



УДК 551.464:597.2/.5 (262.5)

**В. Е. Заика**, чл.-корр. НАН Украины, докт. биол. наук, **М. Б. Гулин**, канд. биол. наук, ст.н.с.

Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского Национальной академии наук Украины, Севастополь, Украина

## НАИБОЛЬШИЕ ГЛУБИНЫ ОБИТАНИЯ РЫБ В ЧЁРНОМ МОРЕ И ОСОБЕННОСТИ ИХ ПИТАНИЯ У ГРАНИЦЫ СЕРОВОДОРОДНОЙ ЗОНЫ

Обсуждаются данные о скоплениях рыб у дна в гипоксических зонах Чёрного моря: в глубоководном гипоксическом слое, примыкающим к перманентно аноксической сероводородной зоне, а также в зонах локальной гипоксии в районе метановых газовыделений прибрежной акватории Крыма. В местах высачиваний газов образуются массивные, до 14 см толщиной, детритно-бактериальные маты с содержанием органического вещества, в 7 – 50 раз превышающим фон. Вблизи сипов обнаружено скопление султанки *Mullus barbatus ponticus*. Рыба постоянно держится над микробным матом и питается содержащимися в нём бентосными организмами. Концентрация  $O_2$  на границе «вода-сип» составляла  $0.0 - 0.6 \text{ мг л}^{-1}$ . На северо-западном шельфе на глубинах 144 – 145 м у дна обнаружены скопления шпрота *Sprattus sprattus phalericus* и мерланга *Merlangius merlangus euxinus*. Содержание кислорода при этом равнялось  $0.7 - 1.1 \text{ мг л}^{-1}$ . В другом районе этой части моря плотная стая шпрота была найдена в придонном слое на 163 м, концентрация  $O_2$  не превышала  $0.1 - 0.4 \text{ мг л}^{-1}$ . Верхняя граница сероводородной зоны отличается пространственно-временной нестабильностью. Сульфидные условия в придонной воде начинались с 146 – 168 м, т.е. обнаруженные скопления рыбы располагались непосредственно у границы  $H_2S$ -зоны. В приобсфорском районе зарегистрировано проникновение мерланга на глубину 186 м. Отрицательные значения Eh отмечены здесь, начиная с 191 м. Обсуждаются вопросы поведения и питания рыб в гипоксических водах, как возможных биоиндикаторов границ глубоководной аноксии в Чёрном море.

**Ключевые слова:** придонная ихтиофауна, гипоксия, верхняя граница сероводорода, Чёрное море

Первые сведения о максимальных глубинах обитания черноморских рыб были получены рыбаками эмпирически: когда промысел «красной рыбы» распространился на крымские берега Чёрного моря (1886-87 гг.), рыбаки вскоре определили, что осетровые ловятся вплоть до края «вонючей канавы». В то время так называли рыбаки сероводородную зону, в которую зачастую попадали их снасти, пропитываясь запахом сероводорода.

Позже С. А. Зернов [5] указывал, что именно на этой глубине зимой перемещается султанка *Mullus barbatus ponticus* (Essipov), которая, наряду с другими рыбами, служит белуге *Huso huso* (L.) зимним кормом. Затем в специальном исследовании распределения и питания белуги в Чёрном море было выяснено, что зимой белуга встречается на глубинах до 160 – 180 м. При этом максимальная глубина уловов отмечена в феврале, а, судя по составу зимней пищи белуги, на глубинах 120 м и

более встречаются также султанка и другие виды рыб [7].

Постепенно данные о предельных глубинах обитания были получены и по другим видам рыб Чёрного моря. Накопленные к середине 20-го века материалы промысловых и исследовательских уловов изложены в сводке по черноморским рыбам [9]. Приведены данные о видах, зарегистрированных на глубинах 100 м и более. Так, мерланг *Merlangius merlangus euxinus* (Nordmann) распространён до глубин 100 – 120 м, калкан *Psetta maeotica* (Pallas) зимует обычно на 75 – 110 м, а султанка держится зимой на глубинах более 100 м.

В дальнейшем сведения по отдельным видам рыб были уточнены, в частности, с помощью наблюдений из подводных обитаемых аппаратов (ПОА), которые позволили более чётко регистрировать предельную глубину обитания рыб и особенности их поведения [2, 11].

Правда, к моменту появления ПОА «Бентос-300» и «Аргус» многие крупные демерсальные виды рыб стали, в лучшем случае, очень редкими.

