С, вероятно, в связи с температурным эффектом.

Популяционная продукция *Calanus euxinus*. Методы определения продукции водных животных изложены в руководстве под редакцией Г. Г. Винберга (Методы 1968) и уточнялись в более поздних работах (Грезе, 1973; Заика, 1972; Шульман, Урденко, 1989).

Для оценки продукции популяций с постоянным пополнением наиболее точные величины можно получить так называемым «графическим» методом в модификации Г. Г. Винберга и В. Н. Грезе, требующим знания размерно-весовых характеристик и продолжительности развития отдельных возрастных стадий, возрастного состава популяции в определенные промежутки времени и скорости размножения животных,

Для копепод рода *Calanus* наиболее полно этот подход был реализован при опре-

делении продукции (P) *C. helgolandicus*, обитающих в Ла-Манше (Rey-Rassat et al., 2004). В расчётах использована формула $P = f(\& B_i) + g_j V_j$, где g_j - удельная скорость роста стадии i (день⁻¹); V_j - биомасса стадии i , рассчитанная как произведение численности на вес особей этой стадии развития; g_f - удельная скорость продукции яиц (день⁻¹); V_f - биомасса самок.

Удельную скорость роста определили по формуле $g = \ln(W_{i+1}/W_i) / M_i$, где W_{i+1} и W_i - средний вес смежных стадий развития; M_i - продолжительность развития стадии i . Численность и биомассу науплиальных и копепоидитных стадий определяли еженедельно на протяжении 4 мес. массового развития планктона. Скорости роста науплиусов предварительно исследовали в лабораторных сосудах (Rey et al., 2001), а копепоидитов - в 150-литровых танках при 15°C (Rey-Rassat et al., 2002).

В последние годы получены также многочисленные данные о параметрах роста копепод рода *Calanus*, выращенных как в лабораторных условиях, так и в природных мезокосмах, при температурах от 5 до 15 С (Bonnet et al., 2009; Campbell et al., 2001; Harris et al., 2000; Hygum et al., 2000; Uye, 1988; Vidal, 1980).

Параметры роста черноморских копеподов при характерных для их развития низких температурах не исследовались. Только Л. И. Сажиной (1987) были получены данные о продолжительности развития этого вида в лабораторных условиях при 18°C. Поскольку эксперименты по выращиванию копепод технически сложны, их продукцию можно оценить физиологическим способом (Методы Винберг, 1968), при котором для определения относительного прироста (g_i) достаточно знать среднесуточную скорость энергетического обмена (R_j), определяемую по скорости дыхания животных, и величину K_2 . Тогда g_j может быть

$$g_i = R_i K_{2i} / (1 - K_{2i})$$

Оценка состояния мелких пелагических рыб и их кормовой базы.

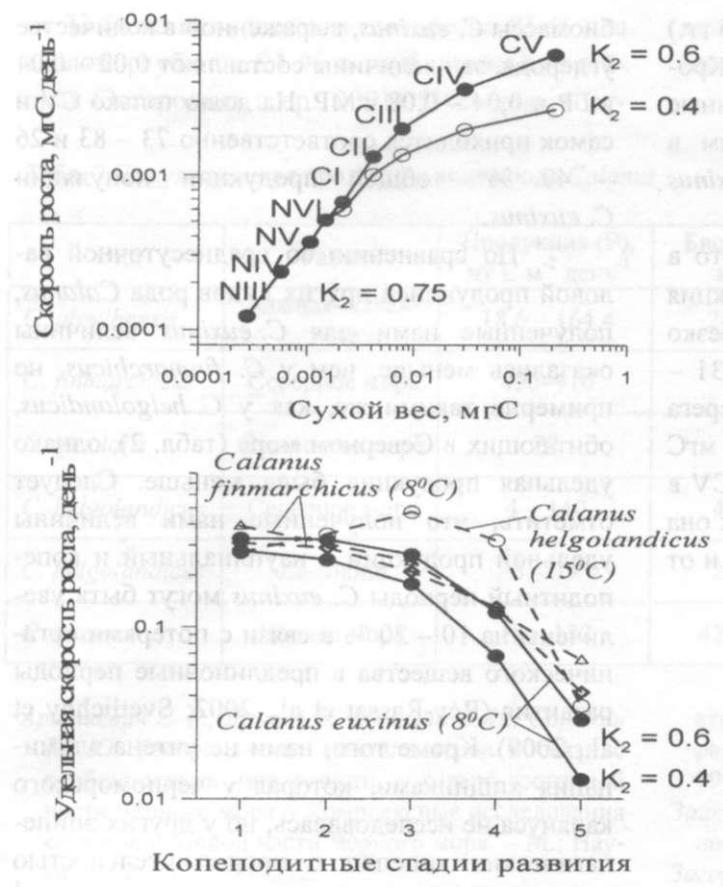


Рис. 5 Зависимость скорости роста от веса тела науплиусов и копеподитов *Calanus euxinus* при двух вариантах расчета, когда K_2 меняется в онтогенезе от 0,75 до 0,6 и от 0,75 до 0,4 (А), а также изменение удельной скорости роста в копеподитный период развития у *C. euxinus* и близкородственных видов при температурах 8 и 15°C (Б)

Т. С. Петипа (1966, 1967) использовала физиологический способ определения продукции *C. euxinus* на основании косвенных оценок энергетического обмена и эффективности роста этого вида в Чёрном море. Основная идея автора заключалась в принципиальном отличии скоростей энергетического обмена особей, находящихся в лабораторных условиях и совершающих суточные вертикальные миграции в естественной среде. Поэтому среднесуточный энергетический обмен, рационы и эффективность роста калянусов были рассчитаны по изменению объёма капельного жира у особей, пойманных в море в разное время суток. Впоследствии данные, полученные Т. С. Петипа, были подвергнуты критике (Винберг, 1982; Кляшторин 1984; Кляшторин, Яржомбек, 1973), показавшей, что результаты расчётов, выполненных этим автором, завышены в десятки раз. Оказалось также, что энерготраты не могут быть определены на основании суточной динамики содержания липидов в теле

калянусов, поскольку они на 80 % представлены нейтральными восками, длительно накапливаемыми в качестве энергетического депо и длительно расходуемыми при диапаузе и развитии гонад (Yuneva et al., 1999). Было показано, что хотя в лабораторных условиях калянусы могут проявлять максимально возможную двигательную активность, среднесуточным энергетическим тратам соответствует режим двигательной активности, при котором около 50 % времени рачки находятся в пассивном состоянии (Светличный, Яркина, 1989; Svetlichny, Hubareva, 2005).

Для определения продукции *C. euxinus* физиологическим методом мы использовали приведенные выше результаты собственных расчётов абсолютных скоростей роста, полученных на основании прямых измерений скоростей дыхания науплиусов и копеподитов *C. euxinus* при 8°C, а также среднюю численность отдельных возрастных стадий (рис. 6 А), наблюдаемую в глубоководных районах

Чёрного моря (наши данные за 1999 - 2005 гг.) и в его прибрежной зоне (Сажина, 1987). Кроме того, в свой анализ мы включили данные Л. И. Сажинной (1996), согласно которым в разных районах Чёрного моря самки *C. euxinus* ежедневно откладывают по 5 - 28 яиц.

Оказалось, что, несмотря на то, что в онтогенезе калынусов удельная продукция снижается в 10 раз (рис. 6 Б), продукция резко возрастает от 0,2 мгС день⁻¹ м⁻² у СИ до 31 - 70 мгС день⁻¹ м⁻² у CV в удаленных от берега глубоководных районах (ГР) и от 2 мгС день⁻¹ м⁻² у НИИ до 3 - 7 мгС день⁻¹ м⁻² у CV в прибрежных, мелководных (МР). У самок она варьирует соответственно от 7 до 40 в ГР и от 2 до 10 мгС день⁻¹ м⁻² в МР.

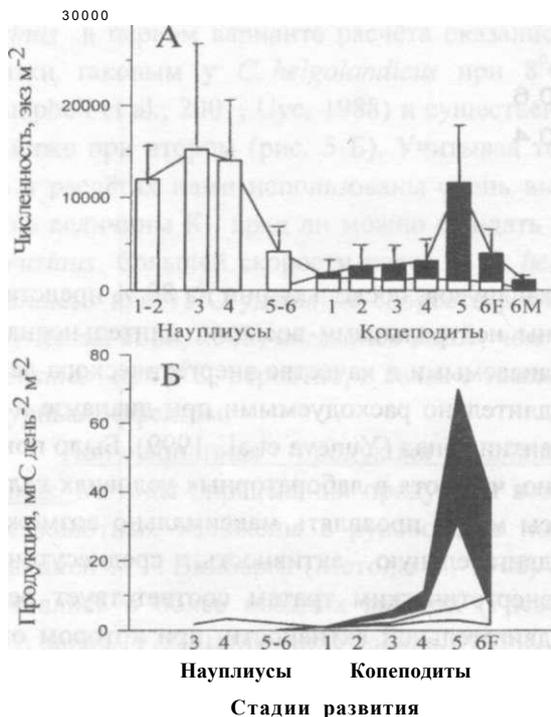


Рис. 6 Величины численности науплиусов, копепоидов, самок и самцов *C. euxinus* в глубоководных районах юго-западной части Чёрного моря, осредненные за период 2000 - 2005 гг. (•), и в прибрежье Севастополя (◦, Сажина, 1987) (А), и соответствующая им продукция (Б)

Суммарная популяционная продукция составила 50 - 130 мгС день⁻¹ м⁻² для ГР и 18 - 30 мгС день⁻¹ м⁻² для МР. Относительно общей

биомассы *C. euxinus*, выраженной в количестве углерода, эти величины составляют 0,02 - 0,04 в ГР и 0,04 - 0,08 в МР. На долю только CV и самок приходится соответственно 73 - 83 и 26 - 49 % общей продукции популяции *C. euxinus*.

По сравнению со среднесуточной валовой продукцией других видов рода *Calanus*, полученные нами для *C. euxinus* величины оказались меньше, чем у *C. finmarchicus*, но примерно такими же, как у *C. helgolandicus*, обитающих в Северном море (табл. 2), однако удельная продукция была меньше. Следует отметить, что полученные нами величины удельной продукции в науплиальный и копепоидный периоды *C. euxinus* могут быть увеличены на 10-20 % в связи с потерями органического вещества в предлиночные периоды развития (Rey-Rassat et al, 2002; Svetlichny et al, 2009). Кроме того, нами не учтена элиминация хищниками, которая у черноморского калынуса не исследовалась, но у других эпипелагических копепоид с продолжительностью развития около месяца достигает 0,03 д⁻¹ (Hirst, Kiorboe, 2002).

Если же принять во внимание потери органического вещества при линьке и элиминацию, вероятный диапазон удельной продукции калынусов возрастет до 0,05 - 0,13, что соответствует колебаниям удельной продукции (0,038 - 0,203) других черноморских копепоид (Грезе, 1979; Сажина, 1996). Поскольку индивидуальная масса тела *C. euxinus* в 20 - 280 раз превышает массу тела абсолютного большинства других видов черноморских копепоид, а коэффициенты P/V отличаются незначительно, можно предположить, что их вклад в суммарную продукцию копепоид определяется величиной имеющейся биомассы. В открытых районах Чёрного моря биомасса калынуса превышает биомассу других видов копепоид (Арашкевич и др, 2002; Vat et al, 2007). Осенью 1996 г. в юго-западной части моря биомасса *C. euxinus* составляла от 54 до 78 % общей биомассы копепоид (Yuneva et al, 1999), а у берегов Крыма в 1994 - 1995 гг. возрасла

Оценка состояния мелких пелагических рыб и их кормовой базы.

от 33 % на мелководном шельфе до 81 % над свалом глубин и 94 % в глубоководных районах (Загородняя и др., 2001). Очевидно, соот-

ветственно этим величинам менялся и вклад этого вида в общую продукцию копепод.

Табл. 2 Популяционная продукция видов рода *Calanus*

Вид	Район	Продукция (P), мг С м ³ день ⁻¹	Биомасса (B), мг С м ³	P/B	Авторы
<i>C. algulhensis</i>	Южная Атлантика	18,6-164,4	240 - 880	0,1 - 0,3	Hutchings et al. (1995)
<i>C. finmarchicus</i>	Северное море	490-910	-	-	Williams, Lindley (1980)
<i>C. glacialis</i>	Баренцево море	23	-	-	Slagstad, Tande (1990)
<i>C. helgolandicus</i>	Северное море	4-140	43-315	0,09 - 0,44	Hay (1995)
<i>C. helgolandicus</i>	Ла-Манш	5-79	21 -406	0,19-0,23	Rey-Rassat et al. (2004)
<i>C. euxinus</i>	Чёрное море	18-132	426 - 3087	0,02 - 0,08	Наши данные

Арашкевич Е. Г., Дриц А.В., Мусаева Э. И., Сорокин П. Ю. Распределение мезопланктона в связи с особенностями циркуляции в северо-восточной части Чёрного моря // Комплексные исследования северо-восточной части Черного моря. - М.: Наука, 2002. - С. 257-272.

Винберг Г. Г. Трофодинамика копепод в морских планктонных сообществах // Гидробиол. журн. - 1982. - 18, № 4. - С. 101 - 105.

Виноградов М. Е., Лебедева Л. П., Виноградов Г. М., Мусаева Э. И. Мониторинг пелагических сообществ северо-восточной части Черного моря в 2004 г.: макро- и мезопланктон // Океанология. - 2005. - **45**, № 3. - С. 381 -392.

Виноградов М. Е., Лебедева Л. П., Лукашева Т. А., Анохина Л. Л. Состояние сообществ прибрежного мезопланктона северо-восточной части Черного моря в 2005 г. // Океанология. - 2006. - **46**, № 6. - С. 868 - 877.

Виноградов М. Е., Сапожников В. В., Шушкина Э. А. Экосистема Черного моря. - М.: Наука, 1992.- 111 с.

Грезе В. Н. Вторичная продукция морей и океанов // Итоги науки и техники. Общая экология. Биоценология. Гидробиология. - М.: ВИНТИ, 1973. - 1.-173 с.

Грезе В. Н. Зоопланктон // Основы биологической продуктивности Черного моря. - Киев: Наук, думка, 1979.-С. 143 - 168.

Грузов Л. Н., Люмкис П. В., Нападовский Г. В. Исследования пространственно-временной структуры планктонных полей северной половины Черного моря в 1992 - 1993 гг. // Исследование экосистемы Черного моря: Сб. науч. тр. (Министер-

ство охраны окружающей природной среды Украины, Укр. науч. Центр экологии моря). Одесса, 1994.-Вып. 1.-С. 94- 127.

Заика В. Е. Удельная продукция водных беспозвоночных. - Киев, Наук, думка, 1972. - 148 с.

Загородняя Ю. А., Скрябин В. А. Современные тенденции изменений зоопланктона в прибрежных районах Черного моря // Исследования шельфовой зоны Азово-Черноморского бассейна: МГИ НАН Украины, Севастополь, 1995. - С. 87 - 95.

Загородняя Ю. А., Ковалев А. В., Островская Н. А. Количественные показатели и сезонная динамика черноморского зоопланктона у берегов Крыма по результатам исследований в 1994 - 1995 гг. // Экология моря. - Киев, 2001. - Вып. 55. - С. 17 - 22.

Кляшторин Л. Б. Два разных подхода к оценке энергозатрат планктонных ракообразных при вертикальных миграциях // Океанология. - 1984. - **24**, № 5. - С. 825-830.

Кляшторин Л. Б., Яржомбек А. А. Об энергетических затратах на активное движение у планктонных организмов // Океанология. - 1973. - 13, № 4. - С. 697-703.

Ковалев А. В. Изменение состава и количественных показателей зоопланктона в период интенсивного антропогенного воздействия на экосистему моря // Современное состояние ихтиофауны Черного моря. - Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 1996.-С. 134- 138.

Методы определения продукции водных животных / Под ред Г. Г. Винберга. - Минск: Высшая школа, 1968.-245 с.

- Петина Т.С.* Об энергетическом балансе у *Calanus helgolandicus* (Claus) в Черном море // Физиология морских животных. - М.: Наука, 1966. - С. 60 - 81.
- Петина Т.С.* Об эффективности использования энергии в пелагических экосистемах Черного моря // Структура и динамика водных сообществ и популяций. - Киев: Наук, думка, 1967. - С. 44 - 65.
- Сажина Л.И.* Годичный цикл развития массовых Соперода в Черном море // Гидробиол. журн. - 1971. - 7, №5. - С. 38-46.
- Сажина Л.И.* Размножение, рост, продукция морских веслоногих ракообразных. - Киев: Наук, думка, 1987. - 156 с.
- Сажина Л.И.* Изучение роста и размножения пелагических копепод Черного моря в ИнБИОМ НАН Украины // Экология моря. - Киев, 1996. - Вып. 45. - С. 31 - 38.
- Светличный Л.С.* Вычисление биомассы планктонных копепод при помощи коэффициентов пропорциональности между объемом и линейными размерами тела // Экология моря. - Киев, 1983. - Вып. 15. - С. 46 - 58.
- Светличный Л.С., Яркина И.П.* Ритмы двигательной активности *Calanus helgolandicus* (Crustacea: Соперода) // Зоол. журн. - 1989. - **68**, № 6. - С. 50 - 55.
- Шульман Г.Е., Урденко С.Ю.* Продуктивность рыб Черного моря. - Киев: Наук, думка, 1989. - 187 с.
- Arashkevich E., Timonin A., Nikishina A., Louppova N.* Impact of climate variations on zooplankton community in the NE Black Sea // 2nd biannual and Black Sea Scene EC project joint conference on climate change in the Black Sea, hypothesis, observations, trends, scenarios and mitigation strategy for the ecosystem (6 - 9 October 2008, Sofia, Bulgaria): Abstr. - Sofia, 2008. - P. 35 - 36.
- Bat L., Sahin P., Ustun F et al.* The qualitative and quantitative distribution in phytoplankton and zooplankton of Southern Black Sea of Cape Sinop, Turkey in 1999 - 2000 / OCEANS - Europe 2007. - 2007. - P. 1-6.
- Besiklepe S.* Diel vertical distribution, and herbivory of copepods in the south-eastern part of the Black Sea // J. Mar. Sys. - 2001. - **28**. - P. 281 - 301.
- Besiklepe S., Tell i M.* Egg production and growth rates of *Calanus euxinus* (Copepoda) in the Black Sea // J. Plankton Res. - 2004. - **26**. - P. 571 - 578.
- Bonnet D., Harris R. P., Yebra L. et al.* Temperature effects on *Calanus helgolandicus* (Copepoda: Calanoida) development time and egg production // J. Plankt. Res. - 2009. - **31**. - P. 31-44.
- Campbell R. G., Wagner M. M., Teegarden G. J. et al.* Growth and development rates of the copepod *Calanus finmarchicus* reared in the laboratory // Mar. Ecol. Progr. Ser. - 2001. - **221**. - P. 161 - 183.
- Harris R.P., Irigoien X., Head R.N. et al.* Feeding, growth, and reproduction in the genus *Calanus* II ICES J. Mar. Sci. - 2000. - **57**. - P. 1708-1726.
- Hay S.* Egg production and secondary production of common North Sea copepods: field estimates with regional and seasonal comparisons // ICES J. Mar. Sci. - 1995. - **52**. - P. 315 - 327.
- Hirst A. G., Kiorboe T.* Mortality of marine planktonic copepods: global rates and patterns // Mar. Ecol. Progr. Ser. - 2002. - **230**. - P. 195 - 209.
- Hutchings L., Verheye H. M., Mitchell-Innes B. A. et al.* Copepod production in the southern Benguela system // ICES J. Mar. Sci. - 1995. - **52**. - P. 439 - 455.
- Hygum B.H., Rey C., Hansen K., Tande K.* Importance of food quantity to structural growth rate and neutral lipid reserves accumulated in *Calanus finmarchicus* II Mar. Biol. - 2000. - **136**. - P. 1057 - 1073.
- Ikeda T., Kanno Y., Ozaki K., Shinada A.* Metabolic rates of epipelagic marine copepods as a function of body mass and temperature // Mar. Biol. - 2001. - **139**. - P. 587 - 596.
- Ikeda T., Torres J.J., Hernandez-Leon S., Geiger S.P.* Oxygen consumption as an index of metabolism // ICES Zooplankton Methodology Manual. - New York: Academic Press, 2000. - 684 p.
- Isinibilir M., Svetlichny L., Hubareva E. et al.* Ecology of *Calanus euxinus* in the Black and Marmara Seas // Italian J. Zool. - 2009. - **76**, N 4. - P. 403 - 414.
- Konsulov A., Kamburska L.* Black Sea Zooplankton Structural Dynamic and Variability off the Bulgarian Black Sea Coast during 1991 - 1995 // Ecosystem Modeling as a Management Tool for the Black Sea. - Dordrech; Boston; London, 1997. - **1**. - P. 281 - 293.
- Niermann U, Bingel F, Ergun G, Grive W.* Fluctuation of dominant mesozooplankton species in the Black Sea, North Sea and the Baltic Sea: Is a general trend recognizable? // Turk. J. Zool. - 1998. - **22**. - P. 63 - 81.
- Rey C, Harris R., Irigoien X. et al.* Influence of algal diet on growth and ingestion of *Calanus helgolandicus* nauplii // Mar. Ecol. Progr. Ser. - 2001. - **216**. - P. 151 - 165
- Rey-Rassat C, Bonnet D., Irigoien X. et al.* Secondary production of *Calanus helgolandicus* in the Western English Channel // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. - 2004. - **313**. - P. 29-46.
- Rey-Rassat C, Irigoien X., Harris R. et al.* Growth and development of *Calanus helgolandicus* reared in the laboratory // Mar. Ecol. Progr. Ser. - 2002. - **238**. - P. 125 - 138.
- Sazhina LI.* Fecundity of Black Sea copepods in 1992 // Oceanology. - 1996. - **35**, N 4. - P. 516 - 522.

Оценка состояния мелких пелагических рыб и их кормовой базы.

- Skreslet S., Olsen K., Mohus A., Tande K. S. Stage-specific habitats of *Calanus finmarchicus* and *Calanus helgolandicus* in a stratified northern Norwegian fjord // ICES J. Mar. Sci. - 2000. - **57**, N 6. - P. 1656- 1663.
- Slagstad D., Tande K.S. Growth and production dynamics of *Calanus glacialis* in an Arctic pelagic food web // Mar. Ecol. Prog. Ser. - 1990. - **63**, 2-3. - P. 189-199.
- Svetlichny L. S. Some dynamic parameters of the passive submersion of tropical copepods // Can. Transl. Fish. Aquat. Sci. - 1983. - N 4934. - 11 p.
- Svetlichny L. S., Hubareva E. S. The energetics of *Calanus euxinus*: locomotion, filtration of food and specific dynamic action // J. Plankton Res. - 2005. - **27**, N 7. - P. 671 -682.
- Svetlichny L. S., Yuneva T. V., Hubareva E. S. et al. Development of *Calanus euxinus* during spring cold homothermy in the Black Sea // Mar. Ecol. Prog. Ser. -2009.-**374**.-P. 199-213.
- Svetlichny L., Hubareva E., Isinibilir M. et al. Salinity tolerance of *Calanus euxinus* in the Black and Marmara Seas // Mar. Ecol. Prog. Ser. - 2010. - **404**. - P. 127-138.
- Uye S. Temperature-dependent development and growth of *Calanus sinicus* (Copepoda: Calanoida) in the laboratory // Hydrobiologia. - 1988. - **167/168**. - P. 285 -293.
- Vidal J. Physioecology of zooplankton. I. Effects of phytoplankton concentration, temperature, and body size on the growth rate of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus* sp. // Mar. Biol. - 1980. - **56**. - P. 111 - 134.
- Vinogradov M. E., Shiganova T. A., Khoroshilov V. S. The state of the main organisms in a plankton community in the Black Sea in 1993 // Oceanology. - 1995.-**35**,N3.-P.387-391.
- Williams R., Lindley J. A. Plankton of the fladen ground during FLEX 76: HI. Vertical distribution, population dynamics and production of *Calanus finmarchicus* (Crustacea: Copepoda) // Mar. Biol. - 1980. - **60**. - P. 47 - 56.
- Yuneva T. V., Svetlichny L. S., Yunev O. A. et al. Nutritional condition of female *Calanus euxinus* from cyclonic and anticyclonic regions of the Black Sea // Mar. Ecol. Prog. Ser. - 1999. - **189**. - P. 195-204.

9.4. Межгодовая изменчивость содержания липидов у шпрота и хамсы как показателя обеспеченности пищей мелких пелагических рыб Чёрного моря

Изучение динамики накопления и расходования липидов у рыб важно для оценки состояния обеспеченности их пищей. У рыб, как и у других животных, жир (нейтральные липиды) является основной формой аккумуляции запасной энергии в теле, используемой для обеспечения метаболических процессов в те периоды годового цикла, когда поступление пищи в организм сокращено или полностью прекращено. Жир также имеет первостепенное значение для рыб в период созревания гонад и нереста, требующего особенно больших энергетических затрат. Поэтому содержание жира в теле рыб подвержено значительным колебаниям в зависимости от сезона, возраста, физиологического состояния, состояния кормовой базы и других факторов внешней среды (Shulman, Love, 1999).

Для мелких пелагических рыб Чёрного моря (шпрот, черноморская и азовская хамса), по биомассе составляющих основу современного рыбного промысла в Чёрном море, харак-

терны хорошо выраженные годовые циклы изменения содержания в теле жира (Шульман, 1972). У хамсы, которая нерестится в середине лета, наименьшее содержание жира отмечается в июне (так называемый «преднерестовый минимум жирности»), а наибольшее - по завершении посленерестового нагула в октябре («предмиграционный максимум жирности»). В отличие от хамсы, черноморский шпрот является бореальной формой и его массовый нерест происходит в холодное время года (с октября по март - апрель), достигая наибольшей интенсивности зимой. В этот период (февраль) содержание жира у шпрота минимально. Посленерестовый нагул шпрота приходится на весенние месяцы; в этот период содержание жира у него быстро нарастает, достигая максимума в июне - июле. Таким образом, содержание жира у шпрота в июне - июле отражает обеспеченность его пищей в предшествующий весенний период, а у анчоуса в ноябре - декабре - обеспеченность пищей в конце лета и

осенью.' Поскольку пища обоих видов, главным образом, - копеподы, можно полагать, что данные по жирности шпрота отражают состояние кормовой базы мелких пелагических рыб в первую половину года, а анчоуса - во вторую.

С целью изучения изменчивости пищевой обеспеченности рыб, начиная с 1960 г. и по настоящее время проводится мониторинг показателя жирности черноморского шпрота, что позволило выявить закономерности изменений этого показателя в связи с многолетней изменчивостью некоторых абиотических (климатических) и биологических характеристик состояния черноморской экосистемы (Shulman et al, 2005). С 2005 г. нами возобновлен мониторинг показателя жирности черноморской хамсы, прерванный в 90-х годах прошлого столетия.

Материал по мониторингу содержания жира у шпрота собирали из уловов разноглубинными травами промысловых судов в районе, прилегающем к западному побережью Крыма от Севастополя до Евпатории, преимущественно на участке у м. Лукулл. Этот район отражает состояние шпрота в северо-западной части моря, которая является основной ареала обитания этого вида в Чёрном море. Часть проб была собрана из уловов ставных неводов у входа в бухту Стрелецкая (Севастополь), а также из траловых уловов у южного побережья Крыма от Алушты до Судака. Мониторинг содержания жира у хамсы выполнялся на материале, собранном как у берегов Крыма, так и у анатолийского побережья Турции (Синоп).

Методика проведения мониторинга описана ранее (Минкж и др, 1997; Шульман и др, 1989; Shulman et al, 2005). Из каждого улова случайным образом отбирали по 100—300 экз. целых, неповреждённых рыб, охватывающих весь размерный состав улова, и сортировали их по размерным группам с интервалом 5 мм (длину рыб определяли по Смиту - от конца рыла до конца средних лучей хвостового плавника), взвешивали и измельчали це-

ликом в мясорубке. Затем для каждой размерной группы из навесок фарша 10-20 г определяли содержание сухого вещества высушиванием в сушильном шкафу при температуре около 105°C, а из навесок 500 мг определяли содержание суммарных липидов по Фолчу (Folchetal, 1957).

Содержание жира (FC) у шпрота определяли расчётным методом по ранее установленной зависимости от содержания сухого вещества (DW):

$$FC = 0,UDW - 13,28,$$

где FC и DW выражены в % сырой массы (Шульман и др, 1989).

Для определения содержания тотальных липидов у хамсы по данным мониторинга 2005-2009 гг. нами было рассчитано аналогичное уравнение регрессии между содержанием тотальных липидов (TL) и содержанием сухого вещества:

$$71 = 0,895 DW - M,3.$$

После расчёта, содержания липидов для каждой размерной группы, их среднее содержание (X) для всего улова рассчитывали как средневзвешенное по всем размерным группам x :

$$X = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^k Y_i \cdot n_i$$

где n_i - количество рыб размерной группы i , k - количество размерных групп, N - общее количество всех проанализированных рыб. Средняя жирность рыб по данным нескольких уловов рассчитывалась как простое арифметическое среднее.

В общей сложности с 2005 - 2009 гг. обработаны пробы из 112 уловов шпрота и 130 уловов хамсы (табл. 1 и 2).

Изменчивость жирности черноморского шпрота в 2005 - 2009 гг. В 2005 г. содержание жира у черноморского шпрота, достигнув 5 - 7,5 % в июне, возросло до 8 - 10,5 % в июле, после чего отчётливо проявилось его закономерное снижение.

Оценка состояния мелких пелагических рыб и их кормовой базы.

Табл. 1 Объем материала по определению содержания липидов у черноморского шпрота в 2005 - 2009 гг.

Год	Месяцы	Количество:			
		ловов	определений содержания сухого вещества	определений содержания липидов	проанализированных рыб
2005	июнь-август	13	44	12	1309
2006	май-ноябрь	17	93	46	2151
2007	январь-октябрь	33	230	98	6124
2008	февраль-октябрь	21	162	49	4859
2009	январь-октябрь	28	201	66	6466
	Всего	112	730	271	20909

Табл. 2 Объем материала по определению содержания липидов у хамсы в 2005 - 2009 гг.

Промысловый сезон	Месяцы	Количество:			
		ловов	определений содержания сухого вещества	определений содержания липидов	проанализированных рыб
2005/2006	ноябрь-февраль	24	124	68	2380
2006/2007	октябрь-май	38	264	109	3946
2007/2008	октябрь-июнь	34	311	80	5093
2008/2009	октябрь-июль	34	317	74	3574
	Всего	130	1016	331	14993

Динамика жирности в общих чертах соответствовала генеральной схеме накопления жира шпротом (Shulman et al., 2008), но даже к окончанию периода нагула содержание жира оставалось ниже обычного. Отчетливо прослеживалось отличие в жирности шпрота из разных районов: шпрот, выловленный в районе Судака, был жирнее шпрота, выловленного в северо-западной части моря у мыса Лукулл. Это не совсем характерно для шпрота, жирность которого в северо-западной части моря обычно несколько выше, чем у южного берега Крыма. Среднее содержание жира шпрота в июле у м. Лукулл составляло $7,9 \pm$

$0,4$ % против $9,7 \pm 0,4$ % у шпрота из района Судака, и только в начале августа оно выросло почти до 9 %. Различия в жирности были связаны с различной размерной структурой рыб из разных районов. Если в уловах у м. Лукулл доминировали мелкие особи длиной 65 - 75 мм, то основу уловов из района Судака составляли рыбы размерами 80 - 90 мм. Судя по размерам, первая группа состояла преимущественно из рыб второго года жизни, а вторая - двух- и трехлеток, для которых обычно характерна более высокая жирность, чем у молодежи. К окончанию нагула летом 2005 г. средняя жирность шпрота оставалась низкой (табл. 3).

Годы	Месяцы	Среднее содержание жира, %	Количество	
			ловов	проб
2005	июль	$9,2 \pm 0,5$	5	23
2006	июнь - июль	$8,1 \pm 0,3$	4	19
2007	май - июль	$10,1 \pm 0,1$	6	44
2008	май - июль	$10,3 \pm 0,2$	6	48
2009	май - июль	$7,6 \pm 0,4$	11	79

Табл. 3 Межгодовая изменчивость содержания жира ($M \pm t$) у черноморского шпрота в конце периодов нагула в 2005 - 2009 гг.

Необычным был характер изменения жирности шпрота в 2006 г. С конца мая до конца июля жирность рыб значительно варьировала - от 6 до 9 %, характерный летний максимум жирности не проявился. При общем низком уровне содержания жира это свидетельствовало о плохой обеспеченности пищей и существенной неоднородности условий питания отдельных косяков в анализируемом году. Но и в конце октября, и даже в ноябре у ЮБК ловился шпрот примерно такой же жирности - от 6,3 до 8 %. По-видимому, период нагула при столь низкой жирности затянулся, и часть популяции продолжала нагуливаться до поздней осени.

В период нагула 2007 и 2008 гг. динамика накопления жира шпротом соответствовала классической схеме: с марта по июнь отмечалось интенсивное накопление жировых запасов от 2 - 3 % до отчетливо выраженного максимума (около 10 %), а затем началось постепенное снижение. Достигнутый летом 2007 и 2008 гг. уровень жирности шпрота оказался существенно выше уровня 2006 г., однако

продолжал оставаться ниже среднемноголетней величины для этого вида (11,4 %), что свидетельствовало о невысокой степени обеспеченности пищей мелких пелагических рыб в эти годы.

Наименее интенсивно накопление жира шпротом происходило в 2009 г.: жирность рыб, достигнув максимума 7 - 9% в мае, далее не возрастала, составив в среднем всего 7,6 % - это самый низкий уровень за все годы 50-летнего мониторинга.

Сопоставление этих результатов с данными, полученными в прошлые годы (Никольский и др., 2007; Shulman et al., 2005), указывает на резкое падение уровня жировых запасов у шпрота в последние пять лет - до 7,6 - 10,8 %. Такое же продолжительное время столь низкая жирность у шпрота наблюдалась лишь в 1965 - 1972 гг. (8,5 - 10,3 %). Таким образом, исходя из многолетней динамики показателя жирности, можно заключить, что обеспеченность шпрота пищей в последние годы продолжает ухудшаться (рис. 1).

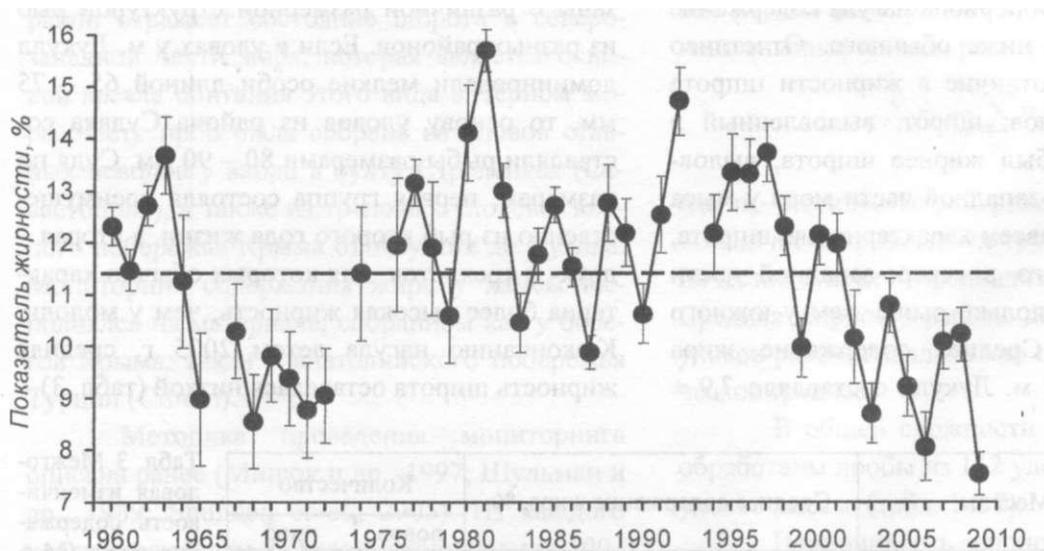


Рис. 1 Динамика показателя жирности шпрота с 1960 по 2009 гг. Штриховой линией отмечено среднемноголетнее значение

Согласно результатам многолетнего мониторинга, уровень накопленных жировых запасов шпрота ко времени завершения нагула значительно варьирует по годам относительно среднемноголетнего значения (11,4 %) в диапазоне от 8 до 15 - 16 %. При этом отчетливо

прослеживается тенденция падения показателя жирности с уровня 12 - 13 % до низких значений в 1965 - 1972 гг. (около 9 %), затем возрастание до максимальных величин 14 - 15 % в начале 1980-х и последующие колебания относительно среднемноголетнего значения, а

после очередного возрастания в начале 1990-х - постоянное снижение до минимальных величин в последние годы (см. рис. 1).

Исходя из многолетней динамики показателя обеспеченности пищей шпрота, можно заключить, что исключительно благоприятные кормовые условия для шпрота сложились в 1981 - 1982 гг, хорошими они были в 1962 - 1963, 1977, 1992, и 1995 - 1997 гг. Неблагоприятными для нагула оказались 1965, 1968 - 1972, 2003, 2005, 2006 гг. и особенно 2009 г.

Опыт прогнозирования показателя жирности черноморского шпрота. Статистический анализ многолетней изменчивости показателя жирности шпрота выявил характерные автокорреляционные свойства полученного временного ряда с временным лагом 1 и 3 го-

да, а также корреляционные связи между многолетними изменениями величины этого показателя и изменчивостью некоторых биологических и физических характеристик состояния черноморской экосистемы, влияние которых проявляется с временным запаздыванием от 1 до 4 лет (Шульман и др, 2007; Nikolsky, Shulman, 2005). Данные временного ряда были сопоставлены со всеми доступными многолетними сериями наблюдений в Чёрном море, включая материалы по изменению температуры поверхности моря, биогенов, биомассы фито- и зоопланктона, биомассы шпрота и даже ежегодного вылова хамсы. И в ряде случаев были получены статистически значимые корреляции, в том числе и для рядов с временной задержкой в 1, 2 и даже 4 года (табл. 4).

Табл. 4 Результаты корреляционного анализа между показателем жирности шпрота и некоторыми другими переменными (представлены только статистически значимые ($P < 0,05$) значения)

Переменная и временной лаг	Коэффициент корреляции	Временной период	Источник данных
Показатель жирности шпрота (t-1)	0,51	1960-2001	Shulman et al, 2005
Показатель жирности шпрота (t-3)	0,41	1960-2001	Shulman et al, 2005
Биомасса фитопланктона в северо-западной части моря (t-1)	0,61	1957- 1989	Брянцеваидр, 1996
Концентрация биогенов (P04) на траверзе п. Констанца (t-5)	0,74	1959-2003	Horstman et al, 2005
Среднегодовая ТПМ у южного берега Крыма (t-4)	-0,64	1956-2004	Архивы МГИ, МО УГМИ
Среднегодовая ТПМ по всей акватории моря (t-4)	-0,69	1982-2004	Архив NOAA/NASA*
Среднегодовая температура воздуха над акваторией моря (t-4)	-0,52	1956-2004	Архив NASA GIS
Среднегодовой индекс NAO (t-2)	0,45	1958-2006	Osborn, 2006*
Показатель интенсивности развития придонной гипоксии на СЗШЧМ	-0,42	1973-2000	Украинский, Попов, 2009)

***Обновления данных доступны на сайтах: <http://poet.jpl.nasa.gov/>
http://www.cru.uea.ac.uk/~timo/proipages/nao_update.htm

Используя автокорреляционные свойства ряда и его отрицательную связь с изменчивостью температуры воды, было рассчитано уравнение линейной регрессии между показателем жирности шпрота FCI в данном году / и в предшествующие годы, а также со среднегодовой температурой поверхности моря SST_c четырёхлетним запаздыванием:¹

$$FCI(t) = a_0 + a_1 FCI(t-1) + a_2 FCI(t-3) + a_3 SST_c(t-4) \quad (O)$$

где $a_0 \dots a_3$ - коэффициенты, рассчитываемые по методу наименьших квадратов.

При использовании в качестве характеристики изменчивости температуры моря

SST данных по среднегодовой температуре поверхности у южного берега Крыма (средние значения по станциям п. Кацивели и м. Херсонес) уравнение (1) объясняло более 50 % многолетней дисперсии показателя жирности шпрота (Nikolsky, Shulman, 2005).

