

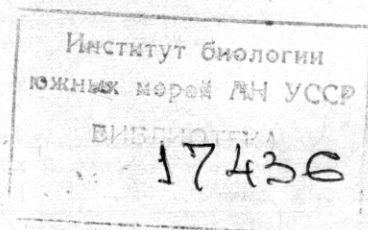
ПРОБ 2010

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР

ИССЛЕДОВАНИЯ П Л А Н К Т О Н А ЧЕРНОГО И АЗОВСКОГО М О Р Е Й

РЕСПУБЛИКАНСКИЙ
МЕЖВЕДОМСТВЕННЫЙ СБОРНИК

СЕРИЯ «БИОЛОГИЯ МОРЯ»



 НАУКОВА
ДУМКА
КИЕВ—1965

КОРМОВАЯ БАЗА ТЕПЛОВОДНЫХ И ХОЛОДНОВОДНЫХ РЫБ В ЧЕРНОМ МОРЕ

Вопрос о биологической продуктивности Черного моря в последнее время приобретает все большее значение. Запросы рыбного хозяйства, требующего оценки промысловой продуктивности и ее колебаний в различные сезоны и годы, делают необходимым выяснение величины кормовой базы промысловых рыб и ее изменений.

Т. С. Расс (1949) произвел тщательный зоогеографический анализ всего рыбного населения Черного моря и выделил четыре основные группы рыб: 1) пресноводные, приспособившиеся в большей или меньшей степени выносить повышенную соленость; 2) солоноватоводные или понтические реликты; 3) морские холодноводные бореально-атлантического происхождения и 4) морские тепловодные средиземноморского происхождения. Пресноводные рыбы держатся в предустьевых районах, а солоноватоводные — в большинстве случаев в прибрежной зоне, подверженной влиянию стока рек. Рыбы двух последних групп обитают по всей основной площади Черного моря, причем тепловодные — в верхних прогреваемых слоях воды, холодноводные — в более глубокой охлажденной зоне.

С другой стороны, В. Н. Никитин (1926, 1929) обнаружил существование в Черном море теплолюбивого и холодолюбивого планктона и изучил его распределение по отдельным слоям (через 25 м). В. Н. Никитин связал распределение холодноводного планктона с положением изотермы 14° и обнаружил, что теплолюбивый планктон обитает в основном в верхних слоях до 50 м. Биомасса зоопланктона в этих слоях оказалась значительно выше, чем в нижних.

Впоследствии А. П. Кусморская (1954, 1955) и другие исследователи изучали планктон по таким же слоям, как и В. Н. Никитин, подтверждая в общих чертах обнаруженную им закономерность в вертикальном распределении биомассы.

Учитывая подобное распределение планктона и рыб, Т. С. Расс (1949) предложил оценивать порознь ресурсы верхней зоны с непостоянной температурой до 50 м и нижней постоянно охлажденной зоны (от 50 до 150 м), которые населены разнородными по биологии и происхождению комплексами фауны. Автор полагает, что существуют резкие различия в продуктивности верхней и нижней зон. Это предложение Т. С. Расса о «проведении дифференцированного учета ресурсов разнородных водных масс Черного моря» несомненно оказывается наиболее правильным и важным.

Однако В. А. Водяницкий (1954) отмечает, что нельзя проводить одну и ту же постоянную границу (50 м) между верхней и нижней зонами, поскольку обитающие в них организмы во все сезоны смешиваются в той или иной степени, а граница между ними перемещается. Нельзя говорить также и о резких различиях в продуктивности этих зон, так как и сам Т. С. Расс (1949) показал богатство нижнего охлажденного слоя, обеспечивающего очень высокие запасы шпрота, примерно равные запасам хамсы — самой многочисленной рыбы верхней зоны.

Как было показано Т. С. Петипа, Л. И. Сажинной и Е. П. Делало (1960), распределение эпипланктонного тепловодного и батипланктонного холодноводного комплексов в вертикальной толще Черного моря ограничивается слоями устойчивости, созданными градиентами температуры и солености. В связи с этим мы полагаем, что изучение кормовой базы тепловодных и холодноводных рыб в Черном море необходимо проводить не по искусственно выбранным слоям, а по естественно разграниченным зонам.

Материалом для данной работы послужили одновременные биологические, гидрохимические, гидрологические и метеорологические наблюдения, сделанные на значительной акватории, главным образом западной половины Черного моря, летом 1951, весной 1952, осенью 1954 и зимой 1956 гг. Все наблюдения проводились до глубины 200—250 м по стандартным или более дробным горизонтам. Всего было использовано свыше 1000 комплексных наблюдений, сделанных на 197 станциях. В каждую серию наблюдений входили определения по содержанию в воде кислорода, фосфатов, нитритов, температуры и солености воды, направления и скорости течений, а также определения количества фито- и зоопланктона. На каждой станции производился обычный комплекс метеорологических наблюдений.

На основании полученных материалов сделана попытка дать оценку кормовой значимости водных масс, разделенных отмеченными выше слоями устойчивости, а также определить кормовую ценность и роль в питании рыб и беспозвоночных некоторых организмов, считавшихся ранее не кормовыми.

С конца сороковых годов в работах по зоопланктону Черного моря на основании встречаемости отдельных видов в пище тех или иных промысловых рыб постоянно выделялись две группы организмов — кормового и не кормового зоопланктона. К не кормовому зоопланктону в Черном море были отнесены: ночесветка (*Noctiluca miliaris* Sur.), гребневик (*Pleurobrachia pileus* Fabr.), медузы. Эти организмы редко обнаруживались в пищевом тракте рыб. К кормовому зоопланктону относились все остальные виды, которые более или менее часто являлись кормовыми компонентами.

N. miliaris и *P. pileus* принадлежат к холодноводному комплексу и в отдельные сезоны могут давать огромную численность и биомассу. Однако, благодаря содержанию в них большого количества воды и малой встречаемости в пище рыб (обнаружить эти формы в кишечнике рыб очень трудно, так как они не имеют скелетных образований), оба вида принято считать не имеющими никакой ценности в кормовом отношении. В связи с этим учет только так называемого кормового зоопланктона без «не кормовых» форм дает значительно более низкие величины кормовой базы, о чем будет сказано ниже, и вносит путаницу в представления о пищевых взаимоотношениях.

На самом деле ночесветка, гребневик и медузы не являются совершенно бесполезными организмами. Данные Л. А. Ланской и Т. И. Пшениной (1961) по определению биохимического состава различных представителей планктона Черного моря показали, что ночесветка в летний период по содержанию белков, жиров и углеводов в сухом веществе занимает промежуточное положение между веслоногими рачками и планктонными водорослями (табл. 1).

Как видно из таблицы, ночесветка богата белками и углеводами. Количество золы у ночесветки только немного выше, чем у Copepoda, но значительно меньше, чем у Peridinea и особенно Diatomea.

