

Л. В. ВОРОБЬЕВА, А. К. ВИНОГРАДОВ, Д. А. НЕСТЕРОВА,
И. А. СИНЕГУБ, Е. В. НАСТЕНКО, Л. А. ГАРЛИЦКАЯ

УСЛОВИЯ ФОРМИРОВАНИЯ КОРМОВОЙ БАЗЫ РЫБ В СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЧЕРНОГО МОРЯ В 1980 – 2000 гг.

Сочетание различных природных условий (мелководье, опресненность, свободная связь с открытыми водами, обилие поступающих с суши биогенных веществ и т. д.) определили большое биологическое разнообразие обитателей северо-западной части Черного моря за счет присутствия в составе ихтиофауны и ее кормовой базы морского, солоноватоводного и пресноводного элементов фауны и флоры, высокую биологическую продуктивность. В формировании кормовой базы рыб прямо или косвенно участвуют фито- и зоопланктон, макрозоо- и мейобентос. Запасы рыб в северо-западной части Черного моря, и их кормовая база претерпевают во времени различные изменения, связанные как с естественными природными процессами, так и с антропогенной деятельностью.

Видовой состав рыб и рыболовные ресурсы черноморского шельфа Украины определяются как региональными особенностями экосистем, так и общими сезонными и многолетними процессами, происходящими в Азово-Черноморском бассейне в силу естественных причин и под влиянием антропогенного фактора. По современным представлениям, ихтиофауна черноморского шельфа Украины представлена 154 видами и подвидами рыб. Имеются сведения о случайном заходе в рассматриваемые воды еще нескольких видов рыб, не включенных нами в общий список (*Euthynnus alleteratus*, *Xiphias gladius* и др.). Непосредственно в северо-западной части Черного моря (СЗЧМ) встречается 123 вида рыб.

Несмотря на то, что в настоящее время основу ихтиофауны всего Черного моря и его северо-западной части составляют виды средиземноморского происхождения, в ее составе присутствуют также так называемые понтические реликты и каспийские реликты. Немалая роль в составе ихтиофауны СЗЧМ принадлежит рыбам, образующим холодноводный комплекс (бореальные реликты).

В зависимости от объектов и способов питания рыбы северо-западной части Черного моря могут быть разделены на бентосоядных, планктоноядных, рыбоядных и питающихся рыбой и бентосными животными. Бентосоядные рыбы составляют около 65 %, планктоноядных рыб около 21 %, рыбоядных примерно 8 %, питающихся рыбой и зообентосом 7 %. Одним из последних вселенцев в черноморские воды Украины является кефаль пиленгас *Mugil haematocheila*.

Наиболее характерными рыбами для СЗЧМ следует признать бычковых, сельдевых и осетровых. Практически повсеместно обнаруживаются атерина *Atherina boyeri*, кефали, барабуля *Mullus barbatus ponticus*, морской дракон *Trachinus draco*, звездочет *Uranoscopus scaber*, глосса *Platycthyus flesus*, акула катран *Squalus acanthias*, хамса *Engraulis encrasicolus ponticus*, шпрот *Sprattus sprattus phalericus*, ставрида *Trachurus mediterraneus ponticus*.

В последние десятилетия в качественном и количественном составе ихтиофауны СЗЧМ по разным причинам произошли существенные перестройки. Резко снизились запасы крупных долгоживущих промысловых рыб (осетровые, камбала калкан, крупные сельди, крупные бычки и др.), в промысле выросло относительное значение короткоциклических видов. Весьма негативное воздействие на ихтиофауну шельфа оказывают почти ежегодные массовые заморы гидробионтов, связанные, главным образом, с чрезмерным эвтрофированием вод.

Несмотря на сокращения общих запасов, наиболее важными по объему добычи промысловыми рыбами в настоящее время являются хамса, шпрот, ставрида, атерина *A. boyeri*, голыш *Merlangius merlangius euxinus*, акула катран, сельдь *Alosa kessleri*, кефали *Mugilidae*, бычки *Gobiidae*, камбала калкан *P. maeotica* и др.

© Л. В. Воробьева, А. К. Виноградов, Д. А. Нестерова,
И. А. Синегуб, Е. В. Настенко, Л. А. Гарлицкая, 2004

Имевшие некогда важное промысловое значение в северно-западной части Черного моря скумбрия *Scomber scombrus*, луфарь *Pomatomus saltatus*, пелагида *Sarda sarda*, рыбы из семейства *Acipenseridae* в настоящее время встречаются единично. Экологическая группировка пелагических рыб–планктофагов Черного моря включает важные в промысловом отношении виды: хамсу, шпрота, сардину, саргана и сельдевых рыб – сельдей, пузанков, туюлку. Эти виды являются основными потребителями зоопланктона, наряду с медузами и хетогнатами.

Среди донных рыб в СЗЧМ промысловое значение имеют осетровые рыбы, кефали, барабуля, камбалы и в меньшей степени – смарида, атерина, морской карась, морской окунь и пикша, бычковые и др. Среди мелких рыб – бентофагов наибольшее значение в промысле имеет барабуля, или султанка. Они образуют скопления в районе Днестровского лимана. Барабуля имеет планктонных личинок, для которых формирование кормового зоопланктона существенно. В жизни донных биоценозов значительную роль играют мелкие рыбы – бентофаги, в числе которых многие виды бычков, зеленушки, морские собачки, морской дракон и др.

