

УДК 574.52

ВОЗМОЖНОЕ ВЛИЯНИЕ ДЕОКСИГЕНАЦИИ НА СТРУКТУРУ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ И ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ХОЛОДНОВОДНЫХ ВИДОВ ЗООПЛАНКТОНА И РЫБ ЧЕРНОГО МОРЯ

© 2024 В.В. Мельников¹, В.Н. Белокопытов², А.В. Масевич²

¹ ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН», г. Севастополь, Россия

² Морской гидрофизический институт РАН, г. Севастополь, Россия

Статья поступила в редакцию 17.09.2024

В статье приводится авторский анализ вопроса о возможном влиянии деоксигенации на структуру распределения и трофические связи холодноводных видов зоопланктона и рыб Черного моря. Системное обобщение опубликованных данных, показало, что за последние 60 лет интенсивная деоксигенация глубин подняла нижнюю границу обитания холодноводных видов почти на 50 м вверх. Это граница между кислородными и бескислородными водами, соответствующая верхней границе субкислородного слоя (O_2 10 μ M, $\sigma_t = 15,8$), к которой ежедневно днем опускаются холодноводные виды зоопланктона, снижая энергетические затраты, скрываясь от рыб, и где часть из них находится в теплое время года в диапаузе. В преэвтрофикационный период (в 1960-1980 гг., когда была хорошая аэрация водной толщи) эти организмы ежедневно опускались до глубины 120-130 м и черноморский шпрот (обитающий до 100 м) мог питаться ими лишь во время их суточных вертикальных миграций: пищи было много, а шпрота мало. В период эвтрофикации (1980-1990) когда деоксигенация подняла нижнюю границу скоплений зоопланктона по всей глубоководной зоне выше 100 м, рыбы получили неограниченный доступ к глубинным скоплениям кормового зоопланктона. Хищники и жертвы оказались в одном и том же слое воды и состав пищи шпрота стал на 100 % состоять из крупных холодноводных копепод *Calanus euxinus* Hulsemann, 1991. Обилие корма привело к тому, что численность шпрота в 1980-1990 возросла почти на порядок, а его жирность стала максимальной. Выедание копепод привело к тому, что несмотря на обилие фитопланктона в период эвтрофикации, численность кормового зоопланктона стала стремительно сокращаться. В постэвтрофикационный период, в условиях уменьшения количества кислорода в глубинах моря, тенденция к сокращению запасов кормового планктона продолжилась вплоть до появления хищного гребневика-вселенца мнемносписа, который в период с 1988 г. по 1992 г. уничтожил почти все живое в толще воды, включая зоопланктон, икру и личинок рыб. Таким образом, авторы настоящего исследования впервые выдвигают гипотезу о том, что наряду с уже описанными закономерностями многолетних изменений экосистемы Черного моря под влиянием загрязнения, изменений климата, появления вселенцев и перелова рыбы, существует еще один ранее не описанный фактор: хроническое изменение биологической структуры водных масс из-за подъема бескислородных вод, вытесняющих холодноводные виды к поверхности. Это не только влияет на их распределение и трофические связи, но и создает предпосылки к их скорому исчезновению в случае дальнейшего сокращения поступления кислорода в глубины моря.

Ключевые слова: деоксигенация; экосистема; гидрохимия; изменения климата; глобальное потепление; зоопланктон; рыбы.

DOI: 10.37313/1990-5378-2024-26-5-94-108

EDN: WRBERL

Работа выполнена по теме Государственного задания 124030100137-6

«Функциональные, метаболические и молекулярно-генетические механизмы адаптации морских организмов к условиям экстремальных экотопов Черного и Азовского морей и других акваторий Мирового океана»;

FNNN-2022-0002 «Мониторинг карбонатной системы, содержания и потоков CO_2 в морской среде Черного и Азовского морей»;

FNNN-2024-0014 «Фундаментальные исследования процессов взаимодействия в системе океан-атмосфера, формирующих изменчивость физического состояния морской среды на различных пространственно-временных масштабах»

1. ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время в пелагиали Черного моря происходят стремительные ухудшения экологических условий для обитателей его глубин. Эти изменения обычно связывают с антропогенным загрязнением, эвтрофикацией,

интенсивным рыболовством, вселением новых видов-вселенцев и изменениями климата [1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28 и др.). Очевидно, что все эти факторы действуют взаимосвязано и достаточно сложно определить, то, что является триггером тех или иных изменений [8, 9, 10,

Мельников Виктор Владимирович, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник отдела Функционирования морских экосистем ФИЦ ИнБЮМ РАН. E-mail: sevlin@rambler.ru

Белокопытов Владимир Николаевич, доктор географических наук, заведующий отделом океанографии в

ФГБУН ФИЦ Морской гидрофизический институт РАН, E-mail: v.belokopytov@gmail.com

Масевич Анна Владимировна, кандидат географических наук младший научный сотрудник отдела биогеохимии моря ФГБУН ФИЦ Морской гидрофизический институт РАН. E-mail: secretamente@mail.ru

15, 16 и др.]. На базе этих представлений были построены сложные многофакторные математические модели, объясняющие как изменение экологических условий и перелов рыбы, вызвали каскадную трансформацию экосистемы ЧМ [19, 27].

Не подвергая сомнению достоверность этих исследований, в данной статье мы впервые представляем авторский анализ вопроса о возможном влиянии деоксигенации глубин моря Черного моря на структуру распределения и трофические связи холодноводных видов зоопланктона и рыб.

2. ГИДРОЛОГИЯ И ГИДРОХИМИЯ

Черное море - один из наиболее изученных морских водоемов, в котором проведены сотни экспедиций, опубликованы десятки монографий и множество научных статей о функционировании его экосистемы. В конце позапрошлого века Н.И. Андрусов [29], впервые показал, что кислородный слой в этом море существует только в поверхностных водах глубиной 80-200 м, а ниже находится зона сероводорода, в которой нет высших форм жизни. Это открытие создало научную парадигму о двухслойном море, которая просуществовала в гидрологии и гидрохимии до конца прошлого века.

Общие черты гидрологии Черного моря были описаны в первой половине XX века в работах Шпиндлера, Врангеля [30] и в исследовании Книповича [31], которые позже были обобщены и уточнены в обобщающих работах Филиппова [32] и Леонова [33]. Вопросы термохалинной структуры Черного моря и ее изменчивости в различных временных масштабах обсуждались в работах Блатова и др. [34], Овчинникова и Попова [35], Гертмана [36], Мюррея и др. [37], Озоя и Унлуаты [12], Огуза и др. [38], Белокопытова [39], Полонского и др., [40] и пр.

Знания о гидрохимии Черного моря до середины 20-го века были обобщены в книге Б.А. Скопинцева [41] «Эволюция химической структуры Черного моря». В этой работе пространственная и временная изменчивость вертикальной гидрохимической структуры была описана как совокупный результат взаимодействия поверхностного кислородного слоя воды с глубинными сероводородными водами в результате вертикального водообмена с участием органического вещества: считалось, что между кислородной и сероводородной зонами моря существует обширный слой сосуществования O_2 и H_2S (Рис. 1, С-слой). Эта точка зрения была доминирующей вплоть до конца двадцатого века. Поэтому, когда в 90-х годах прошлого века начала появляться информация об отсутствии С-слоя и открытии новой промежуточной водной массы [37], эти данные были отвергнуты

как несоответствующие основной гипотезе о С-слое. В то время считалось, что окисление сероводорода возможно только за счет кислорода [42]. Это было доказано как способностью к бактериальному окислению, так и измерениями общей скорости окисления сероводорода (химического и бактериального). Все это было близко к теоретически рассчитанной скорости окисления и образованию сероводорода. Поэтому выводы об отсутствии смешанного слоя были приняты очень осторожно. Однако дальнейшие исследования показали, что все предыдущие исследования, предполагающие наличие С-слоя, были ошибочными [37, 43, 44, 45, 46, 47]. Оказалось, что при использовании стандартного метода Винклера для измерения концентрации растворенного кислорода не учитывалось присутствие бактерий, которые выделяли соединения марганца в редокс зоне, что завышало результат и приводило к обнаружению кислорода даже в слое сероводорода [48].

Мировому научному сообществу потребовалось 15 лет, чтобы согласиться с тем, что С-слоя не существует и что на самом деле над ним находится отдельная водная масса без кислорода и сероводорода, которая была названа «Субкислородным слоем» (Рис. 1). Это открытие радикально изменило представление о структуре вод Черного моря, существовавшее более ста лет: старая парадигма двухслойного моря была заменена идеей трехслойного моря [48].

На рисунке 1, опубликованном в работе В.Н. Еремеева и С.К. Коновалова [49], показаны профили распределения кислорода в Черном море, основанные на результатах старых экспедиционных измерений вплоть до конца 1980-х годов (пунктирная линия) и современных данных (сплошная линия). Слой 0-h1 – это поверхностный слой с максимальным насыщением кислородом (90-110%).

Горизонт h1 соответствует минимальной температуре холодного промежуточного слоя (ХПС) и плотности воды $\sigma_t = 14,4-14,6$. Слой h1 – h2 – это слой оксиклина, где концентрация кислорода снижается до 20-10 μM . Слой h2-h3 является «Субкислородным слоем», верхняя граница которого соответствует концентрации кислорода 10 μM и плотности $\sigma_t = 15,8$, а нижняя соответствует исчезновению кислорода и аналитически значимому появлению сероводорода (3 μM) и плотности $\sigma_t = 16,2$ [46, 49]. Слой h3-h4 соответствует положению несуществующего С-слоя, толщина которого, согласно предыдущим измерениям, могла достигать 150 м [48].

3. ГИДРОБИОЛОГИЯ

Переход от концепции слоя «Сосуществования» к «Субкислородному» слою потребовал изменения фундаментальных представлений

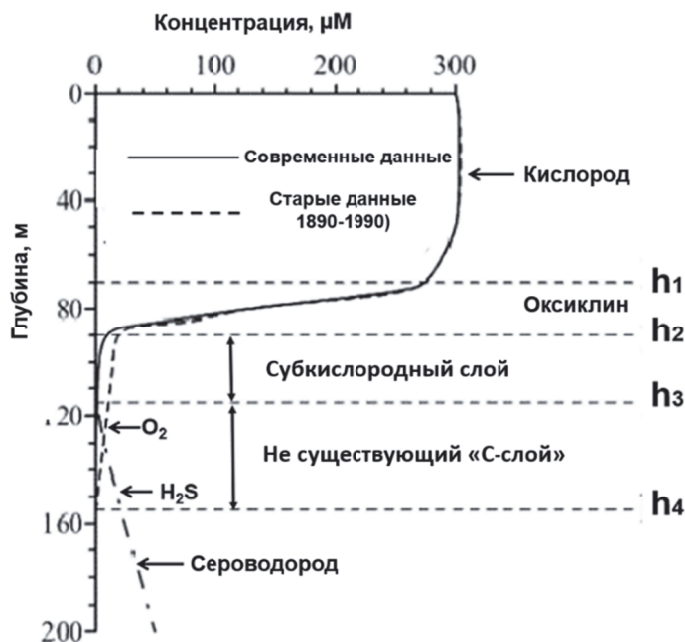


Рис. 1. Схема расположения субкислородного слоя и несуществующего С-слоя (совместного присутствия O₂ и H₂S в водах Черного моря [49])

о структуре и функционировании экосистемы Черного моря, поскольку водные массы характеризуются не только своим происхождением, местоположением или определенными гидрологическими и гидрохимическими показателями, но и определенным составом его обитателей [50]. Субкислородный слой (СС), представляет собой отделенную водную массу с устойчивыми характеристиками среды [46], которая является биотопом для населяющих его организмов. Для обозначения этого биотопа авторы использовали термин «анаэроконтур» [51] т.е. биотоп, контактирующий как с аэробной, так и с анаэробной зонами (Рис. 2).