Исследование питания ночесветки, проведенное Г. Н. Мироновым (1954, рукопись), показало, что пища в вакуолях ночесветки, потребляющей водоросли и отмершие животные организмы, может составлять до

10—20% веса ее тела. В отдельных случаях Г. Н. Миронов отмечал заглатывание ночесветкой таких больших объектов, что они распирали все ее тело и делали его форму неправильной. В таких случаях вес пищи по отношению к весу тела ночесветки резко возрастал. Содержание воды в ночесветке, заполнившей свою вакуоль пищей, по сравнению с голодной, уменьшается до 94%. Вдвое большее, чем у водорослей, количество белков и примерно одинаковое количество жиров и углеводов делает ночесветку при большой ее массе, несмотря на большее содержание воды, не менее ценной в кормовом отношении, чем планктонные водоросли. Кроме того, ночесветка в период активного питания может играть роль аккумулятора ценного очень медленно перевариваемого корма (яиц *Soropoda*, мелких рачков, водорослей), и поэтому значение ее как пищевого объекта еще более возрастает. То же самое можно сказать и о гребневике, желудок и глотка которого обычно бывают наполнены веслоногими рачками.

Таблица 1
Содержание белков, жиров и углеводов
в некоторых группах черноморского
планктона

Группа организмов	Вода, %	Зола Белки Жиры Углеводы			
		в % сухого вещества			
<i>Soropoda</i> ..	83,0	11,6	60,32	15,74	12,34
<i>Diatomea</i> ..	87,8	57,3	20,8	7,8	14,1
<i>Peridinea</i> ..	84,5	29,0	17,0	4,0	50,0
<i>Noctiluca</i> ..	98,0	18,0	38,4	6,6	37,0

Роль *N. miliaris*, *P. pileus* и медуз в питании других организмов, а не только рыб, также недооценивается. Недавно было установлено, что ночесветка в открытом море является одним из основных компонентов пищи наиболее крупного и широко распространенного черноморского веслоногого рачка *Calanus helgolandicus* (Claus) (Петипа, 1960).

Экспериментальные исследования и вскрытия кишечника живых или свежеекспериментированных рачков в море на многосуточной станции (Петипа, 1964) показали, что ночесветка интенсивно потребляется этим рачком и составляет в суточных рационах IV—VI стадий 53—85% сырого веса всего рациона, или 39—62% веса тела.

При исследовании питания черноморских рыб (фиксированный материал) ночесветки и гребневика в пищевом тракте обычно бывали обнаружены в очень небольшом количестве. Так, Н. Я. Липская (1960), В. Д. Бурдак (1960) и другие авторы, изучая питание холодноводных пелагических рыб Черного моря, отмечают единичные случаи попадания ночесветок, гребневиков и гидромедуз в желудки рыб. Однако нахождение этих организмов в пище рыб не является случайным. Знакомясь с материалами Н. Я. Липской по питанию шпрота в Черном море в разные сезоны и годы, мы обратили внимание на тот факт, что в желудках шпрота довольно часто встречаются яйца копепоид и одиночные водоросли типа *Coscinodiscus*. Частота встречаемости яиц и *Coscinodiscus* в пище шпрота может достигать 30—50% (табл. 2), а количество их — до 20—69% всего наличного числа съеденных организмов (Липская, 1960).

Поскольку шпрот питается в основном веслоногими рачками, в частности *Calanus* и *Acartia*, которые не носят яйцевых мешков, яйца копепоид не могли попасть в пищевой тракт шпрота вместе с рачками. Не могли они попасть и через кишечники рачков, съеденных шпротом, так как в кишечниках *Soropoda* крупные косцинодискусы и яйца ни-

Частота встречаемости некоторых компонентов пищи в желудках шпрота*
(в процентах)

Компоненты пищи	Район Тендровской косы		Район Аю-Дага		
	Июнь 1957 г.	Июль 1957 г.	Март—апрель 1957 г.	Декабрь 1957 г.	Декабрь 1958 г.
Яйца <i>Copepoda</i>	50	16	43	—	5
<i>Coscinodiscus</i>	8	34	—	—	9
Бело-розовая бесформенная масса	7	4,2	26	50	20
<i>Noctiluca</i>	—	—	2,4	—	—
Гребневники и гидромедузы	—	—	11	—	—

* Частота встречаемости указанных компонентов вычислена от количества рыб с наполненными желудками. Число непитающихся рыб колебалось от 6,2 до 30%.

когда не встречаются целыми. Они предварительно разгрызаются рачком на куски. В то же время в желудках рыб косцинодискусы и яйца всегда сохраняются неповрежденными, хотя и несколько более бледно окрашенными, чем живые. Подобными же они бывают в пищевых вакуолях ночесветки. Другие планктонные животные яиц копепод почти не потребляют.

Мало вероятно, чтобы такие мелкие объекты, так яйца и косцинодискусы (их диаметр 50—150 μ), заглатывались 6—11-сантиметровыми рыбками непосредственно из воды, тем более, что концентрация их в море обычно невелика. Например, в августе 1951 г. по разрезу м. Сарыч—Инеболу в слое 0—50 м средняя численность яиц копепод была равна 395 экз/м³. В 10 милях от Крымского побережья, по данным О. К. Билевой (устное сообщение), среднее количество яиц в слое 0—40 м за 3 летних месяца 1961 г. равнялось 3767 экз/м³, или соответственно 3—4 яйца в 1 м. Вероятнее всего яйца копепод и косцинодискусы потребляются шпротом вместе с ночесветкой, для которой они служат постоянным кормом и перевариваются на 50% (Миронов, 1954).

Анализируя материал Н. Я. Липской по вскрытию желудков шпрота, мы обнаружили также, что в пищевом спектре шпрота большое значение имеет серовато-розовая масса, которая встречается относительно часто и не содержит никаких признаков хитина или других оформленных остатков (см. табл. 2). Возможно, что эта масса и является деформированными остатками ночесветок, которые в живом виде при больших скоплениях имеют тоже серо-розоватый оттенок. Аналогично можно предполагать, что большое количество беловатой бесформенной студенистой массы в желудках шпрота могло оказаться спрессованными полуразрушенными телами гребневиков и медуз. Исследование питания черноморской смариды (Липская, 1963) показало, что гребневники, гидроидные и сцифоидные медузы зимой оказываются постоянными компонентами пищи. Так, в декабре они составляют в среднем 32,5—55% веса всей пищи, а в феврале — 5—19%. В небольшом количестве (7%) смарида поедает гребневиков и летом.

Интересно, что в северных морях у многих рыб гребневники оказываются доминирующей пищей. Скотт (Scott, 1924) отмечает, что макрель в Ирландском море в течение трех недель питалась исключительно *Pleurobrachia*. Гензен (Hansen, 1949) указывает, что треска постоянно питается гребневиками — *Beroë*, *Bolinopsis*, *Mertensia*, *Pleurobrachia* и «даже объедается ими». М. М. Камшилов (1959 и др.) считает *Beroë* пищей трески и пикши, а О. Н. Киселев (1960) пишет, что *Stenophora* — часть нормального рациона рыб.

Таким образом, сопоставление и анализ имеющихся фактов позволяют с некоторой долей уверенности сделать вывод о том, что ночесветка, гребневники и медузы не могут быть причислены к бесполезным, не имеющим кормовой ценности видам. Вероятно, эти организмы могут служить замещающим кормом при небольшом количестве основного.

Очевидно, что разные пищевые формы по относительной роли их в питании могут быть разделены на более или менее ценные. Ночесветка, гребневник и медузы без сомнения относятся к менее ценным, чем *Soropoda*, объектам, но они, по-видимому, не уступают водорослям, возможно, оболочникам и некоторым другим видам, содержащим значительное количество воды. При относительно большом содержании белков и углеводов они могут иметь в отдельные сезоны существенное значение. Кроме того, следует помнить, что для одних организмов тот или иной пищевой объект оказывается малоиспользуемым в пище, а для других он может быть основным объектом питания.