В настоящей работе приведены результаты новых наблюдений за рыбами в слоях гипоксических вод, разделяющих нормоксические и аноксические зоны в Чёрном море. Наблюдения охватывают как гипоксический слой, примыкающий к глубоководной перманентно аноксической сероводородной зоне, так и слой гипоксических вод, встречающийся у дна в мелководных районах с периодической донной аноксией. Обсуждаются вопросы поведения рыб, их питания в гипоксических водах и

возможность использования рыб для индикации границ глубоководной аноксии в Чёрном море.

**Материал и методы.** Материал получен в двух экспедициях: 1) во время прибрежных работ у м. Тарханкут (с.-з. Крым), в начале сентября 2009 г.; 2) в рейсе №15/1 НИС «Maria S. Merian» (Германия) в апреле – мае 2010 г. Наблюдения выполнены на трёх полигонах: в районе метановых газовыделений (сипов) в прибрежной акватории м. Тарханкут, а также в нижней части шельфа прибосфорского района и в северо-западной части моря. Места сбора материала показаны на карте (рис. 1).

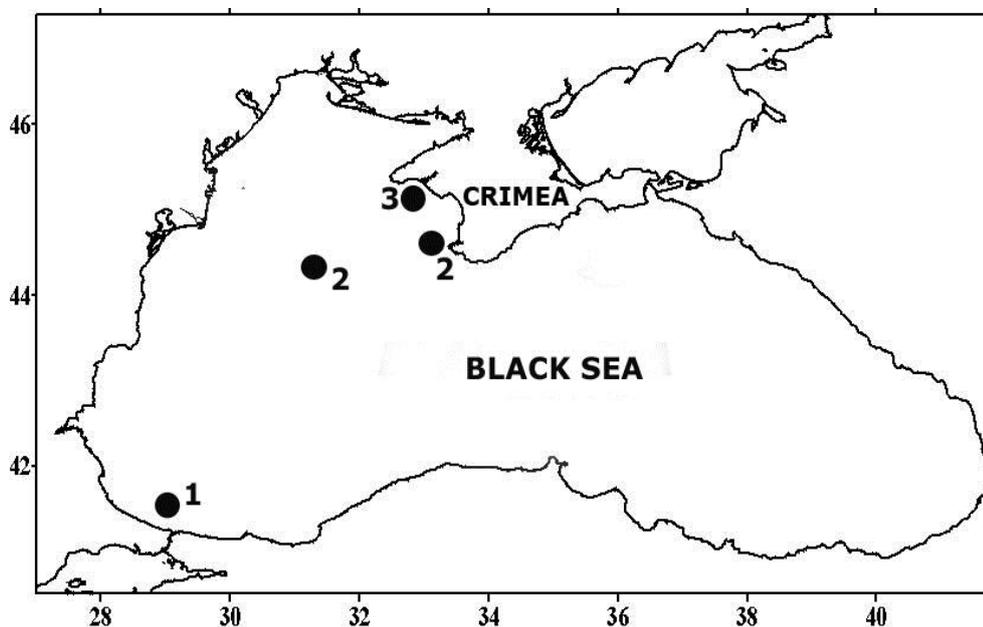


Рис. 1 Карта-схема районов изучения глубоководной иктофауны в условиях гипоксии: (●1) - прибосфорский район; (●2) – северо-западная часть; (●3) – прибрежная акватория у м. Тарханкут)  
 Fig. 1 Location map of the areas for investigations of near-bottom fish's congeries: (●1) – region off the Bosphorus Strait; (●2) - the northwest part of marine basin; (●3) – near-shore waters of the Tarkhankut peninsula (NW Crimea)

На м. Тарханкут подводные визуальные наблюдения и измерения *in situ* осуществлялись водолазами. Распределение растворённого кислорода и температуры в водной толще и придонном слое изучали с помощью оксиметра “Nash HQ40d” (США-ФРГ), снаряжённого погружным люминесцентным датчиком с 30-метровым кабель-тросом.

В рейсе НИС «Maria S. Merian» дно обследовалось с помощью подводных телекамер ПОА “Jago”. Пробы отбирали с помощью пробоотборника “TV-MUC” (мультикорер), опускаемого или буксируемого на кабель-тросе. Данные о распределении растворённого кислорода получены бортовым СТД-зондом, а также на ПОА “Jago” с использованием в обоих случаях люминесцентных O<sub>2</sub>-сенсоров (оптодов).