Начиная с 2002 г., адекватность полученной модели проверяется на фактических данных, и они показывают удовлетворительное согласие с последующими наблюдениями (рис. 2). Несмотря на свою простоту, модель правильно указывает на закономерное снижение показателя жирности в последние годы, верно предсказав необычайно низкую его ве-

личину в 2006 г., когда показатель жирности упал до самого низкого значения за все предшествующие годы (8,1 %). Самым неудачным прогноз оказался на 2008 г. ($9,3 \pm 1,0$ % при фактическом уровне $10,3 \pm 0,2$ %). Как рассмотрено ранее, в 2009 г. было зарегистрировано падение показателя жирности до рекордно низкого уровня - 7,6 %, которое было предсказано моделью (по прогнозу 8,5 %). Всего за восемь последних лет мониторинга при фактическом варьировании показателя жирности в диапазоне от 7,6 до 10,8 % среднеквадратическая абсолютная ошибка прогноза рассматриваемой модели составила менее 0,76 %.

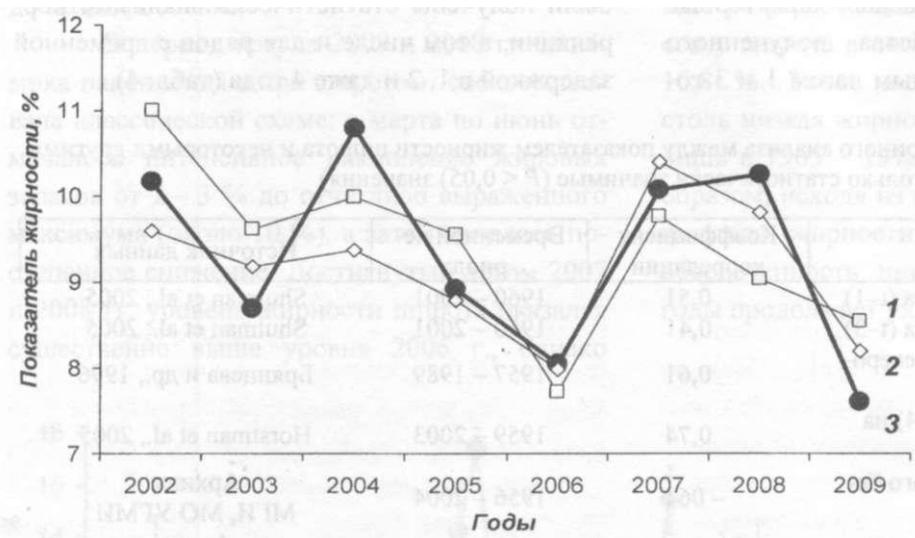


Рис. 2 Результаты прогноза показателя жирности черноморского шпрота по модели 1 и 2 и фактические значения показателя (3).

Лучший результат дают уравнения регрессии с использованием спутниковых данных NOAA/NASA о среднегодовой температуре по всей поверхности моря из архива AVHRR Pathfinder, объясняя до 75 % общей дисперсии показателя жирности; однако временной ряд орбитальных наблюдений пока довольно короток (с 1985 г. по настоящее время), поэтому коэффициенты уравнений еще требуют уточнения по мере накопления данных.

Качество уравнения регрессии (1) можно улучшить, включив в него другие независимые переменные, которые обнаруживают значимые корреляции с показателем жирности шпрота. В качестве таких переменных можно использовать любые доступные ряды много-

летних данных, имеющих продолжение до настоящего времени. Число таких, правда, весьма ограничено и большинство из них тесно коррелируют с *SST*, поэтому их добавление обычно не улучшает качество модели. Исключение составляет среднегодовой индекс атмосферной циркуляции *NAO*, влияние которого проявляется с временной задержкой 2 года. Включение его в качестве дополнительной переменной повысило коэффициент детерминации R^2 по сравнению с моделью (1) до 0,65:

$$FSI(t) = a_0 + a_1 SST(t-4) + a_2 FSI(t-1) + a_3 FSI(t-3) + a_4 NAO(t-2). \quad (2)$$

Среднеквадратическая абсолютная ошибка прогноза за рассматриваемые 8 лет

Оценка состояния мелких пелагических рыб и их кормовой базы.

по модели (2) составила всего 0,46 %, однако для 2004 г. (наихудший прогноз) разница между прогнозируемым и фактическим значениями показателя жирности составила 1,4 % (9,4 при фактическом 10,8 %).

Таким образом, первый опыт прогнозирования межгодовой изменчивости показателя жирности шпрота свидетельствует о применимости обеих моделей. В заключение можно констатировать, что: 1) построенные модели показывают удовлетворительное согласие с последующими фактическими наблюдениями; 2) согласно обеим моделям, несмотря на некоторое повышение показателя жирности шпрота до 10 % в 2007 и 2008 гг, он и далее будет оставаться ниже среднедолгосрочного уровня, характеризуя состояние обеспеченности шпрота пищей как неудовлетворительное.

Изменчивость жирности черноморской хамсы в 2005 - 2008 гг. Один из путей миграции черноморской хамсы проходит от побережья Турции в северо-западную часть моря вдоль побережья Болгарии и Румынии. В октябре 2005 г, когда началась обратная миграция хамсы из северо-западной части моря на юг, её жирность составляла в среднем 11,8 %. В ноябре 2005 г. хамса, подошедшая на зимовку к анатолийскому побережью (район п. Синоп), имела содержание липидов также около 11-12%, после чего происходило их закономерное снижение до 7- 9 % в январе. Такое же содержание липидов у хамсы отмечалось у берегов Крыма, где она облавливалась до февраля включительно.

Последующий 2006 г. отличался большим варьированием содержания липидов у хамсы как у крымского, так и у анатолийского берегов, оно быстро нарастало с 8 - 13 % в октябре до 13 - 16 % в ноябре. К окончанию промыслового сезона в Турции в феврале 2007 г. содержание липидов у хамсы снизилось до 6 - 9 %; у побережья Крыма хамса облавливалась до конца мая, при этом содержание липидов продолжало снижаться до 3 - 3,5 %.

Подобная ситуация у анатолийского побережья сложилась и в 2007 г, когда содержание липидов у хамсы превышало 14 %, но у хамсы, вылавливаемой вблизи крымского побережья, оно было на 2 - 3 % ниже. И лишь во второй половине ноября у южного берега Крыма промысловыми судами облавливались косяки хамсы, которые мигрировали по направлению от северо-западной части моря на юго-восток и содержали 14 - 15 % липидов.

Содержание липидов у черноморской хамсы, подошедшей на зимовку к анатолийскому побережью в ноябре 2008 г, было на уровне предыдущего года (около 14 %), однако особенностью сезона стало даже более высокое их содержание у хамсы, оставшейся в декабре у берегов Крыма (14- 16 %). Среднее значение содержания липидов у хамсы к окончанию нагульного периода (14,9 %) оказалось наибольшим за последние четыре года мониторинга (табл. 5).

Табл. 5 Межгодовая изменчивость содержания липидов ($M \pm \sigma$) у черноморской хамсы в конце периодов нагула (ноябрь) в 2005 - 2008 гг.

Годы	Среднее содержание липидов, %	Количество	
		ловов	проб
2005	11,2 ± 0,8	7	42
2006	14,0 ± 1,0	8	54
2007	14,2 ± 0,9	8	60
2008	14,9 ± 1,1	10	97

Сопоставление вновь полученных данных по динамике содержания липидов у хамсы с данными прошлых лет показывает, что хотя условия нагула хамсы в 2005 г. и были самыми неблагоприятными за последние 4 года, достигнутый уровень накопления энергетических резервов соответствовал среднему уровню за период с середины 1960-х по начало 1970-х гг. В последующие три года он даже несколько превысил средний уровень 1980-х гг, когда отмечались наилучшие условия нагула хамсы (рис. 3).

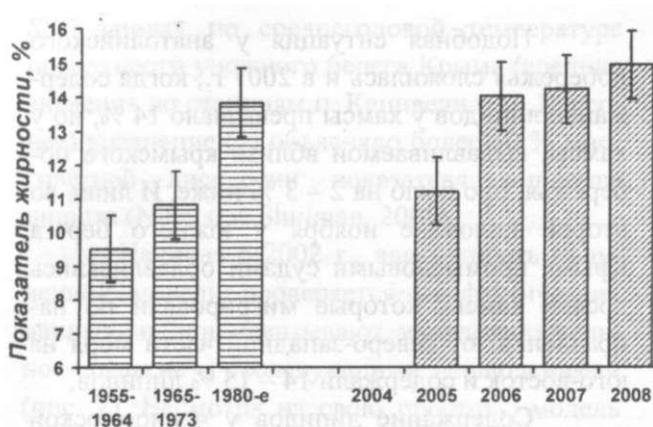


Рис. 3 Содержание суммарных липидов (средние значения \pm стандартные отклонения), аккумулированных хамсой к окончанию нагульного периода (ноябрь) в 2005-2008 гг. в сравнении со средними величинами за 1955 - 1973 гг. (Шульман, 1972; Shulman, Love, 1999) и для 1980-х гг. (Чашин, Акселев, 1990).

Воздействие глобальных климатических и региональных факторов на мелких пелагических рыб Черного моря. Характер многолетней изменчивости показателя жирности шпрота, как интегрального индикатора обеспеченности мелких пелагических рыб пищей, отражает драматические события, происходящие в черноморской экосистеме, которые привели к значительным изменениям уровня её общей продуктивности. В 1960-е гг. произошло резкое сокращение запасов крупных хищных пелагических рыб и, как следствие этого, - увеличение биомассы мелких пелагических рыб. По-видимому, это и стало причиной наблюдаемого в середине 1960-х - начале 1970-х гг. ухудшения обеспеченности шпрота пищей.

Период с середины 1970-х и все 1980-е годы характеризуется возрастанием антропогенной эвтрофикации моря, сопровождающейся многократным возрастанием концентрации биогенов, первичной продукции сначала на шельфе, а затем и в открытом море. С другой стороны, этот период также отмечен неуклонным возрастанием промысла мелких пелагических рыб (хамса, шпрот и ставрида) и резкими колебаниями их запасов. Именно в этот период отмечены максимальные показатели жирности шпрота и хамсы, указывая на то, что

обеспеченность пищей мелких пелагических рыб значительно улучшилась, и условия нагула были исключительно благоприятными, хотя и отличались сильной межгодовой изменчивостью, по-видимому, вследствие воздействия ряда отрицательных факторов. Такие значимые экологические явления, как усиление загрязнения моря поллютантами, расширение сезонных зон гипоксии на северо-западном шельфе вследствие избыточности не утилизируемой биомассы фитопланктона, вспышка численности медузы аурелии в 1980-х гг., несомненно, отрицательно повлияли на условия воспроизводства мелких пелагических рыб.

Экспансия гребневика мнемипсиса и катастрофическое падение запасов мелких пелагических рыб (преимущественно хамсы) в 1989 - 1991-х гг. положительным образом сказались на условиях нагула шпрота вплоть до конца прошлого столетия. Последующее вселение в Чёрное море хищного гребневика берое, контролирующего численность мнемипсиса, привело к принципиальному изменению структуры планктонного сообщества - удлинению пищевой цепи. Поэтому период с середины 1990-х гг. и по настоящее время, ввиду необратимости произошедших структурных изменений, рассматривается как период восстановления экосистемы и её стабилизации в новом состоянии. Как этот процесс отразился на обеспеченности пищей мелких пелагических рыб?

Судя по динамике показателя жирности черноморского шпрота, период, начиная с конца 1990-х гг. по настоящее время, сопровождается закономерным ухудшением условий нагула этого вида. Наши данные подтверждаются материалами по ухудшению питания шпрота в эти годы: низкому наполнению кишечника и переходу на потребление несвойственных этому холодолюбивому виду представителей теплолюбивого комплекса мезопланктона - *Podon leuckarti*, *Penilia avirostris* и др., вместо обычных для него копепод *Calanus euxinus*, *Pseudocalanus elongatus* и др.

(Глущенко и др, 2005). Динамика показателя обеспеченности пищей черноморской хамсы, напротив, указывает на весьма хорошие условия её нагула в последние годы (за исключением 2005 г.).

Исключительность условий нагула хамсы и невысокая жирность осенью 2005 г. согласуются с данными о развитии зоопланктона в северо-западной части моря (Чащина, 2007). Биомасса копепод из-за интенсивного выедания мнемипсисом летом резко сократилась и не превышала $2 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$, а науплиальные стадии ракообразных, необходимые для питания личинок рыб, практически не встречались. И только в сентябре, когда мнемипсис стал истребляться хищником берое, биомасса кормового зоопланктона резко выросла до уровня благополучных по кормовой базе лет - до $150 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$. В последующем 2006 г. влияние мнемипсиса сказывалось значительно меньше, на многих участках он вообще отсутствовал, уже в середине лета в заметных количествах стал отмечаться берое. Биомасса копепод с весны до осени была значительно выше, чем в 2005 г, и даже летом, в период короткой вспышки мнемипсиса, составляла около $13 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ (Чащина, 2007).

Обеспеченность мелких пелагических рыб пищей, в первую очередь, сопряжена с изменениями состояния первичной кормовой базы - биомассы фитопланктона, поэтому не случайно, что период наиболее высокой жирности шпрота и хамсы совпадает с периодом эвтрофикации Чёрного моря (Еремеев и др, 2008). В свою очередь, состояние кормовой базы определяется комплексом климатических, биологических и антропогенных факторов, среди которых особую роль играют изменения климата, контролирующего гидрологический режим водоёма.

Влияние климата на состояние кормовой базы шпрота проявляется в сопряженности многолетней изменчивости показателя жирности шпрота с изменчивостью атмосферной циркуляции (индекс NAO), глобальными изменениями температурного режима (темпера-

тура поверхности моря), но со значительным (2 - 4 года) временным запаздыванием (Никольский, 2005). Отрицательная связь между изменением температуры и уровнем накопленных жировых запасов у шпрота проявляется опосредованно через первичную кормовую базу - фитопланктон. В холодные годы происходит более интенсивное вертикальное перемешивание вод, что увеличивает поступление в фотический слой биогенов (нутриентов), используемых для образования первичной продукции фитопланктона (Oguz et al, 2006). Далее по трофической цепочке «фитопланктон - зоопланктон - рыбы» последние оказываются под мощным косвенным воздействием климатического фактора, индикатором которого и является температура (Шульман и др, 2007).

В отличие от шпрота, теплолюбивая, средиземноморская по происхождению хамса подвержена прямому воздействию температуры воды, которая является ведущим физическим фактором, регулирующим её распределение и, в частности, миграции на зимовку. Как было установлено сначала на азовской хамсе (Шульман, 1972), а затем и на черноморской (Чащин, Акселев, 1990), сроки наступления зимовальных миграций хамсы определяются уровнем накопления жировых запасов и снижением температуры воды во время осеннего похолодания: чем больше рыбами накоплено жира, тем лучше они подготовлены к миграциям, тем интенсивнее миграции и начинаются они при более высокой температуре. Напротив, при низкой жирности хамса начинает миграцию при более низких температурах, а значительная часть остается зимовать у берегов Крыма. Эта закономерность может объяснить колебания промысловых уловов черноморской хамсы, что иллюстрирует рис. 4, на котором приведены наши данные по содержанию липидов у хамсы за 2005-2008 гг. и данные турецких исследователей за 2004 г. (Kaşa, Turan, 2009) в сопоставлении с поверхностной температурой воды в промысловых районах у побережья Крыма и Анатолии.

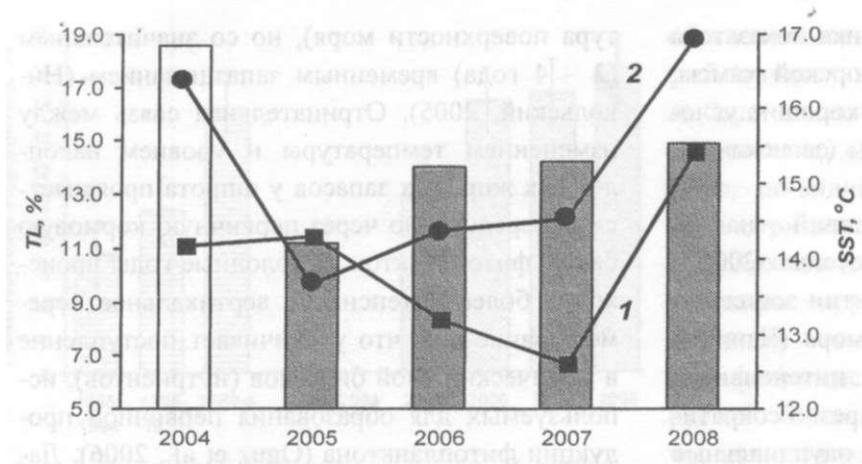


Рис. 4 Межгодовая изменчивость содержания липидов (% сырой массы) у хамсы к окончанию периода нагула в ноябре (столбцы) и изменчивость поверхностной температуры воды (среднемесячные значения) у южного берега Крыма (1) и азиатского побережья (2).

Значения температуры рассчитаны по данным спутниковых наблюдений NASA (данные доступны на сайте <http://disc.sci.gsfc.nasa.gov/techlab/giovanni/>).

Наряду с изменчивостью величины запасов рыб, успех их промысла во многом зависит от пространственного распределения запасов и степени агрегированности косяков. Согласно статистике FAO, в Чёрном море в 2004 г. было добыто 368 тыс. т хамсы (в том числе 340 тыс. т - Турцией), а в 2005 г. уловы катастрофически упали более чем вдвое (162 тыс. т). В 2006 и 2007 гг. уловы стали возрастать - до 295 и 418 тыс. т соответственно (FAO Fishery statistics, 2007). Как видно из рис. 4, благоприятный для промысла 2004 г. характеризовался значительными запасами жира у

хамсы и резким различием температуры воды между северными и южными районами моря. Напротив, крайне неблагоприятный для промысла 2005 г. характеризовался невысокой жирностью хамсы и необычным распределением температурой воды осенью. Температура у азиатского побережья была самой низкой за эти годы, в то время как у берегов Крыма она была даже несколько выше. В результате миграция хамсы к побережью Турции была вялой, часть запаса хамсы в зимовальный период оставалась у берегов Крыма. В последующие 2006 - 2008 гг. ситуация стала улучшаться, что сразу отразилось на промысловых уловах хамсы.

Брянцева Ю. В., Брянцев В. А., Ковальчук Л. А., Самышев Э. З. К вопросу о долгосрочных изменениях биомассы диатомовых и перидиниевых водорослей Черного моря в связи с атмосферными переносами // Экология моря. - Вып. 45. - 1996. - С. 13-18.

Глуценко Т. Н., Сороколиши Л. К., Негода С. А. Условия нагула черноморского шпрота в основных районах летнего промысла в современный период // Рыбн. хоз-во Украины, 2005. - № 3,4. - С. 6 - 8.

Еремеев В. Н., Шульман Г. Е., Никольский В. Н., Хворое С. А. О биоресурсах пелагиали Черного моря // Доповіді НАН України, № 4. - 2008. - С. 188-191.

Минюк Г. С., Шульман Г. Е., Щепкин В. Я., Юнева Т. В. Черноморский шпрот (связь динамики липидов с биологией и промыслом). Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 1997. - 138 с.

Никольский В. Н. Статистический анализ многолетней изменчивости жирности черноморского шпрота // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер.: біологія. - 2005. - Спец. вип.. Гідроекологія, № 4 (27). - С. 164-166.

Никольский В. Н., Шульман Г. Е., Юнева Т. В. и др. О современном состоянии обеспеченности пищей черноморского шпрота // Доп. НАН України. - 2007. - № 5. - С. 194-198.

Украинский В. В., Попов Ю. И. Климатические и гидрофизические условия развития гипоксии вод на северо-западном шельфе Черного моря // Морск. гидрофиз. журн. - 2009. - № 3. - С. 19 - 29.

Чащин А. К., Акселев О. И. Миграции скоплений и доступность черноморской хамсы для промысла в осенне-зимний период // Биологические ресурсы Черного моря: Сб. научн. трудов. - М: ВНИРО, 1990. - С. 80-93.

- Чащина А. К. Состояние кормового зоопланктона в современный период в северо-западной части Черного моря // Экологічні проблеми Чорного моря: Сб. научн. статей. - Одесса, 2007. - С. 365 - 368.
- Шульман Г. Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. - М.: Пищевая промышленность, 1972.-368 с.
- Шульман Г. Е., Никольский В. Н., Юнева Т. В. к др. Воздействие глобальных климатических и региональных факторов на мелких пелагических рыб Черного моря // Морск. экол. журн. - 2007. - 6, № 4. - С. 18-30.
- Шульман Г. Е., Щепкин В. Я., Минюк Г. С. Определение содержания жира и липидов у черноморского шпрота // Рыбное х-во. - 1989. -№ 12. - С. 86-87.
- FAO Fishery statistics. Capture Production 1950 - 2007. Release date: March 2007. Downloadable at <http://www.fao.org>.
- Folch J., Lees M, Sloane-Stanley G. H. A simple method for the isolation and purification of total lipid from animal tissues // J. Biol. Chem. - 1957. - 226, N 1. - P. 497-509.
- Kaya K, Turan H. Comparison of protein, lipid and fatty acids composition of anchovy (*Engraulis encrasicolus* L. 1758) during the commercial catching season // J. Muscle Foods. - 2010. - 21, N 3. - P. 474-483.
- Horstman U., Davidov A., Cosciasu A., Velikova V. Black. Sea future not so black / Large-scale disturbances (regime shift) and recovery in aquatic ecosystems: challenges for management towards sustainability / Velikova V, Chipev N. (Eds.), UNESCO-Roste/BAS Workshop on Regime Shifts, 14-16 June, Varna.-2005.-P. 169- 177.
- Nikolsky V. N., Shulman G. E. The sprat fat content variability in connection with long-term environmental changes in the Black Sea / Large-scale disturbances (regime shift) and recovery in aquatic ecosystems: challenges for management towards sustainability / Velikova V, Chipev N. (Eds.), UNESCO-Roste/BAS Workshop on Regime Shifts, 14-16 June, Varna.-2005.-P. 159-168.
- Oguz T., Dippner W., Kaymaz Z. Climatic regulation of the Black Sea hydro-meteorological and ecological properties at interannual-to-decadal time scales // J. Mar. Systems. - 2006. - 60. - P. 235 - 254.
- Osborn T. J. Recent variations in the winter North Atlantic Oscillation // Weather. - 2006. 61. - P. 353 - 355.
- Shulman G. E., Love R. M. The Biochemical Ecology of Marine Fishes // Adv. Mar. Biol. - 36, Academic Press, London, 1999. - 352 p.
- Shulman G. E., Nikolsky V. N., Yuneva T. V. et al. Fat content of Black Sea sprat as an indicator of fish and ecosystem condition // Mar. Ecol. Prog. Ser. - 2005. -293.-P. 201 -212.

9.5. Отношение запасов мелких пелагических рыб к биомассе фитопланктона как индикатор состояния экосистемы пелагиали Чёрного моря во второй половине XX - начале XXI столетий

Во второй половине XX столетия экосистема пелагиали Чёрного моря подвергалась воздействию многочисленных антропогенных факторов, которые в значительной степени изменила её состояние (Зайцев и др, 2006; Юнев и др, 2009; Besiktepe et al, 1999; Kideys, 2002; Mee, 1992; Yunev et al, 2002, 2005, 2007). Среди этих факторов важное место занимала эвтрофикация.

По выражению английского эколога Ми (Мее, 1992), 1970 - 1980-е гг. характеризовались «гигантским» увеличением («ап эпотmous increase») поступления биогенных веществ в Чёрное море со стоком рек в результате широкого использования фосфатных детергентов и интенсификации сельского хозяйства в странах Восточной Европы. В течение

10-15 лет концентрация нитратов и фосфатов в реке Дунае выросла приблизительно в 3 раза, а в Днестре - в 5 - 7 раз. В 1980-е гг. только Дунай ежегодно поставлял в Чёрное море около 60 тыс. т фосфора и около 750 тыс. т неорганического азота - почти столько, сколько все реки, впадающие в Северное море, и в 4 раза больше, чем в Балтийское море (Leppakoski, Mihnea, 1996; Мее, 1992).

Необычно высокое поступление биогенных веществ в Чёрное море привело к значительному увеличению их концентрации и на шельфе, особенно в западной половине моря в месте впадения больших рек, и в его глубоководной части. Так, на придунайском шельфе (глубины <50 м) концентрация нитратов и

фосфатов в поверхностном слое с 1960-х до середины 1980-х гг. увеличилась в 3 - 5 раз и оставалась на уровне 0,3 - 04 рМ (нитраты) и 5 - 6 рМ (фосфаты) вплоть до середины 1990-х (Yunev et al., 2007). В украинском секторе северо-западного шельфа содержание биогенных веществ в поверхностном слое с 1950-х до начала 1990-х гг. увеличилось приблизительно с 5 - 13 до 60 мкг дм³ (нитраты) и с 9 до 24 мкг дм³ (фосфаты) (Зайцев и др., 2006). Концентрация нитратов в их глубинном максимуме в глубоководной (глубины >200 м) части моря увеличилась с конца 1960-х до середины 1980-х гг. приблизительно с 2 до 8 - 10 цМ и оставалась на этом уровне до начала 1990-х (Konovalov, Murray, 2001; Yunev et al., 2005).

Начиная с 1980-х гг., антропогенная эвтрофикация стала серьёзной проблемой для прибрежных районов Чёрного моря и, особенно, для шельфовых зон Румынии, Болгарии и Украины, находящихся под воздействием стока реки Дунай (Зайцев, 1992; Зайцев и др., 1989, 2006; Bodeanu, 1993; Bodeanu et al., 1998; Cociasu et al., 1997; Gomoiu, 1992; Mihnea, 1985; Moncheva, Krastev, 1997; Moncheva et al., 1995; Petranu et al., 1999; Velikova, Mihneva, 2005; Yunev et al., 2007; Zaitsev, 1991, 1992a, b, 1993; Zaitsev, Aleksandrov, 1997). Одним из основных проявлений высокого поступления биогенных веществ явилось значительное увеличение частоты, интенсивности и пространственной протяжённости «цветений» воды в прибрежных районах моря, вызванных вспышками развития одного или нескольких видов одноклеточных водорослей. Так, в болгарском и румынском секторах черноморского шельфа интенсивные «цветения» воды до 1970 г. были достаточно редким явлением, тогда как в 1980-х гг. в этих районах было отмечено соответственно 31 и 49 «цветений» воды; некоторые из них имели исключительную интенсивность (от 50 млн. до 1 млрд. клеток водорослей в литре) (Bodeanu, 1993; Bodeanu et al., 1998; Petranu et al., 1999). В украинском секторе северо-западного шельфа площадь

«цветений» воды в 1980-х по сравнению с 1960-ми гг. увеличилась почти в 10 раз (Zaitsev, Aleksandrov, 1997).

Постоянное увеличение частоты и интенсивности «цветений» воды, естественно, приводило к увеличению биомассы фитопланктона. В результате биомасса фитопланктона на придунайском шельфе в 1980 - 1990-х гг. увеличилась более чем в 8 раз по сравнению с 1960-ми, составляя в среднем за 1959 - 1963, 1971 - 1975, 1976 - 1980 и 1983 - 1990 гг. соответственно 495, 719, 2244 и 4105 мг м³ (Bodeanu, 1993; Bodeanu et al., 1998; Petranu et al., 1999). Значительно большее увеличение биомассы фитопланктона на северо-западном шельфе отмечали украинские исследователи: 670, 1030, 18690 и 30000 мг м³, соответственно для 1950-х, 1960-х, 1970-х и 1980-х гг. (Zaitsev, Aleksandrov, 1997). Кроме того, на придунайском шельфе произошло более чем 10-кратное увеличение среднегодовой концентрации хлорофилла *a* в поверхностном слое: с 0,66 (1960-е гг.) до 9,0 мг м³ (1980 - 1992-е) (Yunev et al., 2007).

Уровень продуктивности, который обычно оценивается по величине годовой первичной продукции (Заика, 2003; Nixon, 1995), на придунайском шельфе Румынии увеличился с 1960-х по начало 1990-х гг. в 3,5 раза: приблизительно со $PO \text{ до } 390 \text{ г С м}^{-2} \text{ год}^{-1}$ (Yunev et al., 2007), достигнув, согласно шкале трофности для внутренних морей (Wasmund et al., 2001), эвтрофного уровня. К началу 1990-х гг. изменился трофический статус и глубоководной части, занимающей более 75 % площади моря. В целом Чёрное море из олиготрофного, с годовой продукцией фитопланктона в 1960-е гг., равной приблизительно $65 \text{ г С м}^{-2} \text{ год}^{-1}$, стало мезотрофным, с годовой продукцией $-135 \text{ г С м}^{-2} \text{ год}^{-1}$ (Юнев, 2009).

Интенсивные «цветения» воды на черноморском шельфе в период эвтрофикации сопровождалась не только значительным увеличением биомассы фитопланктона и первичной продукции, но и уменьшением элементных отношений Si:N и Si:P в морской

воде (Cociasu et al, 1996, 1997; Humborg et al, 1997; Yunev et al, 2007). Диатомовые водоросли, преобладавшие в 1960 - 1970-е гг. в черноморском фитопланктоне (Bodeanu, 1993; Bodeanu et al, 1998; Moncheva, Krastev, 1997; Moncheva et al, 1995) и использующие кремний для построения своего скелета, поглощали во время «цветений» воды растворённые силикаты и после отмирания переводили их в донные осадки на шельфе. Уменьшение концентрации силикатов в воде на шельфе в западной половине моря было усилено строительством многочисленных дамб на р. Дунай в 1970 - 1980-е гг. (Yunev et al, 2007). Часть силикатов переходила в донные осадки водохранилищ, которые строились при дамбах, ещё до поступления в море («эффект искусственного озера») (Cociasu et al, 1996; Humborg et al, 1997, 2002).

Известно, что в результате уменьшения элементных отношений Si:N и Si:P в морской воде до уровней, которые не являются оптимальными для роста диатомовых водорослей, могут происходить изменения в структуре фитопланктонного сообщества от доминирования диатомовых в сторону преобладания динофлагеллят и мелкоразмерных видов (Sommer et al, 2002). Действительно, на румынском шельфе доля диатомовых в суммарном фитопланктоне в периоды 1960 - 1970, 1971 - 1980 и 1983 - 1990 гг. составила соответственно 92,3, 84,1 и 38,3 % (Bodeanu, 1993; Bodeanu et al, 1998). В то же время доля мелкоразмерных видов фитопланктона (преимущественно классов Cryptophyceae, Chrysophyceae, Cyanophyceae и неидентифицированных микрофлагеллят) в середине 1980-х годов по сравнению с 1960-ми увеличилась с 0,1 до 41,7%, т.е. более чем в 400 раз! Подобные изменения наблюдались и на болгарском шельфе, где вплоть до 1970-х гг. диатомовые водоросли в среднем составляли около 90 % общей биомассы фитопланктона, а в период с 1971 по 1990 г. их биомасса уменьшилась вдвое (Moncheva, Krastev, 1997). Увеличение первичной продукции, биомассы фитопланктона и уменьшение элементных от-

ношений Si:N и Si:P в морской воде происходили в 1970-х и 1980-х гг. также и в глубоководной части моря (Ведерников, Демидов, 1993; Юнев, 2009; Humborg et al, 1997; Konovalov, Murray, 2001; Mikaelyan, 1997; Vinogradov et al, 1999; Yunev et al, 2002, 2005).

В целом основное действие на пелагические экосистемы необычно высокого поступления азота и фосфора и развивающейся вследствие этого эвтрофикации заключается в следующем. С одной стороны, происходит увеличение биомассы фитопланктона (начального звена в трофической сети пелагиали), которое, как правило, приводит к увеличению биомассы его потребителей, и, в конечном итоге, увеличению запасов мелких пелагических рыб (Richardson, Jorgensen, 1996). С другой стороны, происходят изменения качественного состава фитопланктона, что влияет на всю конфигурацию трофической сети пелагиали. При этом увеличивается роль в пищевой сети конечного трофического звена, представленного не рыбами, а желетельными организмами (Shannon et al, 2003; Sommer et al, 2002; Velikova, Mihneva, 2005). Последние, в отличие от рыб, имеют значительно более высокие скорости обмена на единицу сухой массы, накапливая при этом в теле на 2 - 3 порядка меньше органического вещества (Шульман, 1972; Daskalov, 2002). Следовательно, во второй половине XX столетия эффективность утилизации вещества и энергии в черноморской экосистеме зависела от того, какая из двух основных трофических цепей черноморской пелагиали доминировала в тот или иной промежуток времени: с высшими трофическими уровнями, представленными пелагическими рыбами или медузами и гребневиками (Velikova, Mihneva, 2005).

Мы исследовали многолетние изменения отношения запасов (биомассы) мелких пелагических рыб к суммарной биомассе фитопланктона. Условно это отношение названо нами Q-фактором (Q- от английского Quality).

По нашему мнению, динамика Q-фактора, который используется нами как интегральный показатель эффективности утилизации фитопланктона в экосистеме, может быть индикатором изменений, происшедших в структуре пищевой сети пелагиали Чёрного моря под влиянием эвтрофикации, и в определённой степени отражает изменения в состоянии черноморской экосистемы, в целом.

Для оценки изменений Q-фактора с середины 1960-х и по начало 2000-х гг. мы проанализировали динамику годовых запасов в море наиболее многочисленных по численности и биомассе и имеющих промысловое значение мелких пелагических рыб (МПР) - хамсы *Engraulis encrasicolus ponticus* + шпрота *Spratus sprattus phalericus* (Шульман и др., 2007) и среднегодовые, интегральные для слоя 0 - 25 м, биомассы фитопланктона (БФ) на северо-западном шельфе. Отсутствующие после 1994 г. прямые оценки запасов МПР были компенсированы их расчётными величинами, полученными по регрессионной связи между уловами и запасами рыб (рис. 1).

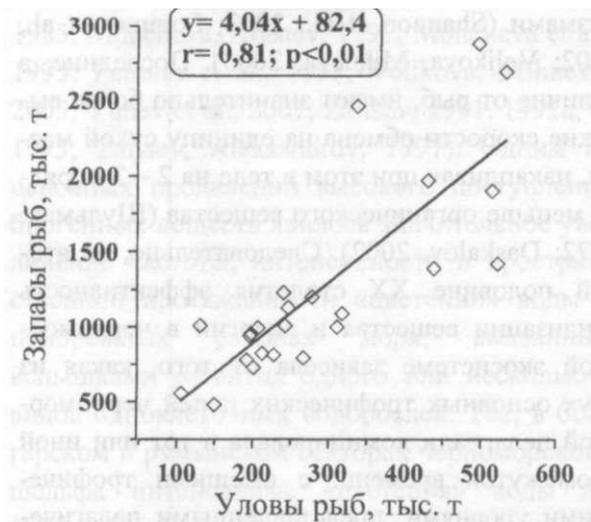


Рис. 1 Связь между запасами и уловами мелких пелагических рыб в Чёрном море, полученная для периода 1967 - 1994 гг. по данным рис. 3 и 9 в работе (Шульман и др., 2007)

Выбор северо-западного шельфа (рис. 2а) для анализа БФ определялся тем, что этот район, достаточно полно исследованный учё-

ными всех причерноморских стран, считается наиболее продуктивным в Чёрном море из-за мощного стока реки Дунай, и является, кроме того, местом интенсивного нагула МПР (FAO, 2007). Динамика БФ на северо-западном шельфе за последние 40 - 50 лет хорошо соответствовала изменениям этого показателя не только в других районах шельфа, но и в глубоководной части моря (Ведерников, Демидов, 1993; Зайцев и др., 2006; Bodeanu, 1993 Bodeanu et al., 1998; Mikaelyan, 1997 Moncheva, Krastev, 1997; Moncheva et al., 1995 Vinogradov et al., 1999; Yunev et al., 2002, 2005, 2007; Zaitsev, Aleksandrov, 1997). Следовательно, есть основания полагать, что многолетняя динамика БФ на северо-западном шельфе в значительной степени отражает динамику этой характеристики Чёрного моря в целом.

В настоящей работе использованы данные по БФ на северо-западном шельфе за 1970-2001 гг. международной базы данных NATO TU Black Sea (Black Sea Database, 2003), данные многолетних наблюдений Аз-ЧерНИРО (Керчь, Украина), полученные с 1960 по 1974 гг. (Маштакова, Роухийнен, 1979), и данные за 2002-2004 гг., любезно предоставленные С. Мончевой (Институт океанологии, Варна, Болгария). Всего проанализировано более 1000 вертикальных профилей БФ.

Для определения безразмерного отношения: запасы МПР/БФ (Q-фактор), интегральная БФ для слоя 0 - 25 м была рассчитана для всего исследованного района шельфа (-36000 км²). При подобном расчёте Q-фактора он является лишь «индикаторной оценкой» и, естественно, не является отношением запасов МПР и БФ для всей пелагиали Чёрного моря.

Время наблюдений с 1967 по 2004 гг. разделено на 7 периодов согласно характеру многолетних изменений БФ и соответствующим средним за выделенные периоды запасам МПР в Чёрном море (рис. 2б).

Оценка состояния мелких пелагических рыб и их кормовой базы.

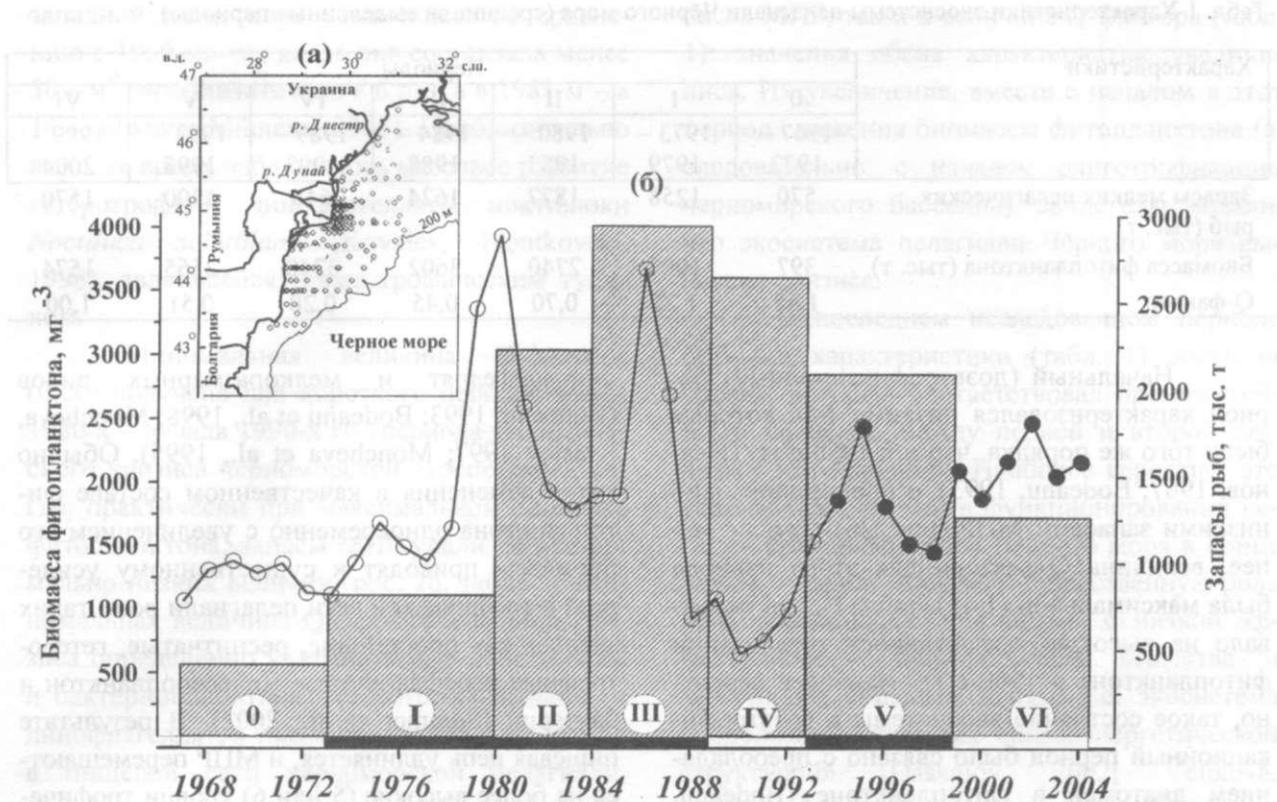


Рис. 2 Расположение станций на северо-западном шельфе, где отбирались пробы фитопланктона (а), и многолетние изменения биомассы фитопланктона на северо-западном шельфе (столбики) и запасов мелких пелагических рыб в Чёрном море (символы и линия) (б). На (б) сплошная линия и область, отмеченная белыми кружками – данные по запасам рыб (Шульман и др., 2007), сплошная линия и область, отмеченная чёрными кружками – данные по запасам рыб, рассчитанные по уловам (FAO, 2007) и регрессии на рис. 1. Каждый столбик – среднегодовая за выделенный период биомасса фитопланктона. Выделенные периоды: 0 – начальный (доэвтрофикационный), I, II, III – первая, вторая и третья стадии эвтрофикации, IV – экологического кризиса, V – послекризисный и VI – конца 1990 – начала 2000-х гг.