Подводя итог сказанному, мы полагаем, что полная оценка кормовой базы рыб в пелагиали Черного моря, а следовательно, и общей продуктивности моря не может быть сделана на основании изучения количественного развития и распределения только основных объектов питания тех или иных промысловых рыб. Общая продуктивность, в том числе и промысловая, тесно связана со всем комплексом пищевых взаимоотношений между всеми без исключения пелагическими группами организмов.

В данной работе определена биомасса зоопланктона в различные сезоны, при учете всех форм (кроме крупных медуз), отдельно для каждой из вертикальных зон, естественно разграниченных слоями устойчивости водной массы. Выделение таких зон имеет большое значение, так как при резкой стратификации происходит не только обособление их населения, но также оказывается различной динамика вод в этих зонах. Кроме того, толщина каждой такой зоны в разных районах моря, даже в одно и то же время, может колебаться от десятков до нескольких метров. В связи с этим качественный состав, количество и распределение организмов по зонам также отличаются, а следовательно, различна и кормность каждой зоны. Выделение же искусственных «стандартных» зон, независимо от слоев раздела, затрудняет правильную оценку их кормовых ресурсов. Так, например, количество доступного для теплолюбивых рыб планктона в верхних слоях может оказаться сильно преувеличенным за счет организмов холодноводного комплекса, если исследовался слой 0—25 м, а термоклин лежал близко к поверхности.

Распределение биомассы зоопланктона по естественно разграниченным слоям для исследованной площади моря в 1951—1956 гг. представлено на рис. 1—4.

Зимой (февраль 1956 г.) всю населенную водную толщу можно разделить на две зоны по границе вертикального зимнего перемешивания. В верхней зоне до галоклина обитает основная масса зоопланктона (рис. 1, а), глубже галоклина, до границы жизни, остается значительно меньшее количество организмов (рис. 1, б). Наибольшие скопления организмов в верхней зоне находятся на глубинах 25—60 м, в то время как 15-метровый поверхностный слой оказывается резко обедненным из-за сильного охлаждения поверхностных вод и частых штормов (Петипа, Сажина, Делало, 1960). Наиболее богатые районы в верхней зоне расположены у анатолийского побережья против Эрегли—Инеболу (175 г/м^2 ; $2,2 \text{ г/м}^3$) и в открытых водах восточной половины моря (40 г/м^2 ; $0,53 \text{ г/м}^3$). Основную биомассу в этих районах составляют организмы холодноводного комплекса — *Noctiluca*, *Pleurobrachia*, *Calanus* и *Pseudocalanus elongatus* Воеск.

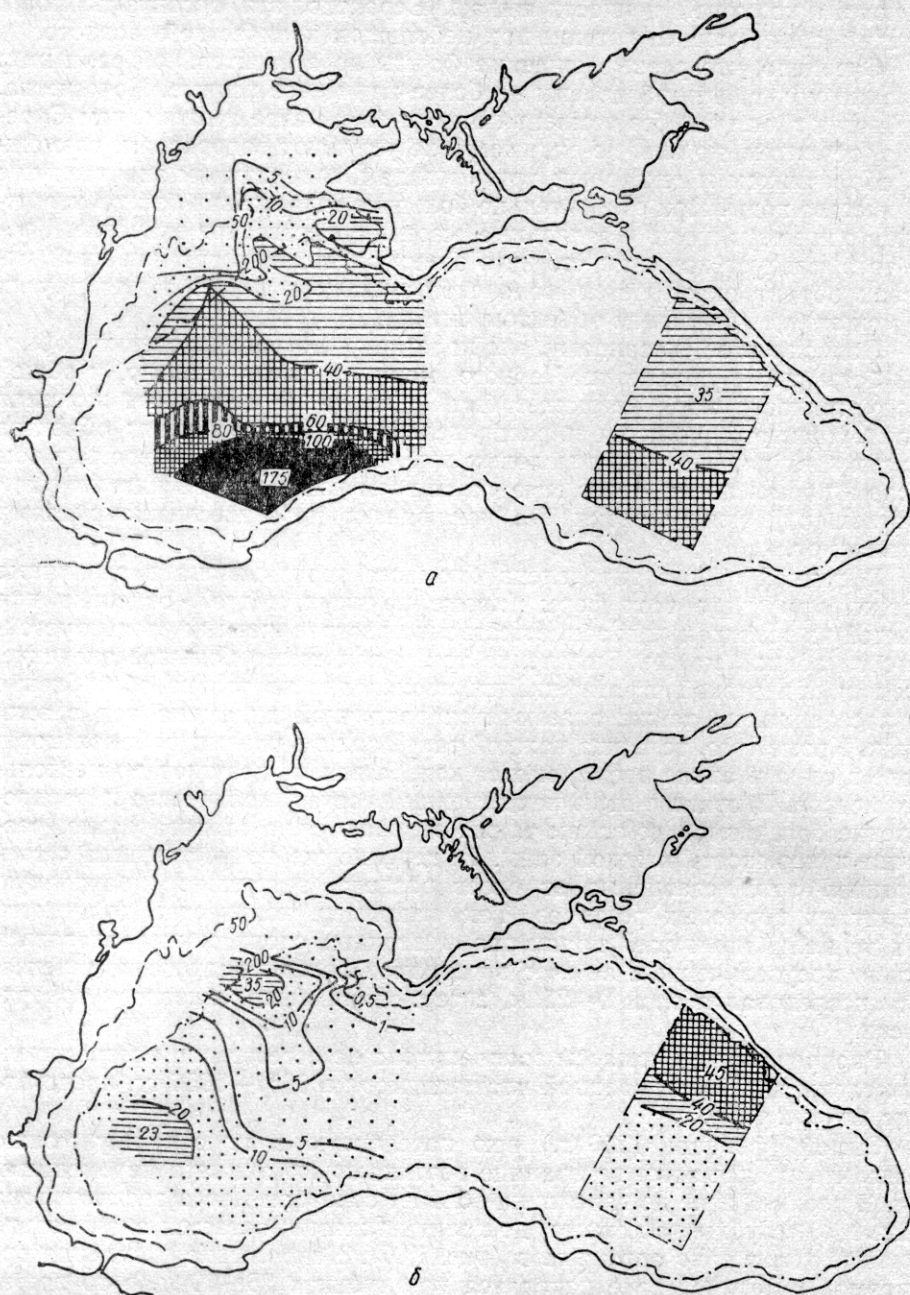


Рис. 1. Распределение биомассы зоопланктона в верхней и нижней зонах зимой 1956 г. (на всех рис. цифры на изолиниях в $г/м^2$):

a — в зоне вертикального зимнего перемешивания; *б* — глубже зоны зимней конвекции.

Холодноводные рыбы имеют возможность питаться по всей верхней толще на протяжении 75—100—120 м, но, по-видимому, питаются главным образом в зоне концентрации планктона, в открытом море — на глубине 25—60 м, у берегов — на глубине 30—150 м.