Измерения окислительно-восстановительного потенциала (Eh) в придонной воде и донных осадках проводили с помощью стандартного ионометра РН150М (Белоруссия) в комплекте с платиновым измерительным электродом Corning (США) и встроенным в него хлорсеребряным электродом сравнения. Перед измерениями Eh-электрод калибровали по эталону НН7021 (Венгрия).

**Результаты.** Наблюдения у м. Тарханкут. В прилегающей акватории находится фрагмент пояса газовыделений, причём наиболее активные сипы наблюдаются на глубинах 3 – 7 м, при удалении от берега 100 – 170 м. В местах высачивания газа со дна образуются массивные, толщиной до 12 – 14 см, детритно-

бактериальные образования (маты), в которых содержание органического вещества, в зависимости от сезона, превышает таковое на смежных фоновых станциях в 7 – 50 раз.

Полученные низкие значения окислительно-восстановительного потенциала (Еh от -350 до -460 мВ) свидетельствуют о высоких уровнях сероводородного заражения микробных матов [13].

В начале сентября 2009 г., в точке наблюдений, при глубине места 3.5 м, температура воды составляла +22°C. В придонном слое концентрация O<sub>2</sub> равнялась 8.06 мг л<sup>-1</sup>, но непосредственно в матах и на границе «водадно» она снижалась до 0.6 – 0.0 мг л<sup>-1</sup>. Вблизи сипа была отмечена стайка султанки, которая постоянно держалась в пределах детритно-бактериального мата. Взрослых особей в поле зрения видеокамеры насчитывалось до 10 – 15 экз. Водолазные обследования позволили разглядеть и многочисленную мелкую молодь султанки.

Взрослая рыба не только постоянно держится в пятне сипа, над матом, но и питает-

ся содержащимися в нём организмами. При этом султанка «пикирует» к поверхности мата и выхватывает пищу; на этом месте часто появляется округлая лунка диаметром 4 – 6 см и глубиной до 4 см. Впечатление такое, что султанка «вырывает» кусочки мата. По предварительным данным, в момент наблюдений в мате содержалось небольшое количество зообентоса (в частности, полихеты – рис. 2), но пища султанки в месте наблюдений не была исследована.

Наблюдения, выполненные на НИС «Maria S. Merian». На северо-западном шельфе Чёрного моря наблюдения осуществлялись из ПОА “Jago”.

При погружении 28 апреля на ст. 398 на глубинах 144 – 145 м в придонном слое присутствовали два вида рыб – шпрот и мерланг. Содержание кислорода у дна при этом равнялось 0.7 – 1.1 мг л<sup>-1</sup>. Примечательно, что во время следующего погружения “Jago”, совершённого в тот же день на ст. 405 с глубиной 151 м, концентрация O<sub>2</sub> не превышала 0.05 мг л<sup>-1</sup> и какая-либо ихтиофауна вблизи дна отсутствовала.

Полученные данные не ограничиваются наблюдениями из ПОА.

Так, 30 апреля при погружении пробоотборника TV-MUC, оборудованного телекамерой, на ст. 425 у дна на глубине 163 м была обнаружена плотная стая шпрота *Sprattus sprattus phalericus*, состоящая из тысяч особей. Рыбы занимали всё пространство примерно в 3-метровом слое над дном. У самого дна их численность была несколько меньшей. Скопление рыб оказалось настолько плотным, что несколько экземпляров были захвачены пробоотборником, предназначенным для проб грунта.

Рыбы были травмированы кромками трубок, кроме одной, которая оказалась живой по возвращении отборника на палубу судна и актив-



Рис. 2 Живые Polychaeta, найденные в верхнем гипоксическом слое детритно-бактериальных матов газовых сипов акватории п-ва Тарханкут (с.-з. Крым)

Fig. 2 Samples of alive Polychaeta found in the upper hypoxic layer of detrital-microbial mats of the gas seeps located near the Tarkhankut (NW Crimea)

но плавала внутри трубки пробоотборника (рис. 3).