Следует отметить, что для выделенных периодов была получена тесная связь между изменениями БФ и запасов МПР (рис. 3). Исключение составлял период 1989 – 1992 гг., который многими исследователями характеризуется как период экологического кризиса, во время которого произошло катастрофическое

нарушение связей между всеми компонентами экосистемы пелагиали (см.: Besiktepe et al., 1999). Для каждого выделенного периода рассчитаны средние величины БФ, запасов МПР и Q-фактора (табл. 1).

Рис. 3 Связь между многолетними изменениями средних за выделенные периоды запасов мелких пелагических рыб в Чёрном море и биомассы фитопланктона на его северо-западном шельфе. При расчёте коэффициента корреляции не учитывался период экологического кризиса 1989 – 1992 гг. (светлый кружок)

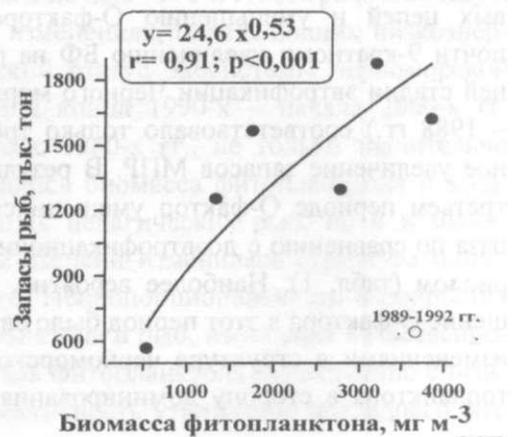


Табл. 1 Характеристики экосистемы пелагиали Чёрного моря (средние за выделенные периоды)

Характеристики	Периоды						
	0	I	II	III	IV	V	VI
	1967-1972	1973-1979	1980-1983	1984-1988	1989-1992	1993 - 1998	1999-2004
Запасы мелких пелагических рыб (тыс. т)	570	1258	1877	1624	640	1300	1570
Биомасса фитопланктона (тыс. т)	397	1004	2740	3602	3240	2565	1574
Q-фактор	1,45	1,25	0,70	0,45	0,20	0,51	1,00

Начальный (доэвтрофикационный) период характеризовался низкими БФ, которые были того же порядка, что и в 1950-е гг. (Иванов, 1967; Bodeanu, 1993), и пропорционально низкими запасами МПР (рис. 26). Тем не менее, величина Q-фактора для этого периода была максимальной (1,45) (табл. 1), что указывало на высокую эффективность утилизации фитопланктона в 1960-е гг. Наиболее вероятно, такое состояние экосистемы в доэвтрофикационный период было связано с преобладанием диатомей в фитопланктоне (Bodeanu, 1993; Bodeanu et al., 1998; Moncheva, Krastev, 1997; Moncheva et al., 1995). Согласно основным экологическим постулатам, касающимся трофических сетей, наиболее эффективна короткая пищевая цепь, в которой фитопланктон представлен, главным образом, диатомовыми водорослями, зоопланктон - копеподами, а зоопланктоноядные мелкие пелагические рыбы занимают 3-й уровень (Sommer et al., 2002).

Антропогенная эвтрофикация черноморского бассейна, начавшаяся в 1970-х гг., постепенно привела к нарушению баланса между первичным и конечным звеньями пищевых цепей и уменьшению Q-фактора. Так, почти 9-кратному увеличению БФ на последней стадии эвтрофикации Чёрного моря (1984 - 1988 гг.) соответствовало только трёхкратное увеличение запасов МПР. В результате в третьем периоде Q-фактор уменьшился в 3,2 раза по сравнению с доэвтрофикационным периодом (табл. 1). Наиболее вероятно, уменьшение Q-фактора в этот период было связано с изменениями в структуре черноморского фитопланктона в сторону доминирования в нём

динофлагеллят и мелкоразмерных видов (Bodeanu, 1993; Bodeanu et al., 1998; Moncheva, Krastev 1997; Moncheva et al., 1995). Обычно такие изменения в качественном составе фитопланктона одновременно с увеличением его биомассы приводят к существенному усилению в трофической сети пелагиали роли таких звеньев как простейшие, реснитчатые, гетеротрофные нанофлагелляты, микрозоопланктон и бактерии (Sommer et al., 2002). В результате пищевая цепь удлиняется, и МПР перемещаются на более высокие (5 или 6) уровни трофической цепи. Более того, при такой конфигурации происходит усиление роли пищевой цепи, в которой конечным звеном являются желетелые (медузы и гребневики), энергетическая ценность которых значительно ниже, чем рыб.

Основываясь на вышеприведённых данных, с большой степенью вероятности можно полагать, что эффективность утилизации фитопланктона в экосистеме пелагиали Чёрного моря в 1970 - 1980-х гг. резко снизилась. Этот вывод подтверждает также динамика величины экотрофной эффективности (ЭЭ) фитопланктона на болгарском шельфе, рассчитанная по ЕСОРАТН модели (Daskalov, 2002). Согласно этим данным, ЭЭ фитопланктона на черноморском шельфе в 1980-х уменьшилась в 2,8 раза по сравнению с 1960-ми, что было близко к уменьшению использованного нами Q-фактора в 1984 - 1988 гг. по сравнению с 1967 - 1972-ми (в 3,2 раза, табл. 1). Кроме того, в конце 1970-х - начале 1980-х в Чёрном море наблюдалась вспышка численности медузы *Aurelia aurita*. Биомасса медузы, к примеру, в северо-

западной части моря увеличилась по сравнению с 1960-ми гг., когда она составляла менее 30 г м³, приблизительно в 6 раз, а в 1981-м - в 14 (Velikova, Mihneva, 2005). Приблизительно в это же время наблюдалось массовое развитие гетеротрофной динофлагелляты ноктилюки *Noctiluca scintillans* (Kovalev, Piontkovski, 1998), являющейся также трофическим тупиком.

Минимальная величина Q-фактора (0,20) получена для короткого периода конца 1980-х - начала 1990-х гг. (периода экологического кризиса черноморской экосистемы), когда, практически при максимальной биомассе фитопланктона, запасы МПР упали до экстремально низких величин (рис. 26, табл. 1). Минимальная величина Q-фактора в период кризиса определённо указывала, что доля микро- и бактериопланктона, гетеротрофных нано- и динофлагеллят, а также желетелых организмов в пищевой сети черноморской пелагиали, спровоцированная многолетней эвтрофикацией, достигла своего апогея. При этом экосистема, очевидно, стала, несмотря на высокий уровень первичной продукции, крайне «низкоэнергетической структурой», а, следовательно, очень неустойчивой и чувствительной к внешним воздействиям (Velikova, Mihneva, 2005). Такие системы, как правило, характеризуются преобладанием организмов с высокими скоростями дыхания, низкой пищевой ценностью и низкой эффективностью переноса энергии (Parsons, Lalli, 2002; Shannon et al., 2003; Sommer et al., 2002). Невиданная вспышка численности мнемнопсиса (конец 1980-х) и «цветения» воды, вызванные вспышками развития кокколитофорид (начало 1990-х гг.) повсеместно в Чёрном море является ярким примером вышесказанному (Besiktepe et al., 1999; Kideys, 2002; Mee et al., 2005; Yunev et al., 2002).

Холодные зимы начала 1990-х гг. и подрыв мнемнопсисом собственной кормовой базы быстро снизили его численность в следующем (V) периоде до умеренного уровня (Kideys, 2002). Это нашло отражение как в за-

пасах МПР, так и в величине Q-фактора (табл. 1): значения обеих характеристик увеличились. Их увеличение, вместе с началом в этот период снижения биомассы фитопланктона (а, следовательно, с началом олиготрофикации черноморского бассейна), свидетельствовали, что экосистема пелагиали Чёрного моря вышла из кризиса.

В последнем исследованном периоде (VI) все характеристики (табл. 1) достигли уровня, который соответствовал промежуточному значению между первой и второй стадиями эвтрофикации. Наиболее вероятно, это указывает на то, что в функционировании пелагической экосистемы Чёрного моря в конце 1990-х - начале 2000-х гг. существенную роль продолжали играть организмы с низкой эффективностью трансформации вещества и энергии по пищевым цепям, т.е. экосистема продолжала оставаться «низкоэнергетической структурой» (Daskalov, 2002; Velikova, Mihneva, 2005). Действительно, данные начала 2000-х гг. свидетельствовали, что периодические «цветения» воды, вызванные вспышками развития флагеллят на черноморском шельфе, продолжали иметь достаточно высокую интенсивность, а биомасса мнемнопсиса в отдельные годы достигала высокого уровня (сопоставимого с уровнем IV периода), несмотря на то, что в этот период она контролировалась уже новым вселенцем-гребневиком *Beroe ovata* (Kideys, 2002; Mee et al., 2005; Velikova, Mihneva, 2005).

Таким образом, антропогенная эвтрофикация с начала 1970-х гг. сыграла ключевую роль в изменениях, определивших низкоэнергетический статус экосистемы черноморской пелагиали конца 1990-х - начала 2000-х гг. Начиная с 1980-х гг., не только значительно увеличились биомасса фитопланктона и запасы мелких пелагических рыб, но и в значительной степени изменилась структура пищевой сети. Непропорциональность в приростах фитопланктона и рыб, изменение качественного состава фитопланктона существенно снизили эффективность утилизации последнего, что

привело к усилению роли желетельных организмов. Следует отметить, что столь значительные изменения в пищевой сети способствовали вспышке численности мнемииопсиса и были, наиболее вероятно, одной из основных причин экологического кризиса экосистемы черноморской пелагиали в конце 1980-х - начале 1990-х гг.

После 1992/1993 гг. наметилось некоторое улучшение в состоянии экосистемы пелагиали Чёрного моря. В этот период произошла олиготрофикация, увеличились как запасы мелких пелагических рыб, так и величина Q-фактора. Улучшение состояния экосистемы связывают с экономическим спадом в странах бывшего социалистического блока (значительным снижением производства и использования фосфатных детергентов и минеральных удобрений) и соответствующим уменьшением поступления в море биогенных азота и фосфора со стоком рек (Cociasu et al, 1996, 1997). Существовало даже мнение, что, благодаря снижению поступления биогенных веществ в море, черноморская экосистема способна восстановиться до уровня предшествующего эвтрофикации (Kideys, 2002).

На самом деле, если поступление биогенных веществ в море с берега может быть до некоторой степени ограничено административными мерами, как это делается в прибалтийских государствах (Conley, Josefson, 2001), или может сократиться по упомянутым выше социально-экономическим причинам, то возврат к структуре пищевой сети доэвтрофикационного периода, по нашему мнению, в принципе, невозможен. Трудно представить, чтобы пищевая сеть черноморской экосистемы восстановилась до состояния 1960-х гг, когда в фитопланктоне доминировали (до 90 % и выше) диатомовые водоросли, биомасса кокколитофорид, мелких флагеллят и жгутиковых составляла менее 1 %, среднегодовая биомасса желетельных организмов была низкой (на уровне 30 г м^{-3}), а наряду с мелкими пелагическими рыбами существовали практически элиминированные в 1970 - 1980 гг. их хищники.

Проведенное нами исследование и анализ имеющихся литературных данных дают основание полагать, что после экологического кризиса черноморская экосистема фактически перешла на новый уровень организации, а именно, уровень с достаточно высокой степенью эвтрофирования и, что самое важное, со значительно изменённой структурой пищевой сети. Последнее определяет существенно более низкую эффективность трансформации вещества и энергии в экосистеме, а, следовательно, её большую восприимчивость, по сравнению с доэвтрофикационным периодом, к внешним воздействиям, которыми в настоящее время могут быть не столько антропогенные, сколько природные факторы.

Так, в ряде работ показано, что существует чёткая зависимость состояния эвтрофированной экосистемы пелагиали Чёрного моря от погодных условий в регионе. Со второй половины 1980-х гг. на первично-продукционные характеристики экосистемы пелагиали Чёрного моря оказали существенное влияние изменения в динамике поверхностных и перемешивании поверхностных и глубинных вод, вызванные спецификой погодных условий в этот период (Konovalov, Murray, 2001; Yunev et al, 2002, 2005, 2007). До начала 1990-х гг. увеличению первичной продукции моря способствовала интенсификация Основного черноморского течения (ОЧТ) во время очень холодных зим (Yunev et al, 2002, 2005, 2007). Благодаря интенсификации ОЧТ, в глубоководной части моря в летние месяцы происходило большее проникновение богатых биогенными веществами глубинных вод в зону фотосинтеза, а на шельфе увеличивалась бентосная регенерация биогенных веществ. После 1992/1993 гг. олиготрофикация моря происходила не столько за счёт уменьшения поступления биогенных веществ со стоком рек, но, главным образом, за счёт сокращения их поступления в эвфотический слой из придонных слоев на шельфе и из глубинных слоев в глубоководной части моря (Yunev et al, 2005, 2007). Авторы связывают это с уменьшением

Оценка состояния мелких пелагических рыб и их кормовой базы.

активности ОЧТ в период устойчивого потепления, которое, согласно (Shapiro et al., 2010), продолжается до настоящего времени.

Принимая во внимание вышесказанное, логично предположить, что, если после периода устойчивого потепления наступит, пусть даже достаточно короткий период с очень низкими зимними температурами, то можно ожидать усиления эвтрофикации. Это особенно вероятно в глубоководной части мо-

ря, где основным источником «новой продукции» является поступление «новых» нитратов из их глубинных максимумов (Yunev et al., 2005). Усиление же эвтрофикации, в свою очередь, может привести к новой вспышке численности желтелых и другим проявлениям экологического кризиса черноморской пелагиали, подобно тому, что наблюдалось в конце 1980-х - начале 1990-х гг.

- Ведерников В. И., Демидов А. Б.* Первичная продукция и хлорофилл *a* в глубоководных районах Чёрного моря // *Океанология*. - 1993. - **33**. - С. 229-235.
- Заика В. Е.* О трофическом статусе пелагических экосистем в разных регионах Черного моря // *Морск. экол. журн.* - 2003. - **2**. - С. 5 - 11.
- Зайцев Ю. П.* Экологическое состояние шельфовой зоны Черного моря у побережья Украины (обзор) // *Гидробиол. журн.* - 1992. - **28**. - С. 3 - 18.
- Зайцев Ю. П., Александров Б. Г., Миничева Г. Г.* (Ред.) Северо-западная часть Черного моря: биология и экология. НАН Украины, Одесский филиал Института биологии южных морей. - Киев: Наук, думка, 2006. - 701 с.
- Зайцев Ю. П., Гаркавая Г. П., Нестерова Д. А., Полищук Л. Н.* Дунай - основной источник эвтрофирования Черного моря // *Гидробиол. журн.* - 1989. - **25**. - С. 21-23.
- Иванов А. И.* Фитопланктон // *Биология северо-западной части Черного моря*. - Киев: Наук. Думка, 1967. - С. 59-85.
- Маштакова Г. П., Роухияйнен М. И.* Сезонная динамика фитопланктона // *Основы биологической продуктивности Черного моря*. - Киев: Наук. Думка, 1979. - С. 85 - 88.
- Шульман Г. Е.* Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. - М.: Пищ. пром-сть, 1972. - 368 с.
- Шульман Г. Е., Никольский В. Н., Юнева Т. В.* и др. Воздействие глобальных климатических и региональных факторов на мелких пелагических рыб Черного моря // *Морск. экол. журн.* - 2007. —б - С. 18-29.
- Юнев О. А.* Оценка многолетних изменений годовой первичной продукции фитопланктона глубоководной части Черного моря // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа: сборник научных трудов*. - НАН Украины, МГИ. - Севастополь, 2009. - 19. - С. 252 - 264.
- Юнев О. А., Шульман Г. Е., Юнева Т. В., Мончева С.* Соотношение запасов мелких пелагических рыб и биомассы фитопланктона как индикатор состояния экосистемы пелагиали Черного моря // *ДАН Украины*. - 2009. - **428**. - С. 426 - 429.
- Besiktepe S. T., Unluata П., Bologa A. S.* (Eds.) Environmental degradation of the Black Sea: challenges and remedies. - Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1999. - 393 p.
- Black Sea Database 2003. Supplied with Ocean Base 3.07 DBMS / NATO SfP-971818 ODBMS Black Sea Project, July 15 2003. - CD for Windows NT, 98, 2000, Me, XP.
- Bodeanu N.* Microalgal blooms in the Romanian area of the Black Sea and contemporary eutrophication conditions / Smayda T. J., Shimizu Y. (Eds.) Toxic phytoplankton blooms in the sea: Proceedings of the 5th International Conference on Toxic Marine Phytoplankton. - Amsterdam, 1993. - P. 203 - 209.
- Bodeanu N., Moncheva S., Ruta G., Popa L.* Long-term evolution of the algal blooms in Romanian and Bulgarian Black Sea waters // *Cercetari marine - Recherches marines*. - 1998. - **31**. - P. 37-55.
- Cociasu A., Diaconu V., Popa L.* et al. The nutrient stock of the Romanian shelf of the Black Sea during the last three decades // *Sensitivity to Change: Black Sea, Baltic Sea and North Sea*. - Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1997. - P. 49-63.
- Cociasu A., Dorogan L., Humborg C., Popa L.* Long-term ecological changes in Romanian coastal waters of the Black Sea // *Marine Pollution Bulletin*. - 1996. - **32**. - P. 32-38.
- Conley D. J., Josefson A. B.* Hypoxia, nutrient management and restoration in Danish waters // *Coastal Hypoxia: Consequences for Living Resources and Ecosystems*. - Washington, DC: American Geophysical Union, 2001. - P. 425 - 434.
- Daskalov G. M.* Overfishing drives a trophic cascade in the Black Sea // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* - 2002. - **225**. - P. 53 - 63.
- FAO 2007. Fishery statistics. Capture Production 1950-2005. Release date: June 2007. Downloadable at: <http://www.fao.org>.
- Gomoiu M. T.* Marine eutrophication syndrome in the northwestern part of the Black Sea / *Vollenweider R.*

- A.; Viviani M. R. (Eds.) Marine Coastal Eutrophication. - Amsterdam, 1992. - P. 683 - 692.
- Humborg C, Conley D. J., Rahm L. et al. Silicon retention in river basins: far-reaching effects on biogeochemistry and aquatic food webs in coastal marine environments // *Ambio*. - 2000. - **29**. - P. 45 - 50.
- Humborg C, Ittekkot V., Cociasu A., v Bodungen B. Effect of Danube River dam on Black Sea biogeochemistry and ecosystem structure // *Nature (Lond.)*. - 1997. - **386**. - P. 385 - 388
- Kideys A. E. Fall and rise of the Black Sea ecosystem // *Science*. - 2002. - **297**. - P. 1482 - 1484.
- Konovalov S. K, Murray J. W. Variations in the chemistry of the Black Sea on a time scale of decades (1960 - 1995) // *J. Mar. Syst.* — 2001. - **31**. - P. 217 - 243.
- Kovalev A. V., Piontkovski S. A. Interannual changes in the biomass of the Black Sea gelatinous zooplankton // *Hi. Plank. Res.* - 1998. - **20**. - P. 1377 - 1385.
- Leppakoski E., Mihnea P. E. Enclosed seas under man-induced change: a comparison between the Baltic and Black Seas // *Ambio*. - 1996. - **25**. - P. 380 - 389.
- Mee L. D., Friedrich J., Gomoiu M. T. Restoring the Black Sea in times of uncertainty // *Oceanography*. - 2005. - **18**. - P. 100-111.
- Mee L. The Black Sea in crisis: call for concerned international action // *Ambio*. - 1992. - **21**. - P. 278 - 286.
- Mihnea P. E. Effect of pollution on phytoplankton species // *Rapport Commission Internationale pour l'Exploration Scientifique de la Mer Mediterranee*. - 1985. - **29**. - P. 85 - 88.
- Mikaelyan A. S. Long-time variability in phytoplankton communities in the open waters of the Black Sea related to environmental changes // *Sensitivity to change: Black Sea, Baltic Sea and North Sea*. - Dordrecht: Kluw. Acad. Publ, 1997. - P. 105 - 116.
- Moncheva S, Krastev A. Some aspects of phytoplankton long-term alterations off Bulgarian Black Sea shelf // *Sensitivity to change: Black Sea, Baltic Sea and North Sea*. - Dordrecht: Kluw. Acad. Publ, 1997. - P. 79-93.
- Moncheva S., Petrova-Karadjova V, Palasov A. Harmful algal blooms along Bulgarian Black Sea coast and possible patterns of fish and zoobenthic mortalities // *Harmful Marine Algal Blooms: Proceedings of the Sixth International Conference on Toxic Marine Phytoplankton*. - Paris, 1995. - P. 193 - 198.
- Nixon S. W. Coastal marine eutrophication: a definition, social causes, and future concerns // *Ophelia*. - 1995. - **41**. - P. 199-219.
- Parsons T. R., Lalli C. M. Jellyfish population explosions: revising a hypothesis of possible causes // *La mer*. - 2002. - **40**. - P. 11 - 121.
- Petranu A., Apas M., Bodeanu N. et al. Status and evolution of the Romanian Black Sea coastal ecosystem // *Environmental Degradation of the Black Sea: Challenges and Remedies*. - Dordrecht: Kluw. Acad. Publ, 1999. - P. 175- 195.
- Richardson K., Jorgensen B. B. Eutrophication: definition, history and effects // *Eutrophication in Coastal Marine Ecosystems*. - Washington, DC: American Geophysical Union, 1996. - P. 1 - 19.
- Shannon L. J., Moloney C. L., Jarrec A., Field J. G. Trophic flows in the southern Benguela during the 1980s and 1990s // *J. Mar. Syst.* - 2003. - **39**. - P. 83 - 116.
- Shapiro G. I., Aleynik D. L., Mee L. D. Long term trends in the surface temperature of the Black Sea // *Ocean Sci.* - 2010. - **6**. - P. 491 - 501.
- Sommer U., Stibor H., Katchakis A. et al. Pelagic food web configurations at different levels of nutrient richness and their implications for the ratio fish production/primary production // *Hydrobiologia*. - 2002. - **484**. - P. 11-20.
- Velikova V., Mihneva V. High and low energy ecosystem structure in terms of regime shifts: examples from the western Black Sea // *Large-scale disturbances (regime shifts) and recovery in aquatic ecosystems: challenges for management towards sustainability*. - Unesco-Roste / BAS Workshop on Regime Shifts, 14 - 16 June, Varna. - 2005. - P. 42 - 57.
- 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*. - Dordrecht: Kluw. Acad. Publ, 1999. - P. 109-129.
- Wasmund N., Andrushatis, A., Lysiak-Pastuszek, E. et al. Trophic status of the south-eastern Baltic Sea: a comparison of coastal and open areas // *Estuar. Coas. Shelf Sci.* - 2001. - **53**. - P. 849-864.
- Yunev O. A., Carstensen J., Moncheva S. et al. Nutrient and phytoplankton trends on the western Black Sea shelf in response to cultural eutrophication and climate changes // *Estuar. Coas. Shelf Sci.* - 2007. - **74**. - P. 63-76.
- Yunev O. A., Moncheva S., Carstensen J. Long-term variability of vertical chlorophyll a and nitrate profiles in the open Black Sea: eutrophication and climate change // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* - 2005. - **294**. - P. 95 - 107.
- Yunev O. A., Vedernikov V. I., Basturk O. et al. Long-term variations of surface chlorophyll a and primary production in the open Black Sea // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* - 2002. - **230**. - P. 11-28.
- Zaitsev Y. P. Cultural eutrophication of the Black Sea and other South European Seas // *La mer*. - 1991. - **29**. - P. 1 - 7.

- Zaitsev Y. P.* Eutrophication in the Black Sea waters // International Workshop on the Black Sea: Focus on the western Black Sea Shelf. - New York, 1992a. - P. 251 - 279.
- Zaitsev Y. P.* Recent changes in the trophic structure of the Black Sea // Fisheries Oceanography. - 1992 b. - 1. - P. 180- 198.
- Zaitsev Y. P.* Impacts of eutrophication on the Black Sea fauna // Fisheries and Environment Studies in the

Black Sea System. - General Fisheries Council for the Mediterranean. - Rome: FAO, 1993. - P. 59 - 86.

- Zaitsev Y. P., Aleksandrov B. G.* Recent man-made changes in the Black Sea ecosystem // Sensitivity to Change: Black Sea, Baltic Sea and North Sea. - Dordrecht: Kluw. Acad. Publ., 1997. - P. 25 - 32.

9.6. Влияние обеспеченности пищей на содержание незаменимых полиненасыщенных омега-3 жирных кислот в теле шпрота и хамсы в нагульный период 2005 - 2009 гг. у берегов Крыма

В начале 1970-х гг. прошлого столетия датские врачи Й. Диерберг, Х. О. Банг и А. Б. Нильсен обратили внимание, что у гренландских эскимосов практически отсутствуют сердечно-сосудистые заболевания, и это, несмотря на потребление жирной пищи - рыбы, мяса тюленей и китов (Bang et al., 1971). Содержание липидов в крови эскимосов при этом соответствовало норме, что, однако, не объясняло низкий уровень заболеваний сердца. В 1975 г. было обнаружено, что в крови эскимосов значительно выше, чем у датчан, содержание длинноцепочечных полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК), а последующий анализ позволил предположить, что основными защитными компонентами крови эскимосов являются эйкозапентаеновая (ЭПК, C20:5 ω 3) и докозагексаеновая (ДГК, C22:6 ω 3) ПНЖК (Dyerberg et al., 1975). Впоследствии в медицинской литературе эти кислоты получили название «омега-3» фактор. Резко снижая концентрацию в крови холестерина, которому принадлежит ведущая роль в образовании атеросклеротических бляшек, закупоривающих сосуды, ЭПК и ДГК благоприятно влияли на состояние сердечно-сосудистой системы эскимосов (Bang, Dyerberg, 1980). В настоящее время в многочисленных исследованиях показано, что эти кислоты снижают риск не только сердечно-сосудистых, но и многих других заболеваний, улучшают память, способность к обучению, являются антидепрессантами и т.д.

ЭПК и ДГК синтезируются преимущественно морским фитопланктоном и, трансформируясь по пищевой цепи, накапливаются у представителей высших трофических звеньев, для подавляющего большинства которых они являются незаменимыми (Arts et al., 2001, Masuda, 2003). ЭПК и ДГК определяют многие физиологические процессы, включая адаптации и выживание организмов в условиях изменяющейся среды (Шульман, Юнёва, 1990; Ackman, 2005, Arts et al., 2001; Masuda, 2003). На примере рыб показана положительная связь между содержанием ДГК в теле и уровнем двигательной активности животных (Шульман, Юнева, 1990; Шульман, Яковлева, 1983), содержанием ЭПК и ДГК у производителей с выживанием икры и личинок (Юнева и др., 1990; Sargent et al., 1999), а также способностью молоди и взрослых рыб к обучению и стайному поведению (Lim, Suzuki, 2000). Последнее в значительной степени определяется тем, что ДГК является основным функциональным компонентом липидов сетчатки глаза и нервной ткани (Crawford, 1992).

Встраиваясь в клеточные мембраны, ЭПК и ДГК повышают их пластичность, способствуют лучшему функционированию встроенных в мембрану ферментов, рецепторов, ионных каналов (Крепе, 1981). Кроме того, ЭПК является предшественником эйкозаноидов, которые влияют на экспрессию генов, обладают иммуномодулирующими и противовоспалительными свойствами (Zurier, 1991).

Суточные потребности человека в ЭПК+ДГК варьируют в зависимости от физиологического или патологического состояния организма, но в среднем составляют 500 - 600 мг в день, что эквивалентно 2 - 4 г стандартного рыбьего жира (Arts et al, 2001).

Основным промышленным источником липидов, содержащих омега-3 ПНЖК (ЭПК и ДГК) являются мелкие пелагические рыбы (анчоусы, мойва, сардина, шпрот, сельди и т.д.). Запасы жира (липидов) в их теле локализованы главным образом в мышцах, под кожей и вокруг кишечника. Содержание и состав липидов рыб видоспецифичны и зависят от сезона, стадии зрелости гонад, обеспеченности рыб пищей (Askman, 1980). Основные запасы омега-3 жирных кислот находятся в большей степени в резервных липидах (триацилглицеринах, ТАГ) рыб, а также в структурных липидах (фосфолипидах, ФЛ). Рыбий жир, получаемый из мелких пелагических короткоживущих рыб, является особенно ценным: в нём не успевают накапливаться пестициды и тяжёлые металлы, что характерно для крупных долгоживущих рыб.

Несмотря на то, что шпрот и хамса - наиболее массовые мелкие пелагические рыбы в северной части Чёрного моря, и к тому же, объекты интенсивного промысла в Украине, исследования жирнокислотного состава у них до настоящего времени практически не проводились, и попытки использовать шпрота и хамсу в качестве источника для промышленного получения рыбьего жира единичны.

Нами выполнены исследования содержания ЭПК и ДГК в липидах шпрота и хамсы в нагульный период соответственно в мае - июне и октябре - ноябре, проанализировано влияние обеспеченности пищей на содержание липидов и ПНЖК в теле этих рыб.

Шпрота и хамсу отбирали из уловов рыбопромысловых судов (районы юго-восточного и юго-западного побережья Крымского п-ова) соответственно в 2006 - 2009 и в 2005 - 2008 гг. Из каждого улова брали по 100 экз. рыб, измеряли длину с точностью до 0,5

см. Когорту разделяли на 5 - 7 размерных групп (Минюк и др, 1997). Содержание липидов определяли в теле рыб из 3 - 4-х модальных групп. Рыб взвешивали и гомогенизировали целиком. По 500 мг гомогената из каждой пробы использовали для экстракции липидов хлороформ-метанольной смесью (2 : 1 по объёму) (Folch et al, 1957). После очистки и высушивания липидные экстракты взвешивали (Кейтс, 1975). Содержание липидов выражали в процентах сырой массы тела. Рассчитывали среднее содержание липидов в теле рыб для каждого тралового улова.

Для определения содержания ТАГ и ФЛ липиды разделяли методом тонкослойной хроматографии на силуфольных пластинах с последующей денситометрией. Методика разделения липидов на классы подробно описана нами (Yuneva et al, 1999). Содержание ТАГ и ФЛ выражали в % суммы липидов.

Определение жирнокислотного состава ТАГ и ФЛ проводили в липидах шпрота и хамсы в конце нагула методом газожидкостной хроматографии, которой предшествовало препаративное разделение липидов на классы на стеклянных пластинах с нанесённым на них слоем силикагеля (60 Н, Merck). В качестве системы для разделения была использована смесь гексан - диэтиловый эфир - ледяная уксусная кислота (75 : 25 : 2, по объёму). Пластины опрыскивали реагентом, содержащим родамин (Rhodamine 6G). Фракции (ФЛ и ТАГ) визуализировали под ультрафиолетом при 245 нм, соскребали после идентификации, элюировали, гидролизovali и превращали в метиловые эфиры (Кейтс, 1975). Метиловые эфиры жирных кислот анализировали в газожидкостном хроматографе РУЕ-101 с пламенно ионизационным детектором, на стеклянных колонках (диаметр 3 мм, длина 2 м) с хромосорбом В (Chromosorb W, 80 - 100 меш), пропитанным 10 % диэтилглицольсукцинатом. Температура колонки 185 - 190 °С. В качестве газа носителя использовали гелий (скоростью потока 200 мл в мин). Пики метиловых эфиров на хроматограммах идентифицировали по

Оценка состояния мелких пелагических рыб и их кормовой базы.

Акману (Askman, 1963). Содержание каждой кислоты определяли триангуляционным методом и выражали в % суммы жирных кислот. Используя данные по относительному содержанию жирных кислот (табл. 1, 2), содержанию липидов, концентрации в них ТАГ и ФЛ, где в основном и содержатся жирные кислоты, рассчитывали абсолютное содержание ЭПК и ДГК в теле рыб (мг на 100 г сырой ткани) (Saito, Murata, 1998).

Рыб модальных групп (10 экз. из каждого трала) использовали для определения индексов наполнения желудков (Методическое пособие, 1974). Для этого извлекали и взвешивали желудок и затем аккуратно извлекали его содержимое. По разности заполненного и пус-

того желудка определяли вес пищевого комка. Индексы наполнения (ИН) желудков рассчитывали по формуле:

$$\text{ИН} = \frac{\text{вес пищевого комка}}{\text{вес тела}} * 10000 \text{ и выражали в продецимилях (\%000)}.$$

Пищевой комок исследовали под бинокулярном. По непереваренным фрагментам хитиновых покровов в пищевом комке приблизительно оценивали состав потреблённых планктонных организмов.

Влияние качественного состава пищи на содержание ПНЖК в теле рыб исследовали на примере черноморского шпрота.

Табл. 1 Содержание липидов и их состав в теле черноморского шпрота в период нагула (май - июнь) 2006 - 2009 гг.

Годы	Липиды, % сырой массы	ТАГ, % суммы липидов	ФЛ, % суммы липидов
2006	6,0 ± 0,2	62,5 ± 1,5	15,2 ± 0,5
2007	9,28 ± 0,5	69,3 ± 2,1	12,0 ± 0,8
2008	9,82 ± 0,8	69,2 ± 2,5	10,6 ± 1,3
2009	7,2 ± 0,8	70,2 ± 7,1	13,3 ± 2,2

ТАГ - триацилглицерины, ФЛ - фосфолипиды.

Табл. 2 Содержание (мг/100 г сырой ткани) эйкозапентаеновой (C20 : 5сo3, ЭПК) и докозагексаеновой (C22 : 6сo3, ДГК) жирных кислот в триацилглицеринах (ТАГ) и фосфолипидах (ФЛ) черноморского шпрота в нагульный период (май - июнь) 2006 - 2009 гг.

Годы	Липиды	C20 : 5сo3	C22 : 6сo3	Сумма
2006	ТАГ	130 ± 20	179 ± 19	309
	ФЛ	75 ± 9	200 ± 30	275
	Сумма	205	379	584
2007	ТАГ	386 ± 59	626 ± 74	1012
	ФЛ	76 ± 8	207 ± 26	283
	Сумма	462	833	1295
2008	ТАГ	400 ± 54	576 ± 129	976
	ФЛ	92 ± 8	256 ± 36	348
	Сумма	492	832	1324
2009	ТАГ	344 ± 50	551 ± 35	973
	ФЛ	85 ± 7	261 ± 42	358
	Сумма	429	812	1241

В траловых уловах в 2006 - 2009 гг. у берегов Крыма преобладал мелкий шпрот размером 71 - 73 мм и весом 2,7 - 3,0 г. В 2006 г. в период весенне-летнего нагула (май - июль) ИН кишечника у шпрота в основном были

ниже, чем в те же месяцы в 2007 и 2008 гг. (данные для 2009 г. отсутствуют) (рис. 1). В мае 2006 г. в содержимом кишечника преобладали мелкие копеподы (акарции, паракалянусы, псевдокалянусы и ойтона), личинки дву-

створчатых моллюсков и декапод, детрит. Доля калянусов составляла менее 50 %. В то же время в апреле - мае 2007 и 2008 гг. до 80 % массы пищевого комка составляли массовые формы холодноводных копепод: преимущественно старшие стадии калянусов и псевдокалянусы. На долю тепловодных копепод (акарции, паракалянусов и пр.) приходилось около 20 %. В июле 2006 - 2008 гг. основными компонентами пищи шпрота были мелкие тепло-

водные рачки (акарция, плеопис, паракалянус), ранние науплиальные и копеподитные стадии копепод, включая калянусов, а также мериопланктон. Таким образом, в нагульный период 2006 г. в пище преобладали мелкие формы зоопланктона с низкой жирностью и, по-видимому, обеспеченность пищей шпрота была хуже, чем в 2007 и 2008 гг. (Yuneva et al., 2009).

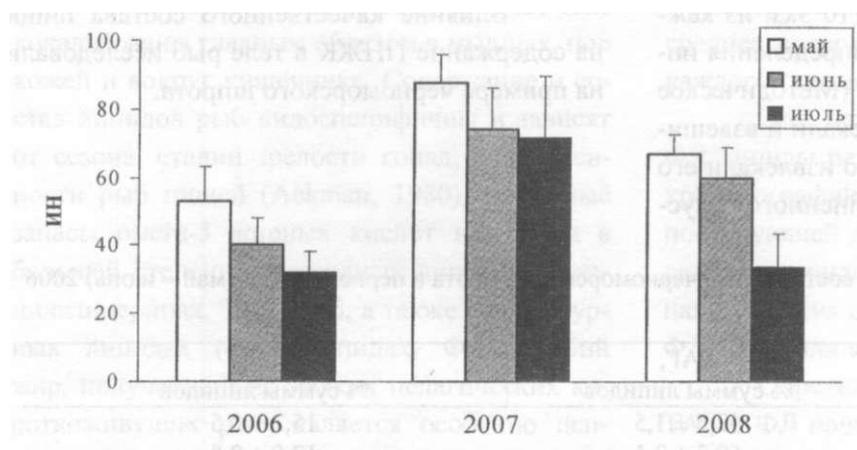


Рис. 1 Индексы наполнения кишечника (ИН) у черноморского шпрота в период нагула в мае - июле 2006, 2007 и 2008 гг.

В последние годы в видовом составе пищи, потребляемой черноморским шпротом в нагульный период, наблюдаются заметные изменения. По имеющимся данным (Глушенко и др., 2005), в период с 2000 по 2003 гг. у берегов Крыма в весенние месяцы в содержимом желудков шпрота также преобладали мелкие тепловодные копеподы. В эти годы, по сравнению с периодом 1953 - 1993 гг., когда холодноводные копеподы составляли до 90% содержимого пищевого комка у холодолюбивого шпрота, отмечалось резкое сокращение количества потребляемой пищи (Гапишко и др., 1985; Глушенко и др., 2005; Сиротенко, Сороколит, 1979). В мае - июне 2000 - 2003 гг. индексы наполнения желудков у шпрота, составляли 18-30 ‰, что значительно меньше по сравнению со средними величинами (60 - 80 ‰) периода 1970 - 1990-х гг. (Глушенко и др., 2005; Сиротенко, Сороколит, 1979; Юрьев, 1979). Примечательно, что вскоре после 2000 г. содержание липидов в теле шпрота

в нагульный период также уменьшилось (Shulman et al., 2005), одновременно уменьшились размеры модальной группы в популяции и сократились уловы этого ценного промыслового вида (Зуев и др., 2004). Можно предположить, что все перечисленные изменения были связаны с ухудшением обеспеченности шпрота пищей (не только количества, но и качества). Ранее было показано, что уровень накопления липидов в теле рыб положительно коррелирует с темпами их роста (Шульман, 1972), а также способностью образовывать плотные скопления (Минюк и др., 1997). Низкая жирность шпрота и соответственно отсутствие плотных скоплений могли, в свою очередь, стать причиной сокращения его уловов.

В нагульный период 2006 г. содержание липидов в теле шпрота составляло 6 % сырой массы тела, что в 1,5 - 1,6 и в 1,2 раза ниже по сравнению с тем же периодом в 2007, 2008 и 2009 гг. соответственно (табл. 1). Доля резервных липидов (ТАГ) составляла 62,5%

Оценка состояния мелких пелагических рыб и их кормовой базы.

суммы липидов в 2006 г. и около 70 % - в 2007 - 2009 гг. Содержание структурных липидов (ФЛ) составило в среднем 11 - 15 % суммы липидов, с максимальными величинами в 2006 г.

На рис. 2 приведены данные по относительному (% суммы жирных кислот) содержанию ЭПК и ДГК в липидах шпрота в нагульный период 2006 - 2009 гг.