О питании холодноводных рыб зимой на различных глубинах в пелагиали Черного моря почти ничего не известно. Имеются лишь материалы по питанию этих рыб в районах материкового склона (Чаянова, 1958; Липская, 1960; Бурдак, 1960). По данным отмеченных авторов, шпрот и молодь пикши зимой и весной в районе Крыма и Кавказа питаются на глубинах 50—90 и даже 120 м, потребляя в пищу почти все массовые организмы батипланктонного комплекса (см. выше). Значительную долю по весу (60—100%) составляют в пище этих рыб старшие возрастные стадии *C. helgolandicus*, которые выедаются в придонных слоях, главным образом в утренние и дневные часы (6—18 час.).

Весной (апрель 1952 г.) начинается образование температурного скачка, который выражен еще слабо, но уже является слоем раздела. Таким образом, весной возникают три естественно разграниченные зоны: верхняя — от поверхности до термоклина, средняя — от термоклина до галоклина и нижняя — от галоклина до границы жизни. Так как глубже галоклина в теплое время года количество планктона обычно очень невелико и не оказывает существенного влияния на распределение и питание рыб, то на рисунках, сделанных для теплого периода года, в целях экономии места мы исключили третью зону.

Распределение планктона во всех зонах весной происходит в общем аналогично (рис. 2). В это время вследствие слабой стратификации во всей толще обычно наблюдается сходная динамика вод. Весной только намечается тенденция к концентрации организмов батипланктонного комплекса ниже термоклина (Петипа, Сажина, Делало, 1960). В результате обе зоны частично накладываются одна на другую, а комплексы смешиваются. Хотя средняя зона (рис. 2, б) по абсолютной массе организмов более богата, чем верхняя (рис. 2, а), по плотности организмов обе зоны уравниваются. Небольшие величины общей массы зоопланктона в верхней зоне, за исключением отдельных районов, обусловлены очень незначительной ее толщиной (несколько метров) и еще слабым весенним развитием видов эпипланктонного комплекса.

Над температурным скачком наиболее богатые районы находятся у м. Херсонес (29 г/м² по всей толще зоны; 0,45 г/м³), в открытой части западной (24 г/м²; 1,8 г/м³) и в центральных районах восточной половины моря (52 г/м²; 2,6 г/м³). Наибольшую биомассу в верхней зоне составляет ночесветка.

В средней зоне в западной части моря богатые области расположены также у м. Херсонес (47 г/м²; 0,6 г/м³); в открытом море — южнее и юго-западнее м. Тарханкут (28 г/м²; 0,2 г/м³) и у анатолийского побережья (26 г/м²; 0,3 г/м³); в восточной половине моря — в центральных районах (65 г/м²; 0,34 г/м³). Наибольшая биомасса в нижних слоях образована наиболее ценными кормовыми объектами — *Calanus* и *Pseudocalanus*. Значение этих организмов, приступивших к размножению, как и возросшей в численности эпипланктонной *Acartia clausi* Giesbr., в питании холодноводных рыб весной сильно увеличивается.

По данным Н. Я. Липской (1960, рукопись) и В. Д. Бурдак (1960, рукопись), более 50% питающихся шпрота и неполовозрелой пикши потребляли почти исключительно одного *Calanus*. При этом шпрот и пикша днем потребляли взрослых рачков (до 322 штук в одном желудке) на глубинах 60—90 м, а в темное время суток количество мигрирующих старших стадий *Calanus* в желудках рыб, пойманных на тех же глубинах, резко падало (15—35 экз. в одном желудке). Организмов

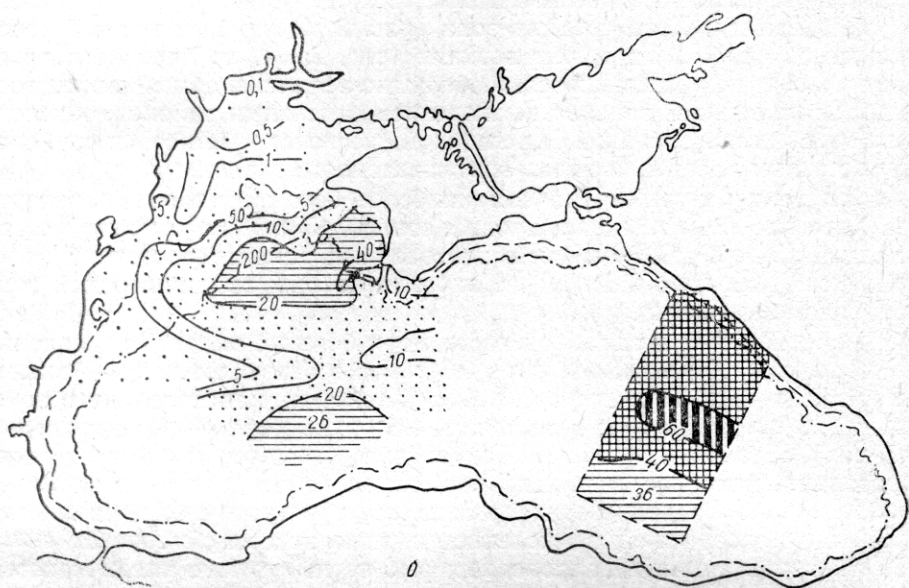
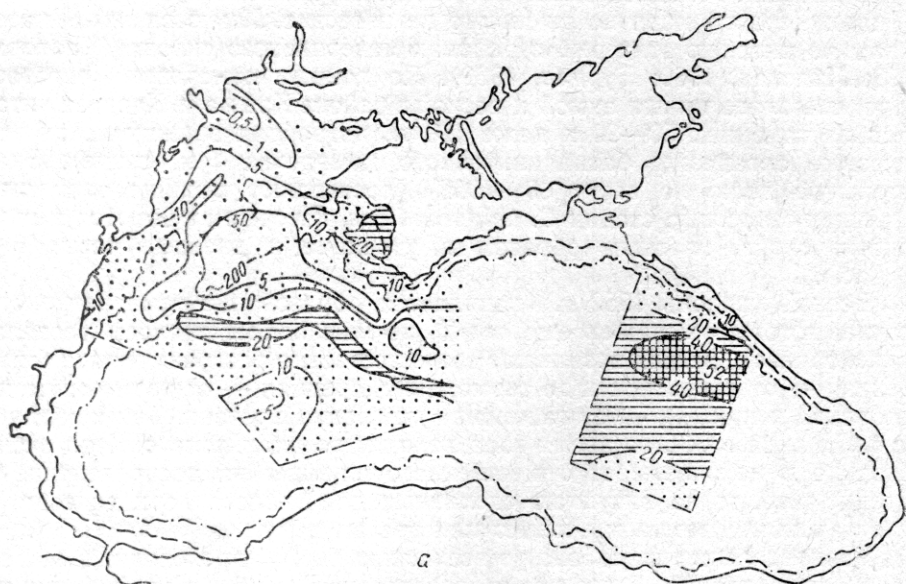


Рис. 2. Распределение биомассы зоопланктона в верхней и средней зонах весной 1952 г.:

a — в верхней зоне, над термоклином; *б* — в средней зоне, между термоклином и галоклином.

эпипланктонного комплекса в желудках придонных шпрота и пикши не было обнаружено.