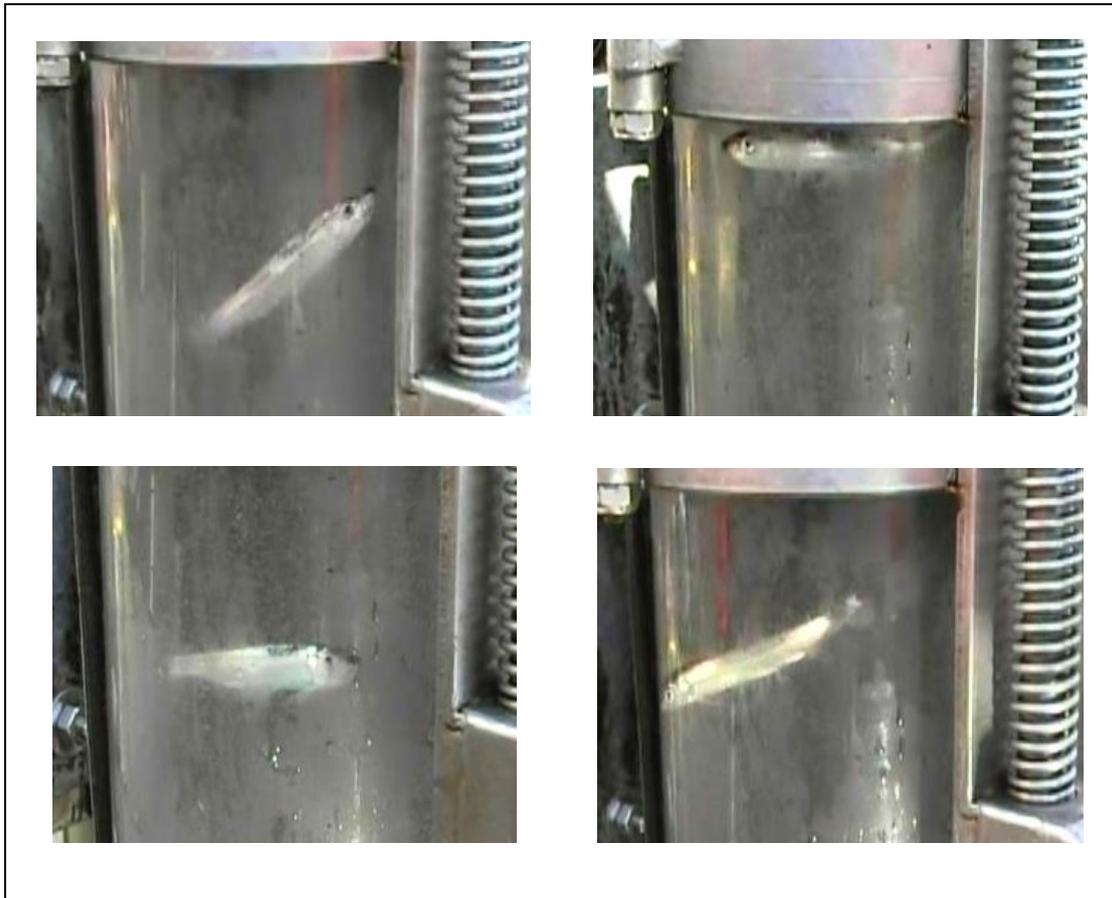


Рис. 3 Экземпляр шпрота *Sprattus sprattus phalericus*, пойманный пробоотборником TV-MUC у дна на глубине 163 м, станция № 425 (фрагменты видеосъёмки)

Fig. 2 Specimen of sprat *Sprattus sprattus phalericus* caught near the sea floor by TV-MUC sampler at the depth of 163 m, Station 425 (video fragments)

В месте обнаружения стаи шпрота на этой станции (глубина 163 м) концентрации растворённого в воде кислорода не превышали  $0.1 - 0.4 \text{ мг л}^{-1}$ . Отметим, что на соседней станции (ст. 424), где глубина дна составила 147 м, с помощью телекамеры TV-MUC в придонном слое были обнаружены лишь единичные экземпляры шпрота, а на ещё более мелководных станциях данного разреза шпрота вообще не наблюдали.

Таким образом, описанное скопление шпрота было найдено только в придонном слое в условиях острой гипоксии.

Сравнивая случаи наблюдения рыб на глубинах 145 и 163 м, следует отметить, что в том же районе установлено периодические флуктуации верхней границы сероводородной зоны, которые могут достигать высоты 15 м и более. Согласно данным о распределении редокс-потенциала, сульфидные условия в придонной воде начинались с глубин 146 – 168 м (табл. 1).

Следовательно, скопления обоих упомянутых видов рыб – мерланга и шпрота встречены в непосредственной близости от сероводородной зоны.