В последние годы в связи с изменением режима стока рек, постройкой плотин в прошлые десятилетия, загрязнением прибрежных районов моря, эвтрофикацией, а также в связи с переломом в 70 – 80-е годы отдельных ценных видов рыб происходило значительное изменение состава ихтиофауны и соответственно состава уловов. В частности, сократились уловы осетровых, сельди, отсутствует скумбрия, ставрида встречается единичными экземплярами.

Для оценки кормовой базы рыб необходимо знать распределение качественного состава и количественных характеристик кормовых объектов рыб на разных стадиях их онтогенеза.

Известно, что пассивно парящие в водной толще микроскопические растительные клетки – фитопланктон является одним из важнейших звеньев пищевой цепи. Водоросли, входящие в состав разных систематических отделов фитопланктона, в питании зоопланктона используются неодинаково. Пищу фильтраторов часто составляют диатомовые, динофитовые и мелкие жгутиковые водоросли. Для десмидиевых, панцирных жгутиковых и криптофитовых выедание не отмечено. Как объект питания зоопланктоном широко используются обладающие мягким панцирем или вовсе беспанцирные динофитовые водоросли. В составе фитопланктона наименьшую питательную ценность для зоопланктона имеют диатомовые водоросли, что связано с их внешним строением [5]. В сезонном изменении биомассы фитопланктона в 1954 – 1960 гг. было выделено два пика [17]. Первый, более сильный формировался в марте, второй (летний) – в июне – июле. Следовательно, в СЗЧМ роль фитопланктона как объекта питания зоопланктона возрастает летом.

Усилившееся в 70 – 80 годы 20-го века антропогенное влияние на экосистему СЗЧМ сопровождалось изменениями в структуре и в развитии фитопланктона.

В сезонной динамике биомассы фитопланктона при наличии весеннего максимума выделяется второй, более сильный – поздне-летний или ранне-осенний [32]. В образовании суммарной биомассы фитопланктона в летний и осенний периоды вклад динофитовых возрос до 55 %, а вклад диатомовых уменьшился до 40 %. Доминирующее положение стали занимать виды, которые в 50 – 60-х годах встречались единичными клетками (*Heterocapsa triquetra*, *Scipsiella trochoidea*), либо виды (*Skeletonema costatum*, *Emiliania huxleyi*) с небольшими объемами клеток.

Ответной реакцией фитопланктона на сверхобогащение морской воды биогенными элементами и органическим веществом стали участвовавшие случаи “цветения” воды. В 1973 – 2001 гг. в СЗЧМ зарегистрирован 151 случай “цветения” воды, вызванный вспышкой развития 41 вида и внутривидового таксона, против 12 в 50 – 60 годы [31]. Среди видов-возбудителей “цветения” появились новые (*Heterocapsa triquetra*, *Emiliania huxleyi*, *Chaetoceros rigidus*, *Gyrodinium cornutum*), не входившие прежде в число массовых. Вспышки и развитие диатомовых и динофитовых, используемых фильтраторами как объект питания, усилились. Веслоногий рачок *Acartia clausi* в качестве пищи использует виды родов *Gymnodinium* и *Prorocentrum*, а также клетки диатомовых *Skeletonema co-*

statum, *Cerataulina pelagica*, *Chaetoceros socialis*. Развитие перечисленных диатомовых и динофитовых водорослей в северо-западной части моря в последние годы, по сравнению с 50 – 60 годами, возросло. Пятна “цветения” воды, площади которых зависят от интенсивности вспышек развития отдельных видов, наблюдаются в прибрежных районах моря, находящихся под влиянием материкового стока. Их площади весной и осенью примерно одинаковы (в среднем 11 % от всей площади СЗЧМ) и возрастают летом (23 %). Максимальная численность клеток большинства видов, вызывающих “цветение” воды, также регистрировалась в летние месяцы.

В настоящее время увеличение биомассы фитопланктона и “цветение” воды отмечается в мелководных Егорлыцком и Тендровском заливах Черного моря [41], рассматриваемых как перспективные для разведения рыб и беспозвоночных.

К 90-м годам у побережья Одессы, где часто происходит “цветение” воды, численность фитопланктона незначительно увеличилась, а биомасса уменьшилась. Вместе с тем, в последние годы возросло значение динофитовых водорослей в образовании биомассы и уменьшилась роль диатомовых. Таким образом, увеличение количества фитопланктона, особенно ценных в кормовом отношении динофитовых водорослей, можно рассматривать как положительный факт для питания зоопланктона и планктоноядных рыб. Вместе с тем интенсивное развитие фитопланктона и постоянное “цветение” воды часто оказывают негативное влияние как на ихтиофауну, так и на физико-химические и биологические процессы, протекающие в водной толще СЗЧМ.

Известно, что изучение зоопланктона как кормовой базы пелагических рыб Черного моря было начато А. П. Кусморской [24 – 26] и продолжено многими исследователями [2, 8, 22, 27, 32, 35, 40 – 42 и др.]. Этими работами было установлено, что именно СЗЧМ представляет собой главную нагульную площадь для рыб-планктонофагов.

Основную биомассу кормового зоопланктона в 50 – 60-е годы на акватории СЗЧМ составляли копеподы и кладоцеры. При этом наиболее предпочитаемыми рыбами считались два представителя – веслоногий рачок *Acartia clausi* и ветвистоусый *Penilia avirostris* [25]. Учитывая, что вопрос об использовании ночесветки и гребневиков рыбами не ясен, при характеристике состояния кормовой базы рыб эти организмы из общей биомассы зоопланктона были выведены [38], все другие представители зоопланктона, включая и личинок бентосных организмов, можно отнести к числу кормовых.