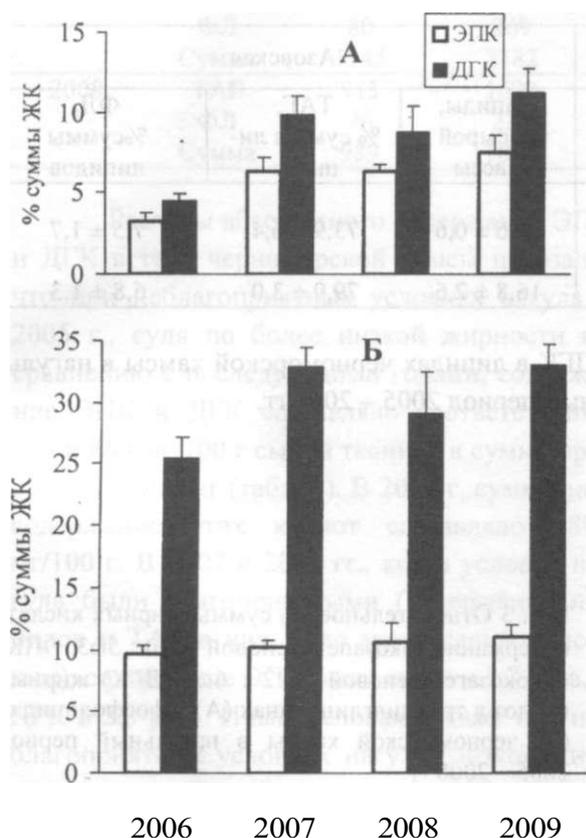


Рис. 2 Относительное (% суммы жирных кислот) содержание эйкозапентаеновой (C20 : 5шЗ, ЭПК) и докозагексаеновой (C22 : 6сшЗ, ДГК) жирных кислот в триацилглицеринах (А) и фосфолипидах (Б) черноморского шпрота в нагульный период 2005 - 2009 гг.

В 2007, 2008 и 2009 гг., когда условия весенне-летнего нагула были более благоприятны для шпрота, относительное содержание как ЭПК, так и ДГК в ТАГ было в 2 - 2,5 раза выше, чем в 2006 г. (рис. 2 А). Принимая во внимание, что основным источником ЭПК и ДГК в ТАГ являются липиды пищи (Ackman,

1980), можно предположить, что именно уменьшение доли калянусов в пище сказалось на сокращении эссенциальных жирных кислот в ТАГ в 2006 г., когда и содержание липидов, и доля в них ТАГ были ниже, чем в последующие годы. Ранее было показано, что жирность холодноводного калянуса в 6 - 10 раз выше, чем акарции (8 - 12 и 14 % сырой массы, соответственно), и содержание ЭПК и ДГК в липидах калянуса также значительно выше, чем у акарции (Yuneva et al., 2009).

В отличие от ТАГ, жирнокислотный состав ФЛ генетически детерминирован, меньше зависит от пищевого фактора и больше от температурных условий среды обитания (Крепе, 1980). ФЛ холоднотермобивого шпрота, который обитает в основном под слоем термоклина в относительно стабильных температурных условиях, характеризовались относительным постоянством жирнокислотного состава, в том числе содержанием ЭПК и ДГК (рис. 2 Б). Однако в 2006 г. при преобладании в пище шпрота мелких копепоид содержание ДГК в ФЛ было на 20 - 30 % ниже по сравнению с последующими годами, когда в пище шпрота в нагульный период присутствовал калянус.

Данные по относительному содержанию ЭПК и ДГК в ТАГ и ФЛ (рис. 2), содержанию липидов, а также доли ТАГ и ФЛ в липидах (табл. 1) были использованы нами для расчёта абсолютного содержания этих кислот в теле шпрота (табл. 2). Оказалось, что абсолютное содержание обеих эссенциальных кислот в ТАГ в 2007 - 2009 гг. было значительно выше по сравнению с 2006 г. Суммарное абсолютное содержание этих кислот (ЭПК+ДГК) в теле шпрота составило около 600 мг на 100 г массы тела в 2006 г. и около 1300 мг в 2007 - 2009 гг.

Тем не менее, даже при условии неблагоприятного нагула и относительно низком уровне жиронакопления, потребление в пищу 100 г шпрота могло вполне удовлетворить суточные потребности здорового человека в ДГК и ЭПК, исходя из того, что суточная норма для

ЭПК+ДГБС составляет около 500 - 600 мг (Art et al., 2001).

Другим потенциальным источником рыбьего жира и омега-3 ПНЖК для фармацевтической и пищевой промышленности Украины является хамса. Жирность хамсы, как и шпрота, зависит от условий нагула (Шульман, 1972). В нагульный период осенью 2005 -

2008 гг. жирность черноморской хамсы у берегов Крыма варьировала от 10 до 16 % сырой массы тела с минимальными величинами в 2005 г. и максимальными в 2007 г. Доля ТАГ составляла 69 - 74 %, а ФЛ - 8 - 13 % всех липидов (табл. 3). В целом увеличение жирности происходило за счёт увеличения содержания резервных липидов (ТАГ).

Табл. 3 Содержание липидов и их состав в теле черноморской и азовской хамсы в период нагула (октябрь-ноябрь) в 2005 - 2008 гг.

Годы	Черноморская			Азовская		
	Липиды, % сырой массы	ТАГ, % суммы липидов	ФЛ, % суммы липидов	Липиды, % сырой массы	ТАГ, % суммы липидов	ФЛ, % суммы липидов
2005	9,9 ± 1,1	69,3 ± 2,3	13,2 ± 1,6	15,6 ± 0,6	73,9 ± 6,4	7,5 ± 1,7
2006	13,4 ± 1,1	71,7 ± 3,2	11,3 ± 2,3			
2007	15,9 ± 1,3	74,2 ± 2,4	7,9 ± 0,5			
2008	16,4 ± 1,0	73,6 ± 2,6	9,7 ± 0,4			

На рис. 3 и в табл. 4 приведены данные по относительному (% суммы жирных кислот) и абсолютному (мг/100 г) содержанию ЭПК и

ДГК в липидах черноморской хамсы в нагульный период 2005 - 2008 гг.

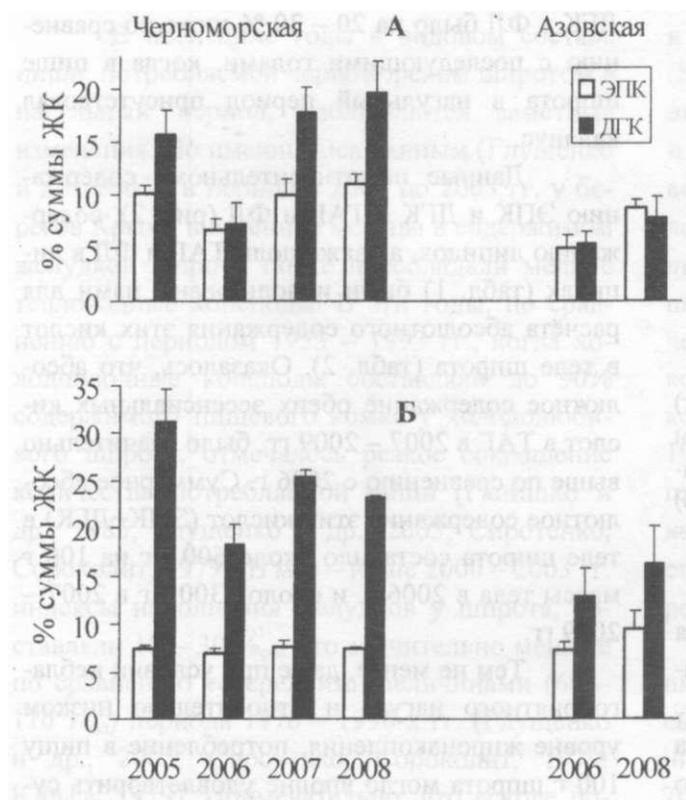


Рис. 3 Относительное (% суммы жирных кислот) содержание эйкозапентаеновой (C20 : 5с₃, ЭПК) и докозагексаеновой (C22 : 6с₃, ДГК) жирных кислот в триацилглицеринах (А) и фосфолипидах (Б) черноморской хамсы в нагульный период 2005 - 2008 гг.

Относительное содержание ЭПК и ДГК в ТАГ составляло 6,7 - 11,1 % и 7,2 - 19,6 % суммы всех кислот, соответственно, с минимальными значениями в 2005 г.

Содержание ДГК в фосфолипидах также заметно варьировало - от 18 до 31 %, с минимальными величинами в 2006 г. (рис. 3), что, вероятно, связано с реакцией теплолюбивой хамсы на изменение температурного режима моря в период нагула.

Оценка состояния мелких пелагических рыб и их кормовой базы.

Табл. 4 Содержание (мг/100 г сырой ткани) эйкозапентаеновой (20 : 5ю3, ЭПК) и докозагексаеновой (22 : 6со3, ДГК) жирных кислот в триацилглицеринах (ТАГ) и фосфолипидах (ФЛ) черноморской и азовской хамсы в нагульный период (ноябрь-декабрь) 2005 - 2008 гг.

Годы	ПТШ П лииды	Черноморская хамса			Азовская хамса		
		C20:5co3	C22:6ш3	Сумма	C20:5ю3	C22:6о)3	Сумма
2005	ТАГ	600	630	1230			
	ФЛ	89	234	323			
	Сумма	689	864	1553			
2006	ТАГ	670	1080	1750	560	670	1230
	ФЛ	52	188	240	79	161	240
	Сумма	722	1168	1990	639	831	1710
2007	ТАГ	1065	1913	2978			
	ФЛ	80	269	349			
	Сумма	1145	2182	3327			
2008	ТАГ	913	1622	2715	1057	966	2023
	ФЛ	76	238	337	90	151	241
	Сумма	989	1860	3052	1147	1117	2264

Расчёты абсолютного содержания ЭПК и ДГК в теле черноморской хамсы показали, что при неблагоприятных условиях нагула в 2005 г, судя по более низкой жирности по сравнению с последующими годами, содержание ЭПК и ДГК составляло соответственно 689 и 864 мг/100 г сырой ткани, а в сумме превышало 1500 мг (табл. 4). В 2006 г. суммарное содержание этих кислот составляло 1890 мг/100 г. В 2007 и 2008 гг, когда условия нагула были благоприятными (содержание липидов и ТАГ в них было максимально высоким), содержание ЭПК было выше в 1,7 раза, а ДГК в 2,5 раза. Иными словами, даже при неблагоприятных условиях нагула (низкой жирности) потребление в пищу лишь 30 г хамсы (примерно 3 экз. при среднем весе рыбы около 10 г) удовлетворяло суточные потребности человека в этих кислотах.

У азовской хамсы, которую мы анализировали в октябре 2006 и 2008 гг, содержание липидов и ТАГ было несколько выше, чем у черноморской хамсы в те же годы (табл. 3). Однако относительное и абсолютное содержание ЭПК (в ТАГ) и особенно ДГК (как в ТАГ, так и в ФЛ) было значительно ниже. Так, в 2008 г. абсолютное содержание ДГК у азовской хамсы составляло 1117 мг/100 г массы тела, что в 1,7 раза ниже по сравнению черноморской хамсой в 2006 г. (табл. 4). Это же от-

носится и к суммарному содержанию ЭПК и ДГК. Выявленные различия в содержании омега-3 жирных кислот, вероятно, связаны с условиями нагула и качеством потребляемого хамсой- корма в Чёрном и Азовском морях.

Сравнение данных по абсолютному содержанию ЭПК и ДГК у хамсы и шпрота показало, что в исследуемые годы эти величины у хамсы было в 2,5 - 3 раза выше, чем у шпрота. Этот показатель у обоих видов рыб имел выраженную межгодовую изменчивость, которая, вероятнее всего, связана с изменениями условий нагула - у шпрота в весенне-летний период, у хамсы - осенью. Содержание ЭПК и ДГК, как у хамсы, так и у шпрота, увеличивалось по мере улучшения обеспеченности пищей и происходило синхронно. При этом увеличению жирности рыб на 50 % соответствовало более чем двукратное увеличение содержания ЭПК и ДГК.

Роль хамсы и шпрота в качестве потенциального источника необходимых для здоровья человека незаменимых компонентов - ЭПК и ДГК - хорошо прослеживается при сравнении с другими видами рыб, которые используются для получения рыбьего жира (табл. 5). Хамса имеет примерно такое же содержание ЭПК+ДГК, что и скумбрия, а шпрот, примерно то же, как сардина и сельдь.

Табл. 5 Содержание (мг/100 г сырой ткани) эссенциальных $\omega 3$ жирных кислот ЭПК+ДГК (20 $\omega 3$ +22 $\omega 3$) в теле промысловых видов рыб (Ackman, 2005, Собственные данные)

Виды рыб		ЭПК + ДГК, мг/100 г
Скумбрия	<i>Scomber japonicus</i>	2500
Чавыча	<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	1400
Перуанский анчоус	<i>Engraulis ringens</i>	1400
Черноморская хамса*	<i>Engraulis encrasicolus ponticus</i>	1500 - 3000
Азовская хамса*	<i>Engraulis encrasicolus maeoticus</i>	1700-2200
Сельди	<i>Alosa sapidissima</i>	1000
	<i>Alosa dediocris</i>	675
Черноморский шпрот*	<i>Sprattus sprattus phalericus</i>	600 - 1300
Сардина	<i>Sardina pilchardus</i>	1000
Кижуч	<i>Oncorhynchus kisutch</i>	800
Лосось	<i>Salmo gairdnerii</i>	500
Палтус	<i>Hippoglossus stenolepis</i>	400
Треска	<i>Gadus morhua</i>	300
Зубатка	<i>Anarhichas lupus</i>	300

Глушенко Т. И., Сороколит Л. К., Негода С. А. Условия нагула черноморского шпрота в основных районах летнего промысла в современный период // Рыбное хозяйство. - 2005. - № 3, 4. - С. 6 - 8.

Гапишко А. И., Юрьев Г. С. Характеристика кормовой базы шпрота и ее влияние на особенности распределения, образования и распада промысловых скоплений шпрота. - Керчь, 1985. - С. 55 - 64

Зуев Г. В., Гуцал Д. К., Мельникова Е. Б. Черноморский шпрот: мифы и реальность // Рыбное хозяйство Украины. - 2004. - 2, № 31. - С. 12 - 14

Кейтс М. Техника липидологии. - М.: Мир, 1975. - 312с.

Крене Е. М. Липиды клеточных мембран. - Л.: Наука, 1981.-339 с.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. - М.: Наука, 1974.-254 с.

Минюк Г. С., Шульман Г. Е., Щепкин В. Я., Юнева Т. В. Черноморский шпрот (связь динамики липидов с биологией и промыслом). - Севастополь: ЭКОСИ - Гидрофизика, 1997. - 137 с.

Сиротенко М. Д., Сороколит Л. К. Сезонные изменения в питании шпрота Черного моря // Вопр. ихтиологии, - 1979. - 19. - С. 813 - 818.

Шульман Г. Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. - М.: Пищевая промышленность, 1972.-365 с.

Шульман Г.Е., Юнева Т.В. Роль докозагексаеновой кислоты в адаптациях рыб (обзор) // Гидробиол. журн. - 1990. - 26, №4. - С. 43 - 51.

Шульман Г.Е., Яковлева К.К. Гексаеновая кислота и естественная подвижность рыб // Журн. общей биологии. - 1983. - 44, № 4. - С. 529 - 540.

Юнева Т. В., Шульман Г. Е., Чебанов Н. А. и др. Связь содержания докозагексаеновой кислоты в

теле производителей с выживаемостью икры и предличинок горбуши // Научные докл. Высшей школы: Биологические науки. - 1990. - № 10. - С. 85 - 89.

Юрьев Г. С. Черноморский шпрот // Рыбные ресурсы Черного моря. - М.: Пищевая промышленность, 1979. - С. 73 - 79.

Ackman R. G. Structural correlation of unsaturated fatty acid esters through graphical comparison of gas-liquid chromatographic retention times on a polyester substrate // J. Am. Oil Chem. Soc. - 1963. - 40. - P. 558 - 564.

Ackman R. G. Fish lipids // Advances in fish science and Technology. - England: Fishery news books, 1980.-Part 1. - P. 86- 103.

Ackman R. G. Marine lipids an omega-3 fatty acids // Handbook of functional lipids. - New York: Taylor and Francis Group, 2005. - P. 311 - 324.

Arts M. T., Ackman R, Holub B.J. Essential fatty acids" in aquatic ecosystems: a crucial link between diet and human health and evolution // Can. J. Aquat. Sci. - 2001. - 58.-С. 122-137.

Bang H. O., Dyerberg J., Nielsen A. B. Plasma lipid and lipoprotein pattern in Greenlandic west coast Eskimos // Lancet. - 1971. - 1. - P. 1143 - 1145.

Bang H. O., Dyerberg J. Lipid metabolism and ischemic heart disease in Greenland Eskimos // Advances in nutrition research. - New York, 1980. - 3. - P. 1 - 22

Crawford M. A. The role of dietary fatty acids in biology: their place in the evolution of the human brain // Nutr. Rev. - 1992. - 50. - P. 3 - 11.

Dyerberg J., Bang H. O., Hjorne N. Fatty acid composition of the plasma lipids in Greenland Eskimos // Amer. J. Clinical nutrition. - 1975. - 28. - P. 958 - 966.

Оценка состояния мелких пелагических рыб и их кормовой базы.

- Folch J., Lees M., Sloane-Stanley G. H.* A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues // *J. Biol. Chem.* - 1957. - 226. - P. 497 - 509.
- Li, S-Y., Suzuk H.* Intakes of dietary docosahexaenoic acid ethyl ester and egg phosphatidylcholine improve maze-learning ability in young and old mice // *J. Nutr.* - 2000. - **130**. - P. 1629 - 1632.
- Masuda R.* The critical role of docosahexaenoic acid in marine and terrestrial ecosystems from bacteria to human behavior // *The big fish bang: Proc. 26th annual larval fish conference.* - Norway, 2003. - P. 249 - 256.
- Saito H., Murata M.* Origin of the monoene fats in the lipid of midwater fishes: relationship between the lipids of myctophids and those of their prey // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* - 1998. - 168. - P. 21 - 33.
- Sargent J., Bell G, McEvoy L.* et al. Recent development in the essential fatty acid nutrition of fish // *Aquaculture.* - 1999. - 177. - P. 191 - 199.
- Shulman G. E., Nikolsky V. N., Yuneva T. V.* et al. Fat content as indicator of food supply of fish as well as ecosystem condition based on sprat example in the Black Sea // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* - 2005. - 293. - P. 201 - 212.
- Yuneva T. V., Svetlichny L. S., Yunev O. A.* et al. Nutritional condition of female *Calanus euxinus* from cyclonic and anticyclonic regions of the Black Sea // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* - 1999. - 189. - P. 195 - 204.
- Yuneva T. V., Shchepkina A. M., Romanova Z. A., Zabelinsky S. A.* Lipid composition of the Black Sea sprat // *Trophic relationships and food supply of heterotrophic animals in the pelagic ecosystem of the Black Sea.* - Istanbul, 2009. - P. 246 - 263.
- Zurier B.* Essential fatty acids and inflammation // *Ann. Rheum. Dis.* - 2009. - **50**. - P. 745 - 746.

ГЛАВА 10

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА ТОЛЕРАНТНОСТИ К ГИПОКСИИ МАССОВЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ИХТИОФАУНЫ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО РЕГИОНА ЧЁРНОГО МОРЯ

В конце 1970-х годов на северо-западном шельфе Чёрного моря интенсифицировались процессы, обуславливающие возникновение дефицита кислорода в придонных слоях воды (Гаркавая, Богатова, 2006; Зайцев и др, 1985). Формированию зон придонной гипоксии способствовало эвтрофирование прибрежных акваторий, наличие термо-, гало- и пикноклина, характерных для наиболее распреснённых районов северо-западного шельфа (Берлинский, Дыханов, 1991; Зайцев и др, 1985; Фесюнов, Назаренко, 1991). Именно на этих акваториях на глубинах 8 - 10 и 35 - 40 м развились зоны придонной гипоксии (Зайцев, Поликарпов, 2002), охватившие до 40 % площади севернее 45° с. ш.

Гипоксия привела к радикальной перестройке экосистемы северо-западного шельфа моря. Качественно изменилось продукционное звено - видовой состав фитопланктона, значительно сократились ареалы филофоры и цистозирры, что повлияло на структуру планктонного сообщества и макрозообентоса (Еременко, 2006; Зайцев и др, 1985; Золотарёв и др, 1996; Лосовская, 1987). На уровне донных биоценозов освободился ряд экологических ниш, которые активно колонизируются гидробионтами-детритофагами - отдельными видами полихет и моллюсков (Зайцев, Поликарпов, 2002; Золотарев и др, 1996; Лосовская, 1987; Синегуб, 2006). Имея значительный ресурс питательного субстрата, эти гидробионты могут дать значительный прирост биомассы в северо-западном регионе, тем более что многие из них обладают выраженной толерантностью к гипоксии.

Важной составляющей формирующихся экосистем могут стать и морские костистые рыбы. Показано, что более 65 % ихтиофауны северо-западного шельфа составляют бентосоядные виды, среди которых высока доля детритофагов (Хуторной, 2006). Единственным ограничением их проникновения и формирова-

ния устойчивых скоплений в этих зонах является дефицит кислорода. В этой связи сравнительная оценка чувствительности и устойчивости массовых представителей ихтиофауны северо-западной части моря к дефициту кислорода приобретает особую актуальность.

Концепция зависимого и независимого дыхания давно обсуждается в работах многих авторов, начиная с публикации Ф. Г. Холла (Кляшторин, 1982). Переход животного от независимого дыхания на зависимое при снижении напряжения кислорода в окружающей среде показывает, что компенсаторные возможности респираторных систем (дыхание, кровообращение, кровь) организма исчерпаны. Эта граница определяется величиной «критическая концентрация кислорода» (*critical level oxygen*); с ней связывают и понятие чувствительности вида к внешней гипоксии. Концентрации кислорода, которые несовместимы с существованием вида, отражает «пороговая концентрация кислорода» (*lethal level oxygen*); количественно оценивается при помощи показателей CL_{50} или CL_{100} (смертность 50 или 100 %). По пороговым концентрациям кислорода судят об устойчивости вида к внешней гипоксии.

Известно, что устойчивость организма к гипоксии хорошо коррелирует с кривыми кислородного насыщения крови (Долинин, 1974; Кляшторин, 1974, 1982). Существует хорошее соответствие между величинами 50 и 95 % насыщения крови кислородом (P_{50} и P_{95}) и значениями его пороговых и критических концентраций (Кляшторин, 1974, 1982). Это определило необходимость параллельной регистрации кривых кислородного насыщения для цельной крови.

В экспериментальных условиях мы исследовали кинетические характеристики насыщения крови кислородом, параметры зависимого и независимого дыхания у 5 видов

Сравнительная оценка толерантности к гипоксии...

донной и 5 видов пелагической ихтиофауны, обитающих на северо-западном шельфе Чёрного моря (табл. 1). Рыбу отлавливали в районе Севастополя, перевозили в аквариальную в 50-литровых пластиковых баках с воздушной аэрацией и рассаживали в аквариумы объёмом 200 - 1500 л, которые имели централизованные системы проточности и воздушной аэрации. Плотность посадки: одна особь на 50 - 80 л. Фотопериод - 12 ч : 12 ч. Температура воды была в

пределах 7 - 9° С, что соответствовало температурным условиям гипоксических зон. В данных условиях рыбу содержали в течение 30 - 45 сут с целью адаптации и снятия стресса, вызванного отловом и транспортировкой. В этот период, а также в течение всего опыта их кормили фаршем из малоценных видов рыб. Суточный пищевой рацион составлял 6 - 7 % от массы тела. В экспериментах использовали активно питающихся, подвижных особей.

Табл. 1 Общая характеристика материала, использованного в работе

Виды рыб	L, см	W, г	Пол, стадия зрелости гонад
<i>Liza aurata</i> (Risso, 1810) - сингиль	15,9 - 28,0	52,2 - 275,6	♂*, ♀, п - IV
<i>Liza hamatocheila</i> (Temminck & Schlegel, 1810) - пиленгас	12,7 - 36,5	25,6 - 515,3	6*9, 11 - III
<i>Mugil saliens</i> (Risso, 1810) - остронос	20,7 - 31,2	126,2 - 340,5	♀ ? , н - III
<i>Trachurus mediterraneus</i> (Steindachner, 1865) - ставрида	12,6 - 18,4	21,0 - 43,6	III
<i>Engraulis encrasicolus</i> (L., 1758) - хамса	8,4 - 12,7	8,3 - 13,1	6*9, и - III
<i>Neogobius melanostomus</i> (Pallas, 1814) - бычок-кругляк	9,7 - 22,0	22,8 - 79,3	IV
<i>Mesogobius batrachocephalus</i> (Pallas, 1814) - бычок-мартовик	15,2 - 27,4	42,9 - 146,6	6*9, и - III
<i>Zosterisessor ophiocephalus</i> (Pallas, 1814) - бычок-травяник	12,0 - 18,9	40,2 - 91,5	III
<i>Plalichthys flesus</i> (L., 1758) - глосса	17,5 - 27,1	105,1 - 328,5	IV
<i>Scorpaena porcus</i> (L., 1758) - скорпена	10,7 - 17,0	63,6 - 133,7	♀2, 11 - III

Примечание: L - длина тела; W - вес тела

Экспериментальная часть работы выполнена на специально разработанном стенде, позволявшем поддерживать заданную температуру и концентрацию кислорода в воде в течение неограниченного времени. Критические и пороговые напряжения кислорода определяли респирометрически. Объём респирометра подбирался в соответствии с размерами рыбы. Экспозиция составила 1 ч при температуре воды $7 \pm 1^\circ \text{C}$. Напряжение кислорода в воде контролировали потенциометрически. Использовали кислородный электрод Е-5046 ("Radiometer", Дания), соединённый с кислородным модулем кислотно-щелочного анализатора ОР-210.

Кривые кислородного насыщения крови строили по методу Таккера в модификации (Кляшторин, Саликзянов, 1980). Измерения выполняли при PCO_2 в газовой среде тонометра - 4,0 гПа и температуре 7°C , параллельно регистрируя рН раствора при помощи кислотно-щелочного анализатора ОР-210 ("Radelkis", Венгрия).

Статистическая обработка и графическое оформление результатов проведены с применением стандартного пакета Grapher (версия 1.25). Результаты представлены в виде $x \pm Sx$. Достоверность различий оценивали по t-критерию Стьюдента. О нормальности распределения судили по сопоставлению абсолютных величин средней арифметической и моды.

Респирометрические исследования..

Исходное напряжение кислорода в морской воде (P_{sp}) составляло 164 - 165 гПа (8,0 - 8,2 мг л⁻¹). Наименее чувствительным к изменению концентрации кислорода в среде являлся бычок-кругляк (табл. 2). Переход на зависимое дыхание у него происходил при наиболее низких напряжениях кислорода в среде - $35,6 \pm 2,2$ гПа. Наиболее чувствительным к дефициту кислорода оказался другой малоподвижный донный вид - бычок-травяник. Величина P_{sp} у него была на 52,5 % ($p < 0,001$) выше. Диапазон устойчивого потребления кислорода ($P_{scr.-kp}$) у

этих видов составлял соответственно $128,4 \pm 2,2$ и $109,7 \pm 1,7$ гПа ($p < 0,001$). Остальные виды занимали промежуточное положение. Дос-

точно неожиданным является сравнительно низкая чувствительность к содержанию кислорода в воде пелагических видов.

Виды рыб	n	$P_{кр.}$, гПа	$P_{пор.}$, гПа	$P_{ср.-кр.}$, гПа	$P_{кр.-пор.}$, гПа
Пелагические виды					
Сингиль	9	$45,2 \pm 1,2$	$25,0 \pm 1,0$	$118,8 \pm 1,2$	$20,3 \pm 1,6$
Остронос	7	$48,0 \pm 2,0$	$26,4 \pm 1,1$	$115,9 \pm 1,9$	$21,6 \pm 1,6$
Пиленгас	8	$44,3 \pm 1,1$	$22,0 \pm 0,9$	$119,8 \pm 1,1$	$22,2 \pm 1,1$
Ставрида	10	$46,3 \pm 1,0$	$26,0 \pm 0,7$	$117,7 \pm 1,0$	$20,3 \pm 1,2$
Хамса	10	$51,8 \pm 0,9$	$29,9 \pm 1,0$	$112,3 \pm 0,9$	$21,8 \pm 1,1$
Донные виды					
Бычок-кругляк	10	$35,6 \pm 2,2$	$4,9 \pm 1,1$	$128,4 \pm 2,2$	$30,8 \pm 2,4$
Бычок-мартовик	9	$41,2 \pm 1,8$	$10,5 \pm 0,8$	$122,8 \pm 1,8$	$30,7 \pm 1,4$
Бычок-травяник	7	$54,3 \pm 1,7$	$14,6 \pm 0,8$	$109,7 \pm 1,7$	$39,8 \pm 1,5$
Глосса	8	$49,9 \pm 1,6$	$14,7 \pm 0,9$	$114,1 \pm 1,6$	$35,2 \pm 1,6$
Скорпена	10	$33,1 \pm 0,9$	$10,6 \pm 0,7$	$130,9 \pm 0,9$	$22,5 \pm 1,1$

Табл. 2. Критические и пороговые значения напряжения кислорода, рассчитанные для донных и пелагических видов морских рыб

Примечание: $P_{кр.}$ – критическое напряжение кислорода; $P_{пор.}$ – пороговое напряжение кислорода; $P_{ср.}$ – напряжение кислорода в среде; n – число особей

Оценку устойчивости рыб к внешней гипоксии проводили по величине пороговой концентрации кислорода ($P_{пор.}$). Как следует из табл. 2, донные виды переносят более низкие концентрации кислорода в среде. Различия достигали 1,5 – 6,1 раз ($p < 0,001$). Наименьшие значения $P_{пор.}$ характерны для бычка-кругляка. При постановке эксперимента у двух особей данного вида отмечали способность переносить абсолютную аноксию. Для донных рыб характерен также более широкий диапазон зависящего дыхания ($P_{кр.-пор.}$). Для сравнения, у бычка-травяника он составлял $39,8 \pm 1,5$ гПа,

тогда как у сингиля – $20,3 \pm 1,6$ гПа, что на 96,1 % ($p < 0,001$) выше.

Кривые кислородного насыщения крови. Кровь донных рыб отличалась повышенным сродством к кислороду. В сравнении с пелагическими видами кривые кислородного насыщения крови у малоактивных рыб располагались левее (рис. 1). Результаты, представленные в табл. 3, также отражают данную закономерность. Об этом свидетельствуют более низкие величины P_{95} и P_{50} у донных видов, при этом минимальные значения отмечены для скорпены и бычка-кругляка.

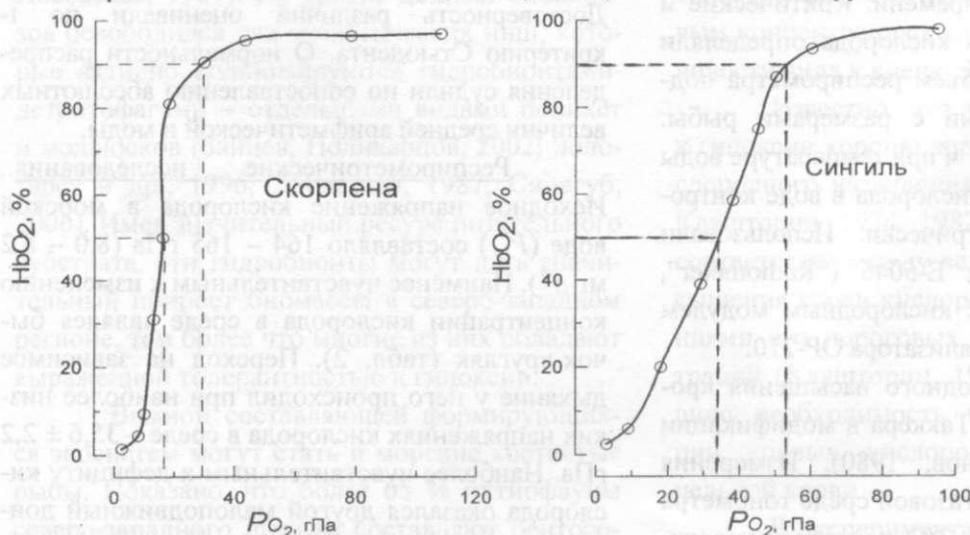


Рис. 1 Примеры кривых кислородного насыщения крови донных и пелагических рыб

6 – 12 гПа и не всегда были статистически выражены. В то же время у пелагических рыб они достигали 21 – 31 гПа ($p <$

Сопоставление величин P_{95} и $P_{кр.}$ показало, что у малоактивных рыб существует практически полное соответствие: различия между данными показателями составляли всего

0,01 – 0,001). Это означает, что, несмотря на снижение насыщения крови кислородом, интенсивность окислительных процессов в организме данной экологической группы рыб

Сравнительная оценка толерантности к гипоксии.

сохранялась на прежнем уровне.

При сопоставлении величин P_{so} и P_{sp} наблюдалась обратная картина. У пелагических видов выявлено почти полное соответствие рассматриваемых величин: различия не превышали 2 гПа. У донных рыб, напротив, пороговая концентрация кислорода существенно

ниже показателя P_{sp} . Разница достигала 4,5 - 12,5 гПа ($p < 0,05 - 0,001$). В наибольшей степени она выражена у бычка-кругляка. Отсюда следует, что, несмотря на практически полную деоксигенацию крови, особи донных видов продолжали существовать.

Виды рыб	п	$P\theta^*$ гПа	P_{zo} , гПа
Пелагические виды			
Сингиль	9	72,7+1,7	26,7 + 0,8
Остронос	7	74,9 ± 2,1	27,4+1,3
Пиленгас	8	65,8± 1,4	22,8 ± 0,7
Ставрида	10	72,8 + 0,8	28,1 + 0,8
Хамса	10	82,6+1,5	31,9 + 0,8
Донные виды			
Бычок-кругляк	10	41,9 + 2,6	17,4 + 0,6
Бычок-мартовик	9	56,2 ± 1,6	18,2 ± 0,8
Бычок-травяник	7	63,4+ 1,5	20,1 + 0,9
Глосса	8	62,0+1,3	22,7 ± 0,9
Скорпена	10	43,0 + 0,9	14,8± 0,5

Табл. 3 Кислородосвязывающие свойства крови у донных и пелагических видов морских рыб

Примечание: P_{so} - величина 95 Ммйого насыщения крови кислородом; P_{sp} - величина полунасыщения крови кислородом; п - число особей

Из результатов сопоставления величин P_{zo} , P_{so} и P_{sp} , P_{mp} следует, что при внешнем дефиците кислорода в организме пелагических и донных рыб, по-видимому, реализуется комплекс разнонаправленных адаптивных реакций. У первых он направлен на поддержание исходного уровня окислительного метаболизма в тканях, у вторых - на обеспечение существования в условиях крайне низких концентраций кислорода в среде.

Сравнительная оценка чувствительности и устойчивости к дефициту кислорода морских рыб разных экологических группировок показала, что наиболее радикальные отличия между представителями донной и пелагической фауны.

Донные рыбы. Придонные слои обычно характеризуются отсутствием активного перемешивания водных масс, вследствие чего обитающие здесь организмы практически постоянно сталкиваются с дефицитом кислорода, а также относительно низкими температурами. Это - одни из ведущих факторов естественного отбора, определяющие существование донных сообществ. Дефицит кислорода и низкие температуры снижают энергетический потенциал тканей гидробионтов. Поэтому большинство из

них ведут малоподвижный образ жизни и не совершают значительных миграций. Донные экотопы фактически воспроизводят условия зон экстремальной гипоксии, а отличия носят в основном количественный характер. Степень гипоксии здесь менее выражена.

Организм донных рыб, действительно, функционально ориентирован на существование в условиях дефицита кислорода: значения P_{mp} существенно ниже величин P_{zo} . В сравнении с пелагическими видами в артериальной крови донных рыб $P\theta$, изначально снижено. Это является в основном следствием ограничения подвижности, что не позволяет использовать таранный тип вентиляции жаберной полости, свойственный подвижным рыбам (Кляшторин, 1982). В результате повышается энергетическая стоимость дыхания, что делает работу жаберного насоса менее эффективной. Это приводит к понижению артериального $P\theta$, что соответствует хроническим формам респираторной гипоксии (Солдатов, Парфенова, 2009).

Артериальная гипоксемия приводит к увеличению числа гипоксических и аноксических зон в мышечной ткани донных рыб (Солдатов, 1998). Это, с одной стороны, усиливает анаэробные процессы, с другой, переориенти-

рует дыхательную цепь митохондрий на работу с низкими величинами P_{O_2} . Содержание терминальной группы цитохромов (*aa3*) существенно повышается, а дыхательная цепь приобретает нескомпенсированный тип организации (Солдатов, 1998). Анаэробные процессы, реализуемые в тканях донных рыб, обычно исключают накопление токсических соединений (лактат) и переводят его в этанол, аланин, CO_2 , глюкозу, жиры (Plante et al., 1998; Raaij et al., 1996; Waarde, 1988; Waversveld et al., 1989).

Важным следствием существования рыб в придонных слоях является рост сродства гемоглобина к кислороду (Солдатов, 1997). Практически у всех изученных донных рыб величина P_{50} была ниже, чем у пелагических. Это позволяет крови насыщаться кислородом при низком P_{O_2} в среде. Установлено, что гемоглобины у ряда видов донных рыб обладали низкой чувствительностью к рН (эффект Бора). Степень кооперативного взаимодействия субъединиц (коэффициент Хилла) у них также была снижена. У некоторых видов (бычок-кругляк) обнаружен гемоглобин, сочетающий высокое сродство к кислороду с повышенной чувствительностью рН, функциональная роль которого существенно повышалась в условиях экстремальной гипоксии (Солдатов и др., 2004).

В клеточных системах (эритроциты) донных рыб в условиях экстремальной гипоксии развивалась группа процессов, названная «метаболическим арестом» (Солдатов и др., 2010). Клетки сохраняли баланс одновалентных катионов (K^+ , Na^+) на цитоплазматической мембране, ресурс АТФ на фоне снижения активностей K^+ , Na^+ -АТФ-азы и гексокиназы, что, по-видимому, отражает их способность регулировать число функционирующих каналов.

Рассмотренная выше информация позволяет констатировать, что представители донной ихтиофауны функционально ориентированы на существование в условиях низкого содержания кислорода. Поэтому их, и, прежде всего, бычка-кругляка и скорпену, следует рассматривать как перспективную группу организмов, способную колонизировать зоны экс-

тремальной гипоксии северо-западного шельфа Чёрного моря. Наблюдения, выполненные в этом районе, подтверждают эти положения (Зайцев и др., 1987; Фащук и др., 1991; Хуторной, 2006). В гипоксических акваториях Мирового океана также доминируют малоподвижные рыбы (Kuharev, 1998; McEnroe et al., 1998).

Пелагические рыбы характеризуются высокой подвижностью и способностью перемещаться на значительные расстояния. Они практически не сталкиваются с дефицитом кислорода; их организм функционально ориентирован на высокую интенсивность энергетического обмена, которая в 3 - 7 раз выше, чем у донных рыб. Поэтому их относят к оксифильной группе организмов. Об этом свидетельствуют и существенные различия в значениях P_{50} и P_{90} , полученные в настоящей работе.

Величины массопереноса кислорода артериальной кровью у пелагических рыб в 2 - 8 раз выше, чем у донных. В основе этого лежит высокая скорость объёмного тканевого кровотока (мышцы) и повышенная кислородная ёмкость крови. Гемоглобины отличаются низким сродством к кислороду, что облегчает процесс деоксигенации крови на тканевом уровне и способствует высвобождению повышенных количеств кислорода (Солдатов, 1997). Скелетные мышцы пелагических рыб имеют высокую плотность капилляров и повышенное содержание миоглобина и цитохромов. Дыхательная цепь митохондрий при этом отличается скомпенсированным типом стехиометрии цитохромов (Солдатов, 1998). Всё это свидетельствует о том, что тканевые структуры подвижных рыб не сталкиваются с дефицитом кислорода.