В вечерние часы *Calanus* (36,8%) обнаружен в пище шпрота вместе с *A. clausi* (49,1%). Одновременное нахождение в желудках шпрота свежезаглоченных *Calanus* и *A. clausi* свидетельствует о том, что шпрот питался этими объектами в верхних слоях, главным образом в зоне термоклина, так как именно в эту зону обычно поднимаются в вечерние часы мигрирующие организмы батипланктонного комплекса, в том числе и *Calanus*, а *A. clausi* в основной своей массе ниже слоя температурного скачка не опускается. Значительный процент встречаемости в желудках рыб в вечерние часы яиц *Copepoda*, бесформенной бело-розовой и студенистой масс также подтверждает предположение о питании шпрота вечером в зоне термоклина, поскольку гребневники, медузы и особенно ночесветка, образующие подобные остатки, в наибольшем количестве постоянно держатся в этой зоне.

Таким образом, очевидно, что холодноводные рыбы весной при небольшом повышении температуры поверхностных вод питаются во всей обитаемой водной толще, но, как и зимой, в основном в слоях наибольшего скопления организмов. У берегов утром и днем рыбы питаются главным образом у дна, до глубины 150 м, а во второй половине дня и вечером — в слое термоклина; в открытом море днем возможно интенсивное питание в зоне галоклина на глубинах 50—75—100 м, где концентрируются *Calanus* и *Sagitta euxina* M o l t., а вечером вблизи термоклина, где возникают скопления из мелких и крупных веслоногих обоих комплексов, ночесветки и гребневиков.

Понижение освещенности на указанных глубинах, вероятно, не препятствует возможности питания там рыб-планктофагов. По неопубликованным данным В. А. Тимофеевой, в центральной части Черного моря освещенность в начале июня в 5 и 20 часов на глубинах 75 и 100 м колебалась соответственно от 0,003 до 2,4 люкса и от 0,0012 до 0,5 люкса. Хотя для пелагических холодноводных рыб-планктофагов порог различения добычи еще не известен, но, по-видимому, он значительно ниже отмеченных величин. Интересно, что молодь сайды, длиной 6—7 см, из Баренцова моря, которая питается планктоном в прибрежной зоне, перестает активно захватывать добычу при освещенности между 0,001 и 0,0001 люкса; потребление планктона резко снижается при уменьшении освещенности до десятых долей люкса (Гирса, 1960). Однако у хищников, например окуня, наиболее активное питание наблюдается при более низкой освещенности — 0,01 люкса (Гирса, 1962).

О питании шпрота в открытом море на больших глубинах (80 м) говорит Л. А. Чаянова (1958).

Тепловодные рыбы, зимующие, как известно, в придонных слоях у берегов Анатолии, Кавказа и юго-восточного Крыма, зимой и весной остаются значительную часть времени на глубине и, хотя мигрируют в поверхностные слои (Майорова, Чугунова, 1954; Зуссер, 1958), питаются очень слабо.

При рассмотрении зимнего и весеннего распределения планктона (см. рис. 1, 2) видно, что биомасса зоопланктона увеличивается в направлении с северо-запада на юго-восток. Такое распределение зоопланктона обусловлено более высокой зимней температурой воды и ранним началом весеннего развития зоопланктона в глубоководных южных и восточных районах моря (9°) по сравнению с мелководной северо-западной частью (2—4°). Южная половина моря, следовательно, в холодное время года является наиболее благоприятной для питания рыб.

Летом (август 1951 г.), когда расслоение водных масс по плотности выражено лучше, наблюдалось наиболее резкое обособление планктонных комплексов. Организмы эпипланктонного тепловодного

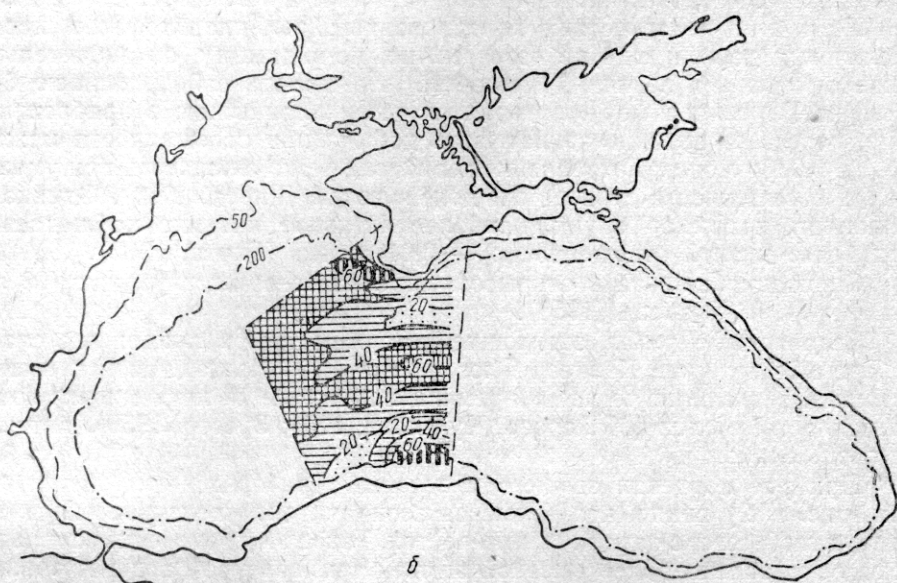
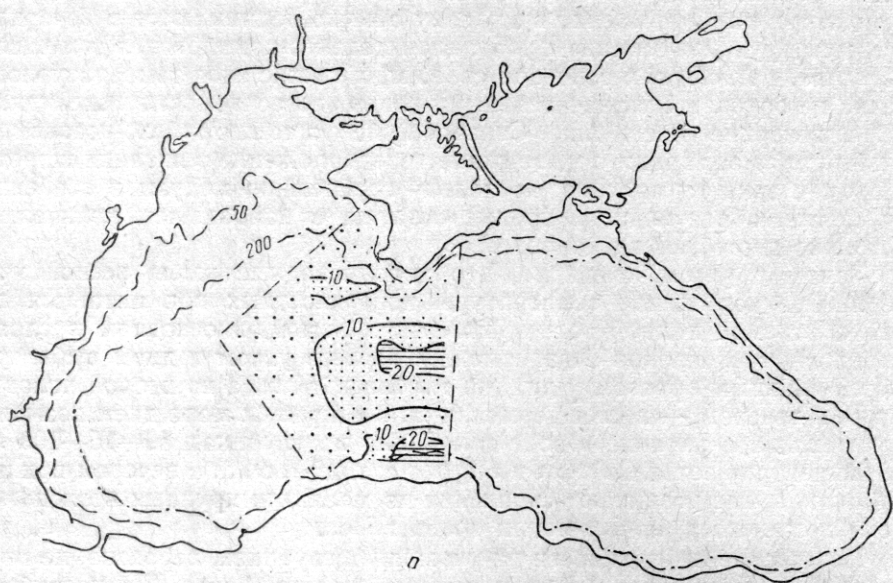


Рис. 3. Распределение биомассы зоопланктона в верхней и средней зонах летом 1951 г. (обозначения те же, что и на рис. 2).

комплекса обитали в относительно тонком верхнем слое на большей части исследованной площади до глубины 14—20 м, в некоторых случаях этот слой уменьшался до 5—7 м. Однако в отдельных районах моря слой, в котором находился эпиланктонный комплекс, утолщался и организмы опускались до 35—50 м. Батипланктонный холодноводный комплекс в августе 1951 г. занимал обширное пространство по вертикали, поднимаясь иногда довольно близко к поверхности моря.