Еще в 60 – 70-е годы по развитию зоопланктона приустьевые районы СЗЧМ оставались наиболее богатыми в кормовом отношении. Основными потребителями зоопланктона на этих площадях были планктоноядные рыбы, такие как хамса, шпрот, черноморская ставрида. Известно, что развитие многих копепод, составляющих основную массу кормовых ресурсов планктоноядных рыб, продолжается в летних условиях около 30 дней. Темп их роста является важным параметром, характеризующим продукционный процесс, и колеблется от 2 – 5 % прироста веса в сутки у взрослых и до 20 – 25 % у первых копеподитных стадий. Так, *Centropages ponticus*, живущий в популяции в среднем около 19 дн., дает среднюю суточную продукцию в размере 10 % биомассы, а *Acartia clausi*, живущая около 60 дн., – 5 % биомассы [9]. Небольшой удельный вес большинства планктонных организмов (1,017 – 1,049) способствует медленному их погружению. Организмы с очень малым удельным весом (*Noctiluca*, *Cladocera*, некоторые *Sopropoda*) часто задерживаются в поверхностных слоях, особенно при продолжительной, но слабой конвергенции, а при благоприятных условиях успевают и размножиться. Видимо, таким путем могут образовываться огромные скопления зоопланктона. Образование пятен, относительно богатых зоопланктоном, может быть обусловлено также увеличением содержания в воде биогенных веществ при повышении интенсивности перемешивания вод, стока рек или механическим накоплением малоподвижных организмов в районах схождения различных потоков и течений. Часто эти причины могут действовать одновременно [35].

При оценке планктона, как кормовой базы рыб, необходимо учитывать толщину естественно разграниченных водных слоев [32]. Некоторые экологические особенности

развития и распределения отдельных видов зоопланктона также обуславливали их различное влияние в формировании кормовой базы рыб.

В начальный период развития процесса эвтрофирования и в последующие годы значительно увеличилось развитие некармальной ночесветки (*Noctiluca miliaris*). Впервые это было отмечено в Дунай-Днестровском междуречье (ДДМ). С увеличением в общей биомассе зоопланктона ночесветки в 1971 – 1975 гг. отмечалось резкое снижение основных кормовых организмов для пелагических рыб: акарии с 10 до 3 %, пенилии с 7 до 2 %, псеудокалянуса с 7 до 1% [23]. С 1979 г. при нарастании процесса эвтрофирования происходило дальнейшее увеличение развития ночесветки, доля ее в общей биомассе зоопланктона составляла в среднем за год 67 %. Доля акарии в общей биомассе зоопланктона составляла 7 %, биомасса пенилии снизилась до 0,3 %, псеудокалянуса – до 0,75 %. В дальнейшем, с развитием процесса эвтрофирования и перехода в стадию гиперэвтрофирования произошли существенные крупномасштабные изменения биологической структуры Черного моря, при всё возрастающих количествах биомассы фито- и зоопланктона, что в какой то степени могло положительно сказаться на развитии кормовой базы рыб. В начале 80-х годов, по сравнению с 50 – 60-ми годами, средняя биомасса зоопланктона СЗЧМ увеличилась в 7 – 28 раз (табл. 1).

Таблица 1. Динамика численности (N, экз.м⁻³) и биомассы (B, мг.м⁻³) массовых видов клadoцер в поверхностном слое (0 – 10 м) северо-западной части Черного моря в летне-осенний период за разные годы

Table 1. Dynamics of density (N, ind.м⁻³) and biomass (B, mg⁻³) of Cladocera common species in a top layer (0 – 10 м) of northwestern Black Sea during summer-autumn period for different years

Вид	1975 – 1980		1981 – 1992		1994 – 2000*	
	N	B	N	B	N	B
<i>Pleopsis polyphemoides</i>	4732	43	3075	28	5	0,04
<i>Penilia avirostris</i>	362	13	122	4	22	0,77

*– часть Приднепровско-Бугского района СЗЧМ, сборы на НИС “Спрут”

Такие ценные в кормовом отношении виды, как пенилия, выявили существенную редукцию численности, вследствие комплекса различного рода воздействий, и в первую очередь это было связано с пищевым фактором. Пятна массового развития пенилии уже не наблюдались в приустьевых акваториях, как было ранее [4], а сместились в сторону открытого моря. Теперь пенилия уже не достигает таких высоких значений численности, как ранее – до 188 мг.м⁻³. В то же время на этой акватории получил широкое развитие другой ветвистоусый рачок – плеопис (*Pleopsis polyphemoides*), который занял экологическую нишу пенилии, достигая рекордных значений численности [30]. В этот период возросли уловы массовых планктоноядных рыб – хамсы и шпрота [1].

Катастрофические изменения зоопланктона происходили с 1988 г. при массовом развитии на шельфе Черного моря гребневика–вселенца мнемипсиса. В приустьевых районах Дуная и Днепра в слое обитания 25 – 30 м летом численность мнемипсиса превышала 3 тыс. экз.м⁻³, а биомасса 4 кг.м⁻³; в среднем на шельфе СЗЧМ эти показатели были примерно в 2 раза ниже. Величины биомассы кормового зоопланктона сократились на порядок и более [33]. В летне-осенний период 1990 г. в результате пресса гребневика общая биомасса зоопланктона составляла в СЗЧМ 42 млн. т. Средняя биомасса зоопланктона была 340 мг.м⁻³, т.е. приблизилась к среднемуголетней за 50 – 60-е годы, а по сравнению с началом 80-х годов уменьшилась в 34 раза [34]. В Приднепровско-Бугском районе (ПДБР) СЗЧМ, ранее самом продуктивном по развитию зоопланктона, его численность в летний период 1996 – 2000 гг., по сравнению с периодом гиперэвтрофикации, снизилась на порядок. Судя по пищевому спектру мнемипсиса, он значительно подорвал запасы как ценных, так и менее значимых эпипланктонных видов [39].