Приведённые выше факты позволяют говорить о том, что представители пелагической ихтиофауны не могут встречаться в гипоксических акваториях. Однако факты свидетельствуют об обратном. Так, в Аденском заливе на глубинах 150 - 300 м при концентрации кислорода в воде менее 0,5 мг л⁻¹ обнаружены значительные скопления скумбрии (*Scomber japonicus*) и ставриды (*Trachurus* sp.) (Kuharev, 1998). В гипоксических акваториях

северо-западного шельфа Чёрного моря отмечаются разреженные скопления мерланга (*Merlangius merlangus*) и шпрота (*Sprattus sprattus phalericus*) (Зуев, 2000; Фащук и др., 1991; Хуторной, 2006). Данные факты пока трудно объяснимы, поскольку эти виды рыб в условиях эксперимента не выдерживают снижения насыщения воды кислородом менее, чем на 40 %, что показано и в настоящей работе.

Вместе с тем, при изучении процесса адаптации пелагических рыб (сингиль) к условиям гипоксии была выявлена группа компенсационных процессов, которая функционально приближала их организм к донным видам рыб. В дыхательной цепи митохондрий скелетных мышц отмечался рост содержания цитохромов терминальной группы (*ааз*) и снижение уровня цитохрома *В*, что приближало организацию цепи к некомпенсированному типу и отражало процесс адаптации к низкому P_{O_2} (Солдатов, Савина, 2008). На основе перестройки гетерогенной структуры гемоглобина происходил рост сродства крови к кислороду. Одновременно понижалась чувствительность пигмента к рН. Это способствовало насыщению крови кислородом при низком P_{O_2} в воде.

Сходные процессы выявлены при адаптации пелагических рыб (пиленгас, сингиль) к условиям гиподинамии и гипотермии, которые, как отмечено выше, дополняют условия гипоксических акваторий Мирового океана и Чёрного моря (Солдатов, Парфенова, 2009а, б). Всё это говорит о том, что пелагические рыбы располагают молекулярными и физиологическими системами, позволяющими осуществлять процесс адаптации к внешней гипоксии. Однако

это требует радикальной перестройки метаболизма с переориентацией его на анаэробные источники энергии и низкий уровень окислительных процессов в тканях. Безусловно, этот процесс носит более сложный и продолжительный характер, чем у донных рыб. Можно предположить, что легче всего он будет протекать у холодолюбивых рыб, организм которых адаптирован к низким температурам и соответственно к пониженной интенсивности метаболизма.

Таким образом, гипоксические акватории оказывают комплексное действие на организм гидробионтов, которое проявляется в сочетании экстремальной гипоксии, гипотермии и гиподинамии. Ведущим среди них является острый дефицит кислорода, значительно ограничивающий энергетический обмен организма. Физиологические и молекулярные системы донных видов рыб изначально ориентированы на функционирование в условиях внешней гипоксии, гипотермии и пониженных скоростей энергетического обмена. Это позволяет рассматривать данную группу организмов как перспективную в освоении зон экстремальной гипоксии. Организм пелагических рыб функционально ориентирован на высокий уровень метаболических процессов, но у ряда видов имеются функциональные и молекулярные системы, позволяющие адаптироваться к дефициту кислорода, низким температурам и ограниченной подвижности. При соответствующей направленности естественного отбора можно ожидать, что отдельные виды высокоподвижных рыб смогут существовать в условиях внешней гипоксии.

Берлинский Н. Н., Дыханов Ю. М. К вопросу о формировании придонной гипоксии в северо-западной части Чёрного моря // Экология моря. - 1991.-Вып. 38.-С. 11 - 15.

Гаркавая Г. П., Богатова Ю. И. Кислородный режим // Северо-западная часть Черного моря: биология и экология. - Киев: Наук, думка, 2006. - С. 69 - 74.

Долинин В. А. Зависимость основных параметров дыхательной функции у рыб различной подвиж-

ности и оксифильности от условий среды // Вопр. ихтиологии. - 1974.-**14**, № 1.-С. 144-151.

Еременко Т. И. Макрофитобентос: эколого-флористическая характеристика // Северо-западная часть Черного моря: биология и экология. - Киев: Наук, думка, 2006. - С. 209 - 214.

Зайцев Ю. П., Бряцев В. А., Фащук Д. Я. и др. Экосистема северо-западного шельфа Черного моря в условиях антропогенного воздействия // Антропогенное эвтрофирование природных вод: Мат. III

- Всесоюзн. симп, Москва, сент. 1983 г. - Черногловка, 1985.-С. 49-72.
- Зайцев Ю. П., Гаркавая Г. П., Нестерова Д. А. и др. Современное состояние экосистемы северо-западной части Черного моря // Современное состояние экосистемы Черного моря. - М.: Наука, 1987.-С. 216-228.
- Зайцев Ю. П., Поликарпов Г. Г. Экологические процессы в критической зоне Черного моря: синтез результатов двух направлений исследований с середины XX до начала XXI веков // Морск. экол. журн. - 2002. - 1, № 1. - С. 33 - 55.
- Золотарёв П. Н., Литвиненко Н. М., Терентьев А. С. Пространственно-временные масштабы заморных явлений и сукцессионные изменения в структуре донных сообществ под их влиянием // Тр. ЮгНИРО. - 1996. - 42. - С. 239 - 242.
- Кляшторин Л. Б. Водное дыхание и кислородные потребности рыб. - М.: Легкая и пищ. пром-сть, 1982,- 168 с.
- Кляшторин Л. Б. О связи некоторых параметров дыхания и характеристик крови рыб // Тр. ВНИРО. - 1974. - 100. - С. 98 - 102.
- Кляшторин Л. Б., Саликзянов Р. Ф. Определение кривых кислородного насыщения крови рыб // Биол. внутр. вод. - 1980. - № 44. - С. 68 - 71.
- Лосовская Г. В. Донные биоценозы северо-западной части Черного моря в условиях антропогенного воздействия // Гидробиол. журн. - 1987. - 23, № 1. - С. 21 - 26.
- Синегуб И. А. Макрозообентос: 1984 - 2002 гг. // Северо-западная часть Черного моря: биология и экология. - Киев: Наук, думка, 2006. - С. 276 - 286.
- Солдатов А. А. Кислородно-диссоциационные свойства крови и состав внутриэритроцитарной среды у морских рыб с различной двигательной активностью // Журн. эволюц. биохим. физиол. - 1997. - 33, № 6. - С. 607-614.
- Солдатов А. А. Особенности организации цитохромных систем и кислородный режим скелетных мышц морских рыб // Укр. биохим. журн. - 1998. - 70, № 4. - С. 46-51.
- Солдатов А. А., Парфенова И. А. Развитие тканевой гипоксии у кефали-пиленгаса в условиях садкового содержания // Рыбне господарство України. - 2009.-Вип. 66.-С. 180- 184.
- Солдатов А. А., Парфенова И. А. Напряжение кислорода в крови, скелетных мышцах и особенности тканевого метаболизма кефали-сингиля в условиях экспериментальной гипотермии // Проблемы криобиологии. - 2009. - 19, № 3. - С. 290 - 300.
- Солдатов А. А., Парфенова И. А., Коношенко С. В. Гемоглобиновая система черноморского бычка-кругляка в условиях экспериментальной гипоксии // Укр. биохим. журн. - 2004. - 76, № 3. - С. 85 - 90.
- Солдатов А.-А., Парфенова И. А., Новицкая В. Н. Содержание одновалентных катионов и АТФ в эритроцитах морских рыб при экспериментальной гипоксии // Укр. биохим. журн. - 2010. - 82, № 2. - С. 36-41.
- Солдатов А. А., Савина М. В. Влияние гипоксии на содержание и стехиометрию цитохромов в мышцах кефали-сингиля *Liza aurata* R. // Журн. эволюц. биохим. физиол. - 2008. - 44, № 5. - С. 508 - 512.
- Фащук Д. Я., Самышев Э. З., Себах Л. К., Шляхов В. А. Формы антропогенного воздействия на экосистему Черного моря и ее состояние в современных условиях // Экология моря. - 1991. - Вып. 38. - С. 19-27.
- Фесюнов О. Е., Назаренко М. Ф. Геоморфологические и экологические особенности зоны гипоксии северо-западного шельфа Черного моря // Экология моря. - 1991. - Вып.37. - С. 20 - 26.
- Хуторной С. А. Рыбы прибрежной зоны // Северо-западная часть Черного моря: биология и экология. - Киев: Наук, думка, 2006. - С. 309 - 314.
- Kuharev N. Extraordinary oxygen regime as a phenomenon of the Arabian upwelling: Life and concentrations of fish in the hypoxia zone - rule or exception? // Int. Conf. the Paradi Assoc. and the Fish. Soc. of Africa, Grahamstown (South Africa), 13-18 Sept 1998. - Abstracts, 1998. - P. 299.
- McEnroe M., Woodhead P., Crocker C. Life in the extreme environment of an upwelling system physiological attributes of fishes living in extreme hypoxia in the nutrient-rich Benguela system // 33 Europ. Mar. Biol. Symp.: Abstracts, Wilhelmshaven. - Germany, 1998.-P. 51.
- Plante S., Chabot D., Dutil J. Hypoxia tolerance in Atlantic cod // J. Fish Biol. - 1998. - 53, N 6. - P. 1342 - 1356.
- Raaij M. T. M., Thillart G. E. E. J. M., Vianen G. J. et al. Substrate mobilization and hormonal changes in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* L.) and common carp (*Cyprinus carpio* L.) during deep hypoxia and subsequent recovery // J. Comp. Physiol. - 1996. - 166, N7. - P. 443-452.
- Waarde A. Biochemistry of non-protein nitrogenous compounds in fish including the use of amino acids for anaerobic energy production // Comp. Biochem. Physiol. - 1988. - 91 B, N 2. - P. 207 - 228.
- Waversveld J., Addink A.D.F., Thillart G. The anaerobic energy metabolism of goldfish determined by simultaneous direct and indirect calorimetry during anoxia and hypoxia // J. Comp. Physiol. - 1989. - 159 B, N 3.-P. 263-268.

ГЛАВА 11

ЭКОТОКСИКОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ МАССОВЫХ ПРИБРЕЖНЫХ ВИДОВ ЧЕРНОМОРСКИХ РЫБ

Оценка состояния популяций массовых прибрежных видов рыб Чёрного моря, характеризующегося высокой плотностью прибрежного населения и его активной хозяйственной деятельностью, в результате которой в море попадает множество загрязнителей, может дать информацию о качестве рыбных ресурсов шельфовой зоны и состоянии среды их обитания. Совершенно очевидно, что для получения подобной информации необходимо задействовать достаточное количество показателей, отражающих статус экосистемы на разных уровнях её биологической организации. Это - сложная задача, так как в данном случае следует рассматривать каждый компонент сообщества, а также их совокупность и взаимоотношения. Может быть применён и альтернативный вариант, когда в сообществе выделяют какой-либо ключевой элемент (биомонитор, вид-биоиндикатор, тест-объект), который доступен для исследований и по состоянию которого можно судить о среде его обитания (Руднева,

2006; Galloway, 2006). Наиболее оптимальным для решения этих проблем представляется использование в качестве биомониторов таких видов, которые являются промысловыми и употребляются в пищу. В этом случае можно получить информацию не только о состоянии популяций и среды их обитания, но и дать наиболее достоверный прогноз экологического риска и реальной угрозы для здоровья людей. Исследования в данном формате могут послужить основой для разработки систем выявления раннего неблагополучия («early warning system») морских объектов и своевременного предупреждения существующей опасности для человека (Bowen, Depledge, 2006).

Нами исследовано состояние ресурсов некоторых массовых промысловых видов рыб, отловленных в прибрежных районах г. Севастополя (в бухтах Мартынова и Карантинная), с использованием популяционных, морфофизиологических и биохимических параметров этих видов.

11.1. Применение биомаркеров и биоиндикаторов для оценки состояния рыб в бухтах с разным уровнем антропогенной нагрузки

Султанка *Mullus barbatus ponticus* (Essipov) - один из важнейших промысловых видов Чёрного моря. Её ежегодные уловы, по данным Севастопольской инспекции по охране и производству рыбных запасов и регулированию рыболовства КрымАзЧеррыбвода, в исследуемый период колебались от 11,3 т в 2004-м до 41,9 т в 2006 г. Для анализа влияния загрязнения на этот промысловый вид нами изучено состояние султанки, отловленной в двух севастопольских бухтах с разным уровнем антропогенной нагрузки. В качестве критериев оценки состояния рыб применяли комплекс морфофизиологических, микробиологических и биохимических параметров.

Рыб отлавливали в 2003 - 2009 гг. с помощью донных ловушек в бухтах Мартынова и Карантинная, различающихся уровнем антропогенной нагрузки. В бухте Карантинная находится постоянный выпуск городских сточных вод, в бухте Мартынова - аварийный выброс, который функционирует нерегулярно. В то же время бухта Мартынова является закрытой и подвержена большей рекреационной нагрузке, тогда как бухта Карантинная свободно сообщается с открытой частью моря.

Биологический анализ и расчёт индексов печени (ИП), селезёнки (ИС), гонадосоматического индекса (ГСИ), упитанности (Упит.) проводили по общепринятым ихтиоло-

гическим методам (Правдин, 1966). Возраст рыб определяли по чешуе.

Содержание нитрозаминов (НА) в замороженных тканях рыб идентифицировали хроматографическим методом. Кровь отбирали из хвостовой артерии, получали гемолизаты, в которых определяли активность антиоксидантных ферментов каталазы, супероксиддисмутазы (СОД), пероксидазы, глутатионредуктазы (ГР), глутатион-8-трансферазы (ГТ) спектрофотометрическими методами. Активность ферментов рассчитывали на мг гемоглобина в минуту. В сыворотке крови анализировали активность лизоцима и уровень малых циркулирующих иммунокомплексов (ЦИК) по селективной преципитации комплексов «антиген-антитело» в растворе полиэтиленгликоля с последующим фотометрическим определением оптической плотности преципитата. Уровень микробного загрязнения тканей рыб анализи-

ровали по содержанию мезофильных аэробных и факультативных анаэробных микроорганизмов (МАФАМ) и бактерий группы кишечной палочки (БГКП) общепринятыми микробиологическими методами (Инструкция., 1991). Сравнение данных осуществляли с использованием t -критерия Стьюдента. Результаты считали достоверными при $p < 0.05$.

Анализ биологических, токсикологических и микробиологических параметров султанки из двух акваторий позволил выявить определённые различия. В уловах соотношение самок и самцов в двух бухтах различается незначительно (1:0.52 в бухте Карантинная и 1:0.74 в бухте Мартынова). Подобное соотношение самок и самцов характерно для 1 - 3- годовалых особей, а у 4 - 5-летних рыб это показатель смещается в сторону выраженного доминирования самок над самцами (рис. 1).

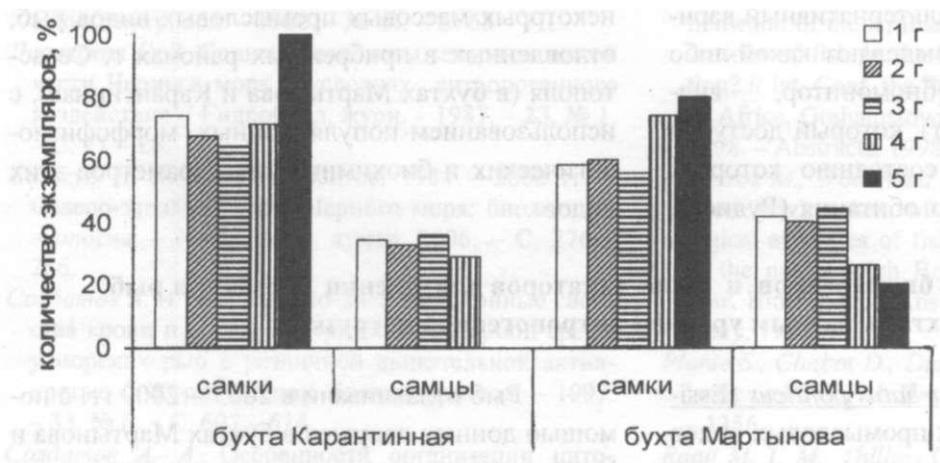


Рис. 1 Соотношение полов в популяции султанки, отловленной в двух бухтах в районе Севастополя

Размеры и масса самок и самцов султанки, а также упитанность достоверно ($p < 0,01$) ниже у рыб из бухты Мартынова (табл. 1). Индекс печени самок выше у особей из этой же бухты, а индекс селезенки - ниже. У самцов ИП выше, а ИС ниже у особей из бухты Карантинная, что может быть обусловлено изменением или нарушением функционального состояния исследуемых органов. В то же время достоверных различий ИП и ИС у рыб, обитающих в двух исследуемых бухтах, не обнаружено, а отличия длины, массы и упитанности незначительны. В связи с выраженными разли-

чиями ИП и ИС у рыб из двух бухт представляло интерес оценить содержание токсичных компонентов в их тканях. Результаты исследований показали, что содержание НА в мышцах рыб, обитающих в бухте Карантинной, достоверно больше этого показателя у рыб из бухты Мартынова ($1,4 \pm 0,1$ против $1,1 \pm 0,1$ нг кг⁻¹ соответственно). Эти величины не превышают принятых на Украине ПДК, но могут свидетельствовать о различии процессов накопления и образования этих веществ в организме рыб из двух местообитаний.

Экотоксикологическая оценка состояния популяций прибрежных рыб

Табл. 1 Морфофизиологические параметры ($M \pm t$) самок и самцов султанки, отловленной в двух бухтах в районе г. Севастополя

Пол ^{^**Sv.} Бухта Параметр	Самки		Самцы	
	Карантинная n=712	Мартынова n=446	Карантинная n=374	Мартынова n=331
Общая длина (TL), см	14,224 ± 0,078*	13,446 ± 0,081	12,564 ± 0,077*	12,159 ± 0,061
Стандартная длина (S1), см	11,381 ± 0,063*	10,814 ± 0,066	9,944 ± 0,059*	9,689 ± 0,052
Масса рыб, г	29,462 ± 0,493*	24,628 ± 0,5	19,046 ± 0,379*	16,903 ± 0,272
ИП, %	1,88 ± 0,02	1,92 ± 0,033	1,510 ± 0,047	1,377 ± 0,126
ГСИ, %	3,042 ± 1,719	4,882 ± 0,139	2,757 ± 0,092*	3,749 ± 0,205
ИС, %	0,152 ± 0,011	0,144 ± 0,006	0,141 ± 0,016	0,168 ± 0,012
Упит., %	1,719 ± 0,007*	1,627 ± 0,008	1,689 ± 0,009*	1,636 ± 0,013

Примечание: * - различия достоверны по сравнению с показателями рыб из бухты Мартынова ($p < 0,05-0,01$). ИП, ИС и ГСИ - рассчитывались как процентное соотношение массы органа (печени, селезёнки, гонад) к массе тушки. Упитанность = масса тушки * 100/S1¹.

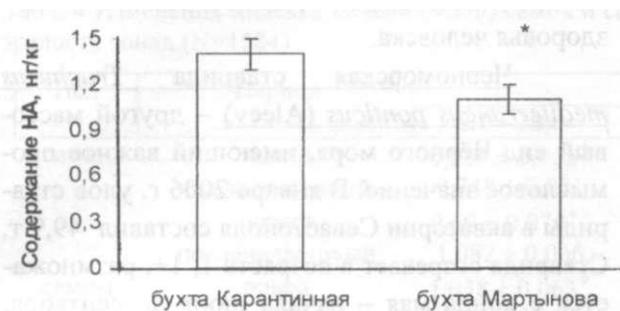


Рис. 2 Содержание нитрозаминов в тканях султанки из двух бухт г. Севастополя

Известно, что ксенобиотики, аккумулированные в организме рыб, подвергаются биотрансформации и детоксикации с помощью специально адаптированных защитных молекулярных систем. Следовательно, информация об их функционировании может характеризовать состояние организма и его адаптационные возможности. В связи с этим проанализирована активность ферментов защитной антиоксидантной системы крови рыб из двух бухт (табл. 2). Активность каталазы у рыб из бухты Карантинная значительно превышает соответствующие показатели особей из бухты Мартынова ($p < 0,01$). Активность ГТ выше в крови рыб, отловленных в бухте Мартынова ($p < 0,05$). В остальных случаях существенных различий активности исследуемых ферментов не обнаружено.

Для оценки риска, помимо загрязнения химическими токсикантами, важно знать наличие патогенных микроорганизмов в гидробионтах, в частности, концентрацию МАФАМ

и БГКП, являющихся индикаторными бактериями при определении экологической опасности. Результаты микробиологического анализа не выявили наличия кишечной палочки в тканях султанки из обеих бухт, тогда как уровень МАФАМ почти в 1,5 раза превалировал в мышцах рыб из бухты Мартынова (Омельченко и др., 2005). Показатели состояния иммунной системы крови, отражающие способность организма противостоять патогенным бактериям (табл. 3) позволяют заключить, что достоверных различий между показателями состояния иммунной системы рыб из двух бухт не существует. Однако следует отметить выраженную тенденцию повышения уровня ЦИК у особей, отловленных в бухте Мартынова, в мышцах которых содержится больше МАФАМ.

Таким образом, результаты исследований свидетельствуют о том, что, несмотря на сходство морфофизиологических параметров султанки из двух севастопольских бухт, ряд показателей, характеризующих состояние защитных систем организма рыб, существенно различается. В частности, активность ключевого фермента детоксикации ксенобиотиков каталазы повышена в крови рыб, содержащих большее количество этих опасных веществ.

Фермент	Бухта Мартынова n=26	Бухта Карантинная n=13
каталаза, мг Н ₂ О ₂	0,43 ± 0,04	0,73 ± 0,05*
СОД, усл. ед.	283,25 ± 35,92	365,50 ± 50,97
пероксидаза, опт. ед.	4,61 ± 1,01	2,98 ± 1,07
ГР, нмоль НАДФН	6,31 ± 0,98	3,69 ± 1,50
ГТ, нмоль конъюгата	36,18 ± 8,45	15,31 ± 2,36*

Табл. 2 Активность антиоксидантных ферментов (на мг Нб/мин, М±т) в эритроцитах крови султанки, отловленной в двух бухтах в районе Севастополя
Примечание: * - достоверные отличия параметров рыб из двух бухт (p < 0,05-0,01); n - количество особей

Иммунологические показатели	Бухта Мартынова	Бухта Карантинная
Лизоцим, мкг/мл	52,26 ± 25,09	52,05 ± 21,33
ЦИК, ед.опт.плот.	423,55 ± 185,81	87,83 ± 25,81

Табл. 3 Иммунологические показатели сыворотки крови султанки (М±т), отловленной в бухтах в районе Севастополя

Одновременно активность ГТ снижена, что может свидетельствовать об истощении функции фермента в результате усиленного образования метаболитов в процессе биотрансформации чужеродных веществ в печени. Это подтверждают данные об увеличении значений ИП у самцов рыб, обитающих в бухте Карантинной и содержащих большее количество НА. Очевидно, в этом случае происходит активация процессов биотрансформации в печени рыб, направленная на деградацию токсиантов, в том числе НА, что сопряжено с нарушением нормального состояния гепатоцитов (Руднева, 2006). В то же время об индукции защитных реакций рыб, в большей степени заражённых патогенными микробами, свидетельствует повышение содержания ЦИК в сыворотке крови султанки из бухты Мартынова.

Несмотря на то, что султанка в настоящее время находится в относительно благополучном состоянии, о чём свидетельствует увеличение её промысла и доминирование этого вида в уловах в 2003 - 2009 гг. по сравнению с предыдущими годами, состояние рыб из двух исследуемых акваторий различается. Эти различия проявляются в большей степени на молекулярном уровне, отражающем степень активности защитных систем - антиоксидантной и иммунной.

Совершенно очевидно, что содержание ксенобиотиков и патогенных микробов в организме (в данном случае НА и МАФAM) в значительной степени модифицирует биохимический статус рыб, что необходимо учитывать

при анализе качества морепродуктов, при разработке критериев состояния морской среды и оценке экологического риска, в том числе для здоровья человека.

Черноморская ставрида *Trachurus mediterraneus ponticus* (Aleev) - другой массовый вид Чёрного моря, имеющий важное промысловое значение. В январе 2006 г. улов ставриды в акватории Севастополя составил 49,9 т. Ставрида созревает в возрасте 1,1+, размножается с конца мая - начала июня до сентября. Определение состояния популяций ставриды представляет практический интерес, в связи с чем мы провели комплексное исследование морфофизиологических и биохимических параметров рыб и влияние на них уровня антропогенной нагрузки.

Биологический анализ ставриды, расчёт ИП и анализ его зависимости от пола, размера рыб (стандартная длина S1 - длина от рыла до конца позвоночного столба) и стадии развития половых продуктов проводили по методам, описанным ранее. Рыб отлавливали с 25.02.2003 по 26.12.2005 гг.

Изучение индекса печени ставриды проводили на особях, обитавших в бухтах Карантинная и Севастопольская, включая Мартынову и Александровскую, а также в бухтах Стрелецкая, Балаклавская, в районе мыса Фиолент, в прибрежной зоне у Ялты и кавказского побережья Чёрного моря. Для оценки зависимости ИП от уровня антропогенной нагрузки сравнивали экземпляры из бухты Карантинная, как акватории средней степени загрязнённости,

и Севастопольской, как наиболее загрязнённой. Обработано 2505 экз. ставриды: 1103 самки и 1034 самца.

Установлено, что ИП самок ставриды в большинстве случаев был выше ИП самцов одинаковых размерных групп и находящихся на одной стадии зрелости (табл. 4). Эти отличия связаны с тем, что в печени самок происходит синтез белков, необходимых для построения генеративной ткани. Подобные закономерности отмечены нами и другими исследователями для других видов морских рыб (Кузьминова, 2006; Шатуновский, 1971).

ИП самок повышен в посленерестовый период и период покоя для размерных групп 8,1 - 10,0 и 14,1 - 16,0 см, в период покоя и нерестовый - у размерных групп 10,1 - 12,0 см, в нерестовый и посленерестовый периоды - у особей длиной 12,1 - 14,0 см. У самок ставриды, относящихся к размерной группе 8,1 - 10,0 и 10,1 - 12,0 см, величины ИП имеют близкие значения во все периоды репродуктивного цикла, также как у особей со стандартной длиной 12,1 - 14,0 и 14,1 - 16,0 см.

Табл. 4 Изменения индекса печени (M±t) самок и самцов ставриды в зависимости от размера рыб и стадии зрелости гонад (N=1584)

Пол	Период	Размерные группы, SL, см			
		8,1 - 10,0	10,1 - 12,0	12,1 - 14,0	14,1 - 16,0
самки	покой	0,939±0,055'	1,012 ±0,044*	1,099 ±0,39*	1,163 ±0,140*
	преднерестовый	0,748±0,071	0,702±0,040*	0,735 ±0,046*°	0,201 ±0,026*'
	нерест	0,69 ±0,070*°	1,014 ±0,044*°	1,173 ±0,049**	1,145±0,115
	посленерестовый	1,082 ±0,066	0,95 ±0,052°	1,400 ±0,083*	1,241 ±0,102
самцы	покой	1,038 ±0,063*	0,977 ±0,049*	1,064 ±0,536	1,018 ±0,108*
	преднерестовый	0,686 ±0,099°	0,670±0,032*°	0,735 ±0,272	0,605 ±0,049
	нерест	0,731 ±0,071*	0,878 ±0,053	0,815 ±0,068*	0,883 ±0,129
	посленерестовый	0,999±0,109	1,020 ±0,114	1,164 ±0,131	0,707

Примечание: * - значения ИП самок достоверны по отношению к ИП самцов; * - достоверные отличия ИП рыб одного пола и одной размерной группы, находящихся в одном периоде по отношению к последующему; ° - достоверные отличия ИП рыб одного пола, имеющих одну стадию зрелости, одной размерной группы по отношению к последующей

Величины ИП самцов всех изученных размерных групп, находящихся на одной стадии зрелости, имели сходство. У самок и у самцов в преднерестовый период величины ИП были ниже соответствующих показателей в другие периоды репродуктивного цикла. Данный факт доказывает специфику изменения ИП у ставриды по сравнению с ранее изученными видами. Так, ранее нами отмечено, что ИП мерланга и морского ерша, напротив, имеют наибольшие величины в преднерестовый и нерестовый периоды (Кузьминова, 2005, 2006). Такая же закономерность установлена для показателей содержания жира в печени мерланга и ерша, тогда как у черноморской ставриды, барабули и спикеры выявлена противоположная тенденция, характеризующаяся увеличением концентрации

жира в мышцах в августе, после массового нереста, и остающаяся на высоком уровне до апреля (Шульман, 1972). Эти отличия в величине ИП в разные периоды репродуктивного цикла (и сезона) можно объяснить тем, что ставрида - типичный теплолюбивый вид, в то время как у холодолюбивых видов реакция - противоположная (Шульман, 1972).

Полученные нами данные о том, что после нереста ИП ставриды увеличивается, хорошо согласуются с результатами других авторов, установивших, что «в период осеннего посленерестового, или предзимовального нагула, содержание гликогена в мышцах ставриды увеличивается по сравнению с летним, то есть нерестовым сезоном. Запасы мышечного гликогена используются наиболее интенсивно в период

зимовки, когда поступление пищи резко сокращено» (Шульман, 1972).

В то время как в преднерестовый период большинство видов рыб интенсивно питается, что сопровождается увеличением ИП, ставрида после зимовки практически не питается, особенно при низкой температуре воды, и ИП ещё имеет небольшое значение. Кроме того, после зимовального периода ставрида поднимается из глубин и совершает миграции от открытых вод к побережью, что сопровождается энергетическими затратами и не способствует увеличению веса печени. Немаловажными являются фактор температуры, а также содержание жира в мышечной ткани и в печени ставриды. Во время зимовки при температуре в бухтах Севастополя 7,3 - 10,1 °С ставрида расходует запасные питательные вещества. Это подтверждают данные Г. Е. Шульмана (1972) об интенсивном использовании жира в период зимовки: если в январе содержание жира в мышцах черноморской ставриды составляет 18 - 19 %, то к маю этот показатель падает до 3 - 4 % (Шульман, 1972).

Подчеркнём, что сами величины ИП ставриды отличаются незначительно не только в зависимости от пола, стадии зрелости, но и от длины тела (возраста). По-видимому, это справедливо для пелагических зоопланктонофагов с высоким уровнем энергетического обмена, что ранее установлено для черноморской кильки (Шатуновский, Рычагова, 1990). Для других представителей морской ихтиофауны (черноморский мерланг, балтийская треска, сайда, скумбрия, салака) эти отличия выражены в большей степени и прямо противоположным образом, что объясняется разной подвижностью, принадлежностью рыб к разным экологическим группам, обеспеченностью кормом, приуроченностью к температуре и др. (Кузьминова, 2005, 2006; Шатуновский, 1980).

При выявлении связи между ИП и размером рыб какие-либо закономерности не были установлены. Это, по-видимому, объясняется тем, что все исследованные рыбы - половозрелые, в основном представленные 1 - 2-х летни-

ми особями, которые имеют одинаковую кормовую базу.

Таким образом, полученные данные величин ИП ставриды разного пола, размера (возраста) и в различные периоды репродуктивного цикла видоспецифичны и являются вполне закономерным отражением её физиологического статуса.

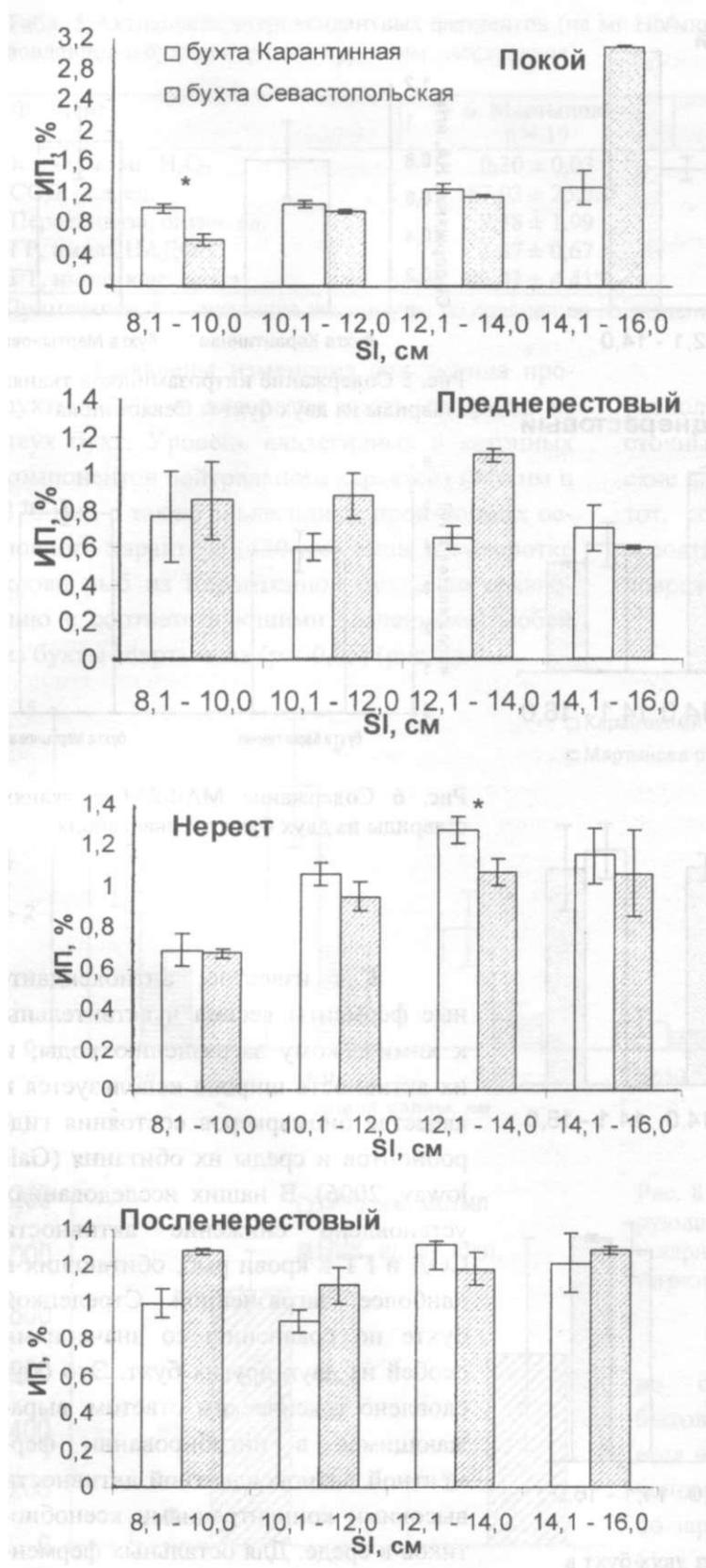
При изучении зависимости ИП от уровня загрязнения морских акваторий показано, что в бухте Севастопольская у самцов и самок размерных групп 8,1 - 10,0 см ИП ниже у особей, находящихся в состоянии покоя (рис. 3, 4). В преднерестовый период у рыб размерной группы 8,1 - 14,0 см обнаружена обратная тенденция. Во время нереста у одноразмерных и находящихся на одной стадии зрелости самок ИП также выше у особей из бухты Карантинная. Во время нереста у самцов этот показатель мало отличался у рыб из двух бухт с S1 10,1 - 12,0 и 12,1 - 14,0 см, но был выше у особей из бухты Карантинная (S1 8,1 - 10,0 см).

В посленерестовый период у самок с S1 8,1 - 10,0, 10,1 - 12,0 и 14,1 - 16,0 см ИП рыб из бухты Севастопольская был выше, а у группы 12,1 - 14,0 см - ниже по сравнению с особями из бухты Карантинная. У самцов в этот период ИП рыб из бухты Карантинная был выше у особей с S1 8,1 - 10,0 и ниже - при длине 10,1 - 12,0 см.

Итак, чёткой зависимости между параметром ИП и экологическим состоянием акваторий не установлено: увеличение ИП самок из более загрязнённой бухты отмечено в 6 из 12 случаев (разные периоды и размерные группы), а у самцов - в 7 из 12. Известно, что ИП - параметр, отражающий влияние хронического загрязнения, а ставрида - мигрант, который может уходить из мест с неблагоприятными условиями жизни и тем самым избегать внешних повреждающих воздействий.

Таким образом, установлены особенности ИП черноморской ставриды, которые выносятся в следующем:

Экотоксикологическая оценка состояния популяций прибрежных рыб



этот показатель выше у самок по сравнению с самцами; минимальные величины ИП отмечены у рыб в преднерестовый период, в период зимовки и посленерестовый они существенно выше. Не обнаружено связи между величиной ИП ставриды и уровнем загрязнения ее мест обитания. На основании полученных результатов можно заключить, что ИП ставриды является одним из основных показателей ее физиологического состояния, однако связь его значений с уровнем антропогенной нагрузки на акватории, в которых она была отловлена, отсутствует.

В то же время результаты биохимических исследований позволили установить, что загрязнение оказывает существенное влияние на состояние биохимических параметров крови ставриды. Предварительные определения содержания нитрозаминов (НА) в тканях ставриды из двух бухт не выявили достоверных различий: в мышцах рыб из Карантинной бухты уровень НА составил $0,8 \pm 0,2$ нг/кг, в бухте Мартынова - $0,9 \pm 0,2$ нг/кг (рис. 5). Содержание МАФМ в тканях ставриды из бухты Карантинной было ниже по сравнению с соответствующими показателями рыб из бухты Мартынова ($3,9 \times 10^3 \pm 0,5$ против $4,8 \times 10^3 \pm 0,3$ клеток) (рис. 6).

Рис. 3 Индекс печени (%) самок ставриды из бухт с разным уровнем антропогенной нагрузки в разные периоды репродуктивного цикла (* - достоверные отличия ИП рыб из двух бухт)

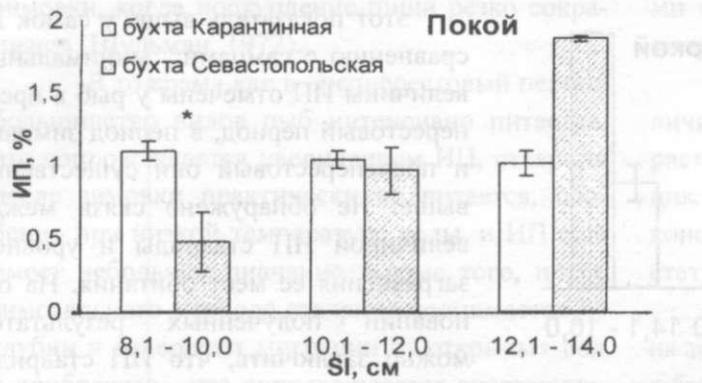


Рис. 5 Содержание нитроаминов в тканях ставриды из двух бухт г. Севастополя

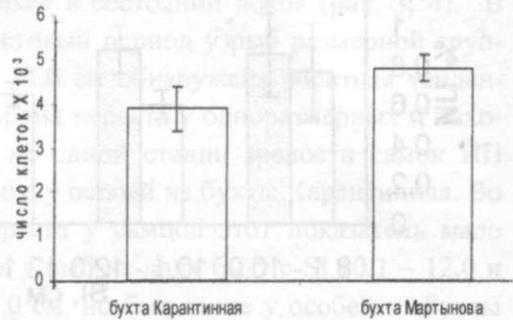
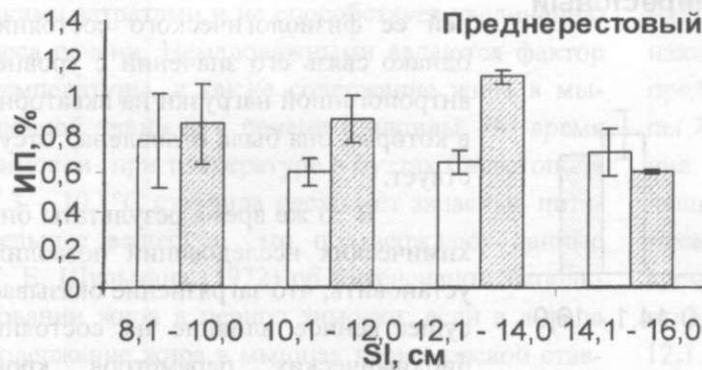


Рис. 6 Содержание МАФАМ в тканях ставриды из двух бухт г. Севастополя

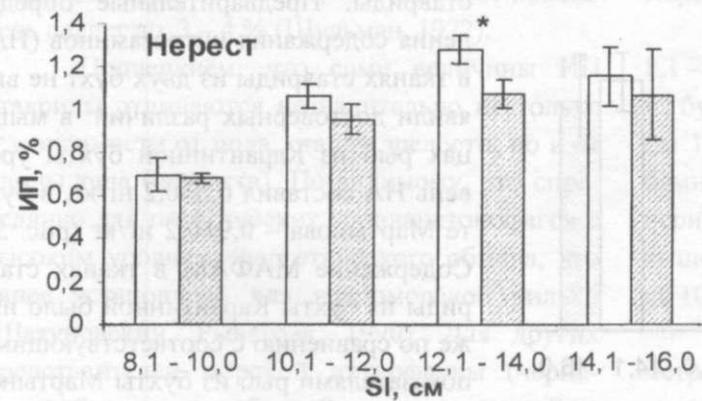


Рис. 4 Индекс печени (%) самцов ставриды из двух бухт в разные периоды репродуктивного цикла (* - достоверные отличия ИП рыб из двух бухт)

Как известно, антиоксидантные ферменты весьма чувствительны к химическому загрязнению воды, и их активность широко используется в качестве биомаркеров состояния гидробионтов и среды их обитания (Galloway, 2006). В наших исследованиях установлено снижение активности СОД и ГТ в крови рыб, обитающих в наиболее загрязненной Стрелецкой бухте по сравнению со значениями особей из двух других бухт. Это обусловлено токсическим ответом, выражающимся в ингибировании ферментной антиоксидантной активности высокими концентрациями ксенобиотиков в среде. Для остальных ферментов существенных отличий не отмечено (табл. 5).