Этот биотоп имеет две контактные зоны, которые «притягивают» скопления организмов

из разных сред обитания. Эти «пленки жизни», согласно Вернадскому [52], играют ключевую роль в функционировании водных экосистем, размножении и миграции водных организмов и очень чувствительны к внешним факторам. Верхняя граница СС находится в середине основного пикноклина, нижняя граница соответствует середине хемоклина. Основное население анаэроконтура составляют бактерии, однако у его верхней границы наблюдаются также плотные скопления холодноводного зоопланктона, который концентрируется здесь в дневные часы и в период диапаузы при концентрации кислорода около 10 μM [3, 53]. В данной работе мы сфокусируем свое внимание именно на этой группе организмов, как наиболее уязвимой в условиях

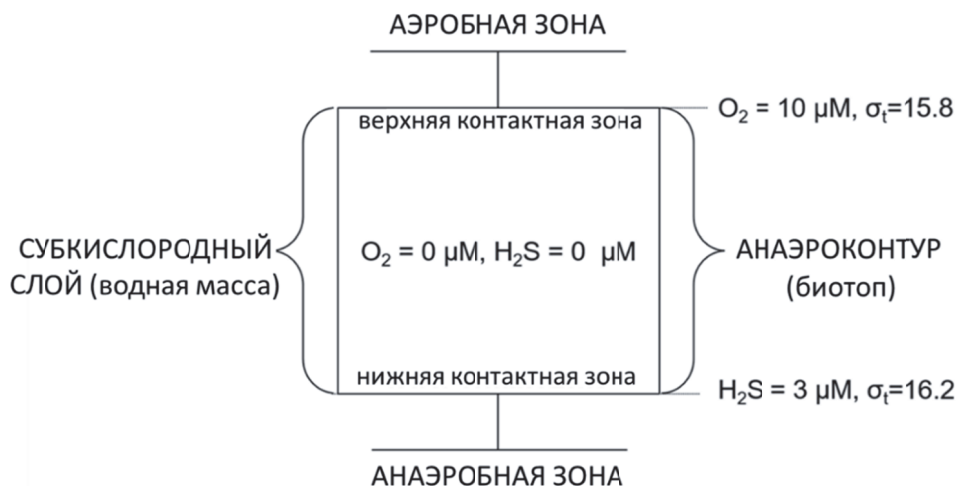


Рис. 2 Схема, объясняющая гидробиологическое определение термина «Анаэроконтур» как биотопа, населенного специфическими организмами в субкислородной водной массе [51]

стремительной деоксигенации поверхностных вод Черного моря [54, 55, 56].

4. ДЕОКСИГЕНАЦИЯ

Согласно С.К. Коновалову [46], резкие изменения концентрации кислорода в глубинах Черного моря начались в середине 1980-х годов из-за начавшейся антропогенной эвтрофикации [45, 46, 47, 57, 58]. В период с 1960-х по 1990-е годы поступление питательных веществ в реки Дунай, Днепр и Дон увеличилось примерно в 10 раз. Переизбыток питательных веществ, поступающих в основном из сельского хозяйства и городских сточных вод (примерно 80% из сельского хозяйства, 15% из городской воды и 5% из других источников, [59] привел к тому, что в середине 1980-х началась гиперэвтрофикация [18, 60]. В эти годы количество выпадающего органического вещества почти удвоилось по сравнению с предыдущими десятилетиями [45, 46]. Это органическое вещество опускалось и концентрировалось у верхней границы СС. Вертикальный водообмен не обеспечивал достаточного количества кислорода, чтобы компенсировать растущее потребление кислорода для окисления этой массы органики [45, 46, 54]. В результате этого за последние 60 лет глубина проникновения кислорода уменьшилась (Рис. 3). со 140 м в 1955 году до 90 м в 2013 году [55, 56], что привело к уменьшению количества кислорода в глубинах Черного моря почти на 44% [55].

После окончания периода интенсивной эвтрофикации в 1995 году [60] количество выпадающей органики существенно уменьшилось и это должно было привести к большей аэрации глубин моря, но вместо этого продолжилось стремительное уменьшение растворенного кислорода в поверхностных слоях моря [58]. Это произошло в результате изменения климата: процесс деоксигенации глубин моря вступил в новую фазу, когда не биогеохимические, а изменения гидрологических процессов стали определять дефицит кислорода в морских глубинах [61].

Смена фаз гидрологических процессов в Черном море происходит регулярно, когда периоды потепления/похолодания и осолонения/распреснения воды сменяют друг друга [39]. Изменения этих фаз в Черном море, имеющем ограниченный водообмен с Мировым океаном, в значительной степени обусловлены изменением преобладающего режима атмосферной циркуляции: зонального или меридионального. При преобладании меридиональной циркуляции наблюдается рост числа атмосферных циклонов и увеличение баланса пресных вод за счет увеличения речного стока, осадков и уменьшения испарения. При зональной циркуляции наблюдаются обратные тенденции. С 1960 по 1980 год в Черном море преобладал теплый и соленый период, затем последовал холодный и пресноводный период (1980-1996), а после этого наступил теплый и пресноводный период (1996-2010) [39]. Начиная с 2010-2012 годов, наряду с продолжающимся потеплением, соленость начала расти. Переход к каждой из этих фаз приводит к значительным изменениям в гидрологической структуре вод и плотностной стратификации, которая ослабевает в периоды осолонения или похолодания и становится более интенсивной в периоды распреснения или потепления [39]. Максимальное увеличение стратификации происходит при сочетании потепления и опреснения, когда эти процессы достигают верхней части главного пикноклина [39, 40]. Именно это происходило до настоящего времени: максимальная стратификация поверхностных вод, привела к дальнейшему ослаблению аэрации морских глубин [58, 61].

5. ХОЛОДНОВОДНЫЙ ЗООПЛАНКТОН

Катастрофическое уменьшение количества растворенного кислорода в глубинах Черного моря [54, 55, 56] привело к тому, что за последние 60 лет в глубоководных районах верхняя граница анаэроконтура поднялась на 50 м к поверхности. В результате этого слой жизни зоопланкто-

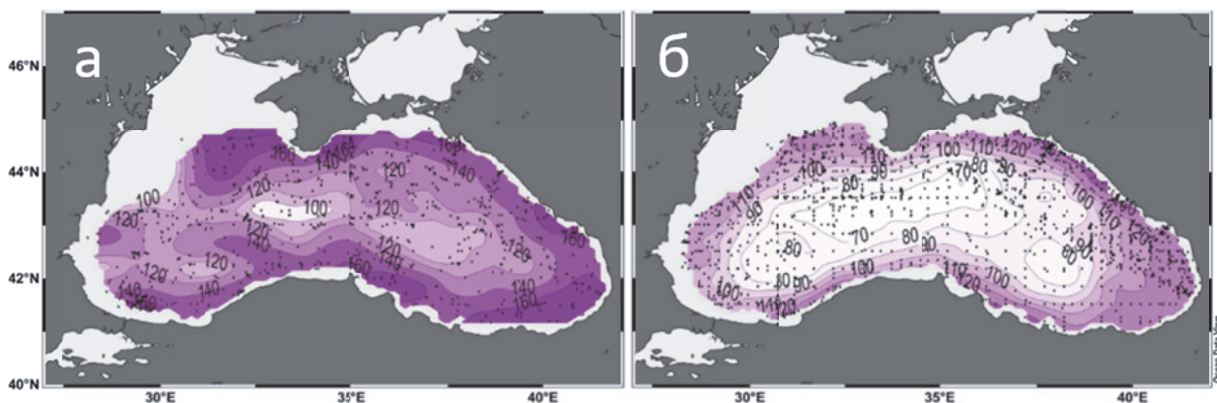


Рис. 3. Средняя глубина верхней границы СС в Черном море за периоды 1955-1976 (а) и 1987-2011 (б) [54]

на и рыб в центральных районах моря сжался со 130 м в 1957 г. до 80 м в последние годы. Подобные изменения вертикальной стратификации вод с точки зрения гидробиологии можно отнести к нарушениям стратификации «хорического типа» (от греч. *χώρα* — место, область, земля), которые наблюдаются в тех случаях, когда водная масса постепенно меняет свое пространственное положение и под воздействием другого сочетания внешних факторов приобретает новые экологические свойства [62]. Например, когда слой обитания глубинных видов перемещается к поверхности и начинает нагреваться.

Именно это происходит в настоящее время с биотопом холодноводных видов зоопланктона Черного моря. Подъем к поверхности слоя их обитания привел к тому, что, начиная с 1990 г. он начал стремительно нагреваться и в последние годы температура ядра ХПС уже превысила 8 °C [39]. Из этого, можно сделать вывод, что под влиянием деоксигенации в пелагиали глубоководных районов моря произошли «хорические» изменения экологической структуры вод (или ухудшение условий существования), что в перспективе может привести сокращению численности кормового зоопланктона и, соответственно, к уменьшению обилия мелких рыб планктонофагов.

С другой стороны, сокращение толщины слоя обитания зоопланктона и рыб в Черном море, может повлиять и на трофические связи в экосистеме. Это связано с тем, что разные пелагические виды имеют разные физиологиче-

ские границы, определяющие их положение в толще воды. Так, в частности, нижней границей распределения зоопланктона является верхняя граница анаэроконтур, где при концентрации кислорода ~10 μM регистрируются сверхплотные скопления холодноводных копепод [3, 53]. В Средиземном и северных морях эти или близкие к ним виды ежедневно мигрируют на сотни метров вглубь и поэтому в Черном море нижняя граница их обитания определяется только предельным уровнем кислорода (~10 μM), при котором они могут существовать. Однако, для черноморского шпрота *Sprattus sprattus* (Linnaeus, 1758) нижняя граница распределения определяется двумя факторами: концентрацией кислорода и предельной глубиной погружения, которая для этого вида, имеющего плавательный пузырь, составляет всего 80 – 100 м [63, 64].