Биомасса зоопланктона верхних слоев (рис. 3, а) была значительно меньше, чем в средней зоне (рис. 3, б). Наиболее богатые, но небольшие по площади районы в верхней зоне были расположены у анатолийского берега против Инеболу (21 г/м^2 над температурным скачком; 1 г/м^3) и в центральной части моря по разрезу м. Сарыч — м. Инеболу (23 г/м^2 ; 1 г/м^3). Несколько пониженной биомассой отличался район открытого моря против м. Херсонес (11 г/м^2 ; $0,5 \text{ г/м}^3$). Во всех этих областях основная масса зоопланктона была образована ракообразными. Остальные районы моря в верхней зоне характеризовались более низкими величинами биомассы ($4—9 \text{ г/м}^2$; $0,3 \text{ г/м}^3$). Резкое обеднение общей массы зоопланктона в верхней зоне у берегов Крыма было вызвано сгоном, в результате которого более глубокие и холодные воды поднялись почти к самой поверхности. Значительное уменьшение толщины теплого верхнего слоя отразилось на общем его богатстве планктоном.

Средняя зона, расположенная глубже температурного скачка, в августе 1951 г. по общей наличной массе планктона во всем слое оказалась более богатой, чем верхняя. Богатство средней зоны обусловлено огромным количеством ночесветки и примерно тем же количеством ракообразных, что и в верхней зоне. Наиболее богатые районы в нижних слоях расположены у свала глубин против м. Херсонес (68 г/м^2 во всей толще зоны; $0,42 \text{ г/м}^3$) и против м. Инеболу (63 г/м^2 ; $0,38 \text{ г/м}^3$), а также в открытом море по разрезу м. Сарыч — м. Инеболу (61 г/м^2 ; $0,4 \text{ г/м}^3$). На остальной площади открытого моря биомасса зоопланктона была выше 40 г/м^2 ($0,27—0,45 \text{ г/м}^3$). Несколько более низкие величины общей биомассы в слоях под термоклином ($27—37 \text{ г/м}^2$) наблюдались в Крымских водах, однако средняя биомасса в 1 м^3 здесь была иногда вдвое выше ($1,1—0,53 \text{ г/м}^3$).

В середине осени (1954 г.), при сохранившейся стратификации водных масс распределение зоопланктона по площади моря в слоях над и под температурным скачком было аналогично летнему. Верхняя зона (рис. 4, а) по общей массе планктона оказалась значительно беднее средней (рис. 4, б).

Наиболее богатые районы в верхних слоях находились в северо-западной части моря в предустьевых районах и западнее Босфора ($21—24 \text{ г/м}^2$; 1 г/м^3).

Открытые воды северо-западной части на значительной площади и район против Туапсе в северной половине моря оказались наиболее бедными ($0,4—5 \text{ г/м}^2$; $0,03—0,2 \text{ г/м}^3$). Вся южная половина моря в целом была богаче северной. В верхней зоне в большинстве случаев основу биомассы составляли ракообразные.

В средней зоне, занимающей значительную толщу под температурным скачком, богатые районы были расположены юго-западнее м. Тарханкут в открытых водах центральной части моря между Крымом и анатолийским побережьем и в южной половине моря против Туапсе. Биомасса в этих районах была выше 40 г/м^2 ($0,28—0,35 \text{ г/м}^3$). Самая высокая биомасса наблюдалась в «пятне Надежина» (Надежин, 1950) — 132 г/м^2 ; $0,8 \text{ г/м}^3$. Наибольшую часть биомассы в средней зоне образуют гребневики и ночесветка, значительную роль играют ракообразные.

Как известно, летом и осенью, когда четкий термоклин разделяет верхние слои на две различные зоны, каждой из которых свойственна

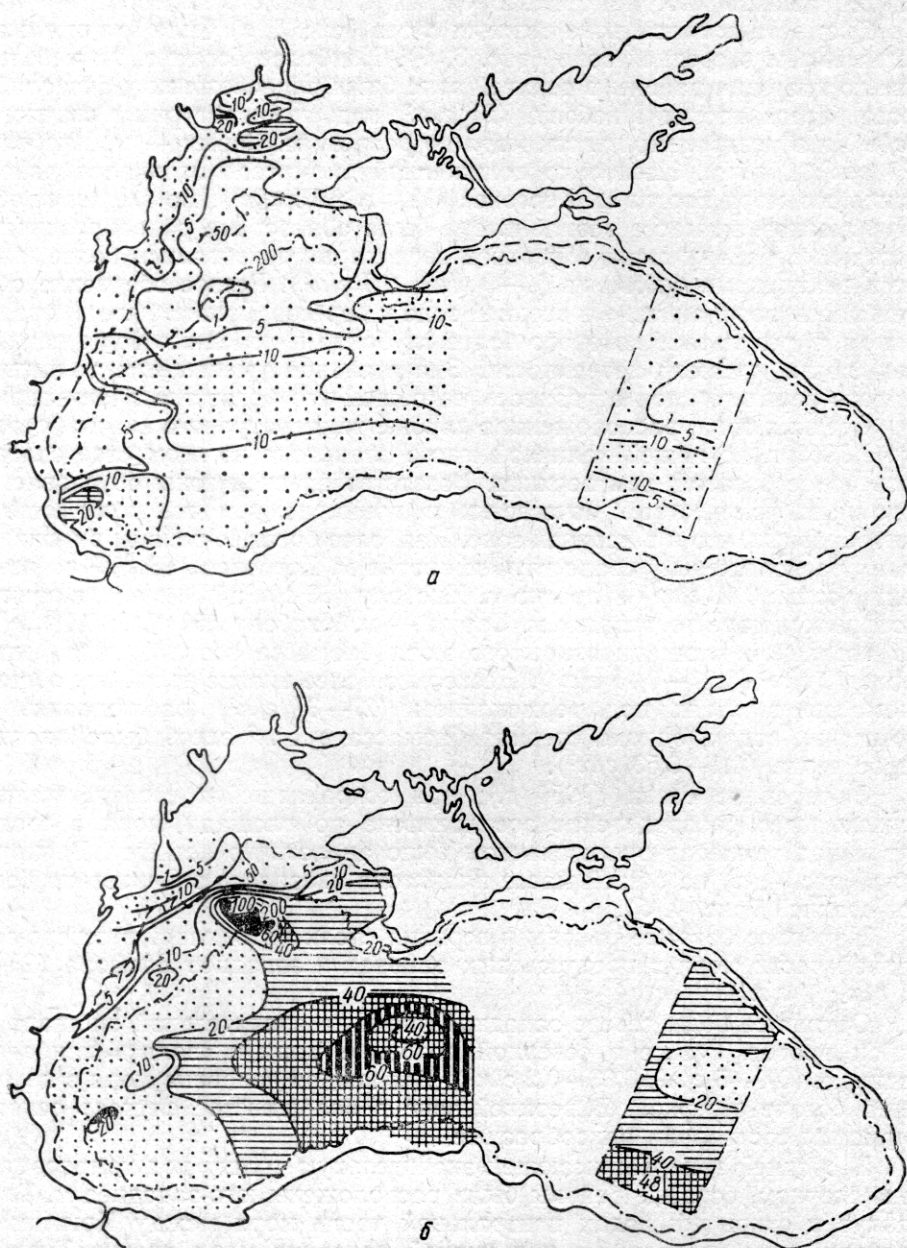


Рис. 4. Распределение биомассы зоопланктона в верхней и средней зонах осенью 1954 г. (обозначения те же, что и на рис. 2).