Экотоксикологическая оценка состояния популяций прибрежных рыб

Табл. 5 Активность антиоксидантных ферментов (на мг Нв/мин, М±m) в эритроцитах крови ставриды, отловленной в бухтах с разным уровнем загрязнения

Фермент	Б. Мартынова n = 19	Б. Карантинная n = 34	Б. Стрелецкая n = 6
Каталаза, мг Н ₂ O ₂	0,30 ± 0,03	0,34 ± 0,02	0,39 ± 0,05
СОД, усл. ед.	167,03 ± 25,73*	203,07 ± 20,82*	64,95 ± 4,55
Пероксидаза, оптич. ед.	9,38 ± 1,99	14,83 ± 2,48	9,76 ± 3,47
ГР, нмоль НАДФН	2,87 ± 0,67	4,37 ± 0,55	3,30 ± 1,37
ГТ, нмоль конъюгата	26,01 ± 4,41*	17,64 ± 2,80*	5,88 ± 2,0

Примечание: * — различия достоверны по сравнению со значениями рыб из бухты Стрелецкой (p < 0,05)

Выявлены изменения содержания продуктов ОМБ в сыворотке крови ставриды из двух бухт. Уровень альдегидных и кетонных компонентов нейтрального характера (346 нм и 370 нм), а также альдегидных производных основного характера (430 нм) выше в сыворотке крови рыб из Карантинной бухты по сравнению с соответствующими значениями особей из бухты Мартынова (p < 0,05) (рис. 7).

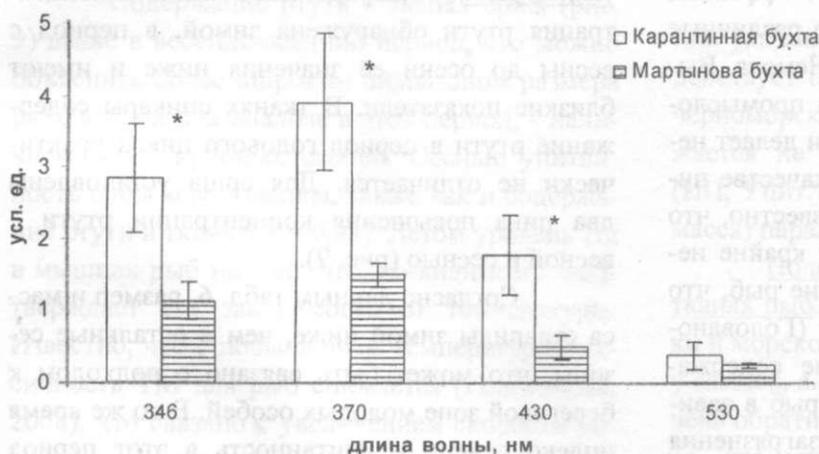


Рис. 7 Содержание продуктов окислительной модификации белков в сыворотке крови ставриды, отловленной в бухтах с разным уровнем загрязнения (u.s.l. ед., М±m)

Активность лизоцима, чья функция заключается в лизисе сапрофитных микроорганизмов и патогенных бактерий, в сыворотке крови ставриды из бухты Карантинная была 95,01 ± 25,82, из бухты Мартынова — 223,56 ± 26,13 мкг мл⁻¹ (рис. 8).



Рис. 8 Концентрация лизоцима и малых циркулирующих иммунных комплексов в сыворотке крови ставриды, отловленной в бухтах с разным уровнем загрязнения (u.s.l. ед., М±m)

Следовательно, в районе, где постоянно осуществляется сброс хозяйственно-бытовых сточных вод, этот фермент расходуется на лизис патогенной микрофлоры. Полученные результаты согласуются с данными по зараженности рыб МАФМ, которая (рис. 6), у рыб из бухты Мартынова в 1,3 раза превышает соответствующий параметр рыб из бухты Карантинная.

Обратная тенденция установлена для малых ЦИК: их больше в сыворотке крови рыб из бухты Карантинная ($881,09 \pm 131,64$ ед. опт. плот.) по сравнению со значениями рыб из бухты Мартынова ($662,0 \pm 400,18$ ед. опт. плот.). Данный факт может свидетельствовать о том, что в кровеносном русле ставриды, отловленной в Карантинной бухте, малые ЦИК накапливаются, что является следствием действия

неблагоприятных условий на обмен веществ при усиленном антропогенном загрязнении.

Таким образом, биохимические параметры, характеризующие защитные системы рыб (антиоксидантную и иммунную), в отличие от морфофизиологических, достаточно информативны как для пелагических, так и придонно-пелагических форм, характеризуя их состояние в условиях интенсивного загрязнения морских акваторий.

11. 2. Применение биомаркеров и биондикаторов рыб для оценки их состояния в условиях загрязнения токсичными элементами

11.2.1. Морфофизиологические параметры как индикаторы состояния рыб при загрязнении ртутью

Загрязнение водных экосистем ртутью представляет существенную опасность, так как этот элемент способен передаваться по пищевым цепям, накапливаться в биоте с эффектом аккумуляции, а также переходить в различные формы с усилением токсичности (Немова, Высоцкая, 2004). Накопление ртути в промысловых рыбах ухудшает их состояние и делает непригодными для использования в качестве пищи для человека. В то же время известно, что тяжёлые металлы (ТМ) оказывают крайне негативное влияние на рост и развитие рыб, что показано для пресноводной биоты (Голованова, 2008). В связи с этим изучение содержания ртути в мышцах прибрежных рыб в зависимости от пола, сезона и уровня загрязнения среды представляется важным и актуальным для оценки качества рыбной продукции и экологического риска.

Исследовали концентрацию ртути в мышцах массовых видов прибрежных рыб (ставрида *Trachurus mediterraneus ponticus*, спикара *Spicara flexuosa* (Raf.), зеленушка *Symphodus tinea* (L.), ласкирь, или морской карась *Diplodus annularis* (L.), султанка *Mullus barbatus ponticus*, морской налим *Gaidropsarus mediterraneus* (L.), морской ёрш *Scorpaena porcus* (L.), отловленных в бухтах г. Севастополя - Карантинной и Александровской. Ртуть определяли методом (ГОСТ 26929-94) непламенной атомно-абсорбционной спектроскопии

(ГОСТ 30178-96) на анализаторе «Юлия-2» с чувствительностью $1 \cdot 10^{-10}$ мкг.

Сезонные вариации содержания ртути в тканях рыб. У ставриды максимальная концентрация ртути обнаружена зимой, в период с весны до осени её значения ниже и имеют близкие показатели. В тканях спикары содержание ртути в период годового цикла практически не отличается. Для ерша установлены два пика повышения концентрации ртути - весной и осенью (рис. 9).

Согласно данным табл. 6, размер и масса ставриды зимой ниже, чем в остальные сезоны, что может быть связано с подходом к береговой зоне молодых особей. В то же время индекс печени и упитанность в этот период высокие, так как с осени вид начинает нагуливаться, тем самым накапливая запасные питательные вещества, в том числе большое количество жира для зимовки. Это, видимо, объясняет высокое содержание ртути, которая обладает способностью поступать в организм с пищей и накапливаться в нём. У спикары подобных отличий не обнаружено; вероятно, это связано с тем, что в течение всего годового цикла она питается однородной пищей. Учитывая, что Hg в основном связывается с белками (метилированная форма ртути образует комплексы также и с жирами), её неизменный уровень у спикары в разные сезоны можно объяснить

годовыми колебаниями жирности в тканях этого вида, составляющей в мышцах 16,3 %, тогда как в мышцах ставриды – 23,6 % (Шульман, 1972). Чёткой зависимости между содержанием ртути в тканях и биологическими характери-

стиками спикары не установлено, что подтверждают данные корреляционного анализа, когда г ниже по сравнению с коэффициентами корреляции у других видов.

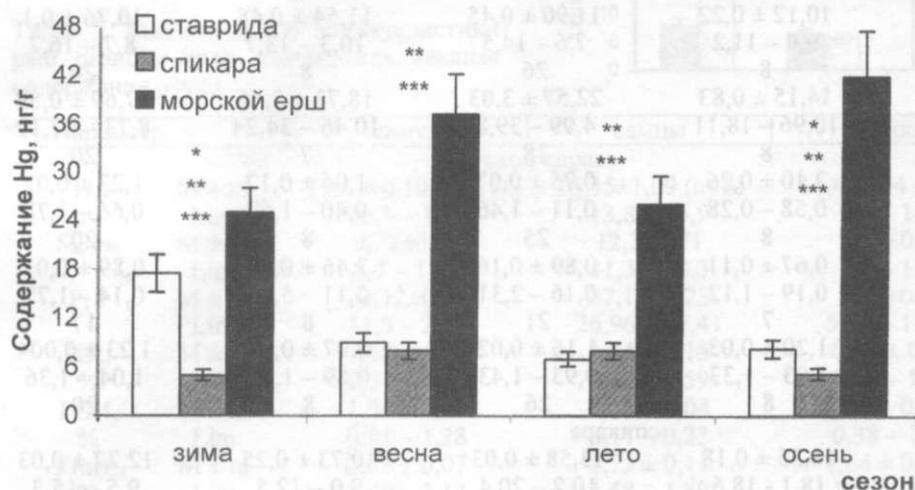


Рис. 9 Содержание ртути в тканях ставриды, спикары и морского ерша в разные сезоны.

Примечание: * - различия достоверны ($p < 0,05$) между показателями ставриды и спикары, ** - различия достоверны между показателями ставриды и ерша, *** - различия достоверны между показателями спикары и ерша.

Содержание ртути в тканях ерша (рис. 9) выше в весенне-осенний период, что можно объяснить более широким диапазоном размера рыб, взятых для анализа в этот период, - наличием более крупных особей. Осенью упитанность ерша максимальна, также как и содержание ртути в тканях ($r = 0,83$). Летом уровень Hg в мышцах рыб низкий, что, по-видимому, подтверждает его зависимость от температуры. Известно, что с повышением температуры токсичность ТМ для рыб снижается (Голованова, 2008), что связано с увеличением скорости обменных процессов, в том числе интенсификацией синтеза металлотioneинов, связывающих и выводящих ТМ из организма.

Анализ корреляции между содержанием ртути и биологическими параметрами рыб в разные сезоны показал, что отличия в накоплении ртути у рыб зависят от их принадлежности к определённой экологической группе. Так, у пелагической ставриды уровень накопления ртути в большей степени зависит от размерно-массовых характеристик и ИП. Для придонно-пелагической спикары и донного ерша установлена высокая обратная зависимость между сезонной концентрацией ртути и упитанностью рыб. Отрицательные коэффициенты корреля-

ции указывают на то, что ртуть негативно воздействует на показатели исследованных видов черноморских рыб, причём это влияние отражается не только на морфофизиологических (ИП, Улит.), но и на популяционных (размер и масса) параметрах

Половые различия содержания ртути в тканях рыб. В тканях самок спикары, зеленушки и морского налима уровень ртути выше, чем у самцов, а у морского карася и султанки отмечена обратная тенденция (рис. 10). Несмотря на то, что упитанность самок морского карася (ласкиря) была выше, чем у самцов, что могло бы косвенно свидетельствовать о большем накоплении ртути, самцы, взятые для анализа, были крупнее (табл. 7), что может быть связано с возрастом рыб.

Упитанность и размерно-массовые характеристики самок зеленушки были ниже, чем у самцов, а уровень содержания ртути выше. Эти отличия можно объяснить тем, что самки были отловлены в нерестовый период. Об этом свидетельствуют высокие величины ГСИ и ИП и, вероятно, их жирность была увеличена, а значит, процессы связывания ртути протекали интенсивнее.

Табл. 6 Биологические характеристики рыб, взятых для анализа содержания ртути, в разные сезоны года

_Сезон		зима	весна	лето	осень
ставрида					
TL, см ($r = -0,69$)	M ± m	12,17 ± 0,24	14,46 ± 0,54	13,65 ± 0,62	12,85 ± 0,14
	Lim	11,5-13,4	9,0- 17,4	12,1 - 16,6	11,1 - 19,7
	n	8	26	8	17
Sl, см ($r = -0,77$)	M ± m	10,12 ± 0,22	11,90 ± 0,45	11,54 ± 0,48	10,76 ± 0,1
	Lim	9,4-11,2	7,6-14,5	10,3-13,7	8,7- 16,7
	n	8	26	8	20
P, г ($r = -0,72$)	M ± m	14,15 ± 0,83	22,57 ± 3,03	18,73 ± 3,46	17,69 ± 0,59
	Lim	10,96- 18,11	4,99 - 39,8	10,46-34,24	8,73-57,19
	n	8	18	7	20
ИП, % ($r = 0,89$)	M ± m	2,10 ± 0,26	0,75 ± 0,07	1,06 ± 0,17	1,23 ± 0,02
	Lim	0,58-0,28	0,11-1,46	0,40-1,62	0,66- 1,78
	n	8	25	8	20
ГСИ, % ($r = -0,58$)	M ± m	0,67 ± 0,11	0,89 ± 0,16	2,46 ± 0,79	0,89 ± 0,03
	Lim	0,19-1,12	0,16-2,31	0,11-5,65	0,14- 1,77
	n	7	21	8	17
Упит, % ($r = -0,47$)	M ± m	1,20 ± 0,03	1,16 ± 0,02	0,97 ± 0,03	1,23 ± 0,004
	Lim	1,03-1,33	0,93-1,43	0,89-1,12	1,04-1,36
	n	8	26	8	20
спикара					
TL, см ($r = -0,59$)	M ± m	18,35 ± 0,18	13,58 ± 0,03	10,73 ± 0,25	12,27 ± 0,03
	Lim	18,1 - 18,6	10,2-20,4	9,0-12,5	9,5-15,3
	n	2	71	6	55
Sl, см ($r = -0,58$)	M ± m	14,65 ± 0,25	11,14 ± 0,02	8,72 ± 0,22	10,00 ± 0,02
	Lim	14,3-15,0	7,8-16,4	7,4-10,2	7,6-12,5
	n	2	71	6	55
P, г ($r = -0,46$)	M ± m	55,82 ± 1,24	25,22 ± 0,002	12,05 ± 0,73	11,53 ± 0,08
	Lim	54,07 - 57,57	8,61-81,43	7,72-17,24	5,64-25,10
	n	2	71	6	54
ИП, % ($r = 0,17$)	M ± m	1,09 ± 0,01	1,39 ± 0,01	0,96 ± 0,03	1,15 ± 0,01
	Lim	1,07-1,12	0,61-2,55	0,74- 1,23	0,46-2,51
	n	2	70	6	54
ГСИ, % ($r = 0,63$)	M ± m	0,28 ± 0,01	2,64 ± 0,02	0,61 ± 0,03	0,63 ± 0,005
	Lim	0,27 - 0,29	0,66 - 7,36	0,38-1,01	0,081 - 1,24
	n	2	71	6	54
Упит., % ($r = -0,77$)	M ± m	1,93 ± 0,06	1,51 ± 0,001	1,61 ± 0,02	1,65 ± 0,002
	Lim	1,84-2,02	1,30- 1,82	1,44-1,76	1,37-1,99
	n	2	71	6	55
Морской ёрш					
TL, см ($r = -0,35$)	M ± m	14,88 ± 0,36	13,79 ± 0,23	15,45 ± 1,20	15,14 ± 0,98
	Lim	12,2-17,3	9,8-20,1	10,5-23,5	11,6-18,3
	n	13	63	10	7
Sl, см ($r = -0,33$)	M ± m	11,5 ± 0,39	10,44 ± 0,20	12,26 ± 0,98	11,86 ± 0,79
	Lim	9,2-14,7	7,6- 15,6	8,0-18,9	9,2-14,3
	n	13	63	10	7
P, г ($r = - 0,33$)	M ± m	48,92 ± 3,05	45,88 ± 3,03	77,58 ± 22,52	57,89 ± 10,11
	Lim	27,65 - 66,2	16,42- 156,23	18,55 -63,06	23,63 - 100,83
	n	13	63	10	7
ИП, % ($r = -0,24$)	M ± m	1,84 ± 0,16	2,16 ± 0,15	2,78 ± 0,39	2,08 ± 0,49
	Lim	1,09-3,23	0,62 - 6,34	1,12-4,73	0,93 - 4,76
	n	13	59	10	7
ГСИ, % ($r = -0,38$)	M ± m	0,42 ± 0,09	0,48 ± 0,05	0,91 ± 0,34	0,50 ± 0,20
	Lim	0,04 - 0,98	0,01 - 1,47	0,14-2,72	0,02-1,06
	n	12	59	9	6
Упит, % ($r = 0,83$)	M ± m	3,21 ± 0,13	3,45 ± 0,40	3,46 ± 0,50	3,86 ± 1,25
	Lim	1,92-3,79	2,49- 4,29	1,38- 6,61	0,75-11,07
	n	13	63	10	7

Примечание: r - коэффициент корреляции между концентрацией ртути в тканях разных видов рыб и их биологическими характеристиками

Экотоксикологическая оценка состояния популяций прибрежных рыб

Рис. 10 Содержание ртути в тканях самок и самцов некоторых видов черноморских рыб. 1 - морской карась, 2 - спикара, 3 - зеленушка, 4 - султанка, 5 - морской налим

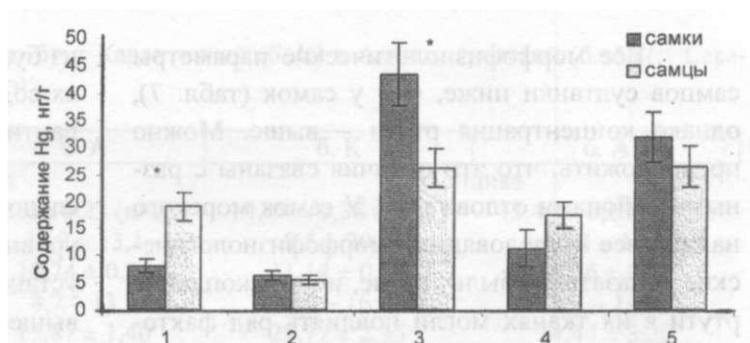


Табл. 7 Биологические характеристики рыб разного пола, взятых для анализа содержания ртути

Параметр		самки	самцы	самки	самцы
морской карась					
TL, см	M ± t	11,92±0,10 (n=11)	15,35±1,09 (n=2)	11,4±0,04 (n=34)	13,72±0,24 (n=5)
	Lim	10,5-14,1	13,8-16,9	9,0-14,3	12,1 - 15,3
Sl, см	M ± t	9,73±0,08	12,3±0,71	9,33±0,03	11,42±0,20
	Lim	8,7-11,6	11,3-13,3	7,4-11,9	10,1-12,5
P, г	M ± t	20,12±0,57	37,19±7,23	9,11±0,05	26,46±1,44
	Lim	11,5-28,0	26,96-47,41	5,64-13,29	17,78-36,61
ИП, %	M ± t	1,08 ±0,03	1,34 ±0,15	0,91 ±0,01	1,29 ±0,09
	Lim	0,57-1,56	1,16-1,59	0,56-1,33	0,90-1,96
ГСИ, %	M ± t	1,04 ±0,01	0,17 ±0,04	0,76 ±0,005	0,21 ±0,01
	Lim	0,81 - 1,28	0,11-0,23	0,38-1,23	0,16-0,25
Упит., %	M ± t	2,05 ± 0,07	1,73 ±0,11	1,64 ±0,003	1,58 ±0,01
	Lim	1,40-3,14	1,58- 1,89	1,37-1,99	1,46-1,67
зеленушка					
TL, см	M ± t	17,75±0,39 (n=2)	21,65±0,56 (n=13)	15,71±0,39 (n=31)	11,9±1,02 (n=3)
	Lim	17,2-18,3	9,1 -28,7	11,2-20,9	10,3 - 13,8
Sl, см	M ± t	14,95 ±0,32	17,84 ±0,47	12,29±0,29	9,05±0,84
	Lim	14,5-15,4	7,4-23,6	9,1 - 16,0	8,1 - 11,0
P, г	M ± t	66,90±2,33	150,09±7,48	37,87±2,75	16,25±3,39
	Lim	63,61 -70,20	10,36-262,7	12,51-79,19	10,68-22,39
ИП, %	M ± t	1,48±0,17	1,15±0,020	1,95±0,084	1,85±0,16
	Lim	1,24-1,71	0,70-1,79	1,37-3,31	1,55-2,09
ГСИ, %	M ± t	2,98±0,30	0,66±0,03	2,17±0,15	1,07±0,39
	Lim	2,55-3,41	0,05-1,58	0,43 - 3,43	0,38-1,71
Упит., %	M ± t	1,82*0,04	2,01±0,03	1,76±0,03	1,71±0,09
	Lim	1,76-1,89	1,42-3,06	1,36-2,09	1,53-1,84
морской налим					
TL, см	M ± t	23,85±2,25 (n=2)	22,66± 0,84 (n=10)		
	Lim	21,6-26,1	20,0-28,3		
Sl, см	M ± t	21,15* 1,85	20,18 ±0,69		
	Lim	19,3-23,0	18,2-25,2		
P, г	M ± t	93,38±32,47	79,63 ± 10,10		
	Lim	60,91 - 125,86	46,0- 153,54		
ИП, %	M ± t	4,36±1,22	3,38±0,47		
	Lim	3,14-5,59	0,46-4,94		
ГСИ, %	M ± t	7,11±2,17	0,59±0,12		
	Lim	4,94 - 9,28	0,17-1,5		
Упит., %	M ± t	0,80±0,03	0,83±0,02		
	Lim	0,77-0,83	0,69 - 0,94		
г	TL, см	0,65	0,77		
	Sl, см	0,64	0,73		
	P, г	0,77	0,70		
	ИП, %	0,33	0,44		
	ГСИ, %	0,54	0,39		
	Упит., %	-0,24 -	-0,18		

Все морфофизиологические параметры самцов султанки ниже, чем у самок (табл. 7), однако концентрация ртути - выше. Можно предположить, что эти отличия связаны с разными районами отлова рыб. У самок морского налима все исследованные морфофизиологические показатели были выше, и на накопление ртути в их тканях могли повлиять ряд факторов, в том числе увеличение поступления питательных веществ в нерестовый период.

Последующий анализ корреляций между содержанием ртути и биологическими параметрами самок и самцов показал, что отличия в накоплении ртути у рыб разного пола зависят от их размерно-массовых характеристик (табл. 7).

Различия содержания ртути в тканях рыб из разных бухт. В тканях ставриды из двух исследованных бухт содержание ртути одинаково, у султанки этот показатель выше у рыб

из бухты Александровская; в остальных случаях содержание ртути выше у рыб из бухты Карантинная (рис. 11).

При анализе рис. 11 и табл. 8 связи исследованных биологических параметров с уровнем накопления ртути в тканях рыб не установлено. В то же время отмечено, что повышенное содержание ртути в мышцах ставриды, зеленушки, султанки, морского налима и ерша сопровождалось снижением индекса печени рыб. Известно, что интоксикация ртутью вызывает сокращение концентрации гликогена и белка в гепатоцитах рыб (Голованова, 2008), что могло вызвать снижение ИП в результате развития патологических процессов.



Рис. 11 Содержание ртути в тканях рыб из бухт с разным уровнем антропогенной нагрузки: 1 - ставрида, 2 - зеленушка, 3 - султанка, 4 - морской налим, 5 - бычок-кругляк, 6 - морской ёрш.

У большинства исследованных видов содержание ртути в тканях выше у рыб из бухты Карантинная, что может быть связано с тем, что здесь находятся несколько точек сброса хозяйственно-бытовых сточных вод (ХБСВ), а также ливневый выпуск. Ртуть, содержащаяся в ХБСВ в концентрации 0,048 мг л⁻¹ (данные Севводоканала), в морской воде бухты Карантинной снижается до 0,0038 мг л⁻¹, а в бухте Александровская, где отсутствуют прямые источники сброса стоков, находится в следовых количествах (данные ГП «Крымский регио-

нальный научно-производственный центр стандартизации, метрологии и сертификации», г. Симферополь).

Несмотря на то, что при анализе содержания тяжёлых металлов в воде бухт Мартынова (Александровская) и Карантинная не отмечено превышений ПДК ртути (0,0001 мг л⁻¹), накопление этого элемента в тканях рыб происходит достаточно интенсивно, что негативно отражается на их морфофизиологических параметрах.

Экотоксикологическая оценка состояния популяций прибрежных рыб

Табл. 8 Биологические характеристики рыб из бухт Карантинной (б. К) и Александровской (б. А) (г. Севастополь), взятых для анализа содержания ртути

Параметр		б. К	б. А	б. К	б. А
		ставрида		султанка	
TL, см	M ± m	13,9±0,43 (n=41)	12,13±0,23 (n=21)	14,08 ± 0,38 (n=54)	13,44 ± 0,63 (n=11)
	Lim	9,0- 19,7	11,2-13,1	9,5-20,9	10,3-17,3
Sl, см	M ± m	11,52 ± 0,35	10,74 ± 0,26	11,14 ± 0,28	10,76 ± 0,51
	Lim	7,6-16,7	8,7-13,7	7,4-16,0	8,1 - 14,0
P, г	M ± m	21,90 ± 2,02	15,87 ± 1,40	29,77 ± 2,35	24,44 ± 3,20
	Lim	4,99-57,19	8,73 - 34,24	8,23-79,19	10,68-42,54
ИП, %	M ± m	1,06 ± 0,11	1,26 ± 0,09	1,90 ± 0,07	1,77 ± 0,09
	Lim	0,17-2,80	0,40-1,78	1,07-3,21	1,37-2,26
ГСИ, %	M ± m	0,82 ± 0,10	1,65 ± 0,39	1,77 ± 0,11	1,19 ± 0,26
	Lim	0,14-2,31	0,11-5,65	0,12-3,67	0,38-3,33
Упит, %	M ± m	1,18 ± 0,02	1,13 ± 0,03	1,73 ± 0,02	1,72 ± 0,07
	Lim	0,93-1,43	0,89- 1,36	1,42-2,11	1,36-2,09
		зеленушка		морской налим	
TL, см	M ± m	18,57±0,71 (n=4)	19,61±0,48(n=16)	22,9±0,73 (n=16)	21,28±0,62 (n=5)
	Lim	15,7-22,3	9,1 -28,7	18,2-28,3	20,0-23,6
Sl, см	M ± m	15,6 ± 0,55	16,21 ± 0,40	20,37 ± 0,63	19,14 ± 0,53
	Lim	13,5- 18,5	7,4-23,6	16,3-25,2	18,2-21,2
P, г	M ± m	74,45 ± 5,81	125,88 ± 6,32	87,78 ± 9,87	66,92 ± 7,84
	Lim	49,09 - 94,73	10,36-262,7	42,23 - 156,1	54,2 - 97,45
ИП, %	M ± m	1,02 ± 0,06	1,17 ± 0,02	2,51 ± 0,35	4,27 ± 0,19
	Lim	0,78-1,33	0,70- 1,80	0,46-5,59	3,86-4,94
ГСИ, %	M ± m	0,68 ± 0,16	0,99 ± 0,05	2,92 ± 1,26	0,55 ± 0,04
	Lim	0,05-1,28	0,31-3,41	0,17-19,20	0,47 - 0,68
Упит, %	M ± m	1,84 ± 0,08	2,02 ± 0,02	0,85 ± 0,02	0,86 ± 0,02
	Lim	1,42-2,18	1,71-3,06	0,69 - 0,95	0,81-0,94
		бычок-кругляк		морской ерш	
TL, см	M ± m	15,91±0,43 (n=39)	17,61 ± 0,55(n=3)	14,06 ± 0,21 (n=75)	15,32 ± 1,07 (n=11)
	Lim	10,0-20,5	16,7-18,6	9,8-20,1	10,5-23,5
Sl, см	M ± m	12,99 ± 0,36	14,57 ± 0,47	10,70 ± 0,18	12,17 ± 0,87
	Lim	7,9-17,1	13,7- 15,3	7,6-15,6	8,0-18,9
P, г	M ± m	55,24 ± 4,06	69,78 ± 5,12	47,0 ± 2,45	75,02 ± 19,27
	Lim	11,57-114,34	59,61 - 75,95	16,42-156,23	18,55-263,06
ИП, %	M ± m	4,42 ± 0,19	4,25 ± 1,18	2,07 ± 0,12	2,82 ± 0,39
	Lim	2,53-7,21	1,99-6,01	0,62 - 6,34	1,12-4,76
ГСИ, %	M ± m	3,45 ± 0,56	0,88 ± 0,55	0,48 ± 0,05	0,81 ± 0,29
	Lim	0,15-14,17	0,04-1,92	0,01-1,47	0,06 - 2,72
Упит, %	M ± m	2,09 ± 0,04	2,00 ± 0,03	3,38 ± 0,05	3,87 ± 0,80
	Lim	1,63-2,53	1,93-2,04	1,92-4,29	0,75-11,07
г	TL, см	0,42	0,48		0,48
	Sl, см	0,36	0,40		0,40
	P, г	0,62	0,66		0,66
	ИП, %	-0,22	-0,30		-0,30
	ГСИ, %	-0,37	-0,40		-0,40
	Упит, %	-0,43	0,23		0,23

И всё же наличие ртути в тканях рыб свидетельствует о существовании определённой опасности как для состояния прибрежных видов, так и для здоровья человека, употребляющего их в пищу.

На основании проведённых исследований можно заключить, что уровень ртути колеблется неоднозначно в тканях рыб: . максимальные значения у ставриды отмечены зимой, а у морского ерша - весной и осенью.

Температура воды является одним из факторов, влияющих на изменение концентрации ртути в организме рыб в результате сдвигов в метаболизме: низкий уровень ртути был установлен в летний период, когда скорость обменных процессов возрастала. При анализе связи морфофизиологических параметров с концентрацией ртути в мышцах в разные сезоны, а также в за-

висимости от пола была выявлена косвенная связь лишь с упитанностью и размером рыб (возрастом). У особей из бухты Карантинной концентрация ртути в мышцах была выше по сравнению с рыбами из бухты Александровской, что связано с постоянным сбросом хозяйственно-бытовых сточных вод, содержащих Hg, в бухту Карантинную.

11.2.2. Ферменты антиоксидантной системы крови рыб как биомаркеры их состояния при загрязнении токсичными элементами

По содержанию тяжёлых металлов в морской биоте можно судить об уровне загрязнения среды обитания и пригодности морепродуктов для употребления в пищу человека. При этом в качестве критерия безопасности используют нормативные значения ПДК и ПДС. Однако в настоящее время выдвигается ряд возражений против этих параметров, так как они не отражают истинной опасности тяжелых металлов для водных систем и их обитателей (Овен и др., 2000). В связи с этим возникает необходимость поиска более информативных критериев оценки состояния гидробионтов и среды их обитания. Всё большее распространение и признание получила концепция анализа качества воды с помощью биоиндикаторов и биомаркеров - показателей различного биологического уровня, реагирующих на действие неблагоприятных факторов среды. В частности к таким биомаркерам относятся ферменты антиоксидантной системы, индукция которых происходит в результате развития окислительного стресса, вызванного избыточными концентрациями ксенобиотиков и их метаболитов

в среде и в организме (Руднева, 2006; Руднева и др., 2005).

Представляло интерес изучение активности ферментов антиоксидантной системы крови массовых прибрежных рыб Чёрного моря в зависимости от содержания в их тканях тяжёлых металлов. Объектами исследования служили рыбы, относящиеся к разным экологическим группам: морской ерш *Scorpaena porcus*, морской налим *Gaidropsarus mediterraneus*, султанка *Mullus barbatus ponticus*, мерланг *Merlangus merlangus euxinus*, спикара *Spicara flexuosa*. Кровь рыб отбирали из хвостовой артерии, в гемолизатах крови определяли активность антиоксидантных ферментов согласно общепринятым методам (Овен и др., 2000).

Уровень токсичных элементов в тканях рыб не превышает нормативов, что свидетельствует об эффективности процессов детоксикации и выведения загрязнителей из организма рыб (табл. 9).

Табл. 9 Содержание токсичных элементов (мг/кг массы) в рыбах Чёрного моря, отловленных в прибрежной части Севастополя (n=5)

Вид	Си	РЬ	Cd	Zn	As	Hg
морской ерш	0,60 ± 0,10	0,16 ± 0,04	0,04 ± 0,01	5,14 ± 1,25	0,80 ± 0,10	0,06 ± 0,01
морской налим	0,66 ± 0,19	0,07 ± 0,02	0,01 ± 0,00	4,95 ± 1,50	1,31 ± 0,20	0,09 ± 0,02
султанка	0,48 ± 0,10	0,07 ± 0,02	0,02 ± 0,00	4,06 ± 0,23	0,66 ± 0,20	0,05 ± 0,01
мерланг	0,57 ± 0,15	0,07 ± 0,02	0,02 ± 0,01	3,64 ± 0,84	0,60 ± 0,11	0,05 ± 0,00
спикара	0,58 ± 0,08	0,08 ± 0,02	0,05 ± 0,02	4,59 ± 0,72	1,10 ± 0,29	0,07 ± 0,01
ставрида	0,53 ± 0,07	0,08 ± 0,03	0,01	5,41 ± 1,21	0,71 ± 0,24	0,05 ± 0,00
ПДК	10,0	1,0	0,20	40,0	5,0	0,40

Экотоксикологическая оценка состояния популяций прибрежных рыб

Содержание меди слабо варьирует у исследуемых видов, однако прослеживается тенденция увеличения этого параметра у донных рыб - ерша и налима. Максимальный уровень свинца отмечен у морского ерша, кадмия - также у ерша и спикары. Наибольшее содержание цинка выявлено у пелагической ставриды, наименьшее - у мерланга. Уровни мышьяка

колеблются в более широких пределах: максимальные значения обнаружены у налима и спикары. Высокая концентрация ртути также установлена у налима, у остальных рыб этот показатель ниже (табл. 9).

Между содержанием исследуемых токсичных элементов в тканях рыб обнаружена определенная корреляция (табл. 10).

Токсичные элементы	Си	Pb	Cd	Zn	As	Hg
Си	-	-	-	-	-	-
Pb	0,23	-	-	-	-	-
Cd	0,17	0,45	-	-	-	-
Zn	0,31	0,49	0,01	-	-	-
As	0,76	-0,07	0,25	0,38	-	-
Hg	0,80	-0,03	0,09	0,40	0,97	-

Табл. 10 Корреляции между содержанием токсичных элементов в тканях рыб

Сильная связь отмечена между содержанием меди, ртути и мышьяка, в ряде случаев корреляции умеренные (между концентрацией цинка и свинца, меди и цинка, цинка и мышьяка, ртути и цинка), в остальных случаях - слабые (табл. 10).

Активность каталазы имеет максимальные значения в крови морского ерша, спикары и султанки (табл. 11). Активность фермента значительно снижена в крови налима по сравнению с показателями остальных рыб ($p < 0,05$). Активность СОД максимальна в крови султан-

ки ($p < 0,05$), минимальные значения отмечены в крови морского ерша и спикары. Активность пероксидазы в крови морского ерша значительно превышает соответствующие показатели других видов. Минимальные значения активности фермента обнаружены в крови султанки и мерланга ($p < 0,05$). Для ГР отмечена обратная тенденция: активность фермента в крови султанки и мерланга значительно превышает соответствующие показатели у других видов рыб.

Табл. 11 Активность антиоксидантных ферментов крови исследуемых видов черноморских рыб (на мг НЬ/мин)

Фермент	морской ерш n=241	морской налим n=48	султанка n=65	мерланг n=132	спикара n=70	ставрида n=134
каталаза, мг H_2O_2	0,45 ± 0,01	0,10 ± 0,02	0,54 ± 0,03	0,33 ± 0,01	0,50 ± 0,04	0,31 ± 0,01
сод, усл. ед.	146,921 5,43	224,20 ± 20,93	318,29 ± 27,07	206,04 ± 15,81	168,20 ± 15,53	201,76 ± 13,34
пероксидаза, оптич. ед.	28,04 ± 0,82	13,52 ± 1,62	4,81 ± 0,65	6,42 ± 0,68	11,27 ± 1,57	16,51 ± 1,29
ГР, нмоль НАДФН	2,22 ± 0,22	4,01 ± 0,78	7,41 ± 1,08	7,71 ± 1,02	3,24 ± 0,45	4,09 ± 0,4
ГТ, нмоль конъюгата	10,99 ± 0,73	17,92 ± 2,08	23,23 ± 4,01	17,04 ± 1,88	15,09 ± 2,15	20,03 ± 1,61
ИП ФАОА, усл. ед.	188,62	260,47	354,28	237,54	198,30	243,01

(ИП ФАОА - интегральный показатель ферментной антиоксидантной активности)

При этом минимальные значения установлены в крови морского ерша ($p < 0,05$); у него же минимальна активность ГТ ($p < 0,05$). У остальных видов рыб этот параметр варьирует незначительно, достигая максимальных значений в крови султанки (табл. 11).

На основании полученных данных об активности исследуемых ферментов рассчитан интегральный показатель ферментной антиоксидантной активности (ИП ФАОА), представляющий арифметическую сумму активностей всех исследованных ферментов. ИП ФАОА

оказался максимальным в крови султанки по сравнению с другими видами рыб, минимальным - у морского ерша и спикары (табл. 11).

Полученные результаты свидетельствуют о выраженных видовых особенностях активности антиоксидантных ферментов крови рыб, однако при этом следует учитывать и их реакции на уровень накопления токсичных элементов в тканях. Корреляции между активностью ферментов и содержанием токсичных элементов в тканях рыб представлены в табл. 12.

Табл. 12 Корреляции между показателями активности антиоксидантных ферментов крови и содержанием ток-

Токсичный элемент	каталаза	СОД	пероксидаза	ГР	ГТ	ИП ФАОА
Си	-0,68	-0,57	0,42	-0,54	-0,62	-0,58
РЬ	0,26	-0,64	0,91	-0,68	-0,79	-0,60
Cd	0,56	-0,59	0,27	-0,50	-0,67	-0,62
Zn	-0,28	-0,45	0,77	-0,84	-0,28	-0,39
As	-0,48	-0,23	0,15	-0,55	-0,24	-0,25
Hg	-0,59	-0,16	0,21	-0,52	-0,22	-0,17
I	-0,41	-0,49	0,71	-0,90	-0,38	-0,46

(ИП ФАОА - интегральный показатель ферментной антиоксидантной активности; £ - общее содержание токсичных элементов)

Как можно видеть, существует сильная связь между активностью пероксидазы и содержанием РЬ и Zn в мышцах рыб, а также между активностью ГТ и концентрацией РЬ, активностью ГР и уровнем Zn. Содержание Си значительно коррелирует с активностью всех исследуемых ферментов, за исключением пероксидазы, где связь умеренная. Значительная связь установлена также между концентрацией РЬ в тканях рыб и активностью СОД, ГР и ГТ в крови, тогда как связь с активностью каталазы слабая. Значительная корреляция обнаружена между уровнем Cd и активностью всех исследуемых ферментов, за исключением пероксидазы. На активность каталазы, СОД и ГТ в меньшей степени влияет содержание Zn в тканях, между которыми установлена слабая и умеренная связи. Еще более низкие корреляции отмечены между уровнем As и активностью ферментов, когда только между каталазой, ГР и

уровнем As прослеживается умеренная и значительная связь. Такая же тенденция отмечена для Hg.