6. ХОЛОДНОВОДНЫЕ РЫБЫ-ПЛАНКТОНОФАГИ

Основным потребителем холодноводного зоопланктона является черноморский шпрот, который питается преимущественно в светлое время суток с 12 до 16 часов [65, 66]. Его нагул происходит в весенне-летнее время у берегов, а нерест происходит по всей акватории моря в холодное время года. В нерестовый период шпрот не прекращает и не снижает интенсивности питания [66].

В доэвтрофикационный период (1957-1985, Рис. 3, 4) в глубоководных районах моря холод-

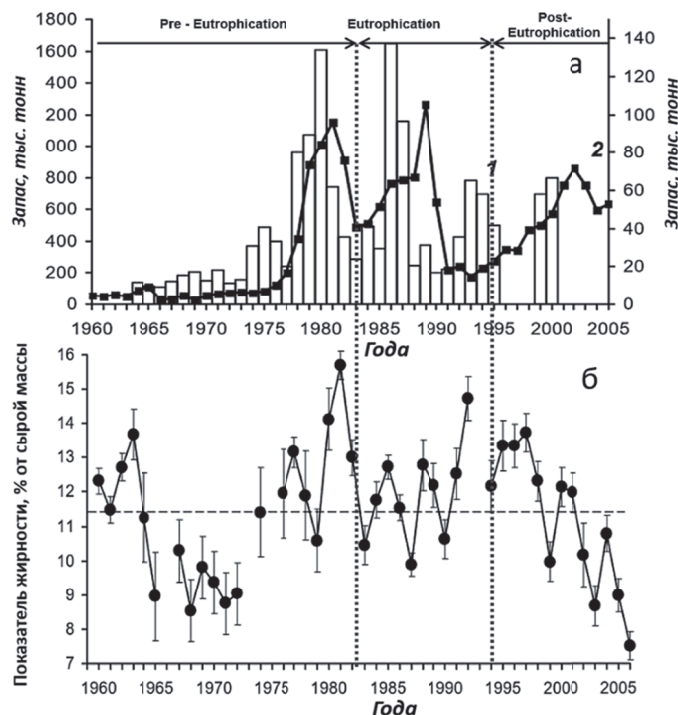


Рис. 4. Долгопериодная изменчивость обилия черноморского шпрота и его жирности в период с 1960 по 2005 гг.:

- (а) - динамика запасов (1) и вылова (2) [по 68]; (б) - динамика показателя индекса жирности шпрота с 1960-2005 гг. (длинный пунктир – среднее многолетнее значение жирности, вертикальные отрезки – величины стандартных ошибок)

новодные копеподы днем опускались на глубину 120-140 м, что значительно глубже предельной глубины погружения шпрота (80-100 м) [63, 64]. Поэтому, питающийся днем шпрот, мог лишь «перехватывать» планктонных мигрантов в сумерках, во время их суточных вертикальных миграций [67]. В это время резервный фонд популяций холодноводных копепод (представленный особями в диапаузе) был полностью недоступен для рыб: т.к. скопления копеподитов на стадии CV в диапаузе могли месяцами находиться у верхней границы анаэроконтур без взаимодействия с рыбами.

В период эвтрофикации, в середине 1980-х, произошел подъем анаэроконтур в поверхностные слои в глубоководных районах моря и нижняя зона концентрации холодноводных копепод оказалась в пределах слоя обитания черноморского шпрота: хищники и их жертвы оказались в одном и том же объеме воды до глубины 80-100 м. При этом как мигрирующие, так и не мигрирующие особи в диапаузе стали доступны для рыб-планктонофагов в любое время суток и любой сезон года. Резкое увеличение жирности шпрота в 1980-1982 г., сочетавшееся с максимальным ростом его жирности, свидетельствует о появлении большого количества доступной пищи. Дальнейшее уменьшение численности и жирности шпрота в 1983 г. связывают с начавшимся пиком развития медуз *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758), которые резко уменьшили численность кормового зоопланктона [69], выступив в роли пищевого конкурента для рыб. Однако на следующий год шпрот вновь дал существенное увеличение запасов при высокой жирности. Наиболее точная информация, подтверждающая, что в период с 1980 по 1990 год черноморские шпрот получил доступ к запасам холодноводного зоопланктона была получена из содержимого желудков этих рыб. Так, в северо-западной части моря в 1956-1958 годах пищевой спектр черноморского шпрота состоял из 15 таксономических групп (Рис. 5): *Cosinodiscus* sp. 0,3%, личинки *Polychaeta* 1,6%, *Podon* sp. 6%,

Evadne sp. - 0,8%, *Calanus euxinus* Hulsemann, 1991 - 0,2%, *Paracalanus parvus* (Claus, 1863) - 0,4%, *Pseudocalanus elongatus* (Brady, 1865) - 2,7%, *Acartia clausi* Giesbrecht, 1889 - 53,3%, *Oithona nana* Giesbrecht, 1893 - 0,3%, Harpacticoida - 3,4%, Cirripedia n. - 8,4%, Cirripedia cipris - 0,2%, личинки Decapoda - 0,3% и Lamellibranchiata - 22,1%. Как видно из этого списка пищевых объектов на тот момент, он состоял почти на 75% из тепловодных организмов поверхностных слоев. Холодноводные копеподы *C. euxinus* почти отсутствовали в пище. Однако 30 лет спустя в том же районе (1987-1989) рацион черноморского шпрота полностью изменился: теперь он представлен копеподами: *C. euxinus* - 76,5%, *P. elongatus* - 0,6%, *A. clausi* - 22,8%, *O. nana* - 0,1%: т.е. основу его рациона стали составлять холодноводные животные, среди которых доминировали веслоногие рачки, связанные с анаэроконтуром в течение своего жизненного цикла.

Аналогичные изменения произошли и в глубоководных районах моря у берегов Крыма. С 1956 по 1958 год черноморский шпрот имел широкий пищевой спектр: *Coscinodiscus* sp. - 0,3%, *Copepoda ova* - 0,3%, *Copepoda* sp.sp.- 0,8%, *C. euxinus* - 30,6%, *P. parvus* - 11,8%, *P. elongatus* - 21,3%, *A. clausi* - 1,7%, *O. nana* - 0,5%, Lamellibranchiata - 0,4% и *Oicopleura dioica* Fol, 1872 - 32,3 %. Однако в том же месте 30 лет спустя состав корма этих рыб на 96% состоял из холодноводной копеподы *C. euxinus* (Рис. 6).

Таким образом, в период 1980-1990 гг. черноморский шпрот перешел на питание калянусом, что привело к значительному снижению биомассы кормового зоопланктона¹. Об этом свидетельствуют данные, полученные у берегов Болгарии и в районе северо-западного шельфа Черного моря (Рис. 7 а): запасы кормового зоопланктона начали стремительно уменьшаться с 1980 вплоть до 1988 г., т.е. до массового развития ктенофор вселенцев *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865. Не-

¹ Биомасса кормового зоопланктона в Черном море почти на 60-80 % формируется за счет холодноводного вида копепод *C. euxinus* [70]

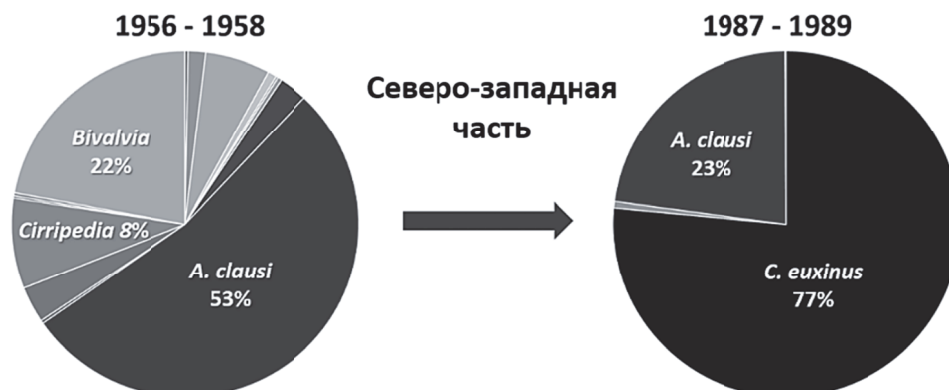


Рис. 5. Содержимое желудков черноморского шпрота в северо-западной части моря в 1956-1958 годах и в период с 1987 по 1989 год (расчет по данным 66)

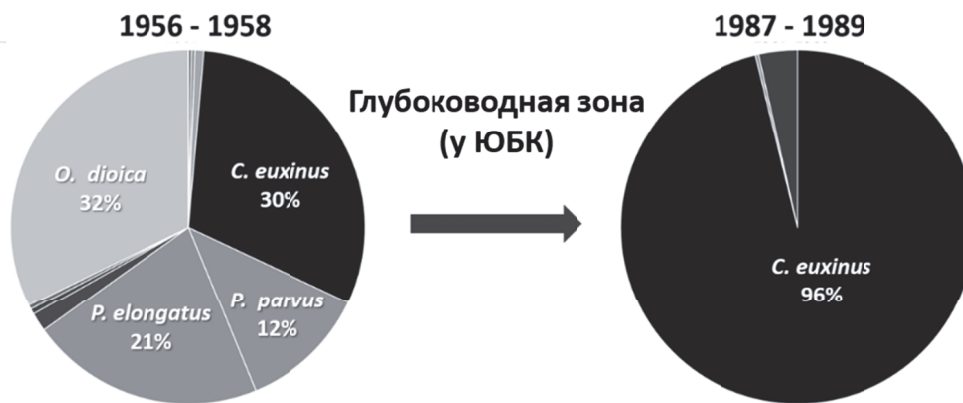


Рис. 6. Содержимое желудков черноморского шпрота в глубоководной части Чёрного моря вблизи южного побережья Крыма в период с 1956 по 1958 год и с 1987 по 1989 год [расчет по данным 66]

которые исследователи связывают это пиками развития медуз *A. aurita* [69]. Однако вспышка развития этих медуз, наблюдаемая на шельфе северо-западной части Черного моря, длилась всего два года (1980-1981 г.), а процесс сокращения биомассы кормового зоопланктона продолжался непрерывно вплоть до 1988 г (момента массового развития ктенофоры вселенца *M. leidy*).

Основываясь на этом, мы впервые выдвигаем гипотезу, предполагающую, что быстрое уменьшение биомассы кормового зоопланктона в Черном море в период 1980-1990 годов может быть также связано с подъемом анаэроконтура на 50 м к поверхности, что привело к хорическому изменению биологической структуры водных масс, изменениям в трофических взаимодействиях мелких планктоноядных рыб и скоплениям глубоководного зоопланктона, который стал более доступным во всей глубоководной части моря.