Исследования последних лет на шельфе СЗЧМ показали, что численность и биомасса копепоид и клadoцер в результате воздействия мнемипсиса имела тенденцию к дальнейшему снижению. За 5 лет (1996 – 2000 гг.) на СЗЧМ шельфе (ПДБР и Дунайское взморье) общая численность зоопланктона по сравнению с численностью на этих аква-

ториях за период гиперэвтрофирования (1982 и 1986 гг.) снизилась в 9 раз. В то же время в сообществе зоопланктона возросла роль меропланктона (личинки двустворчатых моллюсков, полихет и усоногих раков), увеличение их численности явилось положительным событием в формировании кормовой базы пелагических рыб, особенно для ее молоди. Так, летом 1996 г. в Жебриянской бухте личинки двустворчатых моллюсков составляли более 60 % численности всего зоопланктона, осенью того же года личинки бентосных организмов составляли по численности 80 %.

Одновременно с редукцией численности и биомассы некогда массовых видов зоопланктона отмечается уменьшение числа таксонов, что особенно заметно от весны к лету. Так в морской части ПДБР количество таксонов зоопланктона колебалось от 30 до 19 в весенний период и от 15 до 13 – в летне-осенний. Таксономический состав донных беспозвоночных также сократился более чем в 2 раза [29].

В результате резкого снижения численности кормового зоопланктона на шельфе пострадали запасы промысловых пелагических рыб, прежде всего тюльки и хамсы. Появление средиземноморского гребневика *Beroe ovata*, как в Черном море, так и в СЗЧМ, вызвало надежду на уменьшение пресса мнемииопсиса на черноморскую экосистему. В 1999 г. он в массе встречался по всему периметру Черного моря. Возможно, что численность планктоноядных рыб будет расти по мере взросления их личинок, выросших на благоприятной кормовой базе 1999 – 2000 гг. [18].

К началу 70-х годов XX века средняя биомасса макрозообентоса в СЗЧМ (без Румынии) на площади 40 000 км² составляла 393,0 г.м⁻², в остальной части Черного моря на площади 65 191 км² – 248,0 г.м⁻². Общие запасы макрозообентоса были оценены в 31 920 657 т, в том числе 15 733 183 т – в СЗЧМ, что составляло половину (49,3 %) всех запасов макрозообентоса Черного моря [16]. Максимальные биомассы донной макрофауны были приурочены преимущественно к районам повышенной гидродинамической активности водных масс, какими являются приустьевые акватории Приднестровского, Приднестровского и Придунайского районов.

Изучив питание основных бентосоядных рыб СЗЧМ (бычковые, камбаловые, осетровые, черноморская пикша и других), В. П. Закутский [12, 13, 15] пришел к выводу, что эти рыбы питаются беспозвоночными макрозообентоса следующих размерных групп: а) полихеты – все размерные и весовые категории, кроме тех, что обладают твердыми известковыми трубками (например, *Vermiliopsis*, *Pomatoceros*); б) моллюски – не более 15 – 20 мм длины и весом 1 – 2 г.; в) ракообразные – все группы ракообразных, кроме крабов с шириной карапакса более 30 мм. Моллюски и ракообразные более крупных размеров, а также кишечнополостные, иглокожие и асцидии условно отнесены к некормовому зообентосу. Исходя из этих предпосылок, запасы кормового для рыб бентоса во всем Черном море были оценены В. П. Закутским [14] в 7 698 000 т, из которых 55,6 % были сосредоточены в СЗЧМ.

Из обширного комплекса антропогенных факторов – рефулирование песка, дноуглубительные работы, дампинг грунта, берегоукрепительное строительство, сброс хозяйственно-бытовых вод и пресных вод с рисовых чеков, применение донных тралов для добычи рыбы – наиболее масштабными, как по охваченной акватории, так и по степени воздействия на донных гидробионтов, являются эвтрофирование и заморы. Общие потери донных животных от заморов в период 1973 – 1990 гг. в пределах СЗЧМ достигли 60 млн. тонн.

В зоне развития гипоксии, прежде всего, происходит гибель ракообразных и других подвижных видов эпифауны, наиболее чувствительных к дефициту кислорода. В зависимости от длительности и интенсивности замора смертность макрозообентоса может составлять 30 – 90 %. Наиболее устойчивы к гипоксии пелофилы, однако при продолжительном заморе погибают и они.

Нами сделана попытка оценить запасы макрозообентоса и его кормовой части, доступной для рыб, в Одесском регионе Черного моря площадью около 600 км². Исходным материалом послужили результаты 10 съемок, проведенных в мае и августе – сентябре 1994 – 1999 гг. в диапазоне глубин 6 – 25 м. В составе донной макрофауны зарегистрированы 53 таксонов [36]. Максимальные значения численности и биомассы бентоса,

как правило, были приурочены к ракушечно-песчаным грунтам с небольшой степенью заиления, залегающие на глубине до 10 м. На илах с незначительной примесью песка и ракушки, занимающих центральную часть региона, качественный состав донной фауны был беднее. Плотность и, особенно, биомасса в большинстве случаев на один – два порядка ниже, чем на ракушечно-песчаных грунтах.