Особо следует подчеркнуть, что между активностью СОД, глутатионзависимых ферментов и содержанием всех токсичных элементов связь отрицательная, для пероксидазы отмечена противоположная тенденция, активность каталазы положительно коррелирует с содержанием РЬ и Cd, но отрицательно с Си, Zn, As и Hg.

Наиболее чувствительным ферментом к общему содержанию металлов в тканях является пероксидаза ($r = 0,71$) и ГР ($r = -0,90$), остальные проявляют умеренную зависимость ($r = -0,38 - -0,49$). Наибольший отклик ИП ФАОА отмечен для Си, РЬ и Cd ($r = -0,58 - -0,52$), для остальных токсичных элементов связь слабее ($r = -0,17 - -0,39$) (табл. 12).

Таким образом, результаты исследований позволили установить определенную связь между содержанием токсичных элементов (ТЭ) в мышцах рыб и откликами исследуемых биохимических параметров. Исследуемые элементы по уровню накопления в мышцах рыб распределены следующим образом: $Zn > As > Si > Pb > Hg > Cd$. Сходные данные, отражающие общую тенденцию аккумуляции токсичных элементов в тканях морских гидробионтов, отмечены и другими исследователями (Скальный, 2004; Голованова, 2008). Следует отметить, что изучаемые элементы относятся к различным группам - эссенциальным и не эссенциальным, от чего, вероятно, и зависит характер ответных реакций молекулярных систем на их поступление и накопление в организме.

В наших исследованиях установлена общая зависимость между содержанием токсичных элементов в тканях рыб и активностью ферментов в крови: во всех случаях корреляции между этими показателями (кроме каталазы и содержанием Pb , Cd) отрицательные, для активности пероксидазы - положительная. Этот факт может свидетельствовать о достаточно высокой степени универсальности ответной реакции ферментной антиоксидантной системы крови рыб на содержание токсичных элементов в тканях. При этом считается, что накопление эссенциальных элементов зависит как от эндогенных, так и от экзогенных факторов (Скальный, 2004).

В наибольших количествах в тканях рыб содержится Zn (3,64 - 5,41 мг/кг), который поступает с пищей и является важным эссенциальным элементом, что отмечено и другими авторами (Скальный, 2004). Цинк входит в состав более 20 ферментов, в том числе является кофактором СОД. Он необходим для нормального протекания процессов деления клетки, поддержания обмена веществ, процессов размножения и т. д. В то же время при повышенных концентрациях Zn в воде и в тканях у рыб возникает интоксикация, выражающаяся в снижении рН крови, темпа роста, репродукции. В наших исследованиях установлена сильная

положительная корреляция между активностью пероксидазы и уровнем Zn в тканях рыб, в остальных случаях связь между активностью ферментов в крови и содержанием Zn отрицательная. Следует отметить, что уровень Zn незначительно варьирует в тканях рыб, и характер выявленных корреляций, видимо, в большей степени зависит от эндогенных факторов, чем от экзогенных. Это подтверждается данными других исследователей, которые на насекомых показали, что в силу высокой биофильности уровень Zn в тканях организма не может быть индикатором природного загрязнения (Голованова, 2008).

Другим важнейшим биофильным элементом является Si , содержание которого также достаточно стабильно в тканях рыб. Медь входит в состав многих ферментов, в том числе СОД, цитохромоксидазы, тирозиназы, аскорбиназы и др., катализирующих окислительно-восстановительные и гидролитические реакции. При высоких концентрациях ионов Si в воде они вызывают интоксикацию рыб, которая выражается в нарушении тканевого дыхания, кровотока, минерального и азотистого обмена. Действие Si синергично в сочетании с Zn и Cd (Скальный, 2004).

Результаты проведенных исследований показали значительную отрицательную корреляцию между активностью всех исследуемых антиоксидантных ферментов (за исключением пероксидазы) и содержанием Si в тканях, что демонстрирует выраженную зависимость между этими параметрами. Этот факт может свидетельствовать о существенном влиянии уровня Si на антиоксидантный статус организма.

Мышьяк относится к условно жизненно необходимым элементам, оказывает влияние на окислительные процессы в митохондриях, участвует в других биологических процессах. Высокие концентрации мышьяка содержатся в рыбьем жире и морской рыбе (до 10 мг/кг), что может приводить к опасным отравлениям человека, употребляющего эти продукты; В наших исследованиях значительные корреляции установлены между содержанием As и актив-

ностью каталазы и ГР, в остальных случаях связь слабая и умеренная.

Pb, Cd и Hg - не эссенциальные токсичные микроэлементы. Токсическая роль РЬ обусловлена его способностью связываться с большим числом анионов, SH-группами, фосфатами и т.д. В результате угнетается синтез белков, активность ферментов, синтез гема и гемоглобина (Скальный, 2004). Наши данные позволили отметить, что содержание РЬ в наибольшей степени влияет на активность антиоксидантных ферментов крови, показывая при этом значительные и высокие корреляции (за исключением каталазы).

Токсические эффекты Hg также обусловлены её взаимодействием с SH-группами белков, в результате чего молекулы не могут выполнять присущие им функции (Немова, Высоцкая, 2004). Это приводит к тяжёлой интоксикации и гибели организма. В наших исследованиях установлены значительные корреляции между активностью каталазы, ГР и содержанием Hg в тканях. Учитывая тот факт, что активность этих ферментов непосредственно обусловлена участием SH-групп в выполне-

нии функций активного центра, избыточные концентрации Hg могут ингибировать эту реакцию.

В настоящее время большое внимание уделяется Cd. Считается, что его токсическое действие имеет сходство с Hg, но проявляется еще в большей степени. Это нашло отражение в проявлении значительных корреляций между содержанием Cd и активностью антиоксидантных ферментов (за исключением пероксидазы).

Учитывая все сказанное, интерес представляло определить, какой фермент в наибольшей степени реагирует на присутствие токсичных элементов (ТЭ) в тканях и какой элемент оказывает наиболее сильное влияние на активность исследуемых ферментов. С этой целью была составлена итоговая таблица, в которой типы связей между исследуемыми параметрами обозначили в соответствии со значением коэффициентов корреляции (табл. 13).

Из приведённых данных можно заключить, что все исследуемые ферменты реагируют на присутствие Си в тканях, что, как сказано выше, связано с высокой биофильностью этого элемента.

Токсичный элемент	каталаза	СОД	пероксидаза	ГР	ГТ
Си	++	++	+	++	++
РЬ	-	++	+++	++	+++
Cd	++	++	-	+	++
Zn	-	+	+++	+++	-
As	+	-	-	++	-
Hg	++	-	-	++	-

Табл. 13 Степень взаимодействия между содержанием токсичных элементов в тканях и активностью антиоксидантных ферментов крови рыб

Примечание: - - слабая связь ($0 < r < 0,3$); +- умеренная ($0,3 < r < 0,5$); ++ - значительная ($0,5 < r < 0,7$); +++ - сильная ($0,7 < r < 0,9$)

Наиболее чувствительной к накоплению в тканях токсичных элементов является ГР, что может быть обусловлено ролью этого фермента в восстановлении глутатиона, входящего в состав глутатионпероксидазы и ГТ, выполняющих важнейшие функции в процессе биотрансформации ксенобиотиков. В наименьшей степени на активность исследуемых ферментов влияет содержание в тканях As и Hg, которые оказывают сильное токсическое действие на организм и при этом, вероятно,

активность ферментов защитной антиоксидантной системы может ингибироваться.

Таким образом, результаты исследований показали чёткую зависимость между уровнем накопления токсичных элементов в тканях рыб и ответными реакциями антиоксидантной ферментной системы крови. При этом отклики ферментов проявляют специфичность в отношении токсичных элементов, что необходимо учитывать при проведении и интерпретации мониторинговых исследований среды.

11.2.3. Ферменты сыворотки крови рыб как биоиндикаторы их состояния при загрязнении токсичными элементами

Материалом исследования служила сыворотка крови и мышцы морского ерша *Scorpaena porcus L.*, отловленного в прибрежной акватории г. Севастополя. У отловленных рыб кровь брали из хвостовой артерии пастеровской пипеткой. Сыворотку получали путем отстаивания на холоду. В сыворотке крови рыб определяли активность аланинаминотрансферазы (АлАТ) и аспартатаминотрансферазы (АсАТ), альдолазы (АЛД) стандартными методами. В мышцах рыб определяли токсичные

элементы - медь, свинец, кадмий, цинк, мышьяк, ртуть - атомноабсорбционным и полярографическим методами.

Из приведённых на рис. 12 данных можно видеть, что во всех случаях содержание токсичных элементов в мышцах морского ерша не превышает принятых на Украине ПДК. В то же время чётко прослеживаются сезонные вариации: содержание меди в тканях рыб минимально весной, но затем увеличивается, достигая наибольших значений осенью и зимой.

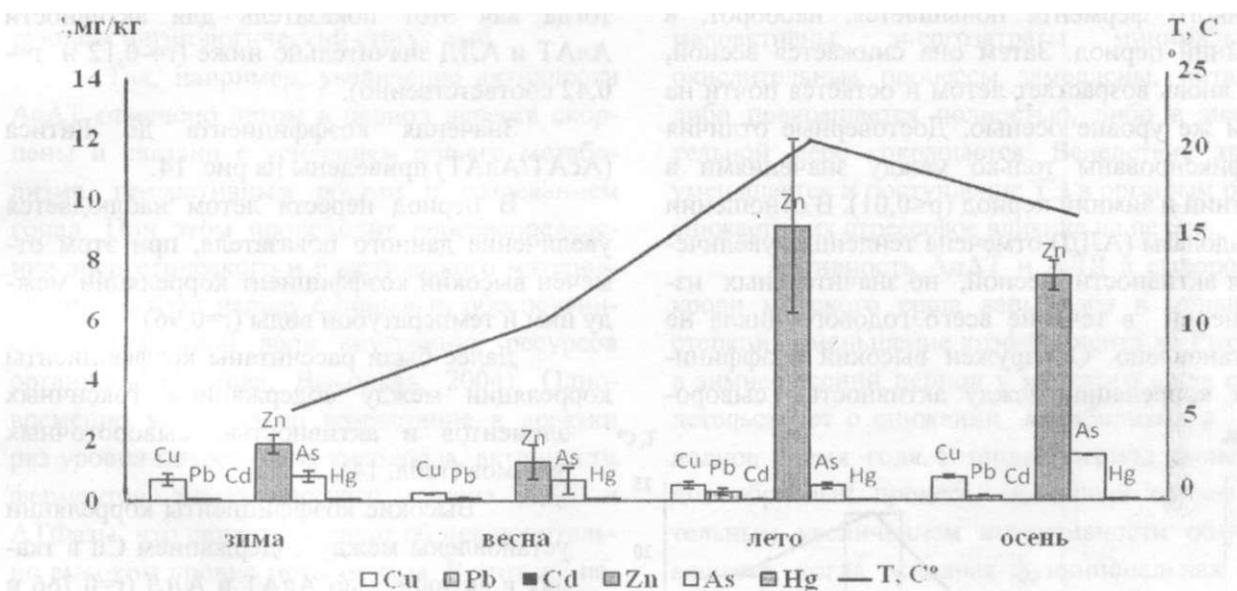


Рис. 12 Содержание токсичных элементов в мышцах морского ерша в различные сезоны ($M \pm m$, $n=5$)

Самый высокий уровень свинца обнаружен летом. Концентрация кадмия варьирует незначительно. Содержание цинка снижено в зимне-весенний период, но летом и осенью увеличивается более чем в 3-4 раза. Концентрация мышьяка возрастает осенью, тогда как в другие сезоны варьирует незначительно. Уровень ртути также повышается осенью.

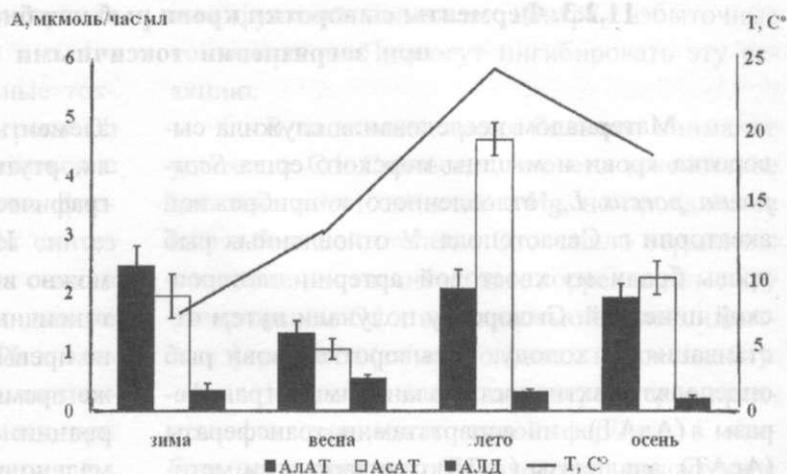
В связи с неоднозначной динамикой накопления токсичных элементов в мышцах морского ерша в различные сезоны года представляло интерес выявить наличие связи между температурой воды и содержанием этих компонентов в тканях рыб. Результаты показали,

что коэффициенты корреляции между содержанием меди, мышьяка, кадмия и ртути в мышцах и температурой воды достаточно низкие ($r= 0,03 - 0,18$), тогда как между содержанием свинца и цинка - высокие ($r=0,94$).

Известно, что сезонные изменения оказывают значительное влияние на физиологическое состояние рыб, что определяет их обменные процессы, в том числе интенсивность поглощения, накопления и выведения ксенобиотиков. Важная роль в осуществлении этих реакций принадлежит ферментам, активность которых приведена на рис. 13.

Рис. 13 Активность сывороточных ферментов морского ерша в различные сезоны года ($M \pm m$, $n = 60$)

Как видно из рис. 13, активность АсАТ значительно возрастает летом по сравнению с другими периодами ($p < 0,01$), то есть в период нереста морского ерша. При этом активность фермента в летний период в два раза выше по сравнению с другими. Иная картина наблюдается в случае АлАТ. Активность данного фермента повышается, наоборот, в зимний период. Затем она снижается весной, но вновь возрастает летом и остается почти на том же уровне осенью. Достоверные отличия зафиксированы только между значениями в летний и зимний период ($p < 0,01$). В отношении альдолазы (АЛД) отмечена тенденция увеличения активности весной, но значительных изменений в течение всего годового цикла не установлено. Обнаружен высокий коэффициент корреляции между активностью сыворо-



точной АсАТ и температурой воды ($r = 0,79$), тогда как этот показатель для активности АлАТ и АЛД значительно ниже ($r = -0,12$ и $r = -0,42$ соответственно).

Значения коэффициента де Ритиса (АсАТ/АлАТ) приведены на рис. 14.

В период нереста летом наблюдается увеличение данного показателя, при этом отмечен высокий коэффициент корреляции между ним и температурой воды ($r = 0,96$).

Далее были рассчитаны коэффициенты корреляции между содержанием токсичных элементов и активностью сывороточных энзимов (табл. 14).

Высокие коэффициенты корреляции установлены между содержанием Си в тканях и активностью АлАТ и АЛД ($r = 0,766$ и $r = -0,925$ соответственно), между содержанием Рb, Cd, Zn и активностью АсАТ ($r = 0,727$ - $-0,995$), а также между содержанием Cd, Zn, As и активностью АЛД.

Рис. 14 Значения коэффициента де Ритиса (АсАТ/АлАТ) морского ерша в различные сезоны года ($M \pm m$, $n = 60$)

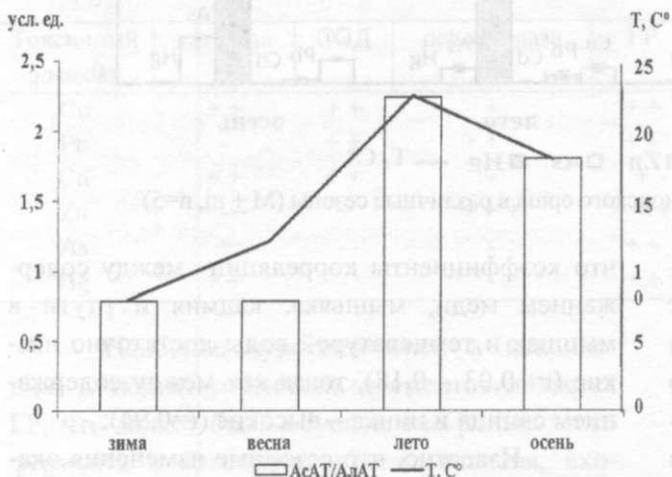


Табл. 14 Коэффициенты корреляции между активностью сывороточных ферментов морского ерша и содержанием токсичных элементов в мышцах

Фермент	Си	Рb	Cd	Zn	As	Hg
АлАТ	0,766	0,179	0,381	0,201	0,059	-0,32
АсАТ	0,218	0,995	0,727	0,847	-0,28	-0,53
АсАТ/АлАТ	0,302	0,964	0,176	0,995	0,127	-0,067
АЛД	-0,925	-0,476	0,862	-0,702	-0,667	-0,334

Коэффициенты корреляции между активностью исследованных ферментов сыворотки крови и содержанием ртути в тканях значительно ниже. Интересно отметить высокие значения коэффициентов корреляции между содержанием Pb и Zn и коэффициентом де Ритиса ($r=0,964$ и $r=0,995$ соответственно).

Таким образом, результаты исследований показали чёткую сезонную динамику накопления ТЭ в тканях морского ерша и активности сывороточных ферментов, характеризующих функциональное состояние печени рыб. Отмеченные эффекты могут быть следствием ряда природных и антропогенных процессов, а также их совокупности, модифицирующих физиологический статус рыб.

Так, например, увеличение активности АсАТ отмечено летом в период нереста скорпены и связано с усилением общего метаболизма, генеративным ростом и созреванием гонад. При этом происходит перераспределение энергетического и пластического материала, что требует наряду с пищевым обеспечением значительной доли внутренних ресурсов организма (Немова, Высоцкая, 2004). Одновременно установлено возрастание в десятки раз уровня потребления кислорода, активности ферментов энергетического обмена ЛДГ и АТФазы, что свидетельствует об исключительно высоком уровне метаболизма. В этот же период вследствие усиления рекреационной нагрузки происходит увеличение поступления в морскую среду загрязнителей, включая токсичные элементы (ТЭ), что стимулирует развитие у рыб соответствующих ответных реакций. В этом случае одним из адаптивных ответов является синтез металлотионеинов (МТ), который требует дополнительных затрат энергии и, следовательно, изменения основного метаболизма. Кроме того обнаружено, что уровень МТ у рыб возрастает в период нереста, так как стероидные гормоны инициируют их синтез. Уровень Zn в тканях также повышается в репродуктивный период, что отмечено и другими авторами (Голованова, 2008). Помимо этого, сезонные вариации активности ферментов, от-

ражающих функцию печени, могут быть связаны с колебаниями солёности воды и, следовательно, с изменением концентрации в ней различных ТЭ. Уменьшение солёности воды вследствие разбавления коммунальными стоками, объём которых возрастает в тёплый период вследствие усиления рекреационной нагрузки, приводит к увеличению поглощения ионов металлов. При этом активность ферментов, участвующих в процессах детоксикации ксенобиотиков в печени, также возрастает.

Зимой наблюдается уменьшение активности АсАТ в сыворотке крови скорпены. Очевидно, это связано с понижением общего уровня обмена веществ в данный период, так как рыбы малоактивны, энергозатраты минимальны, окислительные процессы замедлены, питание либо прекращается полностью, либо в значительной мере сокращается. Вследствие этого уменьшается и поступление ТЭ в организм рыб, снижается их стрессовое влияние на печень.

Активность АлАТ и АлД в сыворотке крови морского ерша варьируют в меньшей степени. Уменьшение коэффициента де Ритиса в зимне-весенний период у морского ерша свидетельствует о снижении метаболизма в холодное время года. В тёплый период происходит обратный процесс, связанный со значительным увеличением интенсивности обмена веществ, когда основная функциональная нагрузка приходится на печень, где происходит синтез энергетических запасов для обеспечения процессов репродукции и детоксикации ксенобиотиков, что отражает возрастание коэффициента де Ритиса.

Таким образом, содержание токсичных элементов и ответные реакции сывороточных ферментов морского ерша имеют чёткую сезонную зависимость, которая обусловлена годовыми циклами рыб, связанными с репродукцией, особенностями питания и загрязнением среды обитания. Физиологическое состояние оказывает существенное влияние на проявление адаптивного и токсического ответа, рыб на содержащиеся в их тканях ТЭ.

В этом случае ферментативная актив-

ность является быстрым и эффективным прогностическим параметром индивидуальной реакции организма на стрессовое действие комплекса природных и антропогенных факторов, которая позволяет оценить модифицирующие эффекты для популяций и сообществ (Barata et al, 2005; Nesto et al, 2007). Наиболее информативными биоиндикаторами являются ключевые ферменты обмена веществ, в частности, ами-

нотрансферазы, которые имеют также диагностическое значение для определения функционального состояния организма (Adams, 2005). В связи с этим перед планированием мониторинговых исследований и разработкой мониторинговых программ необходимо тщательно изучить особенности годовых циклов рыб и связанные с ними физиологические изменения обмена веществ.

- Герман А. В., Чуйко Г. М., Флеров Б. А., Тиллитс Д., Зайчек Д. Морфометрические и физиолого-биохимические показатели рыб как биоиндикаторы загрязнения водоемов // Современные проблемы водной токсикологии. - Борок, 2002. - С. 21 - 32.
- Голованова И. П. Влияние тяжелых металлов на физиолого-биохимический статус рыб и водных беспозвоночных // Биол. внутр. вод. - 2008. - № 1. - С. 99-108.
- Инструкция по санитарно-микробиологическому контролю производства продукции из рыб и морских беспозвоночных. № 5319. 1991.-95 с.
- Кузьминова Н. С. Влияние размера, пола и стадии зрелости гонад на индекс печени черноморского мерланга (*Merlangus merlangus euxinus*) // Биоразнообразии и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах: Мат. III Междунар. науч. конф. - 4-6 окт. 2005, г. Днепрпетровск - Днепрпетровск: Изд-во ДНУ, 2005. - С. 80 - 82.
- Кузьминова Н.С. Оценка токсического действия хозяйственно-бытовых сточных вод на морские организмы: Дис. ...канд. биол. наук: 03.00.16. - М, 2006.- 168 с.
- Немова Н. И. Биохимические эффекты накопления ртути у рыб. - М.: Наука, 2005. - 165 с.
- Немова Н. Н., Высоцкая Р. И. Биохимическая индикация состояния рыб. - М.: Наука, 2004. - 215 с.
- Овен Л.С., Руднева И.И., Шевченко Н.Ф. Ответные реакции черноморского ерша *Scorpaena porcus* на антропогенное воздействие // Вопр. ихтиол. - 2000. - **40**, № 1. - С. 75-78.
- Омельченко С. О., Симчук Г. В., Зубаченко В. Л., Ковешникова Т. А., Руднева И. И. Оценка микробного загрязнения морской воды и массовых видов рыб прибрежной части Чёрного и Азовского морей // Вісн. Одеськ. нац. ун-ту. Сер: Біол. - 2005. - **10**, 7. - С. 201 -207.
- Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. - М.: Пищ. пром., 1966. - 376 с.
- Реакция иммунной системы рыб на загрязнение воды токсикантами и закисление среды. - М.: Наука, 2001. - 127 с.
- Руднева И. И. Применение биомаркеров рыб для экотоксикологической диагностики водной среды // Рыб. госп-во України. - 2006. - № 1. - С. 20 - 23.
- Руднева И. И., Шевченко Н. Ф., Залевская И. И., Жерко Н. В. Биомониторинг прибрежных вод Чёрного моря // Водные ресурсы. - 2005. - **32**, № 2. - С. 238-246.
- Скальный А. В. Химические элементы в физиологии и экологии человека. - М.: Мир, 2004. - 216 с.
- Шатуновский М.И. Изменения в качественном составе липидов органов и тканей балтийской трески в ходе созревания гонад // Вопр. ихтиол. - 1971. - **11**, 5 (70). - С. 910 - 918.
- Шатуновский М.И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. - М.: Наука, 1980. - 288 с.
- Шатуновский М. И., Рычагова Т.Л. О некоторых размерно-возрастных изменениях обмена веществ анчоусовидной кильки *Clupeonella engrauliformis* // Вопр. ихтиол. - 1990.-30 1.-С. 154 - 158.
- Шульман Г. Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. - М.: Пищ. пром-сть, 1972. -368 с.
- Adams S. M. Assessing cause and effect of multiple stressors on marine systems // Mar. Pollut. Bull. - 2005. - **51**, № 8 - 12. - P. 649 - 657.
- Barata C, Lecumberri I., Vila-Ascale M. et al. Trace metal concentration, antioxidant enzyme activities and susceptibility to oxidative stress in the tricoptera larvae *Hydropsyche exocellata* from the Lobregat river basin (NE Spain) // Aquat. Toxicol. - 2005. - **74**, №1. - P. 3-19.
- Bowen R. E., Depledge M. H. Rapid Assessment of marine pollution (RAMP) // Mar. Poll. Bull. - 2006. - **53**. - P. 631 -639.
- Fleming L. E., Broad K, Clement A. et al. Oceans and human health: Emerging public health risks in the marine environment // Mar. Poll. Bull. - 2006. - **53**. - P. 545 - 560.
- Galloway T. Biomarkers in environmental and human health risk assessment // Mar. Poll. Bull. - 2006. - **53**. - P. 579-590.
- Nesto N., Romano S., Moschino V. et al. Bioaccumulation and biomarker responses of trace metals and micro-organic pollutants in mussels and fish from the Lagoon of Venice, Italy // Mar. Poll. Bull. - 2007. - **55**. - P. 469-484.

БИОРЕСУРСЫ ЧЕРНОГО МОРЯ И НЕФТЯНОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ

Углеводороды относятся к универсальным компонентам морских растений и животных, воды и донных осадков и занимают особое место среди органических соединений океана. По химической активности углеводороды находятся между стойкими неорганическими и легко окисляющимися органическими веществами, содержащими гетероатомы (например, карбогидраты, жирные кислоты и аминокислоты).

Несмотря на большое значение углеводородов в жизни морской биоты, их изучение в эколого-биохимическом плане ещё не получило должного развития, и многие аспекты данной проблемы практически не освещены в литературе. Это приводит к трудностям оценки взаимодействия морской биоты с углеводородными соединениями. Нефть, как природное вещество, может включаться в метаболические пути морских экосистем, отражая тем самым одну из сторон взаимодействия морской биоты с нефтяными углеводородами, а именно - участие морских организмов в процессе биогенного переноса и самоочищения моря. Однако изучение участия в этом процессе различных групп гидробионтов, за исключением бактерий, только начинается. Исследования роли морской биоты в трансформации нефти и нефтепродуктов даст возможность прогнозировать эволюцию нефтяных углеводородов в море.

Ежегодное продуцирование углеводородов в Мировом океане за счет фотосинтеза составляет $1,2 \cdot 10^7$ т, что всего на 40 % превышает поступление этих соединений за счет загрязнения (Миронов, 1985). Такое интенсивное увеличение концентрации углеводородов в море может иметь далеко идущие экологические последствия, выходящие за рамки видимого в настоящее время вредного влияния нефти на морские организмы.

Это, по-видимому, обусловлено, с одной стороны, сложностью строения нефти, раз-

личные компоненты которой имеют разную токсичность, а с другой тем, что организмы встречаются в море не только с самой нефтью, но и с продуктами её распада, более токсичными, чем первоначальная нефть. Кроме того, из-за неодинаковой чувствительности к нефти могут наблюдаться различные перестройки в биоте, не обусловленные действием самого токсиканта (Миронов, 1985).

Влияние нефти на морские организмы Чёрного моря. Начнём с анализа влияния нефти на планктонные водоросли. Установлено, что у черноморских видов разница в чувствительности достигает нескольких порядков величин (рис. 1).

Экстракты морской воды с сырой нефтью в концентрации 12 % оказывали стимулирующее влияние на рост большинства диатомовых культур. Факт стимулирующего влияния малых доз нефти на растительные объекты привёл к созданию нефтяного ростового вещества (НРВ), которое одно время использовали в сельском хозяйстве. Однако, как показали наши работы, его применение для стимулирования роста диатомовых водорослей в культуре осложняется очень близким диапазоном стимулирующей и токсичной доз.

Токсичное действие нефти и нефтепродуктов на зоопланктон отмечалось при концентрации 0,001 мл л⁻¹, которая ускоряла гибель подопытных организмов (рис. 2). Различия в продолжительности жизни у разных видов гидробионтов не превышают 20 %. Некоторые отклонения наблюдаются у *Oithona nana* в случае применения нефти и мазута. Таким образом, значительных видовых различий в чувствительности к загрязнению морской среды нефтепродуктами у приведённых выше представителей зоопланктона не наблюдалось. При концентрации НУ 0,1 мл/л организмы погибали в течение первых суток.

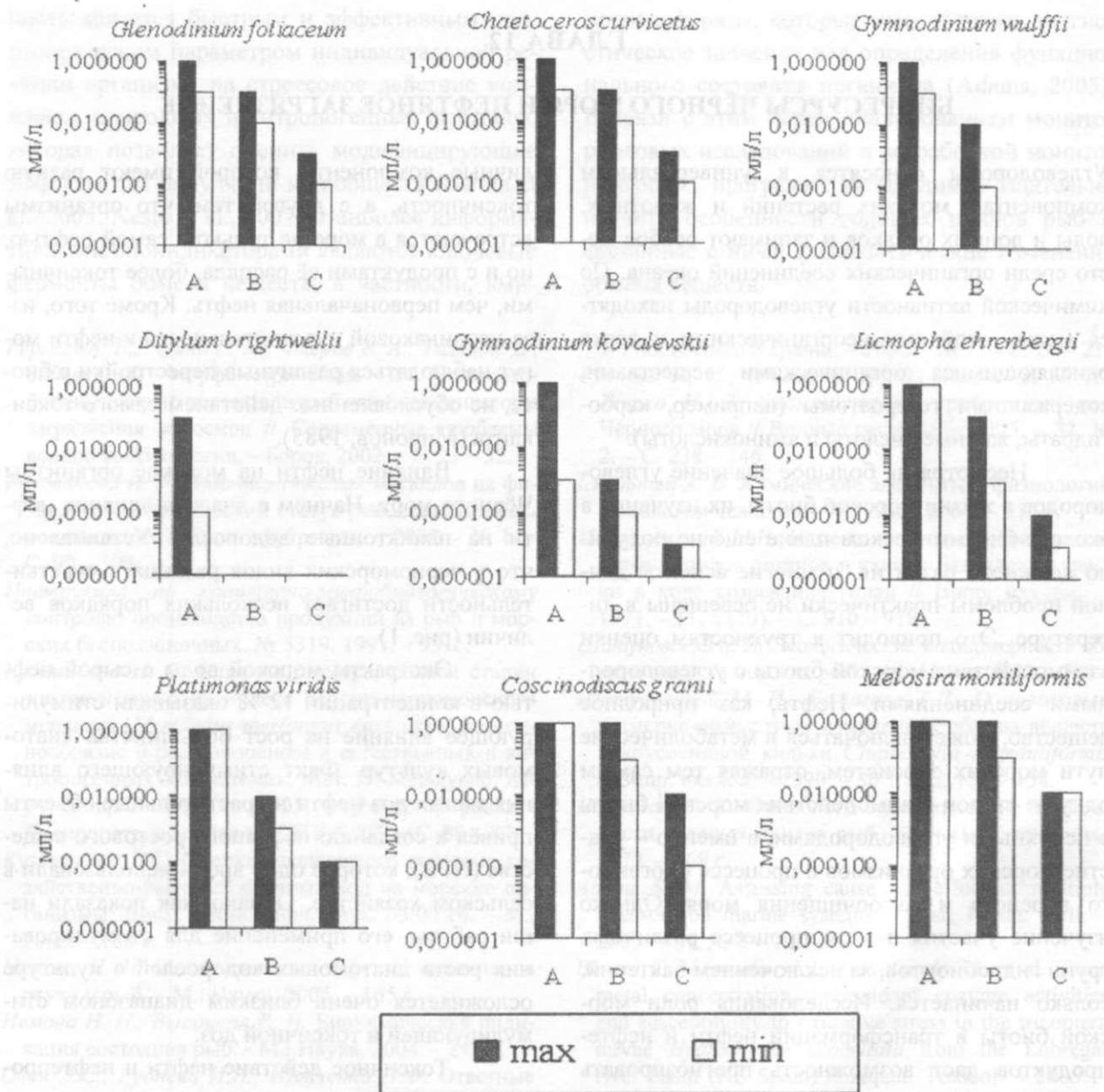


Рис. 1. Реакция водорослей на различные концентрации нефтяного загрязнения морской воды в течение пяти суток: А - 100 % гибель клеток; В - отсутствие или замедление деления клеток; С - отличия от контроля отсутствуют

Высокой чувствительностью к нефтяному загрязнению отличались и науплиальные стадии планктонных и бентосных ракообразных. Гибель личинок *Acartia clausi* и *Oithona nana* наступала на 3 - 4 сут. в морской воде, содержащей 0,001 мл л⁻¹ мазута. Концентрация нефтепродуктов в морской воде 0,1 - 0,01 мл л⁻¹ оказывает выраженный токсический эффект на

личинки морского жёлудя и мраморного краба, тогда как взрослые формы этих организмов выдерживали концентрации в сотни и тысячи раз более высокие.

Зоопланктон способен захватывать мелкодисперсные частицы нефти, содержание которых в фекалиях копепоидов доходит до 70 %.

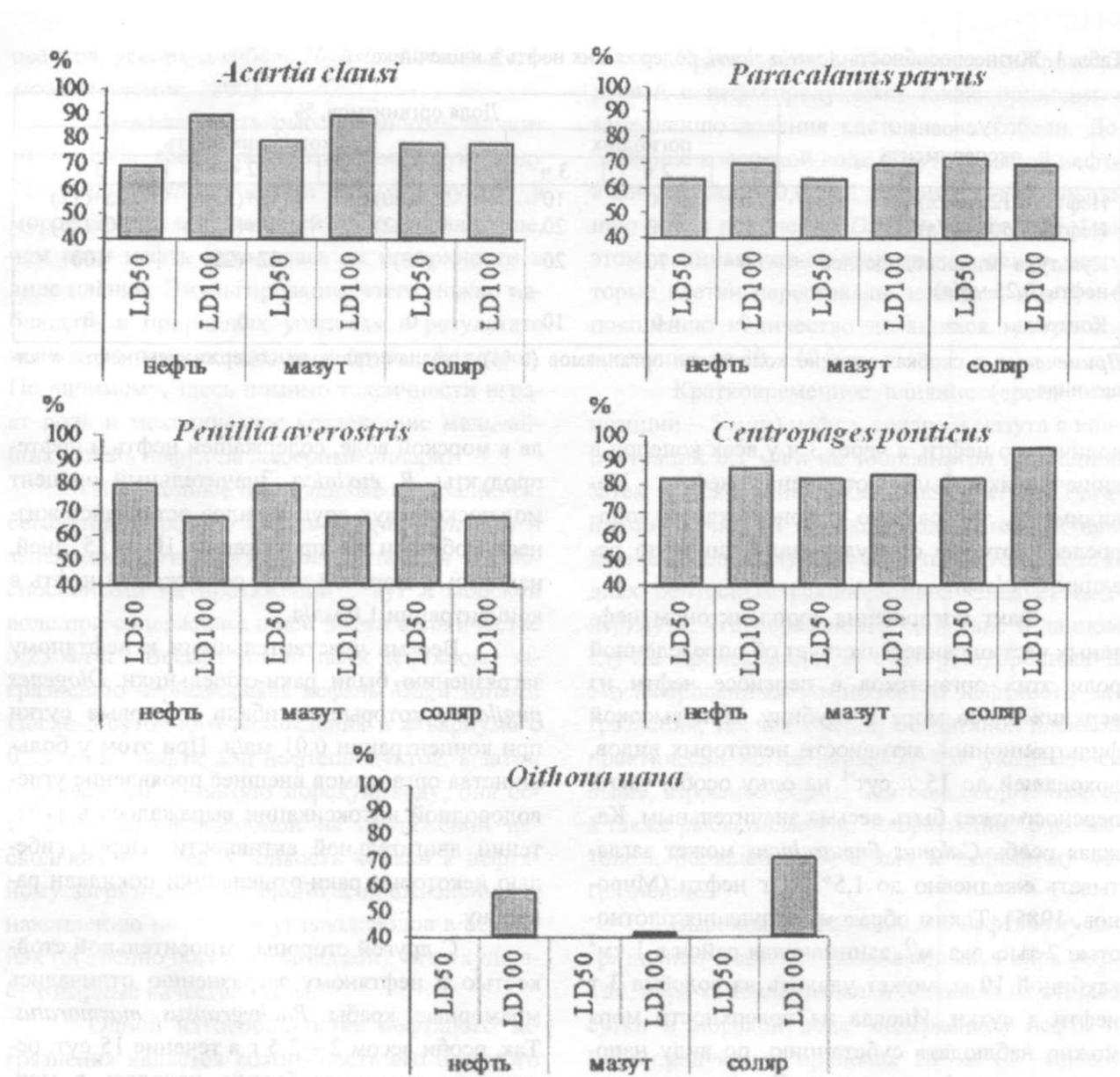


Рис. 2 Изменение продолжительности жизни гидробионтов в морской воде с нефтью или нефтепродуктами в концентрации 0,001 мл/л: LD₅₀ - 50 % гибель организмов по отношению к контролю; LD₁₀₀ - 100 % гибель организмов по отношению к контролю (Миронов, 1972)

Расчёты показывают, что до 20 % взвешенных в морской воде частиц нефти может отфильтровываться копеподами, что хорошо видно в их теле под флуоресцентным микроскопом. При концентрации нефти в воде, равной 10 мл я", её содержание в фекалиях составляло почти 50 %.

Результаты наблюдений за наполнением нефтью кишечника черноморской *Acartia clausi* (средние из трёх экспериментов) приведены в табл. 1 (Миронов, 1985). В аквариуме с

концентрацией нефти 0,5 мл л" отмечено наибольшее количество особей (55 %), поглотивших нефть в первый час. Накопление нефти копеподами, находившимися в нефтяной эмульсии с культурой одноклеточных водорослей *Prymnesium* sp., происходило следующим образом.

В первый час у одной трети организмов в кишечниках отмечено незначительное количество нефти. К исходу второго часа примерно 20 % копепод содержали уже значительное

Табл. 1. Жизнеспособность *Acartia clausi*, содержащих нефть в кишечнике

Условия эксперимента	Доля организмов, %					
	погибших			накопивших нефть		
	1 ч	2 ч	3 ч	1 ч	2 ч	3 ч
Нефть (0,125 мл/л)	0	10	10	25+(50)	12+(33)	75+(12)
Нефть (0,500 мл/л)	10	10	20	55+(22)	44+(22)	50+(25)
Культура микроводорослей + нефть (0,25 мл/л)	0	10	20	(33)	22+(22)	100
Контроль	0	0	10	0	0	0

Примечание: в скобках указано количество организмов (в %) с незначительным содержанием нефти в кишечнике

количество нефти, а через 3 ч у всех копепод в кишечниках была отмечена нефть. По-видимому, это связано с присутствием водорослей, которые стимулировали пищевую реакцию *A. clausi*.

Факт поглощения зоопланктоном нефтяных частиц свидетельствует об определённой роли этих организмов в переносе нефти из верхних слоев моря в глубину. При высокой фильтрационной активности некоторых видов, доходящей до 15 л сут⁻¹ на одну особь, такой перенос может быть весьма значительным. Каждая особь *Calanus finmarchicus* может заглатывать ежедневно до 1,5*10¹⁰ г нефти (Миронов, 1985). Таким образом, популяция плотностью 2 тыс. экз. м⁻³, занимающая район в 1 км глубиной 10 м, может удалить из водоёма 3 т нефти в сутки. Иногда на поверхности моря можно наблюдать субстанцию, по виду напоминающую нефтяные пятна. В результате анализа выявлено, что она состоит из мёртвых организмов (в основном *Calanus* sp.), получивших дополнительную плавучесть из-за излишков нефти в теле (Миронов, 1985).