7. ЖЕЛЕТЕЛЫЕ

Период процветания мелких пелагических планктоноядных рыб закончился в 1988 году (рис. 7 б), когда массовое развитие гребневика вселенца *M. leidy* привело к катастрофическим изменениям в экосистеме Черного моря. Это желеобразное животное, не имевшее естественных врагов в этом регионе, начало уничтожать почти все живое в пелагиали: зоопланктон, икру и личинок рыб [3, 20, 69]. В результате в начале 1990-х годов биомасса рачков *C. euxinus*, составляющего основу кормового зоопланктона, снизилась до 0,5-1,1 г/м² [71], уловы таких массовых планктоноядных рыб, как черноморский шпрот и анчоус, сократились более чем на порядок [72, 73].

8. ПЕРЕЛОВ РЫБЫ

После 1995 г. начался современный период существования экосистемы ЧМ, что связано с

вселением и массовым развитием нового инвазивного вида гребневиков *Beroe ovata* Bruguière, 1789, который резко сократил численность ктенофоры *M. leidy* [4]. В результате этого началось постепенное увеличение биомассы кормового зоопланктона и численности рыб планктонофагов (Рис. 7 б). Но, существенное отличие этого периода от такового в 1980-1990 гг., когда подъем анаэроконтура вызвал всплеск роста численности и жирности черноморского шпрота, заключается в интенсивном перелове планктоноядных рыб.

Чрезмерный вылов является одной из основных причин снижения численности черноморского шпрота [24, 74]. Если регулярно и непрерывно вылавливается более 50% объема нерестовых запасов промысловых популяций пелагических рыб, то, в конце концов, они уменьшаются в размерах и теряют способность к восстановлению [24]. Последствия чрезмерного вылова черноморского шпрота в последние годы привели к снижению его абсолютной индивидуальной плодовитости в 2,39 раза, сокращению средней длины тела, сокращению средней нерестовой популяции в 1,23 раза и общему сокращению биомассы запасов этой рыбы более чем в 2,5 раза. В результате общий репродуктивный потенциал черноморского шпрота снизился более чем в семь раз [74]. Возможно именно это обстоятельство снизило влияние черноморского шпрота на обилие копепод *C. euxinus*, которое почти достигла уровня, наблюдавшегося до экспансии инвазивного гребневика *M. leidy* [70].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Экологическое значение деоксигенации глубин ЧМ заключается в «хорическом»² изменении экологической структуры вертикального распределения гидробионтов в глубоководных районах. Результаты этого исследования по-² [62]

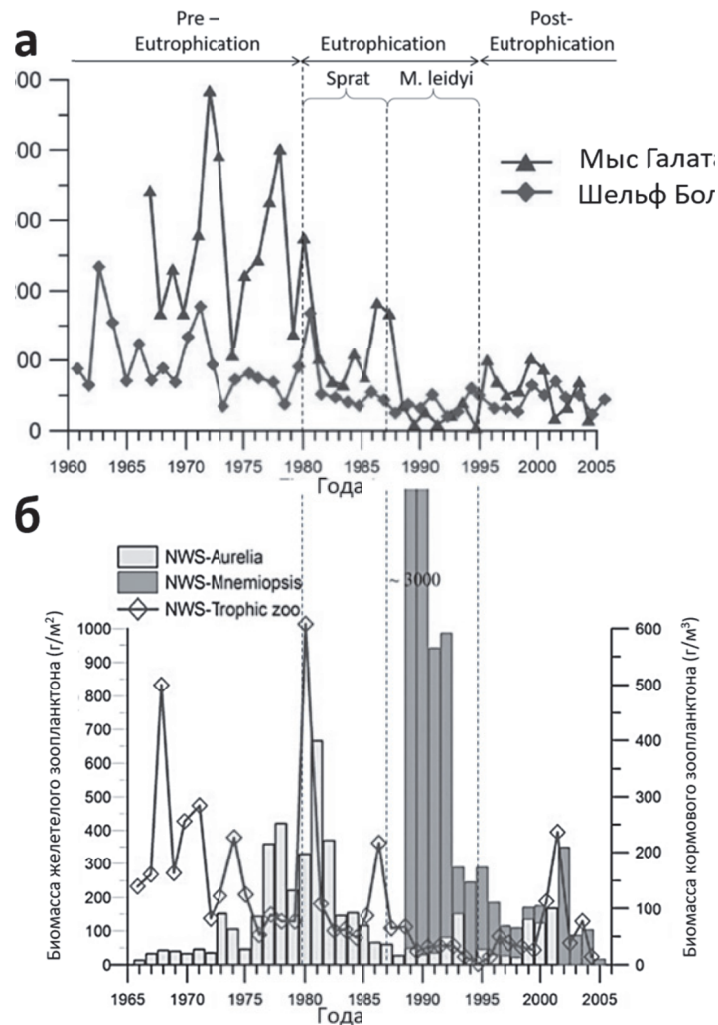


Рис. 7. Долгопериодные изменения биомассы кормового зоопланктона у болгарского побережья (а) и в районе северо-западной части (б) [по 69].

казали, что за последние 60 лет наблюдается устойчивая тенденция подъема анаэроконтура в глубоководных районах моря. Это означает, что в ближайшие десятилетия биотоп холодноводного зоопланктона может достигнуть критического объема в стратификации, когда обитающие в нем организмы будут лишены возможности совершать ежесуточные вертикальные миграции. Поскольку эти организмы осуществляют перенос вещества и энергии от зоны фотосинтеза к зоне хемосинтеза и обратно, поэтому остановка этого биологического «насоса» может повлиять на ход всех экосистемных процессов в Черном море.

Кроме того, хорические изменения экологической структуры вертикального распределения гидробионтов затрагивают и взаимоотношения в системе хищник/жертва, поскольку изменения стратификации организмов связаны с их видоспецифическими физиологическими ограничениями. Из-за этих различий в физиологии черноморский шпрот в доэвтрофикационный период (1957-1980) не мог потреблять глубинные скопления копепод на

границе кислородной зоны (он мог питаться только мигрирующими особями, поднимающимися из недоступных для него глубин). В период интенсивной эвтрофикации (1980-1995), когда верхняя граница анаэроконтура поднялась выше глубины 100 м, глубинные слои холодноводного зоопланктона оказались в слое обитания черноморского шпрота (рачки уже не могли погружаться в более глубокие слои из-за деоксигенации). Поэтому рацион шпрота в эти годы стал на 100% состоять из холодноводных видов копепод, составляющих основу биомассы кормового зоопланктона. Обилие корма привело к тому, что черноморский шпрот в период 1980-1988 г. стал максимально жирным и увеличил численность почти на порядок. Обратной стороной этого процесса стало то, что в те годы по всей глубоководной зоне моря началось стремительное сокращение запасов кормового зоопланктона.

Таким образом, очевидно, что наряду с уже описанными закономерностями многолетних изменений экосистемы Черного моря под влиянием загрязнения, изменений климата,

появления вселенцев и перелова рыбы, существует еще один (еще не описанный) фактор: хорическое изменения биологической структуры водных масс под влиянием деоксигенации, которая вытесняет холодноводные виды зоопланктона к поверхности в слой обитания рыб-планктонофагов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Зайцев Ю.П. Самое синее в мире / Ю.П. Зайцев. – Нью-Йорк: Изд-во ООН. – 1998. – 142 с.
2. Виноградов М.Е. Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Черного моря / М.Е. Виноградов, М.Е. Флинт. – М.: Наука, 1989. – 262 с.
3. Виноградов М.Е. Экосистема Черного моря / М.Е. Виноградов, В.В. Сапожников, Э.А. Шушкина. – М.: Наука, 1992. – 112 с.
4. Виноградов М.Е. Взаимодействие популяций гребневиков *Mnemiopsis leidyi* и *Beroe ovata* у кавказского побережья Черного моря / М.Е. Виноградов, Э.А. Шушкина, С.В. Востоков, А.Л. Верещака, Т.А. Лукашева // Океанология. – 2002. – Т.42. – № 5. – С. 693–701.
5. Kideys A. E. Recent dramatic Changes in the Black Sea ecosystem: The reason for the Sharp decline in Turkish Anchovy Fisheries / A. E. Kideys // J. Mar. Syst. – 1994. – 5. – P. 171.
6. Mutlu E. Distribution of the new invader *Mnemiopsis* sp. and the resident *Aurelia aurita* and *Pleurobrachia pileus* populations in the Black Sea in the years 1991–1993 / E. Mutlu, F. Bingel, A.C. Gücü, V.V. Melnikov, U. Niermann, N.A. Ostrovskaya, V.E. Zaika // ICES J. Mar. Sci. – 1994. – V. 51. – P. 407–421.
7. Melnikov V.V. Long term variability (1983–1994) of the Black Sea zooplankton / V.V. Melnikov, V.N. Belokopitov, A.V. Rjvalev, N.A. Ostrovskaya, J.A. Zagorodnyaya, A.D. Goubanova // Sensitivity to Change: Black Sea, Baltic Sea and North Sea Proceedings of the NATO Advanced Research Workshop on Sensitivity of North Sea, Baltic Sea and Black Sea to Anthropogenic and Climatic Changes / Emin Özsoy, Alexander Mikaelyan. – Varna. – 1995. – P. 147–152.
8. Kovalev A. Long-term changes in the Black Sea zooplankton. The role of natural and anthropogenic factors / A. Kovalev, U. Niermann, V.V. Melnikov, Z. Uysal, A.E. Kideys, M. Unsal, D. Altukhov // NATO TU-Black Sea Project: Symposium of scientific results. (Crimea, Ukraina, June 15–19 1997). – [Erdemli]. – 1997 a. – P. 103–105.
9. Kovalev A.V. Long-term changes in the composition of fodder zooplankton in coastal regions of the Black Sea / A.V. Kovalev, A.D. Gubanova, A.E. Kideys, V.V. Melnikov, U. Niermann, N.A. Ostrovskaya, I.Yu. Prusova, V. Skryabin, Z. Unsal, Yu.A. Zagorodnyaya // NATO TU-Black Sea Project: Symp. of sci. results. Crimea, Ukraina, June 15–19, 1997. – [Erdemli]. – 1997 б. – P. 106–112.
10. Kovalev A. Long-term changes in the Black Sea zooplankton: the role of natural and anthropogenic factors / Kovalev, A., Niermann U., Melnikov V. V., Uysal Z., Kideys A. E., Unsal M., Altukhov D. // Ecosystem Modeling as a Management Tool for the Black Sea. / L.I. Ivanov, T. Oguz. – Netherlands: Kluwer Academic Publishers. – 1998. – Vol. 1.– P. 221–234.
11. Prodanov K. Environmental management of fish resources in the Black Sea and their rational exploitation / K. Prodanov, K. Mikhaylov, G. Daskalov, K. Maxim, E. Ozdamar, V. Shlyakhov, A. Chashchin, A. Arkhipov // Gen. Fish. Counc. Mediterr. (GFCM) Stud. Rev. – 1997. – 68. – P. 1–178.
12. Özsoy E. Oceanography of the Black Sea: A review of some recent results / E. Özsoy, Ü. Ünlüata // Earth-Science Reviews. – 1997 a. – Vol. 42 (4). – P. 231–272.
13. Özsoy E. Sensitivity to Change: Black Sea, Baltic Sea and North Sea / E. Özsoy, A. Mikaelyan // Sensitivity to Change. – Varna, Bulgaria: Springer Science & Business Media. – 1997 б. – P. 516.
14. Ozsoy E. Sensitivity to global change in temperate Euro Asian seas (the Mediterranean, Black Sea and Caspian Sea) / E. Ozsoy; eds. P. Malanotte-Rizolli, V.N. Eremeev // The eastern Mediterranean as a laboratory basin for the assessment of contrasting ecosystems. Kluwer: Dordrecht. – 1999. – p. 281–300.
15. Niermann U. Long-term fluctuation of the zooplankton of the open Black Sea in comparison to other regions of the world / U. Niermann, A.E. Kideys, A.V. Kovalev, V. Melnikov, V. Belokopytov // Environmental Degradation of the Black Sea: Challenges and Remedies. NATO Advanced Research workshop, Constantza (Romania), 6–10 October, 1997. – Constantza. – 1997 – P. 56.
16. Niermann U. Long-term fluctuation of the zooplankton of the open Black Sea in comparison to other regions of the world / U. Niermann, A.E. Kideys, A.V. Kovalev, V. Melnikov, V. Belokopytov // NATO-ARW: Environmental Degradation of the Black Sea: Challenges and Remedies. / Ü. Ünlüata, A. Bologa. – Kluwer: Acad. Publ. – 1998. – P. 40–42.
17. Kideys A. E.: Distribution of Gelatinous Macrozooplankton in the Southern Black Sea during 1996–1999 / A. E. Kideys, Z.A. Romanova // Marine Biology. – 2001. – 139. – P. 535.
18. Yunev O. A. Long-term variations of surface chlorophyll *a* and primary production in the open Black Sea / O. A. Yunev, V. I. Vedernikov, O. Basturk, A. Yilmaz, A. E. Kideys, S. Moncheva, S. K. Konovalov // Marine Ecology Progress Series. – 2002. – 230. – P. 11–28. doi:10.3354/meps230011
19. Oguz T. Black Sea ecosystem response to Climatic Variations / T. Oguz // Oceanography. – 2005. – 18 (2). – P. 122.
20. Шиганова Т.А. Чужеродные виды в экосистемах южных внутренних морей Евразии / Т.А. Шиганова // Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. – 2008. – 57 с.
21. Юнев О.А. Оценка многолетних изменений годовой первичной продукции фитопланктона глубоководной части черного моря / О. А. Юнев // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. – 2009. – № 19. – С. 252–264.
22. Юнев О.А. Эвтрофикация и годовая первичная продукция фитопланктона глубоководной части Черного моря / О. А. Юнев // Океанология. – 2011. – Т. 51. – № 4. – С. 658–668.