В районе исследования значительные площади на ракушечно-песчаных и илистых грунтах занимает биоценоз мидии. Он отличается разнообразием фауны, высокими показателями численности и биомассы, которые, в конечном итоге, определяют качественные и количественные характеристики макрозообентоса всего региона. В отдельные съемки на долю мидии приходилось 92,9 – 98,4 % биомассы всего макрозообентоса. Значительно меньший вклад в общую биомассу бентоса вносит другой двустворчатый моллюск – мия (*Mya arenaria*), биоценоз которой, по сравнению с биоценозом мидии, занимает значительно меньшую площадь, главным образом, на илах центральной части региона.

В 1994 – 1999 гг. в Одесском регионе популяция мидии была представлена особями длиной до 55 – 60 мм. Моллюски длиной до 20 мм, т.е. входящие в состав кормового для рыб бентоса, составляли в среднем 51,7 % плотности и 3,5 % биомассы популяции, а такого же размера мия – 8,8 % биомассы. Анализ динамики биомассы мидии длиной до 20 мм (кормовой для бентосоядных рыб) в период 1994 – 1999 гг. убедительно показывает, что в результате замора с августа 1994 г. к маю 1995 г. биомасса мидии этой размерной группы снизилась в 20 раз (с 188,89 до 9,27 г.м⁻² и в дальнейшем (к 1999 г.) была намного ниже показателей, отмечаемых до замора.

Поэтому несмотря на высокую среднюю биомассу бентоса (1083,5 г.м⁻²) в Одесском регионе в период 1994 – 1999 гг., биомасса его кормовой части (для рыб) составила всего 81,1 г.м⁻² (7,5 %). При этом на долю мидий длиной до 20 мм приходилось 43,9 г.м⁻², что составляет 54,1 % биомассы кормового бентоса. Анализ динамики количественных показателей макрозообентоса Одесского региона в период 1994 – 1999 гг. показывает уже сравнительно быстро, к августу 1995 – маю 1996 гг. средняя биомасса бентоса достигла дозаморного уровня. Несмотря на это, биомасса кормового бентоса стабильно оставалась таковой, ниже отмечаемой до замора (табл. 2). Как видно из данных табл. 2, наиболее весомую часть кормовой макрозообентос составлял в августе 1994 г. (24,7 %). В период 1994 – 1999 гг. запасы бентоса оценены в среднем в 650106 т, кормового – в 48636 т.

Нами сделана попытка оценить современные запасы общего и кормового макрозообентоса в некоторых лиманах северо-западного Причерноморья.

Необходимо подчеркнуть важную роль мейофауны как кормового объекта для личинок и молоди всех без исключения рыб донного и придонного комплексов, а также для многих представителей макробентоса [7, 19, 28, 43]. Именно видовой состав, численность, биомасса мейобентоса в нужное время года и в нужном месте водоема определяют дальнейшую участь каждого нового поколения рыб, в случае промысловых видов это особенно важно. Решающее значение мейобентос в рационе личинок и молоди придонных рыб продолжает играть на протяжении до двух лет.

Молодь рыб использует в пищу в большей или меньшей степени всех представителей мейобентоса, однако, к наиболее потребляемым можно отнести гарпактикоид. У рыб, обитающих в зарослевых сообществах, они могут составлять 90 % пищи и более, а у молоди губановых (Labridae) Harpacticoida составляют 95 % всех организмов, находящихся в кишечнике. Им отдают явное предпочтение годовики глазчатого губана, пищевой спектр которого весьма широк: в его пищевом комке обнаружено 12 растительных и 60 животных организмов [11]. При этом в мае гарпактикоиды составляли до 57 % пищи, в июне – 51 %. У двухгодовиков в летний период, по данным авторов, гарпактикоиды составляют 22 %, у трехгодовиков – 33 %. У особей носатого губана в возрасте 4 – 5 лет гарпактикоиды могут составлять от 12 % до 25 % общей численности организмов, у молоди морской собачки и султанки – 90 % [10]. В некоторых случаях количество рачков в желудках султанки составляла от 64 до 151 экз. [37] при максимуме – 250 экз. Гарпактикоиды занимают также значительное место в питании сеголетков луфаря – до 45 % [11].

Таблица 2. Динамика запасов общего и кормового (для рыб) макрозообентоса Одесского региона в период 1994 – 1999 гг.

Table 2. Dynamics of general and fodder stocks (for fishes) of macrozoobenthos of the Odessa region during 1994 – 1999

Дата съемки	Средняя биомасса, г.м ⁻²		Запасы, т	
	весь бентос	кормовой бентос	весь бентос	кормовой бентос
1994 г., май	1087,5	127,1	652500	76260
1994 г., август *	824,4	203,6	494640	122160
1995 г., май	572,7	29,4	343620	17640
1995 г., август	1001,0	39,4	600600	23640
1996 г., май	1504,1	34,5	902460	20700
1996 г., сентябрь	636,1	35,6	381660	21360
1997 г., сентябрь	1918,6	78,4	1151160	47040
1998 г., май	991,1	100,8	594660	60480
1998 г., август	1052,8	74,2	631680	44520
1999 г., сентябрь	1246,8	87,6	748080	52560
среднее	1083,5	81,1	650106	48636

* – замор

Мейобентос широко используется не только мальками и молодь рыб, но и многими донными беспозвоночными животными. По данным М. И. Киселевой [20, 21], в состав животной пищи актинии *Actinother clavata*, наряду с полихетами, входят клещи (*Halacarellus basteri*), остракоды, молодь митилид. Обитание организмов мейобентоса в верхнем (1 – 2 см) слое донных осадков делает их доступными для глотающих, собирающих и хищных форм макрозообентоса [3, 44]. Некоторые моллюски (*Retusa truncatella*, *Cylichnina robuglina*), относящиеся к плотоядным животным, отдают предпочтение фораминиферам с известковыми и кремниевыми раковинками.