Наши материалы, полученные на взрослых формах массовых моллюсков (*Rissoa euxinica*, *Bittium reticulatum*, *Gibbula divaricata*), являющихся кормовыми объектами для рыб и обитающих в прибрежной зоне Чёрного моря, показали, что нефть оказывает выраженный токсический эффект на указанные выше организмы. Чувствительность подопытных моллюсков к нефтяному загрязнению была различна. Из трех взятых видов наиболее быстро погибала

в морской воде, содержащей нефть и нефтепродукты, *R. euxinica*. Значительный процент моллюсков двух других видов оставались жизнеспособными на протяжении 10 - 15 дней, находясь в морской воде, содержащей нефть в концентрации 1,0 мл/л.

Весьма чувствительными к нефтяному загрязнению были раки-отшельники *Diogenes pugilator*, которые погибали в первые сутки при концентрации 0,01 мл/л. При этом у большинства организмов внешнее проявление углеродной интоксикации выражалось в угнетении двигательной активности. Перед гибелью некоторые раки-отшельники покидали раковину.

С другой стороны, относительной стойкостью к нефтяному загрязнению отличались мраморные крабы *Pachygrapsus marmoratus*. Так, особи весом 2 - 2,5 г в течение 15 сут. оставались жизнеспособными, находясь в морской воде, содержащей 1,0 и 0,1 мл л⁻¹ флотского мазута, и по поведению не отличались от контрольных крабов. Вылезая на поверхность выступающих над водой камней, крабы многократно проходили через плёнку мазута, а также длительное время находились на камнях, загрязненных нефтепродуктами. Это в значительной мере объясняет и нахождение в естественных условиях этих крабов в местах нефтяного загрязнения. Также на протяжении 5 сут. взрослые формы морского жёлудя оставались жизнеспособными, находясь в плёнке нефтепродуктов. Нефть, находящаяся в грунте в концентрации 1,0 г кг⁻¹ сырого веса донных

осадков, ускоряла гибель *Hedista (Nereis) diversicolor* (Алёмов, 2000).

Выживаемость рыб во многом зависит от способа введения нефти в морскую воду. Так, при эмульгировании нефтепродуктов в морской воде поражающий эффект был выше, чем если нефть находилась на поверхности в виде плёнки. Эмульгирование часто можно наблюдать в природных условиях в результате волнового перемешивания и других факторов. По-видимому, здесь помимо токсичности играет роль и механическое воздействие мельчайших капель нефти на жаберный аппарат.

Полученные нами данные показали, что сеголетки морского карася *Sargus annularis* и зеленушки *Crenilabrus linea* остаются жизнеспособными на протяжении 5 сут в морской воде при содержании в ней нефти в количестве 0,25 мл л⁻¹. Весьма устойчива к нефтяному загрязнению черноморская кефаль *Mugil saliens*. После 5-суточного нахождения в аквариуме с 0,25 мл л⁻¹ нефти или нефтепродуктов, а затем перенесённая в чистую морскую воду, она оставалась жизнеспособной на протяжении нескольких месяцев. Стойкость кефали к нефтяному загрязнению приводит к прижизненному накоплению нефтяных углеводородов в её тканях (особенно богатых липидами), что ухудшает товарные качества рыбы.

Одной из особенностей нефтяного загрязнения является возможность его быстрого перемещения по акватории под действием ветров и течений. Это обуславливает вероятность кратковременного контакта с нефтью морских организмов, после чего гидробионты вновь попадают в чистую воду. Результаты кратковременного воздействия нефти на некоторые виды фитопланктона показали, что 5-минутный контакт *Ditylum brightwellii* с морской водой, содержащей 1,0 мл л⁻¹ мазута, после его помещения в чистую морскую воду вызывал статистически достоверную задержку в его развитии. Если пребывание этой водоросли в морской воде с мазутом увеличивалось до 1 ч, то её клетки начинали отмирать на 2-й сутки в чистой морской воде.

Кратковременный контакт микроводорослей с нефтепродуктами также приводит к замедлению деления клеток и их гибели. Добавление к морской воде мазута и сырой нефти в концентрации 0,01 мл л⁻¹ привело к уменьшению числа поколений *Ditylum brightwellii*. При этом, начиная уже со второго поколения, некоторые клетки переставали делиться, и к 5 - 6 поколению количество делящихся клеток сократилось до 30 - 40 %.

Кратковременное влияние (время экспозиции - 5 мин) нефти, соляра и мазута в концентрации 0,1 мл/л на зоопланктон приводило затем к ускорению гибели подопытных организмов в чистой морской воде. Аналогичные данные были получены и на планктонных стадиях бентосных ракообразных. Следует подчеркнуть, что поражающее действие в данном случае происходило за счёт растворённых и эмульгированных компонентов нефтяного загрязнения, так как контакт с нефтяной плёнкой практически не наблюдался. Как указывалось выше, взрослые формы бентосных организмов, а также рыбы обладали, по сравнению с планктоном, большей стойкостью к нефтяному загрязнению.

Высококочувствительной к нефтяному загрязнению оказалась развивающаяся икра рыб. Так, икра камбалы-калкана погибала на вторые сутки в морской воде, содержащей нефть и нефтепродукты в пределах 10⁰ и 10¹ мл л⁻¹. При остальных концентрациях углеводородов (10² и 10³ мл л⁻¹) к моменту выклева осталась жизнеспособными от 55 до 89 % икринок. Выклев предличинок из сохранившейся жизнеспособной икры был недружным и растянутым по времени. В контроле на четвёртые сутки выклёвывалось свыше 90 % предличинок, в опыте же при содержании мазута 10¹ мл/л и нефти 10⁰ мл л⁻¹ выклев к этому времени не наступил. В остальных концентрациях нефти и нефтепродуктов процент выклева колебался от 60 до 100%.

Большинство личинок, выклюнувшихся в морской воде, содержавшей нефть и нефтепродукты, были аномальными (в основном

искривление тела, часто многократное) и оказывались нежизнеспособными. При концентрации нефтепродуктов в морской воде 10^4 мл л⁻¹ практически все выключившиеся личинки имели дефекты и погибали в последующие сутки. При концентрации 10^3 мл л⁻¹ количество уродливых предличинок составляло 23 - 40 %, тогда как в контроле не превышало 7-10 %.

В наших последующих работах было установлено, что выключившиеся нормальные предличинки более стойки к нефтяному загрязнению морской воды, чем развивающаяся икра.

Полученные материалы свидетельствуют о том, что попавшие в море нефть и нефтепродукты высокотоксичны для развивающейся икры камбалы, вызывая её поражение при концентрации 10^6 - 10^8 мл л⁻¹, а в ряде случаев и 10^5 мл л⁻¹. На икру рыб действует токсичность самой нефти и нефтепродуктов, а также изменение химизма морской воды в результате ее загрязнения, что приводит, по видимому, к нарушению обмена веществ в развивающемся зародыше. Аналогичные данные были получены и с развивающейся икрой других видов черноморских рыб.

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о высокой токсичности нефти для организмов моря. Существующие в настоящее время уровни загрязнения морской среды (исключая аварийные ситуации), в основном, являются губительными для ранних стадий гидробионтов и не приводят к быстрому и массовому вымиранию взрослых организмов. Однако влияние нефтяной интоксикации при длительном систематическом воздействии малых доз может сказаться спустя несколько поколений.

Иная картина возникает при аварийных ситуациях. Многолетние наблюдения на месте катастрофы танкера «Тампико Мару» показали, что сразу после катастрофы практически полностью исчезли животные. Через три месяца наблюдалось появление мигрирующих форм и случайный заход рыб и некоторых ракообразных. В течение последующих семи лет посте-

пенно появлялись исчезнувшие виды (одного вида за другим). Однако несколько видов, находившихся в этом районе до кораблекрушения, после семилетнего периода не были обнаружены. Растительность в приливно-отливной зоне была поражена незначительно. В первые месяцы наблюдалось усиленное развитие водорослей, что могло быть объяснено сокращением питающихся ею животных, в частности, морских ежей.

Подобное нарушение баланса растительных и животных организмов наблюдалось и при других авариях, когда нефть достигала берега. В результате крушения танкера «Антонио Грамси» в порту Вентспилс (Балтийское море) и дальнейшего дрейфа нефти в район Аландских островов большие скопления рыб были отмечены только через год после катастрофы, что свидетельствует об уходе или обходе рыбами этого района. При анализе нефтяные углеводороды обнаружены в мышцах и печени камбалы в концентрации свыше 50 мг кг⁻¹ ткани. Уменьшилась плотность популяции некоторых видов моллюсков и ракообразных (Миронов, 1985).

При катастрофических разливах иногда происходит массовое развитие одних видов и подавление роста других. Наблюдалось скопление *Noctiluca miliaris* на нефтяных разливах от «Торри Каньон» (Северная Атлантика), когда разлившуюся нефть в море обрабатывали меловым порошком. После выброса нефти из скважины в залив Санта-Барбара успешно размножались копеподы *Labidoseira trisrinosa* и *Dolidum denticulatum*, причем последний вид даже дал интенсивную вспышку (Миронов, 1985).

Необходимо отметить, что при аварийных разливах иногда в широких масштабах применялись различные химические средства борьбы с нефтью, что увеличивало химическое поражение морской биоты.

В Чёрном море и, в частности, у берегов Крыма до 2007 г. аварийных разливов нефти не наблюдалось, но 11 ноября 2007 г. во время жестокого шторма в Керченском

Биоресурсы Чёрного моря и нефтяное загрязнение

проливе потерпел крушение танкер «Волго-нефть-139» с 3 тыс. т мазута. Попав в море, мазут с аварийного танкера, в основной массе был выброшен на берег. При этом в первую очередь пострадали морские птицы, что отмечалось и при других катастрофах. Уровень загрязнения морских вод нефтяными углеводородами в районе о. Тузла выше ПДК отмечен в 58 % проб, в остальных районах прибрежной зоны западной части Керченского пролива оно

не превышало 18 %. В донных осадках уровень нефтяного загрязнения не превышал величин, характерных для чистых и слабозагрязнённых акваторий Чёрного и Азовского морей. Разлив нефтепродуктов в Керченском проливе, по результатам наблюдений в декабре 2007 - марте 2008 гг., не оказал видимого воздействия на донные сообщества на глубинах 5 - 20 м (рис. 3).

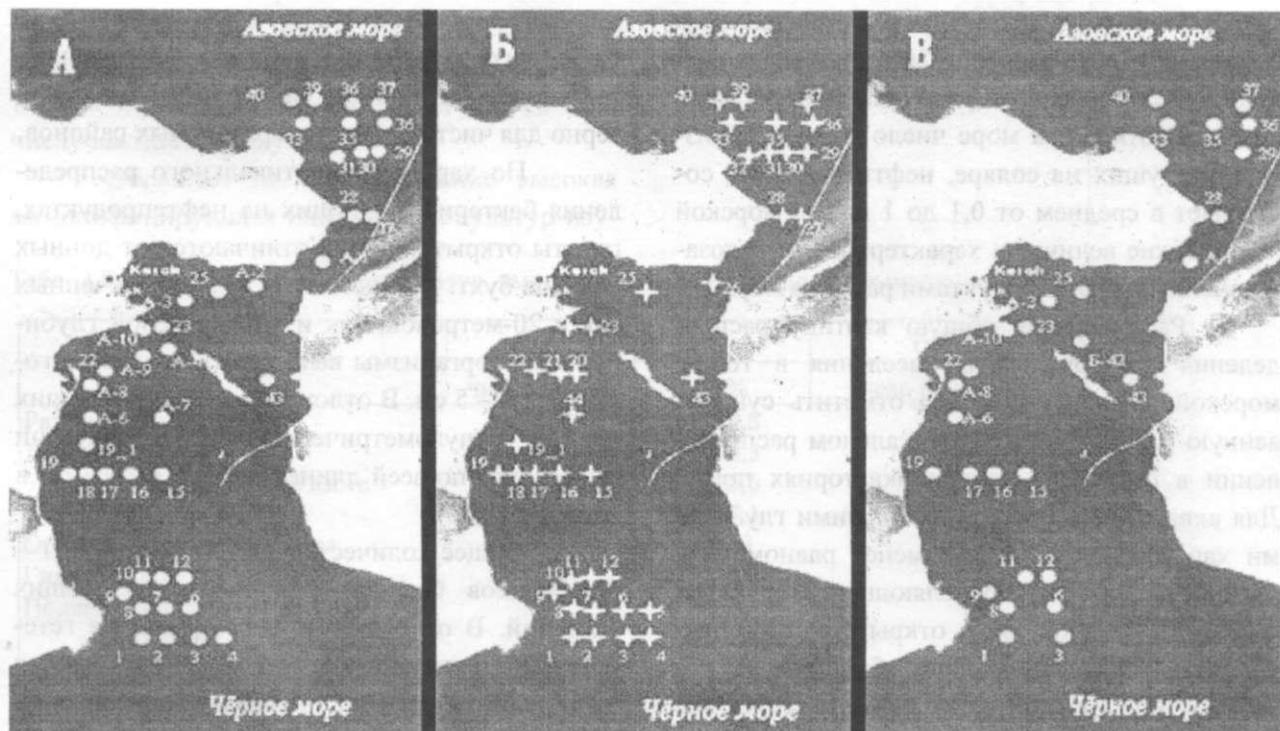


Рис. 3 Расположение станций отбора проб донных осадков (А), макрозообентоса (Б) и бактериобентоса (В) в декабре 2007 и марте 2008 гг. (из: Еремеев и др., 2008)

Численность и некоторые биохимические особенности микробентоса свидетельствуют, что самоочищение акватории от нефтяного загрязнения не нарушено (Еремеев и др., 2008). Аналогичную картину мы наблюдали в Цемесской бухте (Чёрное море). Расплывшаяся в районе Нефтебазы нефть ураганным ветром (новороссийская бора) была перенесена на другой конец бухты и выброшена на берег. При этом загрязнения донных осадков и поражения бентосных сообществ не наблюдалось.

Самоочищение моря от нефтяных углеводородов представляет собой сложный про-

цесс, составляющий часть общеприродного процесса трансформации вещества и передачи энергии в океане. Самоочищение протекает при совокупном воздействии биологических, химических и физических факторов. При самоочищении моря от нефти ведущая роль принадлежит биологическому фактору, и, в первую очередь, - деятельности нефтеокисляющих бактерий.

Изучение нефтеокисляющей микрофлоры в Черном море начато в 1965 г. в районе юго-западной оконечности Крыма. В результате этих исследований получены первые

данные о численности, сезонной динамике, видовом составе и некоторых биохимических особенностях нефтеокисляющих бактерий в морской воде и донных осадках. В дальнейшем работы в данном направлении были продолжены и охватили прибрежные воды (до глубин 100 м) от устья Дуная до порта Батуми (Мионов О. Г., Кирюхина Л. Н. и др., 1985).

В районах портовых станций наблюдается повышенное содержание бактерий, растущих на нефтепродуктах; здесь их численность составила в среднем 10 - 100 кл./мл морской воды, увеличиваясь в ряде районов до 1000 кл./мл. В открытом море число микроорганизмов, растущих на соляре, нефти и мазуте, составляет в среднем от 0,1 до 1 кл./мл морской воды. Такие величины характерны для малозагрязненных нефтепродуктами районов моря.

Рассматривая общую картину распределения бактериального населения в толще морской воды, необходимо отметить существенную разницу в его вертикальном распределении в открытом море и акваториях порта. Для акваторий портов с небольшими глубинами характерно более или менее равномерное распределение нефтеокисляющих микроорганизмов. В морской воде открытого моря численность нефтеокисляющих бактерий в поверхностном горизонте составила 1-10 кл./мл. С глубиной их количество уменьшается в 10 - 100 раз. В некоторых пробах рост бактерий изучаемой группы не обнаружен.

Максимальная величина общего количества гетеротрофных микроорганизмов составляла $10^3 - 10^7$ кл./мл морской воды. По мере удаления от берега общая численность гетеротрофных бактерий снижается до 10 кл./мл.

Всего из морской воды крымского побережья было выделено 468 бактериальных культур, из которых 105 оказались способными расти на минеральной среде с нефтью в качестве единственного источника углерода и энергии. Выделенные микроорганизмы были отнесены к 5 родам: *Pseudomonas* - 66 культур, *Pseudobacterium* - 16, *Bacterium* - 18, *Vibrio* - 3, *Bacillus* - 2 культуры.

Группа нефтеокисляющих микроорганизмов широко распространена в донных осадках крымского шельфа. Наиболее плотные популяции данных бактерий отмечены в Севастопольских бухтах и прилегающих к ним акваториях. Так, в акваториях бухт численность бактерий, растущих на нефтях, составляет $10 - 10^6$ клеток на 1 г грунта.

В открытом море число микроорганизмов, способных расти на углеводородах, уменьшается, и составляет, в основном, 0-10 кл. в 1 г грунта. Для морских вод такое количество нефтеокисляющих бактерий в 1 мл характерно для чистых и малозагрязненных районов.

По характеру вертикального распределения бактерий, растущих на нефтепродуктах, грунты открытого моря отличаются от донных осадков бухт. В илистых грунтах, извлеченных как с 20-метровой, так и 100-метровой глубины, микроорганизмы высевались только из горизонта 0-5 см. В отложениях бухт, имеющих тот же гранулометрический состав, бактерии высевались по всей длине колонки (до 67 см в нашем случае).

Общее количество гетеротрофов на 1 - 6 порядков больше, чем нефтеокисляющих бактерий. В открытом море содержание гетеротрофов в поверхностном слое выражается величиной $10^7 - 10^8$, понижаясь в горизонте 5 - 20 см на 1 - 5 порядков. Глубже 20 см количество микроорганизмов изменяется незначительно. В бухтах, независимо от гранулометрического состава донных отложений, численность гетеротрофов в поверхностном горизонте 0 - 5 см составляет $10^8 - 10^{10}$ кл./г сырого грунта, уменьшаясь на некоторых станциях до 10^6 .

Анализируя способность микроорганизмов усваивать различные углеводороды, можно сказать, что на среде с нефтью малгобекской и соляровым маслом росло наибольшее количество культур.

В распределении нефтеокисляющих микробов в морских грунтах прибрежной части Крыма наблюдается очаговость, выраженная в скоплении данных микроорганизмов в районах некоторых бухт.

Биоресурсы Чёрного моря и нефтяное загрязнение

Выделенные штаммы бактерий обладали высокой биохимической активностью по разрушению органических веществ.

По полученным данным (табл. 2), около половины микроорганизмов оказались способными использовать кислород нитратов. Активность денитрификаторов уменьшалась по мере продвижения от портов в сторону открытого моря. Количество бактерий, способных развиваться за счёт минеральных источников азота составило 75,6 % в акваториях портов, уменьшаясь до 31,6 % в открытом море. Азотфиксаторы в изучаемом районе составили 3,8 % к числу выделенных культур.

Обращает на себя внимание высокая аммонифицирующая способность культур изу-

чаемой группы. Белковую молекулу с образованием аммиака разлагали 65 % нефтеокисляющих бактерий, причём из культур, выделенных в открытом море, аммонифицирующие микроорганизмы составили 79 %. Разрушение белковой молекулы с образованием сероводорода вызывало незначительное количество штаммов (9-10 %). Число бактерий, осуществляющих протеолиз желатины и окисляющих углеводы, находилось в пределах 15 - 19 %. Процент культур, пептонизирующих молоко, составил в акваториях портов 18,6 %, в открытом море - 15,8 %.

Табл. 2 Биохимические свойства культур, выделенных из морской воды крымского района

Свойства культур	Порт		Открытое море	
	число штаммов	%	число штаммов	%
Разжижение желатины	17	19,8	3	15,8
Денитрификация	45	52,3	8	42,1
Усвоение минерального азота	65	75,6	6	31,6
Образование аммиака	56	65,1	15	79
Образование сероводорода	8	9,3	2	10,5
Гидролиз крахмала	10	11,6	-	-
Подкисление пептонной воды с:				
глюкозой	15	17,4	1	5,3
лактозой	2	2,3	-	-
маннитом	3	3,5	-	-
мальтозой	2	2,3	-	-
сахарозой	3	3,5	1	5,3
Пептонизация белков молока	16	18,6	3	15,8
Подщелачивание белков молока	23	26,7	2	10,6

Способность вызывать брожение Сахаров с образованием кислоты была выявлена у незначительного числа культур. Легче всего трансформировалась глюкоза, которую сбраживали 17,4 % всех культур бактерий, выделенных в акваториях портов. Лактозу, манит, мальтозу, сахарозу сбраживало незначительное количество штаммов. Культуры, выделенные в открытом море, кислотообразование на пептонной воде с лактозой, маннитом, мальтозой, а также гидролиз крахмала не вызывали.

Способность выделенных культур расти на различных углеводородах приведена в

табл. 3. Из нефтей и нефтепродуктов лучше всего использовались микроорганизмами солянка и менее всего - анастасиевская нефть. Наибольшей активностью роста на углеводородах обладали культуры рода *Pseudobacterium* (68,8 %) и *Pseudomonas* (57,5 %); значительно реже проявляли эту способность представители рода *Bacterium* и *Vibrio*.

Разнообразной биохимической активностью обладали культуры нефтеокисляющих бактерий, выделенных из донных осадков (табл. 4).

Табл. 3 Рост нефтеокисляющих микроорганизмов на различных углеводородах

Углеводороды		Род				
		<i>Pseudomonas</i>	<i>Pseudobacterium</i>	<i>Bacterium</i>	<i>Bacillus</i>	<i>Vibrio</i>
Солярка	число штаммов	35	12	3	1	1
	%	53	75	17,7	50	33,3
Мазут	число штаммов	25	10	2	1	0
	%	37,9	62,5	11,2	50	0
Нефти:	число штаммов	30	11	1	1	0
	арчадинская	%	45,4	68,8	5,9	50
анастасневская	число штаммов	4	9	1	0	0
	%	6	56,2	5,9	0	0
урусинская	число штаммов	24	11	1	0	0
	%	36,4	68,8	5,9	0	0
ромашкинская	число штаммов	34	11	1	0	0
	%	53,1	68,8	5,9	0	0
Общее число культур		66	16	17	2	3

Табл. 4 Некоторые биохимические свойства нефтеокисляющих бактерий из донных осадков крымского района

Свойства культур	Число штаммов	%
Восстановление нитратов	37	54,4
Усвоение минерального азота	37	54,4
Разложение желатины	12	17,7
Образование аммиака	4	6
Образование сероводорода	1	1,4
Пептонизация белков молока	1	1,4
Подщелачивание белков молока	7	8,8
Подкисление пептонной воды		
с глюкозой	20	30
с лактозой	0	0
с маннитом	4	6
с мальтозой	2	3
с сахарозой	6	8,8
Гидролиз крахмала	24	40,8

54,4 % культур использовали минеральные формы азота, значительно слабее выражена протеолитическая функция: ею обладали 17,7 % к общему числу бактерий.

Ещё реже встречаются микроорганизмы, разлагающие белковую молекулу с образованием аммиака (6 %) и сероводорода (1,4%).

Ряд нефтеокисляющих микроорганизмов, выделенных из донных осадков, участвуют в превращении различных углеводов (табл.5). Из испытанных веществ наибольшее число культур сбраживало глюкозу (30 %). Кислообразование в средах с маннитом, мальтозой и сахарозой вызывали 3 - 8,8 % всех штаммов. Ни одна из изолированных культур не вызывала характерных изменений на пептонной воде с лактозой. Намного чаще (32,3 % против 18,7 %), чем в северо-западном районе Чёрного моря, встречаются микроорганизмы, использующие более сложный углевод - крахмал (Мионов, 1985). Гидролитический распад

Биоресурсы Чёрного моря и нефтяное загрязнение

белков молока осуществляло незначительное количество штаммов. При этом в большинстве

случаев этот процесс сопровождался подщелачиванием среды.

Табл. 5 Рост нефтеокисляющих микроорганизмов грунтов на различных углеводородах (Миронов, 1985)

Углеводороды		Род					Итого	
		<i>Pseudomonas</i>	<i>Pseudobacterium</i>	<i>Bacterium</i>	<i>Vibrio</i>	<i>Bacillus</i>		<i>Micrococcus</i>
Солярка	число штаммов	13	7	3	2	1	1	27
	%	59,1	54	60	0	50	100	58,7
Мазут	число штаммов	11	7	-	1	2	1	22
	%	50	54	-	-	10	100	47,8
Нефти:	число штаммов	14	8	2	2	1	1	28
	малгобекская	%	63,6	61,5	40	-	50	100
анастасиевская	число штаммов	9	5	1	1	-	1	17
	%	41	38,5	20	-	-	100	37
урусинская	число штаммов	9	3	1	-	-	-	13
	%	41	23	20	-	-	-	28,2
арчадинская	число штаммов	9	2	-	-	1	1	13
	%	51	15,4	1	-	50	100	28,8
ромашкинская	число штаммов	8	4	3	-	1	-	16
	%	36,4	30,8	60	-	50	-	34,8
Общее число культур		22	13	5	3	2	1	46

Из испытанных нефтей лучше всего усваивалась малгобекская (60,95 %) и солярка (58,7 %). Третье место по числу растущих на нём культур занимает мазут (47,8 %). Несколько меньшее количество штаммов росло на нефтях различных месторождений (28,2 - 37 %). При окислении индивидуальных алифатических углеводородов наблюдается зависимость роста микроорганизмов от количества атомов углерода в цепи (табл. 6). Так, на алканах с длиной цепи от 6 до 9 атомов развивалось 25 - 19,4 % высеянных бактериальных штаммов; с увеличением цепи до 11 - 15 атомов они использовались вдвое большим количеством культур (41,7-51,1 %)

Приведённые данные свидетельствуют, что донные осадки крымского побережья Чёрного моря имеют многочисленное бактериальное население, окисляющее углеводороды. В ряде случаев осадки портов обладали меньшим числом бактерий, чем прилежащие к ним уча-

стки моря. Это вызывается неблагоприятными окислительно-восстановительными условиями среды, которые ограничивают развитие микроорганизмов. В донных осадках открытого моря число бактерий, способных расти на углеводородах, уменьшается на 2 - 5 порядков, концентрируясь в верхнем 0 - 5 см слое. В осадках бухт и особенно портов бактерии высевались по всей высоте колонки.

Численность гетеротрофных микроорганизмов превышала численность нефтеокисляющих как в осадках портов, так и в осадках открытого моря. Количество штаммов нефтеокисляющих бактерий составило 20 % общего количества микроорганизмов, выделенных в этом районе.

Итак, попадающие в морскую среду загрязнения вступают в сложные взаимодействия с морской биотой. С одной стороны, загрязнение отрицательно влияет на морские организмы и их сообщества, а с другой,

гидробионты преобразуют их, разрушая до простых соединений, участвуя, таким образом, в процессе самоочищения и формирования качества морской воды.

Успешность решения проблемы биологических ресурсов моря, включая важные в промысловом отношении виды, поиск новых объектов - источников пищевого белка и биологически активных соединений зависят от экологического состояния морской среды.

В современных условиях решение вопросов продукции, оптимизации запасов и их охраны невозможно без изучения процессов взаимодействия морских организмов с загрязнением, поскольку попадающие в море загрязнения с одной стороны могут снижать продуктивность, начиная с первых звеньев трофической цепи, и приводить к снижению качества высших звеньев трофической цепи, непосредственно связанных с человеком.

Табл. 6 Рост нефтеокисляющих микроорганизмов грунтов на различных алифатических углеводородах (Крымский район)

Углеводороды		Род						Итого
		<i>Pseudomonas</i>	<i>Pseudobacterium</i>	<i>Bacterium</i>	<i>Vibrio</i>	<i>Bacillus</i>	<i>Micrococcus</i>	
C ₆ H ₁₄	а	17	9	5	2	2	1	36
	б	6	2	1	-	-	-	9
	в	35,3	22,2	20	-	-	-	25
C ₇ H ₁₆	а	22	13	5	3	2	1	46
	б	2	2	20	-	2	-	8
	в	9,1	154	40	-	10	-	27,4
C ₉ H ₂₀	а	17	9	5	2	2	1	36
	б	6	-	1	-	-	-	7
	в	35,3	-	20	-	-	-	19,4
C ₁₁ H ₂₄	а	17	9	5	2	2	1	36
	б	8	3	2	1	1	-	15
	в	47	3,3	40	50	50	-	41,7
C ₁₂ H ₂₆	а	17	9	5	2	2	1	36
	б	9	4	1	1	1	-	16
	в	53	44,4	20	50	50	-	44,4
C ₁₄ H ₃₀	а	22	12	5	3	2	1	45
	б	10	8	2	2	1	-	23
C ₁₄ H ₃₀	а	45,4	61,6	40	66,6	50	-	51,1
	в	-	-	-	-	-	-	-
C ₁₅ H ₃₂	а	17	9	5	2	2	1	36
	б	11	3	1	2	1	-	18
	в	64,7	33,3	20	100	50	-	50

Примечание: а - число высеванных штаммов; б - число выросших штаммов; в - % выросших штаммов; (-) нет роста.

Алёмов С. В. *Nereis (Hediste) diversicolor*: физиология, биология и экология в условиях антропогенного загрязнения. - Севастополь, ЭКОСИ-Гидрофизика, 2000. - 96 с.

Еремеев В. Н., Миронов О. Г., Алёмов С. В. Предварительные результаты оценки нефтяного загрязнения Керченского пролива после аварии судов 11 ноября 2007 г. // Морск. экол. журн. - 2008. - 7, № 3. - С. 15-24.

Миронов О. Г. Биологические ресурсы моря и нефтяное загрязнение. - М, Пищевая пром-сть, 1972. - 105 с.

Миронов О. Г. Взаимодействие морских организмов с нефтяными углеводородами. Л.: Гидрометеоздат, 1985.- 128 с.

Миронов О. Г., Кирюхина Л. К., Кучеренко М. И. и др. Самоочищение прибрежной акватории Чёрного моря - К.: Наук, думка. - 1985. - 143 с.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Материалы, положенные в основу настоящей монографии, получены в ходе выполнения целевой комплексной программы научных исследований НАН Украины (2008 - 2010), направленной на комплексную оценку состояния и прогноз динамики морской среды и ресурсов Азово-Черноморского бассейна. Естественно, решить эту проблему в отрыве от результатов исследований предыдущих лет невозможно, поэтому практически все разделы монографии базируются на анализе материалов, собранных за несколько десятилетий. К примеру, обобщение обширных материалов многолетних наблюдений позволило оценить запасы фитопланктона и межгодовую изменчивость его биомассы в Чёрном море за период с 1948 по 2001 гг., что может послужить фундаментом дальнейшего исследования основных тенденций в развитии как первично-продукционного звена, так и всей экосистемы в целом.

Какие же выводы можно сделать относительно современного состояния и перспектив эксплуатации промысловых биоресурсов Азово-Черноморского бассейна.

Что касается рыбных ресурсов, то совершенно очевидно, что при сложившейся ситуации в Азово-Черноморском бассейне перспективы по улучшению качественного состава уловов довольно неопределённые, и он по-прежнему будет базироваться на мелких пелагических видах, таких как шпрот и хамса, в значительно меньшей степени, ставрида и атерина. Перспективными для развития отечественного промысла в Чёрном море является демерсальный мерланг, а также такие прибрежные виды, как кефали, барабуля, смарида. Ресурсы демерсальных рыб Азовского моря используются практически полностью и находятся в напряжённом состоянии. Промысел бычков, запасы которых находятся в удовлетворительном состоянии, и пиленгаса здесь в настоящее время соответствует оптимальному уровню, но в случае превышения добычи из-за неучтённого лова, браконьерства и других

причин, запасы и, соответственно, уловы этих рыб могут значительно уменьшиться.

В связи с тем, что большинство демерсальных рыб обитает на дне или в придонном слое воды, а донные траления, как наносящие ущерб донным биоценозам, запрещены, для развития отечественного рыболовства предлагается шире использовать не активные (тралы), а пассивные орудия лова - ставные невода, жаберные сети, кефалевые заводы, донные ловушки, вентери и т.п. При этом необходимы строгие меры контроля промысла и недопущение браконьерства. Более того, необходимо изменить стратегию промысла и переходить от лова небольшого количества объектов к многовидовому промыслу. Этот процесс довольно сложный, так как требует разработки новых орудий и способов лова, но он вполне осуществим, и позволит не только увеличить объёмы вылова и расширить ассортимент добываемых рыб, но и оптимизировать управление биоресурсами Азовского и Чёрного морей.

Для организации рационального промысла всех вышеуказанных видов рыб следует ежегодно проводить съёмки по оценке их промысловых запасов (в том числе икорные, мальковые, нерестового запаса) и определять возможные величины изъятия. При этом оценки запасов должны устанавливаться не только в целом для вод Украины, но и дифференцированно для разных промысловых районов, так как интенсивность промысла в них различна и возможный перелов в каком-то одном районе может негативно сказаться на региональном рыболовстве. Однако для разработки научных основ рационального рыболовства необходимо развитие популяционных исследований основных промысловых видов с целью выделения «единиц запаса» как самостоятельных объектов эксплуатации и управления, что убедительно показано на примере шпрота и хамсы. Сказанное вполне применимо и к таким промысловым биоресурсам, как беспозвоночные и макрофиты. В частности, для выработки всесторонне

обоснованных и экологически безопасных мер по контролю численности рапаны в Чёрном море необходимо иметь представление о современном состоянии и перспективах развития метапопуляции в целом и её составляющих на базе проведения детального комплексного мониторинга в рамках специальной программы.

Использование фиторесурсов шельфа Украины в разных направлениях должно быть сбалансировано, базироваться на компенсационных принципах соответствия этих направлений динамике береговых и морских природных комплексов, что обеспечит сохранение, восстановление и нормальное функционирование макрофитов - основного продукционного звена прибрежной экосистемы.

При этом обязательным условием для обеспечения полноценного выполнения комплексных биоресурсных исследований на современном уровне с использованием экосистемного и популяционного подходов является консолидация сил и тесное сотрудничество представителей фундаментальной академической и рыбохозяйственной наук, а также обмен научной и промысловой информацией.

Подчеркнём, что в последние полтора десятилетия научные исследования биоресурсов Чёрного и Азовского морей столкнулись с серьёзными трудностями и, прежде всего, отсутствием научно-исследовательского экспедиционного флота. Это не позволило получать полевые материалы, необходимые для достаточно достоверной оценки ситуации в азово-черноморском бассейне (прежде всего, состояния биоресурсов и определяющих его факторов), что не даёт возможности обоснованно прогнозировать тенденции возможного изменения состояния промысловых ресурсов на ближайшую и отдалённую перспективу. В этой связи особенно следует подчеркнуть тот факт, что по результатам экспедиций НИС «Профессор Водяницкий», выполненных в экономической зоне Украины в 2010 - 2011 гг. под задачи «Биоресурсной программы», удалось выявить довольно высокие концентрации кормового зоопланктона и ихтиопланктона, примерно со-

ответствующие уровню конца 1980-х годов. Наиболее многочисленными были икра и личинки хамсы и ставриды, что позволяет предположить увеличение промыслового запаса этих видов. Это обстоятельство, а также выявленное существенное увеличение численности такого ценного промыслового объекта, как барабуля, позволили рекомендовать Органам рыбоохраны и Агентству рыбного хозяйства Украины увеличить квоту вылова этих видов.

Совершенно необходимым представляется развитие марикультуры в Чёрном и Азовском морях, которая может развиваться по нескольким направлениям. Наиболее перспективными среди них являются: создание сети питомников для дальнейшего товарного выращивания ценных видов рыб (осетровые, камбала-калкан, кефали) и пополнения их естественных популяций, восстановление кефалевых зимовалов в причерноморских лиманах, организация садкового выращивания рыб в прибрежной акватории моря, лиманах и солоноватоводных озёрах, создание аквахозяйств по выращиванию макрофитов, развитие которых будет направлено не только на получение урожая, но и на деэвтрофикацию акваторий, и, наконец, организация хозяйств по выращиванию морских беспозвоночных, в первую очередь, мидий и устриц, биотехнология которых давно разработана. В этой связи уместно подчеркнуть необходимость тщательного контроля микробиологического состояния воды, используемой для получения личинок рыб и моллюсков, а также об обязательном включении мониторинга микробиологического и паразитологического состояния, как самих гидробионтов, так и акваторий размещения хозяйства, в биотехнологический процесс культивирования этих животных. Представляется целесообразным обязательное выполнение предварительной сертификации акваторий прибрежных морских ферм, что позволит предотвратить, или во всяком случае, снизить ущерб от патогенных организмов или видов-вредителей.

Успешность решения проблемы устойчивого использования биологических ресурсов

моря, включая важные в промысловом отношении виды, а также поиск новых объектов - источников пищевого белка и биологически активных соединений зависят от экологического состояния морской среды. Изложенные выше материалы убедительно демонстрируют, что оптимизация управления биоресурсами Азово-Черноморского бассейна и сохранение его уникальной экосистемы невозможны без комплексного исследования абиотических факторов среды, структурных и продукционных характеристик фитопланктона и его влияния на запасы мелких пелагических рыб, состояния кормового зоопланктона, взаимоотношений конкурентных и хищных видов. Первостепенное значение при этом приобретает использование новых исследовательских методов, в частности спутниковой информации. Региональные алгоритмы оценки содержания пигментов, биомассы фитопланктона и первичной продукции, основанные на спутниковой информации и учитывающие закономерности изменения биооптических и фотобиологических характеристик от факторов среды, открывают новые возможности для исследования биологической продуктивности моря на разных временных и пространственных масштабах.

В современных условиях решение вопросов продукции, оптимизации запасов и их охраны невозможно без изучения процессов взаимодействия морских организмов с загрязнением, поскольку попадающие в море загрязнения с одной стороны могут снижать продуктивность, начиная с первых звеньев трофической цепи, и приводить к снижению качества высших звеньев трофической цепи, непосредственно связанных с человеком. При этом особую важность имеют рекомендации, направленные на восстановление природных биотопов, сокращение объёмов неочищенных стоков, поступающих в море, снижение неконтролируемой рекреационной нагрузки, ограничение строительства в непосредственной близости от берега и т.д.

Конкретные рекомендации по освоению запасов промысловых биоресурсов в Азо-

во-Черноморском регионе сводятся к следующему:

- проведение полномасштабного мониторинга состояния среды, динамики численности и биологического состояния популяций промысловых видов животных и растений;
- развитие популяционно-экологических и популяционно-генетических исследований основных промысловых видов с целью выделения «единиц запаса» как самостоятельных объектов эксплуатации и управления;
- разработка и принятие общей концепции международного регулирования и контроля природоохранной и хозяйственной деятельности в Азово-Черноморском бассейне, включающей координацию научных исследований, организацию совместных исследований, рабочих школ и экспедиций, обмен научной и промысловой информацией, согласование любых форм реконструкции экосистемы, регулирование рыболовства и всех других видов природопользования.
- введение более совершенных мер регулирования рыболовства, а также ужесточение контроля объёмов вылова, исключающего их искажение;
- продолжение рационального использования природных запасов моллюсков, прежде всего, рапаны;
- разработка национального кадастра морских растительных ресурсов Украины и комплекса природоохранных мероприятий по их сохранению, прежде всего, филлофорного поля Зернова и малого филлофорного поля в Каркинитском заливе;
- государственная поддержка развития марикультуры моллюсков, ракообразных и рыб, организация широкомасштабной рекламной и просветительской кампании по привлечению инвестиций в развитие этой отрасли хозяйства;
- поиск и изучение новых животных и растительных объектов для получения из них биологически активных веществ;
- увеличение финансирования фундаментальных и прикладных исследований биоресурсов Чёрного и Азовского морей.

Наукове видання

Промислові біоресурси Чорного та Азовського морів / Ред. В. М. Єремєєв, А. В. Гасєвська, Г. Є. Шульман, Ю. А. Загородня; Інститут біології південних морів НАН України. - Севастополь: ЕКОСІ-Гідрофізика, 2011. - 367 с.

Монографія

{російською мовою}

Рецензенти - Ю. П. Зайцев, академік НАН України, д.б.н.
Г. Г. Полікарпов, академік НАН України, д.б.н.

Друкується за постановою вченої ради
Інституту біології південних морів НАН України
(протокол № 12 від 30 серпня 2011 р.)

Підп. до друку 01.09.2011
Друк. арк. - 46,05

Формат 60x84 7₈
Ум.-арк. - 43,2.

Бум. офсетна № 1
Зам. № 40

Друк офсетний Наклад 250 прим.
Ціна договірна

НВЦ "ЗКОСІ-Гідрофізика", 99011 Севастополь, вул. Леніна, 28
Свідоцтво про державну реєстрацію № 914 Серія ДК від 16.02.02 р.