23. Юнев О.А. Антропогенная эвтрофикация в пелагической зоне Черного моря: долговременные тренды, механизмы, последствия / О.А. Юнев, С.К. Коновалов, В. Великова. - Москва: ГЕОС. - 2019. - 164 с.
24. Дроздов В.В. Многолетняя изменчивость рыбопромысловых ресурсов Черного моря: тенденции, причины и перспективы / В.В. Дроздов // Ученые записки Российского государственного гидрометеорологического университета. - 2011. - 21. - С. 137-154.
25. Daskalov G.M. Long-term changes in fish abundance and environmental indices in the Black Sea / G.M. Daskalov // Mar. Ecol. Prog. Ser. - 2003 a. - 255. - P. 259-270.
26. Daskalov, G.M. Overfishing drives a trophic cascade in the Black Sea / G.M. Daskalov // Mar. Ecol. Prog. Ser. - 2003 б. - 225. - P. 53-63. doi: 10.3354/meps225053.
27. Daskalov G. JRC Scientific and Policy Reports / G. Daskalov, M. Cardinale, A. Charef, E. Duzgunes, Y. Genç, A. Gümüş, V. Maximov, A. Mikhaylyuk, S. Nikolaev, G.C. Osio, M. Panayotova, G. Radu, V. Raykov, V. Shlyakhov, M. Yankova, M. Zengin // Scientific, Technical and Economic Committee for Fisheries. Assessment of Black Sea Stocks. - Brussels: European Commission. - 2012. - 279 p.
28. Ediger V. Post-Glacial Terraces of The Marmara Sea and Water Exchange Periods / V. Ediger, E. Demirbağ, S. Ergintav, S. İnan, R. Saatçılar // Bull. Min. Res. Exp. - 2018. - 157. - P. 39-57.
29. Андрусов Н.И. Предварительный отчет об участии в черноморской глубоководной экспедиции / Н.И. Андрусов // Изв. Русского географ. Общества. - 1890. - 26, №5. - С. 398-409.
30. Шпидлер И.Б. Материалы по гидрологии Черного и Азовского морей, собранные в экспедициях 1890 и 1891 гг. / И.Б. Шпидлер, Ф.Ф. Врангель // Зап. по гидрографии. - 1899. - Вып. XX
31. Книпович Н.М. Гидрологические исследования в Черном море / Н.М. Книпович // Тр. Азово-Черноморской научно-промысловой экспедиции. - М: ВНИИ Мор. Рыбного хоз-ва. - 1932. - Вып. 10. - 272 с.
32. Филиппов Д.М. Циркуляция и структура вод Черного моря / Д.М. Филиппов. - М.: Наука, 1968. - 136 с.
33. Леонов А.К. Региональная океанография. Часть 1. Берингово, Охотское, Японское, Каспийское и Черное моря / А.К. Леонов // Л: Гидрометеоздат. - 1960. - 765 с.
34. Блатов А.С. Изменчивость гидрологической структуры вод Черного моря и ее связь с внешними факторами / А.С. Блатов, А.Н. Косарев, В.С. Тужилкин // Водные ресурсы. - 1980. - № 6. - С. 71-82.
35. Овчинников И.М. Формирование холодного промежуточного слоя в Черном море / И.М. Овчинников, Ю.И. Попов // Океанология. - 1987. - Т. 27, № 5. - С. 739-746.
36. Гертман И.Ф. Термохалинная структура вод моря / И.Ф. Гертман // Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. 4: Черное море, вып.1. Гидрометеорологические условия / под ред. А.И. Сиимонова, Э.Н. Альтмана. - С.Пб: Гидрометеоздат. - 1991. - Ч. II. - 1. - С. 146-195.
37. Murray J.W. Unexpected changes in the oxic/anoxic interface in the Black Sea / J.W. Murray, H.W. Jannasch, S. Honjo, R. Anderson, W. Reeburgh, Z. Top, G. Friederich, L. Codispoti, E. Izdar // Nature. - 1989. - 338. - 6214. - P. 411-413. <http://dx.doi.org/10.1038/338411a0>
38. Oguz T. Climatic regulation of the Black Sea hydro-meteorological and ecological properties at interannual-to-decadal time scales / T. Oguz, J.W. Dippner, Z. Kaymaz // J. Mar. Syst. - 2006. - Vol. 60. - P. 235-254.
39. Белокопытов В. Н. Климатические изменения гидрологического режима Черного моря / В.Н. Белокопытов: дис. ... д-ра геогр. наук. - Севастополь. - 2017. - 377 с.
40. Полонский А.Б. Десятилетняя изменчивость температуры и солености в Черном море / А.Б. Полонский, И.Г. Шокурова, В.Н. Белокопытов // Морской гидрофизический журнал. - 2013. - № 6. - С. 27-41.
41. Скопинцев Б.А. Формирование современного химического состава вод Черного моря / Б.А. Скопинцев. - Л.: Гидрометеоздат, 1975. - 336 с.
42. Сорокин Ю.И. Черное море. Природа. Ресурсы / Ю.И. Сорокин: под. ред. М. Е. Виноградов. - М.: Наука. - 1982. - С. 216.
43. Murray J.W. Oxidation-reduction environments: The suboxic zone in the Black Sea. Aquatic Chemistry: Interfacial and Interspecies Processes / J.W. Murray, L.A. Codispoti, G.E. Friederich // ACS Advances in Chemistry Series. . - New York: Oxford University Press. - 1995. - 244. - P. 157-176.
44. Murray J.W. R/V Knorr cruise: New observations and variations in the structure of the suboxic zone. Oceanography of the Eastern Mediterranean and Black Sea: Similarities and Differences of Two Interconnected Basins / J.W. Murray, S.K. Kononov, A. Romanov, G. Luther, B. Tebo, G. Friederich, T. Oguz, S. Besiktepe, S. Tugrul, E. Yakushev // Proceedings on the Second International Conference on Oceanography of the Eastern Mediterranean and Black Sea held February 23-26, 1999, in Athens, Greece. Ankara. - Turkey: TUBITAK Publishers. - 2003. - P. 545-557.
45. Kononov S. K., Murray, J. W. Variations in the chemistry of the Black sea on a time scale of decades (1960-1995) / S. K. Kononov, J. W. Murray // Journal of Marine Systems. - 2001. - 31. - 1-3. - P. 217-243. [https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(01\)00054-9](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(01)00054-9)
46. Kononov S. Basic Processes of Black Sea / S. Kononov, J. Murray, G. Luther // Biogeochemistry. Oceanography. - 2005. - 2. - P. 28-35.
47. Kononov S. K. Processes controlling the redox budget for the oxic/anoxic water column of the Black Sea / S. K. Kononov, J. W. Murray, G. W. Luther, B. M. Tebo // Deep-Sea Research. Pt. II. - 2006. - 53. - P. 1817-1841.
48. Стунжас П.А. Система кислорода в Черном море / П.А. Стунжас // Система Черного моря. - Москва: Научный мир. - 2018. - С. 181 - 191.
49. Еремеев В.Н. К вопросу о формировании бюджета и закономерностях распределения кислорода и сероводорода в водах Черного моря / В.Н. Еремеев, С.К. Коновалов // Морський екологічний журнал. - 2006. - Т. V. - № 3. - С. 5-29.
50. Беклемишев К.В. Экология и биогеография пелагиали / К.В. Беклемишев // Москва. - Наука. - 1969. - 291 с.