Таким образом, у плотоядных представителей макрозообентоса организмы мейобентоса составляют существенную, а в некоторых случаях основную часть рациона. Наиболее широко используются в пищу гарпактикоиды, фораминиферы, мелкие полихеты. Нематоды – преобладающая по плотности поселений группа мейобентоса, по данным многих авторов, почти не входят в пищевой спектр плотоядных животных.

Мы сочли необходимым достаточно подробно осветить значение мейобентоса в питании личинок и молоди рыб, многие из которых являются промысловыми, так как от успешного прохождения ранних стадий онтогенеза этих представителей ихтиофауны во многом зависит формирование взрослого поголовья рыб. Кроме того, данному – очень важному – аспекту значения мейобентоса до настоящего времени практически не уделялось внимания. По крайней мере, для Черного моря нет ни одной работы по оценке кормовой базы донных личинок и молоди рыб по мейобентосным показателям.

Из выше сказанного следует, что один из важных показателей, который должен учитываться при мониторинговых наблюдениях – изменение видового разнообразия морских сообществ. Многолетние исследования показали, что при формировании обширных полей гипоксии в северо-западной части Черного моря, особенно в зоне влияния реки Дунай [6], резко сокращается таксономическое разнообразие мейобентоса. По данным авторов, в 1990 г. на большей части указанной акватории содержание кислорода в придонных слоях воды не превышало 2 мг.л⁻¹, а на многих участках были отмечены его нулевые значения. В этот период мейобентос СЗЧМ был очень беден в качественном отношении: зарегистрировано всего четыре группы (фораминиферы, нематоды, олигохеты и полихеты). Примером водоема, испытывающего мощный антропогенный пресс, может служить Сухой лиман. Большую часть года мейобентос лимана представлен двумя – тремя группами. При содержании растворенного в придонных слоях кислорода от 3,5 до 5 мг.л⁻¹ в мейобентосе, как правило, присутствуют представители пяти – семи групп. С увеличением показателей кислорода до 7 – 9 мг.л⁻¹ количественные показатели мейобентоса формируются, практически, за счет всех характерных для данного сообще-

ства групп. При ухудшении гидрохимического режима усиливается доминирование отдельных видов или групп мейобентоса.

Гарпактикоиды – важная составляющая биотической сферы, известной как мейобентос. Обычно они – второй по численности таксон многоклеточных в морских осадках; свободноживущие нематоды, как правило, – первые в общих количественных показателях. Сообщается, что гарпактикоиды составляют от 4 до 95 % от общего мейобентоса и 11 – 60 % от общего мейобентоса фитали. В растительных ареалах с низким содержанием ила или детрита гарпактикоиды обычно встречаются как доминирующий таксон мейобентоса.

Анализ распределения плотности гарпактикоид в различных макрозооценозах показал, что наибольшее количество гарпактикоид характерно для биоценоза *Cerastoderma glaucum* (табл. 3). Несмотря на то, что макрозообентические сообщества тоже связаны с гранулометрией грунтов, можно отметить более четкую зависимость показателей гарпактикоидных копепод от типов этих сообществ.

Таблица 3. Плотность поселений гарпактикоид (N) и их долевое участие в общей численности (N) и биомассе (B) мейобентоса в различных биоценозах Одесского региона

Table 3. Harpacticoida density (N) and its percentage in total number (N) and biomass (B) meiobenthos in different communities of the Odessa region

Биоценозы	N, экз.·м ⁻²	N, %	B, %
<i>Cerastoderma glaucum</i>	210943 ± 217283	35,9 ± 25,9	62,8 ± 35,2
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	22187 ± 18708	23,0 ± 9,7	48,8 ± 13,6
<i>Nereis succinea</i>	31187 ± 24065	8,2 ± 7,0	38,0 ± 21,1
<i>Mya arenaria</i>	17908 ± 25241	7,7 ± 11,7	30,7 ± 28,3
<i>Heteromastus filiformis</i>	17800 ± 15617	3,2 ± 3,1	28,8 ± 21,2

Калорийность и, в большинстве случаев, распространение на поверхности субстрата делает бентических копепод предпочитаемой добычей.

Важной особенностью северо-западной части Черного моря является ее сравнительная мелководность, изрезанность берегов, наличие многочисленных заливов и лиманов. Большую роль в экосистеме региона играют дельты Дуная, Днепра с Южным Бугом и Днестра. Высокая гетерогенность условий создает предпосылки для обитания и миграции в СЗЧМ рыб, имеющих различное происхождение. Часть их имеет промысловое значение. Можно констатировать, что за период с конца шестидесятых годов 20-го века и до настоящего времени в ихтиофауне региона происходили значительные перестройки. Все глубже в СЗЧМ стали проникать виды рыб, обнаруживаемые ранее главным образом у берегов Крыма и в районе м. Калиакра (*Godidae*, *Benniidae* и др.). Широко распространился здесь недавний вселенец пиленгас. Исторически именно с северо-западной частью Черного моря были связаны наибольшие запасы кормовых донных животных. Можно констатировать, что, несмотря на крупномасштабные заморы донной фауны и ихтиофауны, наблюдавшиеся в семидесятых годах 20 века, и существенное уменьшение запасов многих гидробионтов (устрица, мидия и др.), в северо-западной части не зафиксирован дефицит кормовых для рыб форм. Большое количество первичных продуцентов органического вещества создает предпосылки для массового развития зоопланктона и питания организмов макрозообентоса и мейобентоса, образования детрита.