своя динамика вод, происходит разделение и зон обитания тепловодных и холодноводных рыб: первые — хамса, скумбрия, ставрида — обитают и питаются в слое над температурным скачком, вторые — шпрот, пикша — обычно находятся под ним.

Одновременно полученные материалы по гидрохимии, гидрологии и гидробиологии, вместе с ловами придонных и пелагических рыб, заставляют предполагать, что, по-видимому, вообще распределение тепловодных и холодноводных рыб в период летней стратификации тесно связано с динамикой вод, разграниченных слоями устойчивости. В этом отношении интересны данные Л. Г. Коваль (1962, 1963), которая наблюдала в северо-западной части Черного моря при сгонах четкое перемещение водных масс, разделенных термоклин, целиком со всем их населением: скоплений эпипланктонного теплолюбивого комплекса и тепловодных рыб в сторону открытого моря, а придонных скоплений холодолюбивых планктонных организмов и холодноводных рыб почти к самому берегу. При нагонах наблюдалась обратная картина.

Размывание слоев устойчивости, по всей вероятности, вызывает смещение не только планктонных комплексов, но и зон обитания тепловодных и холодноводных рыб. Из данных Л. Г. Коваль, например, видно, что тепловодные рыбы могут питаться иногда организмами батипланктонного комплекса. С другой стороны, холодноводные рыбы могут подниматься в теплые воды и питаться там эпипланктонными формами (Чаянова, 1958; Бурдак, 1959). Возможно, в этих случаях и наблюдается полное или частичное смешение зон их обитания.

В летне-осеннее время, так же как и весной, холодноводные рыбы, вероятно, совершают суточные миграции и питаются в пределах главным образом средней зоны от термоклина до галоклина в слоях наибольшего скопления пищи, но в отличие от весны, в период резкой стратификации они, по-видимому, редко выходят из этой области.

Таким образом, исследование распределения зоопланктона в зависимости от гидрологических условий позволило выделить в каждый сезон две или три естественно разграниченные по вертикали зоны, характеризующиеся различным составом планктона, его количеством, а следовательно, и различной кормностью. Эти зоны могут резко отличаться по своему богатству в зависимости от сезона года.

В весенне-летне-осенний период 1951, 1952, и 1954 гг. верхняя зона над температурным скачком оказалась в глубоководных районах по количеству всего наличного планктона значительно беднее нижней. Средняя биомасса в 1 м^3 в обеих зонах часто бывает одной и той же, но, благодаря значительной толще водной массы нижней зоны, кормовые ресурсы ее в целом гораздо больше. Холодноводные рыбы в весенне-летне-осенний сезон находятся в лучших кормовых условиях, чем тепловодные, так как, с одной стороны, обеспечены большим количеством корма, с другой — имеют больше жизненного пространства. В верхней зоне, часто занимающей всего несколько метров, пищевые отношения могут быть очень напряженными, о чем свидетельствует значительное выедание планктона верхней зоны тепловодными рыбами.

Поскольку запасы шпрота в Черном море примерно равны или немного ниже запасов хамсы, самой многочисленной из тепловодных рыб, а, кроме того, продолжительность роста и дефинитивные размеры у них почти одинаковы (Асланова, 1954; Чаянова, 1954), то шпрот должен выедать столько же холодноводного планктона, сколько хамса тепловодного (Расс, 1949; Водяницкий, 1954). Тем не менее биомасса зоопланктона в средней зоне весной, летом и осенью значительно выше, чем в верхней. Все это говорит о том, что зоопланктон нижних слоев недоиспользуется рыбами.

В связи с этим полученные материалы подтверждают высказывания о возможности акклиматизации в Черном море холодноводных планктонных рыб из других морей.

Северо-западный район в верхней зоне наиболее важен в кормовом отношении в летне-осенний период, когда биомасса наличного зоопланктона в этом районе оказывается наиболее высокой по сравнению с другими районами моря (см. рис. 4, а; Коваль, 1959; Кусморская, 1955). В зимне-весенний период северо-западный район оказывается самым бедным.

Открытые воды Черного моря по количественному развитию зоопланктона не отличаются от прибрежных районов (см. рис. 1—4). Зимой и весной наиболее богатые районы расположены в южной и восточной половинах моря вследствие вступления их в более поздний биологический сезон.

Регулярное возникновение богатых пятен зоопланктона происходит во все сезоны в центральной части моря между Крымом и берегами Анатолии и в центральных районах восточной половины моря. Эти районы характеризуются постоянными стыками различных потоков и антициклоническими течениями, что способствует образованию больших скоплений организмов на значительных площадях (Петипа, Сажина, Делало, 1963). Таким образом, еще раз подтверждается мысль о богатстве открытых вод Черного моря, высказанная В. А. Водяницким (1941, 1954).

Выводы

1. При определении величины кормовой базы рыб в пелагиали Черного моря нецелесообразно резко разделять планктон на «кормовые» и «некормовые» формы, так как почти все малоценные по содержанию питательных веществ организмы зоопланктона в той или иной степени потребляются рыбами, а в отдельные сезоны (зима, весна) могут, по-видимому, играть в питании рыб значительную роль. Кроме того, эти относительно малоценные формы не представляют собой пищевых тупиков также потому, что часто являются объектами питания основных кормовых организмов рыб, и поэтому оказывают, хотя и косвенное, но существенное влияние на улучшение кормовой базы рыб.

2. Оценку кормовой базы теплолюбивых и холодолюбивых рыб в Черном море необходимо производить с учетом толщины естественно разграниченных водных слоев, кормовое значение которых в разные сезоны различно.

Зимой охлажденный верхний слой, расположенный в зоне зимней вертикальной циркуляции, по биомассе зоопланктона под 1 м^2 во всей толще слоя ($34,5 \text{ г/м}^2$; 431 мг/м^3) в среднем в 2,3 раза богаче нижнего, простирающегося глубже этой зоны до границы жизни (15 г/м^2 ; 147 мг/м^3).

Весной, летом и осенью вследствие прогрева поверхностных вод толщина охлажденной зоны уменьшается, но по биомассе зоопланктона под 1 м^2 эта средняя зона, расположенная между верхней границей термоклина и нижней границей галоклина ($21,5 \text{ г}$), оказывается в 3,2 раза более богатой, чем теплая верхняя ($21,5 \text{ г}$ против $6,6 \text{ г}$). Толщина верхней зоны сильно колеблется и может не превышать нескольких метров на больших площадях. Средняя зона резко сокращается по толщине в основном на мелководье. Несмотря на разницу в абсолютном богатстве, средняя концентрации зоопланктона в 1 м^3 в каждой из зон почти не отличается, в верхней зоне — 332 мг/м^3 , в нижней — 320 мг/м^3 . Однако в местах наибольших скоплений планктона концентрация орга-

низмов холоднородного комплекса может быть значительно выше концентрации теплолюбивых организмов.

Так, в 5-метровом слое под термоклином биомасса ночесветки и гребневика, образующих до 96% всех организмов, достигает 75 г/м^3 сырого веса, или $1,5 \text{ г/м}^3$ сухого веса, в то время как биомасса организмов тепловодного комплекса, главным образом веслоногих, в наибольших скоплениях в 8-метровом слое не превышала, по нашим данным, $4,4 \text{ г/м}^3$ в сыром весе, или $0,66 \text{ г/м}^3$ — в сухом. При этом калорийность данной массы холодноводных организмов равняется 5550 кал, а тепловодных только 3243 кал.