51. Мельников В.В. Анаэроконтур Черного моря / В.В. Мельников // Известия Самарского научного центра РАН. – 2023. – Т. 25. – № 5. – С. 203–218. <https://doi.org/10.37313/1990-5378-2023-25-5-203-218>.
52. Вернадский В.И. Химическое строение биосферы земли и ее окружение / В.И. Вернадский // М.: Наука. – 1965. – 175 с.
53. Флинт М.В. Вертикальное распределение массовых видов мезопланктона в нижних слоях аэробной зоны в связи со структурой поля кислорода / М.В. Флинт // Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Черного моря. – М.: Наука. – 1989. – С. 187–212.
54. Friederich J. Investigating hypoxia in aquatic environments: diverse approaches to addressing a complex phenomenon. / J. Friederich, F. Janssen, D. Aleynik, H. W. Bange, N. Boltacheva, M. N. Çagatay, A. W. Dale, G. Etiope, Z. Erdem, M. Geraga, A. Gilli, M. T. Gomoiu, P. O. J. Hall, D. Hansson, Y. He, M. Holtappels, M. K. Kirf, M. Kononets, S. Kononov, A. Lichtschlag, D. M. Livingstone, G. Marinaro, S. Mazlumyan, S. Naehar, R. P. North, G. Papatheodorou, O. Pfannkuche, R. Prien, G. Rehder, C. J. Schubert, T. Soltwedel, S. Sommer, H. Stahl, E. V. Stanev, A. Teaca, A. Tengberg, C. Waldmann, B. Wehrli, F. Wenzhöfer // Biogeosciences. – 2014. – 11 (4). – P. 1215–1259.
55. Capet A. Decline of the Black Sea oxygen inventory / A. Capet, E. V. Stanev, J. M. Beckers, J. W. Murray, M. Grégoire // Biogeosciences. – 2016. – 13(4). – P. 1287–1297
56. Capet A. A new intermittent regime of convective ventilation threatens the Black Sea oxygenation status / A. Capet, L. Vandenbulcke, M. Grégoire // Biogeosciences. – 2020. – 17(24). – P. 6507–6525.
57. Glazer B. T. Documenting the suboxic zone of the Black Sea via high-resolution real-time redox profiling / B. T. Glazer, G. W. Luther III, S. K. Kononov, G. E. Friederich, D. B. Nuzzio, R. E. Trouwborst, B. M. Tebo, B. Clement, J. Murray, A. S. Romanov // Deep-Sea Res. – 2006. – Pt. II. – 53, – P.1740–1755.
58. Видничук А. В. Изменение кислородного режима глубоководной части Черного моря за период 1980–2019 годы / А. В. Видничук, С. К. Коновалов // Морской гидрофизический журнал. – 2021. – Т. 37. – No 2. – С. 195–206. doi:10.22449/0233-7584-2021-2-195-206/
59. Borysova O. Impact assessment and Causal chainanalysis / O. Borysova, A. Kondakov, S. Paleari, E. Rautalahti-Miettine, F. Stolberg, D. Daler // In Eutrophication in the Black Sea Region; University of Kalmar: Kalmar, Sweden. – 2005. – 62 pp.
60. Mikaelyan A. S. Long-term changes in nutrient supply of phytoplankton growth in the Black Sea / A. S. Mikaelyan, A. G. Zatsepin, V. K. Chasovnikov // Journal of Marine Systems. – 2013. – 117–118. – P. 53–64. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2013.02.012>
61. Масевич А.В. Динамика кислорода в основном пикноклине Черного моря / А.В. Масевич // Автореф. канд. диссертации. 1.6.17 – Океанология. Севастополь: МГИ. – 2022. – 24 с.
62. Безносков В.Н. Экологические последствия нарушения стратификации моря / В.Н.Безносков // Автореф. докт. диссертации. 11.00.11 – Охрана окружающей среды и рациональное использование природных ресурсов (по биол. наукам). – М.: МГУ. – 2000. – 42 с.
63. Световидов А.Н. Рыбы Чёрного моря / А.Н. Световидов - М.: Наука, 1964. – 551 с.
64. Melnikov V. Distribution of *Sprattus sprattus phalericus* (Risso, 1827) and zooplankton near the Black Sea redoxcline / V.V. Melnikov, N. Minkina, L. Melnik, F., Pollehne // Journal of Fish Biology. – 2021. – 99(4). – P. 1393–1402.
65. Липская Н.Я. Суточный и сезонный ход черноморского шпрота *Sprattus sprattus* / Н.Я. Липская // Тр. Севастоп. биол. станции. – 1960. – 13. – С. 190–203.
66. Овен Л.С. Питание шпрота в разных районах Черного моря / Л.С. Овен, Н.Ф. Шевченко, С.В. Володин // Современное состояние ихиофауны Черного моря: Сб. научн. трудов/ НАН Украины. Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского, отв. ред. Коновалов С.М. – Севастополь. – 1996. – 214 с.
67. Кусморская А.П. Зоопланктон Черного моря и его выедание промысловыми рыбами / А.П. Кусморская // Тр. Вниро. – 1954. – 28. – С. 203–216. <http://hdl.handle.net/123456789/3351>.
68. Шульман Г. Е. Воздействие глобальных климатических и региональных факторов на мелких пелагических рыб Чёрного моря. / Г. Е. Шульман, В. Н. Никольский, Т. В. Юнева, А. М. Щепкина, Л. Бат, А. Е., Кидейш // Морск. Эколог. Ж. – 2007. – 4. – 6. – С. 8–30.
69. Shiganova T. The state of zooplankton / T. Shiganova, E. Musaeva, E. Arashkevich, L. Kamburska // State of the Environment of the Black Sea (2001-22006/7). Edited by Temel Oguz. Publications of the Commission on the Protection of the Black Sea Against Pollution (BSC) . – 33. – Istanbul, Turkey. – 2008. – P. 201–246.
70. Губарева Е.С. Состояние популяции *Calanus euxinus* (Copepoda) в открытой пелагиали и зоне Крымского шельфа чёрного моря осенью 2016 г. / Е. С. Губарева, Б. Е. Аннинский // Морской биологический журнал. – 2022. – том 7. – № 3. – с. 17–27.
71. Vinogradov M.E. Temporal (Seasonal and Interannual) Changes of Ecosystem of the Open Waters of the Black Sea / M. E. Vinogradov, E.A. Shushkina, A.S. Mikaelyan, N.P. Nezhlin. In: Beşiktepe, S.T., Ünlüata, Ü., Bologa, A.S. (eds). *Environmental Degradation of the Black Sea: Challenges and Remedies. NATO Science Series.* – 1999. – 56. – Springer, Dordrecht. – P.109–129.
72. Луц Г.И. Состояние запасов промысловых рыб Чёрного моря в пределах экономической зоны России / Г.И. Луц, В.Д. Дахно, В.П. Надолинский // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоёмов Азово-Черноморского бассейна. Сборник научных трудов (1998–1999 гг.). Ростов-на-Дону: АЗНИИРХ. – 2000. – С. 174–180.
73. Фащук Д.Я. Биоресурсный потенциал Черного моря и его освоение рыбным промыслом в XX–XXI вв. / Д.Я. Фащук // Вестн. Российской Академии Наук. – 2019. – Т.19. – №11. – С. 1105–1119.
74. Zuev G., Skuratovskaya, E. (. Long-term dynamics of reproductive potential and fishing of European sprat *S. sprattus phalericus* (Pisces: Clupeidae) in the Black Sea / G. Zuev, E. Skuratovskaya // *Thalassas*. – 2022. <https://doi.org/10.1007/s41208-022-00412-w>.

POSSIBLE INFLUENCE OF DEOXYGENATION ON THE DISTRIBUTION STRUCTURE AND TROPHIC CONNECTIONS OF COLD-WATER ZOOPLANKTON SPECIES AND FISHES OF THE BLACK SEA

© 2024 V.V. Melnikov¹, V.N. Belokopytov², A.V. Masevich²

¹ FRC “A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of the Russian Academy of Sciences”, Sevastopol, Russia

² Marine Hydrophysical Institute of the Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russia

The article presents the author’s analysis of the possible effect of deoxygenation on the distribution structure and trophic relationships of cold-water zooplankton and fish of the Black Sea. A systematic generalization of the published data showed that over the past 60 years, intensive deoxygenation of the depths has raised the lower boundary of the cold-water zooplankton vertical distribution of by almost 50 m up. This is the boundary between oxic and anoxic waters, corresponding to the upper boundary of the suboxic layer (O_2 10 microns, $\sigma_t = 15.8$), where cold-water zooplankton species descend daily during the day, reducing energy costs, hiding from fish, and where some of them are in diapause in the warm season of year. In the *preeutrophication period* (in the 1960s and 1980s, when there was good aeration of the water column) these organisms sank daily to the 120-130 m depth, and the Black Sea sprat (living at depths up to 100 m) could only feed on them during their daily vertical migrations: at this there was a lot of food, but there were few sprats. During the *eutrophication period* (1980-1990), when deoxygenation raised the lower limit of zooplankton accumulations in the entire deep-sea zone above 100 m, fish gained unrestricted access to deep-sea accumulations of forage zooplankton. Predators and prey appeared in the same water layer, and the sprat’s food composition consisted of 100% large cold-water copepod *Calanus euxinus* Hulsemann, 1991. The abundance of feed led to the fact that the number of sprats in 1980-1990 increased by almost an order of magnitude, and their fat content became maximum. The eating of copepods led to the fact that, despite the abundance of phytoplankton during the eutrophication period, the number of fodder zooplankton began to decline rapidly. In the *posteutrophication period*, in conditions of a rapid decrease in the amount of oxygen in the depths of the sea, the tendency to reduce stocks of forage plankton persisted until the appearance of the predatory ctenophore *Mnemiopsis*, which in the period from 1988 to 1992 destroyed almost all life in the sea, including zooplankton, eggs and fish larvae. Thus, the authors of this study for the first time hypothesize that, along with the already described patterns of long-term changes in the Black Sea ecosystem under the influence of pollution, climate change, the appearance of invaders and overfishing, there is another (previously undescribed) factor: “choric” changes in the biological structure of the Black Sea water masses. The anoxic waters rise displace cold-water species to the surface. This not only affects their distribution and trophic relationships, but also creates prerequisites for their disappearance in the event of a further reduction in oxygen supply to the depths of the sea.

Keywords: deoxygenation, ecosystem, hydrochemistry, climate changes, global warming, zooplankton, fish.