Несмотря на изменяющиеся условия обитания гидробионтов в северо-западной части Черного моря за период с конца шестидесятых годов и до настоящего времени, появление в составе биоты новых форм и сокращение численности некогда доминирующих видов, кормовая база остается достаточно богатой. Сокращение запасов промысловых рыб, видимо, связано не только с изменениями в кормовой базе. Рассматривая тенденции в перестройке биоты региона, нет оснований прогнозировать дефицит кормовых для рыб ресурсов в ближайшее десятилетие.

1. 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.
2. Брайко В. Д., Горомосова С. А., Пицук Г. К., Федорина А. И. Динамика зоопланктона Черного моря по наблюдениям 1956 – 1958 гг. // Тр. Азово-Черномор. НИИ мор. рыб. хоз-ва и океанограф. – 1960. – Вып. 18. – С. 29 – 49.
3. Броцкая В. Н. Микробентос литорали Белого моря // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. – 1951. – 3. – С. 179 – 193.
4. Воробьева Л. В. Об изменении границ ареалов некоторых массовых форм зоопланктона Одесского залива под влиянием гидрологических факторов / Тез. докл. Четвертая межвуз. зоогеограф. конф. (26 – 30 сент., 1966 г.). – Одесса, 1966. – С. 43 – 45.
5. Гайл Г. И. Фитопланктон – пища иваси // Рыб. хоз-во Дальнего Востока. – 1934. – № 1. – С. 52 – 54.
6. Гаркавая Г. П., Богатова Ю. И., Буланная З. Т. Современные тенденции изменений гидрохимических условий северо-западной части Черного моря // Изменчивость экосистемы Черного моря. – М.: Наука, 1991. – С. 299 – 306.
7. Гордина А. Д. Значение зарослевых биоценозов в воспроизводстве запасов рыб Черного моря: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Севастополь, 1975. – 23 с.
8. Горомосова С. А. Динамика зоопланктона северо-западной части Черного моря и некоторые ее закономерности // Вопросы экологии. – М., 1962. – 5. – С. 40 – 45.
9. Грезе В. Н. Исследования зоопланктона Черного моря / Биологические исследования Черного моря и его промысловых ресурсов. – М.: Наука, 1968. – С. 47 – 52.
10. Дука Л. А. Трофические комплексы личинок и мальков рыб в прибрежной зарослевой зоне Черного моря // Вопр. ихтиологии. – 1978. – 18, № 1. – С. 43 – 53.
11. Дука Л. А., Гордина А. Д. Видовой состав и питание молоди рыб Черного моря в зарослях цистозир // Биология моря, Киев. – 1971. – Вып. 23. – С. 133 – 159.
12. Закутский В. П. Распределение и биомасса зообентоса северо-западной части Черного моря и питание некоторых бентосоядных рыб // Научн. конф., посвящ. 40-летию Новоросс. биол. станции: тез. докл. – Новороссийск, 1961. – С. 34 – 40.
13. Закутський В. П. Щільність та біомаса зообентосу в північно-західній частині Чорного моря та їх розміщення // Пр. Одеськ. держ. ун-ту. – 1962. – 152, вип. 8. – С. 89 – 92.
14. Закутский В. П. Запасы макрозообентоса в Черном море // Океанология. – 1963. – 3, № 3. – С. 504 – 506.
15. Закутский В. П. Зообентос северо-западной части Черного моря: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Одесса, 1963. – 16 с.
16. Закутский В. П., Виноградов К. А. Макрозообентос / Биология северо-западной части Черного моря. – Киев: Наук. думка, 1967. – С. 146 – 157.
17. Иванов А. И. Фитопланктон северо-западной части Черного моря // Биология северо-западной части Черного моря. – Киев: Наук. думка, 1967. – С. 59 – 75.
18. Игнатьев С. М., Зуев Г. В. Новый гребневик *Beroe ovata* в прибрежных экосистемах Черного моря (на примере Севастопольского региона) / Биологические основы устойчивого развития прибрежных морских экосистем: тез. докл. международ. конф. (Мурманск, 25 – 28 апр., 2001 г.) – Апатиты, 2001. – С. 96 – 97.
19. Киселева М. И. Качественный состав и количественное распределение мейобентоса у западного побережья Крыма // Бентос. – Киев: Наук. думка, 1965. – С. 48 – 61.
20. Киселева М. И. Пищевые спектры некоторых донных беспозвоночных Черного моря // Зоол. журн. – 1975. – 54, вып. 11. – С. 1595 – 1601.
21. Киселева М. И. Бентос рыхлых грунтов Черного моря. – Киев: Наук. думка, 1981. – 164 с.
22. Коваль Л. Г. Зоопланктон північно-західної частини Чорного моря // Наук. зап. Одес. біол. ст. – 1961. – Вип. 3. – С. 27 – 44.
23. Коваль Л. Г. Зоо- и некрозоопланктон Черного моря. – Киев: Наук. думка, 1984. – 128 с.
24. Кусморская А. П. О зоопланктоне Черного моря / Тр. Аз.-Чер. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. – 1950. – Вып. 14. – С. 177 – 214.
25. Кусморская А. П. Сезонные и годовые изменения зоопланктона Черного моря / Тр. Всесоюз. Гидробиол. о-ва. – 1955. – 6. – С. 158 – 192.
26. Кусморская А. П. Состояние кормовой базы черноморской хамсы и ее молоди 1953 – 1954 гг. / Аннот. к работам ВНИИ рыб. хоз-ва и океанографии. – М.: МРХ, 1957. – С. 12 – 15.
27. Майорова А. А. Колебания численности основных промысловых рыб Черного моря // Тр. Аз.-ЧерНИРО. – 1961. – Вып. 19. – С. 87 – 97.
28. Миронова Н. В. Веслоногие раки подотряда Naupacisoida как пища молоди тресковых рыб // Докл. АН СССР. Нов. сер. – 1951. – 79, № 5. – С. 110 – 115.