По кормовой ценности тепловодный и холодноводный комплексы организмов в целом вообще не должны сильно отличаться, поскольку к наиболее важным в кормовом отношении организмам в тепловодном комплексе относятся самые многочисленные мелкие ракообразные — *Oithona minuta* Kritz., *Acartia clausi* Giesbr., *Penilia avirostris* Dana, а в холодноводном — уступающие им по численности, но зато самые крупные и наиболее богатые питательными веществами веслоногие — *Calanus* и *Pseudocalanus*. Кроме того, как мы видели, существенным добавлением к наиболее полезным пищевым объектам холодноводного комплекса являются ночесветка и гребневик, которые не только сами идут в пищу, но также служат переносчиками ценного корма.

Таким образом, холодноводные рыбы в Черном море имеют лучшие условия существования а напряженность пищевых взаимоотношений в охлажденной зоне ослаблена.

3. Скопления тепловодных или холодноводных рыб должны возникать в районах, изобилующих планктоном, а в каждой из зон, вероятно, в слоях наибольших концентраций планктона, которые образуются чаще всего (кроме зимы) у границ соответствующей зоны: днем — над термоклином и галоклином или у дна, вечером и ночью у поверхности и под термоклином. Зимой планктон из обоих комплексов обычно концентрируется у дна и в середине конвекционной зоны, когда неблагоприятные условия заставляют его покидать верхние слои.

При сравнении распределения планктона (см. рис. 1—4; Никитин, 1945; Кусморская, 1954, 1955) и рыб (Майорова, Чугунова, 1954; Надежин, 1950; Голенченко, 1940 и др.) оказывается, что крупные скопления хамсы, шпрота и пелагиды обычно находятся в более или менее постоянных районах, богатых планктоном. Только продолжительное обитание рыб в этих местах может привести к резкому уменьшению общей массы планктона и обманчивому представлению о бедности района. Как отмечалось выше, такие области расположены и в открытом море, и у берегов.

ЛИТЕРАТУРА

- Асланова Н. Е., 1954. Шпрот Черного моря. «Тр. ВНИРО», т. XXVIII.
Бурдак В. Д., 1959. О пелагизации мерланга (*Odontogadus merlangus* L.) в Черном море. «Тр. Севаст. биол. ст.», т. XII.
Бурдак В. Д., 1960. Питание и пищевые отношения мерланга в Черном море. «Тр. Севаст. биол. ст.», т. XIII.
Водяницкий В. А., 1941. К вопросу о биологической продуктивности Черного моря. «Тр. Зоол. ин-та АН СССР», т. VII.
Водяницкий В. А., 1954. О проблеме биологической продуктивности водоемов и в частности Черного моря. «Тр. Севаст. биол. ст.», т. VIII.
Гирса И. И., 1960. Влияние различной освещенности на доступность кормовых организмов для некоторых рыб. «Тр. Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова», вып. 13.
Гирса И. И., 1962. Влияние изменяющейся освещенности на доступность кормовых организмов для хищных рыб разных экологических групп. «Вопросы ихтиологии», т. 2, вып. I (22).

Голенченко А. П., 1940. О запасах и распределении пелагиды в Черном море. «Рыбн. х-во», № 9.

Зуссер С. Г., 1958. Суточные вертикальные миграции пелагических рыб. «Тр. ВНИРО», т. XXXVI.

Камшилов М. М., 1959. Взаимные отношения между организмами и их роль в эволюции. «Журн. общ. биологии», т. XX, № 5.

Киселев О. Н., 1960. Наблюдения за поведением рыб в Баренцовом море при помощи подводных аппаратов. Советские рыбохозяйственные исследования в морях европейского Севера. М.

Коваль Л. Г., 1959. Зоопланктон предгорных акваторий північно-західної частини Чорного моря в 1954—1957 рр. «Наук. зап. Одеськ. біол. ст.», вип. 1.

Коваль Л. Г., 1962. Экологические закономерности развития и распределения зоопланктона северо-западной части Черного моря. Вопросы экологии, т. V. К.

Коваль Л. Г., 1963. Зоопланктон северо-западной части Черного моря. Автореф. дисс. Одесса.

Кусморская А. П., 1954. Зоопланктон Черного моря и выедание его промысловыми рыбами. «Тр. ВНИРО», т. XXVIII.

Кусморская А. П., 1955. Сезонные и годовые изменения зоопланктона Черного моря. «Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва», т. VI.

Ланская Л. А. и Пшенина Т. И., 1961. Содержание белка, жира, углеводов и золы у некоторых массовых планктонных водорослей Черного моря, выращенных в культурах. «Тр. Севаст. биол. ст.», т. XIV.

Липская Н. Я., 1960. Суточный и сезонный ход питания черноморского шпрота (*Sprattus sprattus phalericus* Risso). «Тр. Севаст. биол. ст.», т. XIII.

Липская Н. Я., 1963. Сравнительная характеристика питания *Spicara smaris* в Адриатическом, Средиземном и Черном морях. «Тр. Севаст. биол. ст.», т. XVI.

Майорова А. А., Чугунова Н. И., 1954. Биология, распределение и оценка запаса черноморской хамсы. «Тр. ВНИРО», т. XXVIII.

Миронов Г. Н., 1954. Питание планктонных хищников. I. Питание ноктилюки. «Тр. Севаст. биол. ст.», т. VIII.

Надежин В. М., 1950. Условия концентраций некоторых рыб и дельфинов в Черном море. «Рыбн. х-во», № 1.

Никитин В. Н., 1926. Вертикальное распределение планктона в Черном море. «Тр. Особ. зоол. лабор. Севаст. биол. ст.», сер. II, № 5—10.

Никитин В. Н., 1929. Вертикальное распределение планктона в Черном море. II. Зоопланктон, кроме Copepoda. «Тр. Севаст. биол. ст.», т. I.

Никитин В. Н., 1945. Распределение биомассы планктона в Черном море. ДАН СССР, т. XVII, № 7.

Петипа Т. С., 1960. Роль ночесветки *Noctiluca miliaris* Sur. в питании *Calanus helgolandicus* (Claus). ДАН СССР, т. 132, № 4.

Петипа Т. С., 1964. Суточный ритм в питании и суточные рационы веслоногого рачка *Calanus helgolandicus* (Claus) в Черном море. «Тр. Севаст. биол. ст.», т. XV.

Петипа Т. С., Сажина Л. И. и Делало Е. П., 1960. Вертикальное распределение зоопланктона в Черном море в связи с гидрологическими условиями. ДАН СССР, т. 133, № 4.

Петипа Т. С., Сажина Л. И. и Делало Е. П., 1963. Распределение зоопланктона в Черном море в 1951—1956 гг. «Океанология», т. 3, № 1.

Расс Т. С., 1949. Ихтиофауна Черного моря и ее использование. «Тр. Ин-та океанолог.», т. IV.

Чаянова Л. А., 1954. Питание черноморской хамсы. «Тр. ВНИРО», т. XXVIII.

Чаянова Л. А., 1958. Питание черноморского шпрота. «Тр. ВНИРО», т. XXXVI.

Hansen P. M., 1949. Studies on cod. Rapp. cons. explor. Mer, 123.

Scott A., 1924. Food of the Irish Sea herring in 1923. Proc. Liverpool. biol. soc., 38.