DOI: 10.37313/1990-5378-2024-26-5-94-108

EDN: WRBERL

REFERENCES

1. *Zaitsev Yu.P.* The bluest in the world / Yu.P. Zaitsev. - New York: UN Publishing House. – 1998. - 142 p.
2. *Vinogradov M.E.* Structure and production characteristics of planktonic communities of the Black Sea / M.E. Vinogradov, M.E. Flint. - M.: Nauka, 1989. – 262 p.
3. *Vinogradov M.E.* Ecosystem of the Black Sea / M.E. Vinogradov, V.V. Sapozhnikov, E.A. Shushkina. – M.: Nauka, 1992. - 112 p.
4. *Vinogradov M.E.* Interaction of populations of ctenophores *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe ovata* near the Caucasian coast of the Black Sea / M.E. Vinogradov, E.A. Shushkina, S.V. Vostokov, A.L. Vereshchaka, T.A. Lukasheva // Oceanology. – 2002. – vol.42. – No. 5. – C. 693-701.
5. *Kideys A. E.* Recent dramatic Changes in the Black Sea ecosystem: The reason for the Sharp decline in Turkish Anchovy Fisheries / A. E. Kideys // J. Mar. Syst. – 1994. – 5. – P. 171.
6. *Mutlu E.* Distribution of the new invader *Mnemiopsis* sp. and the resident *Aurelia aurita* and *Pleurobrachia* pileus populations in the Black Sea in the years 1991-1993 / E. Mutlu, F. Bingel, A.C. Gücü, V.V. Melnikov, U. Niermann, N.A. Ostrovskaya, V.E. Zaika // ICES J. Mar. Sci. – 1994. – V. 51. – P. 407– 421.
7. *Melnikov V.V.* Long term variability (1983-1994) of the Black Sea zooplankton / V.V. Melnikov, V.N. Belokopytov, A.V. Rjvalev, N.A. Ostrovskaya, J.A. Zagorodnyaya, A.D. Goubanova // Sensitivity to Change: Black Sea, Baltic Sea and North Sea Proceedings of the NATO Advanced Research Workshop on Sensitivity of North Sea, Baltic Sea and Black Sea to Anthropogenic and Climatic Changes / Emin Özsoy, Alexander Mikaelyan. – Varna. – 1995. – P. 147–152.
8. *Kovalev A.* Long-term changes in the Black Sea zooplankton. The role of natural and anthropogenic factors / A. Kovalev, U. Niermann, V.V. Melnikov, Z. Uysal, A.E. Kideys, M. Unsal, D. Altukhov // NATO TU-Black Sea Project: Symposium of scientific results. (Crimea, Ukraine, June 15-19 1997). -[Erdemli] . – 1997 a. – P. 103–105.
9. *Kovalev A.V.* Long-term changes in the composition of fodder zooplankton in coastal regions of the

- Black Sea / A.V. Kovalev, A.D. Gubanov, A.E. Kideys, V.V. Melnikov, U. Niermann, N.A. Ostrovskaya, I.Yu. Prusova, V. Skryabin, Z. Unsal, Yu.A. Zagorodnyaya // NATO TU-Black Sea Project: Symp. of sci. results. Crimea, Ukraina, June 15-19, 1997. – [Erdemli]. – 1997 6. – P. 106–112.
10. Kovalev A. Long-term changes in the Black Sea zooplankton: the role of natural and anthropogenic factors / Kovalev, A., Niermann U., Melnikov V. V., Uysal Z., Kideys A. E., Unsal M., Altukhov D. // Ecosystem Modeling as a Management Tool for the Black Sea. / L.I. Ivanov, T. Oguz. – Netherlands: Kluwer Academic Publishers. – 1998. – Vol. 1.– P. 221–234.
 11. Prodanov K. Environmental management of fish resources in the Black Sea and their rational exploitation / K. Prodanov, K. Mikhaylov, G. Daskalov, K. Maxim, E. Ozdamar, V. Shlyakhov, A. Chashchin, A. Arkhipov // Gen. Fish. Coun. Mediterr. (GFCM) Stud. Rev. – 1997. – 68. – P. 1–178.
 12. Özsoy E. Oceanography of the Black Sea: A review of some recent results / E. Özsoy, Ü. Ünlüata // Earth-Science Reviews. – 1997 a. – Vol. 42 (4). –P. 231–272.
 13. Özsoy E. Sensitivity to Change: Black Sea, Baltic Sea and North Sea / E. Özsoy, A. Mikaelyan // Sensitivity to Change. – Varna, Bulgaria: Springer Science & Business Media. – 1997 6. – P. 516.
 14. Ozsoy E. Sensitivity to global change in temperate Euro Asian seas (the Mediterranean, Black Sea and Caspian Sea) / E. Ozsoy; eds. P. Malanotte-Rizolli, V.N. Eremeev // The eastern Mediterranean as a laboratory basin for the assessment of contrasting ecosystems. Kluwer: Dordrecht. – 1999. – p. 281–300.
 15. Niermann U. Long-term fluctuation of the zooplankton of the open Black Sea in comparison to other regions of the world / U. Niermann, A.E. Kideys, A.V. Kovalev, V. Melnikov, V. Belokopytov // Environmental Degradation of the Black Sea: Challenges and Remedies. NATO Advanced Research workshop, Constantza (Romania), 6-10 October, 1997. – Constantza. – 1997 – P. 56.
 16. Niermann U. Long-term fluctuation of the zooplankton of the open Black Sea in comparison to other regions of the world / U. Niermann, A.E. Kideys, A.V. Kovalev, V. Melnikov, V. Belokopytov // NATO-ARW: Environmental Degradation of the Black Sea: Challenges and Remedies. / Ü. Ünlüata, A. Bologna. – Kluwer: Acad. Publ. – 1998. – P. 40-42.
 17. Kideys A. E.: Distribution of Gelatinous Macrozooplankton in the Southern Black Sea during 1996–1999 / A. E. Kideys, Z.A. Romanova // Marine Biology. – 2001. – 139. – P. 535.
 18. Yunev O. A. Long-term variations of surface chlorophyll *a* and primary production in the open Black Sea / O. A. Yunev, V. I. Vedernikov, O. Basturk, A. Yilmaz, A. E. Kideys, S. Moncheva, S. K. Kononov // *Marine Ecology Progress Series*. – 2002. – 230. – P. 11–28. doi:10.3354/meps230011
 19. Oguz T. Black Sea ecosystem response to Climatic Variations / T. Oguz // *Oceanography*. – 2005. – 18 (2). – P. 122.
 20. Shiganova T.A. Alien species in the ecosystems of the southern inland seas of Eurasia / T.A. Shiganova // Abstract of the dissertation for the degree of Doctor of Biological Sciences. – 2008. – 57 p.
 21. Yunev O. A. Assessment of long-term changes in the annual primary production of phytoplankton in the deep-sea part of the Black Sea / O. A. Yunev // Environmental safety of the coastal and offshore zones of the sea. – 2009. – No. 19. – pp. 252-264.
 22. Yunev O. A. Eutrophication and annual primary production of phytoplankton in the deep-water part of the Black Sea / O. A. Yunev // *Oceanology*. – 2011. – vol. 51. – No. 4. – pp. 658-668.
 23. Yunev O. A. Anthropogenic eutrophication in the pelagic zone of the Black Sea: long-term trends, mechanisms, consequences / O.A. Yunev, S.K. Kononov, V. Velikova. – Moscow: GEOS. – 2019. – 164 p.
 24. Drozdov V.V. Long-term variability of fishing resources of the Black Sea: trends, causes and prospects / V.V. Drozdov // Scientific notes of the Russian State Hydrometeorological University. – 2011. – 21. – pp. 137- 154.
 25. Daskalov G.M. Long-term changes in fish abundance and environmental indices in the Black Sea / G.M. Daskalov // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 2003 a. – 255. – P. 259–270.
 26. Daskalov, G.M. Overfishing drives a trophic cascade in the Black Sea / G.M. Daskalov // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 2003 6. – 225. – P. 53– 63. doi: 10.3354/meps225053.
 27. Daskalov G. JRC Scientific and Policy Reports / G. Daskalov, M. Cardinale, A. Charef, E. Duzgunes, Y. Genç, A. Gümüş, V. Maximov, A. Mikhaylyuk, S. Nikolaev, G.C. Osio, M. Panayotova, G. Radu, V. Raykov, V. Shlyakhov, M. Yankova, M. Zengin // Scientific, Technical and Economic Committee for Fisheries. Assessment of Black Sea Stocks. – Brussels: European Commission. – 2012. – 279 p.
 28. Ediger V. Post-Glacial Terraces of The Marmara Sea and Water Exchange Periods / V. Ediger, E. Demirbağ, S. Ergintav, S. İnan, R. Saatçılar // *Bull. Min. Res. Exp.* – 2018. – 157. – P. 39–57.
 29. Andrusov N.I. Preliminary report on participation in the Black Sea deep-sea expedition / N.I. Andrusov // *Izv. Russian geographer. Societies.* – 1890. – 26, №5. – Pp. 398-409.
 30. Shpindler I.B. Materials on the hydrology of the Black and Azov Seas collected in the expeditions of 1890 and 1891 / I.B. Shpindler, F.F. Wrangel // *Notes on hydrography.* – 1899. – Issue XX.
 31. Knipovich N.M. Hydrological research in the Black Sea / N.M. Knipovich // T.R. of the Azov-Black Sea scientific and fishing expedition. – M: VNII Mor. Fish farm. – 1932. – Issue 10. – 272 p.
 32. Filippov D.M. Circulation and structure of the waters of the Black Sea / D.M. Filippov. – M.: Nauka, 1968. – 136 p.
 33. Leonov A.K. Regional oceanography. Part 1. The Bering, Okhotsk, Japanese, Caspian and Black Seas / A.K. Leonov // L: Hydrometeoizdat. – 1960. – 765 p.
 34. Blatov A.S. Variability of the hydrological structure of the waters of the Black Sea and its connection with external factors / A.S. Blatov, A.N. Kosarev, V.S. Tuzhilkin // *Water resources.* – 1980. – No. 6. – pp. 71-82.
 35. Ovchinnikov I.M. Formation of a cold intermediate layer in the Black Sea / I.M. Ovchinnikov, Yu.I. Popov // *Oceanology.* – 1987. – vol. 27, No. 5. – pp. 739-746.
 36. Gertman I.F. Thermohaline structure of sea waters / I.F. Herman // *Hydrometeorology and hydrochemistry of the seas of the USSR. Vol. 4: Black Sea, issue 1.*