29. *Настенко Е. В., Белокаминский А. А.* Зоопланктон – интегральный показатель и биотест функционирования экосистемы северо-западной части Черного моря в условиях антропогенных стрессов / Биологические основы устойчивого развития прибрежных морских экосистем: тез. докл. международ. конф. (Мурманск, 25 – 28 апр., 2001 г.) – Апатиты, 2001. – С. 162 – 163.
30. *Настенко Е. В., Полищук Л. Н.* Современное состояние популяций ветвистоусых ракообразных Черного моря // Гидробиол. журн. – 1985. **21** № 5. – С. 3 – 10.
31. *Нестерова Д. А.* Итоги и перспективы исследования фитопланктона северо-западной части Черного моря // Экология моря. – 2003. – Вып. 63. – С. 53 – 59.
32. *Петина Т. С., Сажина Л. И., Делало Е. П.* Кормовая база тепловодных и холодноводных рыб в Черном море // Исследование планктона Черного и Азовского морей. – Киев: Наук. думка, 1965. – С. 69 – 84.
33. *Поликарпов И. Г.* Биологические сообщества / Природные условия взморья реки Дунай и о. Змеиный. Современное состояние экосистемы. – Севастополь, 1999. – С. 93 – 99.
34. *Полищук Л. Н., Настенко Е. В.* Некоторые особенности современного развития зоопланктона северо-западной части Черного моря и входящего в ее состав придунайского приустьевых района / Экосистема взморья украинской дельты Дуная. – Одесса: Астропринт, 1998. – С. 203 – 246.
35. *Сажина Л. И., Делало Е. П.* Распределение и количественное развитие зоопланктона в Черном море / Биологические исследования Черного моря и его промысловых ресурсов. – Наука, 1968. – С. 55 – 60.
36. *Синегуб И. А., Рыбалко А. А.* Состояние макрозообентоса Одесского региона Черного моря в период 1994-1999 гг. // Наук. зап. Тернопільського педуніверситету. – Серія: Біологія. Спеціальний випуск: Гідроекологія. – 2001. – № 3 (14). – С. 157 – 158.
37. *Трифонов Г. П.* Питание молоди некоторых видов рыб в прибрежной зоне Черного моря у Карадага // Тр. Карадаг. биол. станции. – 1960. – Вып. 16. – С. 43 – 69.
38. *Федорина А. И., Брайко В. Д.* О динамике зоопланктона восточной части Черного моря / Биологические исследования Черного моря и его промысловых ресурсов. – М.: Наука, 1968. – С. 52 – 53.
39. *Цихон-Луканина Е. А., Резниченко О. Г., Лукашова Т. А.* Количественные закономерности питания черноморского гребневика *Mnemiopsis leidyi* // Океанология. – 1991. – **31**, вып. 2. – С. 272 – 276.
40. *Шмелева А. А.* Кормовая база планктоноядных рыб северо-западной части Черного моря летом 1955 г. // Аннотация к работам, выполненным ВНИРО в 1955 г. – М., 1956. – Сб. 1. – С. 65 – 68.
41. *Шмелева А. А.* Состояние кормовой базы планктоноядных рыб в промысловый сезон 1956 г. в северо-западной части Черного моря и в восточных водах Крыма // Аннотация к работам, выполненным ВНИРО в 1956 г. – М., 1958. – Сб. 1. – С. 70 – 75.
42. *Шмелева А. А.* Состояние зоопланктона северо-западной части Черного моря в летний период 1956 г. // Тр. АзЧерНИРО. – 1958. – **17** – С. 115 – 117.
43. *Peres J.M.* Océanographie biologique et biologie marine // T. J. La vie benthique. Paris. – 1961. – **9**, № 3. – P. 33 – 38.
44. *Moore H. B.* The muds of the Clyde Sea area. III. Chemical and physical conditions; rate and nature of sedimentation and fauna // Mar. Biol. Ass. U.K. – 1931. – **17**. – P. 325 – 358.

ОФ Института биологии южных морей НАН Украины,
г. Одесса

Поступила 20.06.2004

L. V. VOROBYOVA, A. K. VYNOGRADOV, D. A. NESTEROVA,
I. O. SYNYOGUB, E. V. NASTENKO, L. A. GARLITSKAYA

CONDITIONS OF FORMATION ON THE FORAGE RESERVE FOR FISHES IN THE NORTHWESTERN PART OF THE BLACK SEA IN 1980 – 2000

Summary

Combination of various environmental factors determined the big biological diversity of inhabitants in the northwestern Black Sea due to presence the sea, brackish-water and fresh-water elements of fauna and flora in the ichthyofauna structure and its forage, as well as the high biological efficiency. Phytoplankton, zooplankton, macrozoobenthos, and meiobenthos take part in formation of forage reserve for fishes directly or indirectly. The stocks of fishes, and their forage reserve in the northwestern part of the Black Sea undergo the various changes due to natural processes, and anthropogenous activity in time.