Табл. 1 Окислительно-восстановительный потенциал (Eh) в придонном слое на разрезе вдоль склона дна северо-западной части Чёрного моря (ПОА "Jago", измерения в течение 9 дней – с 28 апреля до 6 мая 2010 г.). Пунктирные линии – диапазон пространственно-временной динамики верхней границы H<sub>2</sub>S-зоны

Table 1 Redox-potential (Eh) near the seabed surface along shelf slope in the northwest Black Sea (manned submersible "Jago", analyses within the 9-day range: 28 April – 6 May 2010). Dotted lines display the limits of spatial-temporal dynamics of the H<sub>2</sub>S-waters over the near-bottom layer

Sea-floor depth, m	Eh, mV
118	+ 168
125	+ 193
132	+ 170 / + 191
135	+ 148
145	+ 179
147	- 91
152	+ 211
153	+ 151
168	- 142
204	- 177
376	- 204 / - 239

В прибофорском районе было зарегистрировано проникновение мерланга на ещё большие глубины, чем это наблюдалось в северо-западной части Чёрного моря, но следует подчеркнуть, что в данном районе все биологические границы смещены вниз под влиянием потока вод из Мраморного моря.

Во время буксировки TV-MUC вдоль дна на траверзе Босфора несколько особей мерланга, согласно визуальным наблюдениям, были отмечены на глубине 186 м (ст. 305), концентрация кислорода у дна здесь составила всего 0.17 мг л<sup>-1</sup>. В этом районе отрицательные значения окислительно-восстановительного потенциала были отмечены, начиная с глубины 191 м (табл. 2).

Табл. 2 Eh-потенциал в придонном слое воды на трансекте в Прибофорском районе (СТД-зонд, 13-17 апреля 2010 г.). Пунктирная линия – горизонт расположения границы сероводорода

Table 2 Eh-potential in the near-bottom waters of the Bosphorus area (CTD/Rosette system, 13-17 April 2010). Dotted line represents the uppermost level of H<sub>2</sub>S penetration

Sea-floor depth, m	Eh, mV
112	+ 208
130	+ 182
146	+ 190
154	+ 180
161	+ 181
191	- 97
206	- 133
250	- 203
288	- 203

**Обсуждение.** Распределение гипоксических вод по глубинам Чёрного моря. Поскольку приведённые наблюдения касаются разных глубин и районов моря, поведение рыб в условиях гипоксии легче обсуждать после краткого описания распределения кислорода в Чёрном море по новейшим обзорам [3, 18]. При этом основное внимание будет уделено условиям обитания аэробных животных и распределению зон гипоксии.

Поверхностный слой воды Чёрного моря имеет концентрации кислорода, близкие к величинам его растворимости и, с экологической точки зрения, воды этого слоя являются нормоксичными. Далее следует холодный промежуточный слой (ХПС), в котором насыщение воды кислородом часто несколько снижено. Примерно на глубине минимальных значений температуры проводят нижнюю границу поверхностного слоя. Под ХПС расположен слой окислина, в котором концентрация кислорода уменьшается от 250 – 350 до 10 – 20 мкМ. В нижней части окислина условия жизни организмов сильно меняются. К постоянно низкой температуре и ослабленному освещению добавляется постоянная гипоксия.

Нижняя граница оксиклина находится на глубинах, где величина условной плотности составляет 15.6 – 16.0. Поскольку слои вод в Чёрном море имеют куполовидную форму, то такая плотность наблюдается в центре моря на меньших глубинах, чем в области контакта слоя с дном. Под оксиклином расположен слой, который теперь называют субкислородным (suboxic). Он характеризуется малыми значениями и низкими величинами вертикального градиента концентрации кислорода, но без присутствия сероводорода [3]. Для субкислородного слоя использовались и другие названия [10], но суть не в названиях. Субоксидная зона характеризуется предельно низкими концентрациями кислорода (менее 5 мкМ) и располагается непосредственно над верхней границей обнаружения сероводорода, её толщина может достигать 50 м и более [3, 18].

Воды ниже субоксидной зоны ранее были известны как слой сосуществования кислорода с сероводородом, или «С-слой». В этом слое определяли низкое количество кислорода, но позже признали, что старые методы завышали его содержание. Поэтому в настоящее время утвердилось точка зрения об отсутствии слоя сосуществования  $O_2$  и  $H_2S$  с аналитически значимыми величинами их концентраций [3].

Для биологов это означает серьёзные изменения во взглядах на распределение условий жизни в Чёрном море: ранее «С-слой» считали переходным, в котором с увеличением глубины всё более усиливается степень дефицита кислорода. Теперь, признавая, что концентрация кислорода в С-слое «крайне мала» [18], его следует считать частью аноксической зоны. Наконец, ставятся под сомнение все полученные старыми методами данные о встречаемости рыб и других животных при низком содержании кислорода. Представляется, что указанные вопросы требуют дальнейшего изучения, особенно на периферии моря, с учётом пространственно-временной динамики редокс-зоны.