- Hydrometeorological conditions / edited by A.I. Simonov, E.N. Altman. – S.Pb: Hydrometeoizdat. – 1991. – Part II. – 1. – Pp. 146-195.
37. Murray J.W. Unexpected changes in the oxic/anoxic interface in the Black Sea / J.W. Murray, H.W. Jannasch, S. Honjo, R. Anderson, W. Reeburgh, Z. Top, G. Friederich, L. Codispoti, E. Izdar // *Nature*. – 1989. – 338. – 6214. – P. 411-413. <http://dx.doi.org/10.1038/338411a0>
 38. Oguz T. Climatic regulation of the Black Sea hydro-meteorological and ecological properties at interannual-to-decadal time scales / T. Oguz, J.W. Dippner, Z. Kaymaz // *J. Mar. Syst.* – 2006. – Vol. 60. – P. 235-254.
 39. Belokopytov V.N. Climatic changes in the hydrological regime of the Black Sea / V.N. Belokopytov: dis. ... Doctor of Geographical Sciences. – Sevastopol. – 2017. – 377 p.
 40. Polonsky A.B. Ten-year variability of temperature and salinity in the Black Sea / A.B. Polonsky, I.G. Shokurova, V.N. Belokopytov // *Marine Hydrophysical Journal*. – 2013. – No. 6. – pp. 27-41.
 41. Skopintsev B.A. Skopintsev B.A. Formation of the modern chemical content of the waters of the Black Sea / B.A. Skopintsev. – L.: Hydrometeoizdat, 1975. – 336 p.
 42. Sorokin Yu. I. The Black Sea. Nature. Resources / Yu. I. Sorokin: edited by M. E. Vinogradov. – M.: Nauka. – 1982. – p. 216.
 43. Murray J.W. Oxidation-reduction environments: The suboxic zone in the Black Sea. Aquatic Chemistry: Interfacial and Interspecies Processes / J.W. Murray, L.A. Codispoti, G.E. Friederich // *ACS Advances in Chemistry Series*. . – New York: Oxford University Press. – 1995. – 244. – P. 157-176.
 44. Murray J.W. R/V Knorr cruise: New observations and variations in the structure of the suboxic zone. Oceanography of the Eastern Mediterranean and Black Sea: Similarities and Differences of Two Interconnected Basins / J.W. Murray, S.K. Konovalov, A. Romanov, G. Luther, B. Tebo, G. Friederich, T. Oguz, S. Besiktepe, S. Tugrul, E. Yakushev // *Proceedings on the Second International Conference on Oceanography of the Eastern Mediterranean and Black Sea held February 23-26, 1999, in Athens, Greece. Ankara. – Turkey: TUBITAK Publishers. – 2003. – P. 545-557.*
 45. Konovalov S. K., Murray, J. W. Variations in the chemistry of the Black sea on a time scale of decades (1960-1995) / S. K. Konovalov, J. W. Murray // *Journal of Marine Systems*. – 2001. – 31. – 1-3. – P. 217-243. [https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(01\)00054-9](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(01)00054-9)
 46. Konovalov S. Basic Processes of Black Sea / S. Konovalov, J. Murray, G. Luther // *Biogeochemistry. Oceanography*. – 2005. – 2. – P. 28-35.
 47. Konovalov S. K. Processes controlling the redox budget for the oxic/anoxic water column of the Black Sea / S. K. Konovalov, J. W. Murray, G. W. Luther, B. M. Tebo // *Deep-Sea Research. Pt. II.* – 2006. – 53. – P. 1817-1841.
 48. Stun'zhas P.A. Oxygen system in the Black Sea / P.A. Stun'zhas // *System of the Black Sea. - Moscow: Scientific World.* – 2018. – pp. 181-191.
 49. Yermeev V.N. To the question of budget formation and patterns of distribution of oxygen and hydrogen sulfide in the waters of the Black Sea / V.N. Yermeev, S.K. Konovalov // *Morsky Ecological Journal.* – 2006. – Vol. V. – No. 3. – pp. 5-29.
 50. Beklemishev K.V. Ecology and biogeography of pelagiali / K.V. Beklemishev // *Moscow. – Science.* – 1969. – 291 p.
 51. Melnikov V.V. Anaerocontour of the Black Sea / V.V. Melnikov // *Izvestiya Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences.* – 2023. – Vol. 25. – No. 5. – pp. 203-218. <https://doi.org/10.37313/1990-5378-2023-25-5-203-218>.
 52. Vernadsky V.I. Chemical structure of the Earth's biosphere and its environment / V.I. Vernadsky // *Moscow: Nauka.* – 1965. – 175 p.
 53. Flint M.V. Vertical distribution of mass mesoplankton species in the lower layers of the aerobic zone in connection with the structure of the oxygen field / M.V. Flint // *Structure and production characteristics of plankton communities of the Black Sea.* – M.: Nauka. – 1989. – C. 187-212.
 54. Friederich J. Investigating hypoxia in aquatic environments: diverse approaches to addressing a complex phenomenon. / J. Friederich, F. Janssen, D. Aleynik, H. W. Bange, N. Boltacheva, M. N. Çagatay, A. W. Dale, G. Etiope, Z. Erdem, M. Geraga, A. Gilli, M. T. Gomoju, P. O. J. Hall, D. Hansson, Y. He, M. Holtappels, M. K. Kirf, M. Kononets, S. Konovalov, A. Lichtschlag, D. M. Livingstone, G. Marinaro, S. Mazlumyan, S. Naeher, R. P. North, G. Papatheodorou, O. Pfannkuche, R. Prien, G. Rehder, C. J. Schubert, T. Soltwedel, S. Sommer, H. Stahl, E. V. Stanev, A. Teaca, A. Tengberg, C. Waldmann, B. Wehrli, F. Wenzhöfer // *Biogeosciences.* – 2014. – 11 (4). – P. 1215-1259.
 55. Capet A. Decline of the Black Sea oxygen inventory / A. Capet, E. V. Stanev, J. M. Beckers, J. W. Murray, M. Grégoire // *Biogeosciences.* – 2016. – 13(4). – P. 1287-1297
 56. Capet A. A new intermittent regime of convective ventilation threatens the Black Sea oxygenation status / A. Capet, L. Vandenbulcke, M. Grégoire // *Biogeosciences.* – 2020. – 17(24). – P. 6507-6525.
 57. Glazer B. T. Documenting the suboxic zone of the Black Sea via high-resolution real-time redox profiling / B. T. Glazer, G. W. Luther III, S. K. Konovalov, G. E. Friederich, D. B. Nuzzio, R.E. Trouwborst, B. M. Tebo, B. Clement, J. Murray, A. S. Romanov // *Deep-Sea Res.* – 2006. – Pt. II. – 53, – P.1740-1755.
 58. Vidnichuk A.V. Change in the oxygen regime of the deep-water part of the Black Sea for the period 1980-2019 / A.V. Vidnichuk, S. K. Konovalov // *Marine Hydrophysical Journal.* – 2021. – Vol. 37. – No. 2. – pp. 195-206. [doi:10.22449/0233-7584-2021-2-195-206/](https://doi.org/10.22449/0233-7584-2021-2-195-206/)
 59. Borysova O. Impact assessment and Causal chainanalysis / O. Borysova, A. Kondakov, S. Paleari, E. Rautalahti-Miettine, F. Stolberg, D. Daler // *In Eutrophication in the Black Sea Region; University of Kalmar: Kalmar, Sweden.* – 2005. – 62 pp.
 60. Mikaelyan A. S. Long-term changes in nutrient supply of phytoplankton growth in the Black Sea / A. S. Mikaelyan, A. G. Zatsepin, V. K. Chasovnikov // *Journal of Marine Systems.* – 2013. – 117-118. – P. 53-64. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2013.02.012>
 61. Masevich A.V. Dynamics of oxygen in the main pycnocline of the Black Sea / A.V. Masevich // *Abstract of the cand. dissertations. 1.6.17 – Oceanology. Sevastopol: Moscow State University.* – 2022. – 24 p.
 62. Beznosov V.N. Ecological consequences of violation of

- the stratification of the sea / V.N. Beznosov // Autoref. doct. dissertations. 11.00.11 – Environmental protection and rational use of natural resources (in biological sciences). – Moscow: Moscow State University. – 2000. – 42 p.
63. Svetovidov A.N. Fishes of the Black Sea / A.N. Svetovidov - M.: Nauka, 1964. - 551 p.
64. Melnikov V. Distribution of *Sprattus sprattus phalericus* (Risso, 1827) and zooplankton near the Black Sea redoxcline / V.V. Melnikov, N. Minkina, L. Melnik, F., Pollehne // Journal of Fish Biology. – 2021. – 99(4). – P. 1393–1402.
65. Lipskaya N.Ya. The daily and seasonal course of the Black Sea sprat *Sprattus sprattus* / N.Ya. Lipskaya // Tr. Sevastop. biol. stations. – 1960. – 13. – pp. 190-203.
66. Oven L.S. Sprat nutrition in different areas of the Black Sea / L.S. Oven, N.F. Shevchenko, S.V. Volodin // The current state of the ichthyofauna of the Black Sea: Collection of scientific works/ NAS of Ukraine. A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the South Seas, ed. Kononov S.M. – Sevastopol. – 1996. – 214 p.
67. Kuzmorskaya A.P. Zooplankton of the Black Sea and its eating by commercial fish / A.P. Kuzmorskaya // T. R. Vniro. – 1954. – 28. – pp. 203-216. <http://hdl.handle.net/123456789/3351>.
68. Shulman G. E. The impact of global climatic and regional factors on small pelagic fish of the Black Sea. / G. E. Shulman., V. N. Nikolsky, T. V. Luneva, A.M. Shchepkina, L. Bat, A. E., Kideish // Morsk. Ecologist. Zh. – 2007. – 4. – 6. – Pp. 8-30.
69. Shiganova T. The state of zooplankton / T. Shiganova, E. Musaeva, E. Arashkevich, L. Kamburska // State of the Environment of the Black Sea (2001-22006/7). Edited by Temel Oguz. Publications of the Commission on the Protection of the Black Sea Against Pollution (BSC) . – 33. – Istanbul, Turkey. – 2008. – P. 201–246.
70. Gubareva E. S. The state of the population of *Calanus euxinus* (Copepoda) in the open pelagial and the zone of the Crimean shelf of the Black Sea in autumn 2016 / E. S. Gubareva, B. E. Anninsky // Marine Biological Journal. – 2022. – volume 7. – No. 3. – pp. 17-27.
71. Vinogradov M.E. Temporal (Seasonal and Interannual) Changes of Ecosystem of the Open Waters of the Black Sea / M. E. Vinogradov, E.A. Shushkina, A.S. Mikaelyan, N.P. Nezlin. In: Beşiktepe, S.T., Ünlüata, Ü., Bologa, A.S. (eds). *Environmental Degradation of the Black Sea: Challenges and Remedies. NATO Science Series*. – 1999. – 56. – Springer, Dordrecht. – P.109–129.
72. Lutz G.I. The state of stocks of commercial fish of the Black Sea within the economic zone of Russia / G.I. Lutz, V.D. Dakhno, V.P. Nadolinsky // The main problems of fisheries and protection of fishery reservoirs of the Azov-Black Sea basin. Collection of scientific papers (1998-1999). Rostov-on-Don: AzNIIRKH. – 2000. – pp. 174-180.
73. Faschuk D.Ya. Bioresource potential of the Black Sea and its development by fishing in the XX-XXI centuries / D.Ya. Faschuk // Vestn. Of The Russian Academy Of Sciences. – 2019. – Vol. 19. – No.11. – Pp. 1105-1119.
74. Zuev G., Skuratovskaya, E. (.) Long-term dynamics of reproductive potential and fishing of European sprat *S. sprattus phalericus* (Pisces: Clupeidae) in the Black Sea / G. Zuev, E. Skuratovskaya // *Thalassas*. – 2022. <https://doi.org/10.1007/s41208-022-00412-w>.

Viktor Melnikov, PhD of Biological Sciences, Leading Researcher of the Department of Functioning of Marine Ecosystems of the IBSS RAS. E-mail: sevlin@rambler.ru

Vladimir Belokopytov, Doctor of Geographical Sciences, Head of the Oceanography Department at the Federal State Budgetary Scientific Institution Marine Hydrophysical Institute of the Russian Academy of Sciences.

E-mail: v.belokopytov@gmail.com

Anna Masevich, PhD in Geographic Sciences, Junior Researcher at the Department of Marine Biogeochemistry at the Federal State Budgetary Scientific Institution Marine Hydrophysical Institute of the Russian Academy of Sciences. E-mail: secretamente@mail.ru