Граница появления сероводорода тоже куполовидна: от 80 – 110 м в центральной ча-

сти до 160 – 250 м на периферии, у дна. Появление  $H_2S$  соответствует положению изолинии условной плотности 16.18.

Гипоксией называют низкое содержание кислорода в воде. Этот экологический термин был введён [20], когда выяснили, что нижний уровень толерантности многих бентосных форм прибрежной зоны наблюдается при концентрации кислорода менее 2 мл  $л^{-1}$ . Таким образом, постоянно гипоксические воды в Чёрном море находятся в промежуточном слое между зоной постоянной аноксии, где кислород отсутствует, и поверхностным слоем нормоксических вод.

Позже установили, что глубоководный бентос выдерживает концентрацию около 1 мл  $л^{-1}$  [21], от чего определение гипоксии потеряло прежнюю точность в отношении границы между гипоксией и нормоксией. Но данную границу невольно смещают ещё и при использовании разных единиц измерения концентрации кислорода. Так, иногда считают границей 2.8 мг  $л^{-1}$  (2 мл  $л^{-1}$ ) [17], в других случаях приводят величины 2 – 3 мг  $л^{-1}$  [14]. Наконец, в некоторых случаях используют 2 мг  $л^{-1}$  (видимо, вместо исходного 2 мл  $л^{-1}$ ) и соответственно приводят эквивалентные показатели (1.4 мл  $л^{-1}$ , 63 мкМ) [16]. Уже упоминалось, что первоначальное количественное определение границы между гипоксией и нормоксией заслуживает изменения, по данным самого автора, поэтому только что приведённые, более низкие величины, характеризующие эту границу, вполне могут использоваться для оконтуривания слоёв постоянной гипоксии в Чёрном море. Мы не останавливаемся на случаях возникновения придонной гипоксии в прибрежных участках шельфа, что для Чёрного моря было неоднократно описано [4].

Приближение рыб к границам сероводорода в Чёрном море и объяснение причин такого поведения. Для некоторых видов рыб показана способность отличать зоны с содержанием кислорода 1 мг  $л^{-1}$  и избегать их [22].

Поэтому возникает вопрос, почему черноморские рыбы, такие как султанка, мерланг и шпрот, иногда отмечаются в непосредственной близости от границы сероводородной зоны или заражённого осадка. Описанные наблюдения показали, что султанка активно питается животными из микробного мата.

Известно, что мерланг характеризуется смешанным питанием. Наряду с донными организмами, эта рыба потребляет планктон. По наблюдениям из ПОА «Бентос-300», мерланг регистрировался на глубинах 96 – 135 м, в пределах метра от дна [2]. В те же годы проведены наблюдения из ПОА «Аргус» на других участках шельфа, сопровождаемые оценкой концентрации планктона [11]. В отдельных местах на глубинах контакта глубинных горизонтальных скоплений мезо- и макропланктона с дном отмечались значительные скопления мерланга, иногда до 3 – 7 экз. м<sup>-2</sup>. При этом рыбы проявляли признаки пищевого поведения.

Такое поведение черноморского мерланга не является уникальным. Известны миграции рыб того же семейства (балтийской трески) в зону гипоксии для питания [19]. Рыба там кормится зообентосом, проводит треть времени в зоне, где насыщение кислорода ниже 50%. Предполагается, что при этом треска регулирует пребывание в зоне гипоксии и завершает визит, когда слишком повышается содержание лактата в крови или когда желудок полон.

В описанных случаях поиск пищи может служить основным стимулом, препятствующим реакции избегания. Насколько такое объяснение приемлемо в случае шпрота? Этот вид – планктофаг, типичный обитатель пелагиали. Живёт в холодных водах и миграции у него выражены не очень отчётливо. Весной он подходит к берегу. Кроме того, имеет место передвижение шпрота весной с юга на север, а осенью – в обратном направлении [8]. Держится шпрот на глубинах до 80 м и более, интенсивно питается в течение всего года. В холод-

ное время года основу его питания составляет калянус. В мае шпрот с 17 до 20 ч в период наблюдений, находился на глубинах 40 – 80 м, где активно питался [12, 6].

Регистрация шпрота в северо-западной части моря на глубине 145 м и больших стай на глубине 163 м существенно дополняют имевшиеся данные и свидетельствуют о возможности образования больших скоплений этой рыбы при концентрации O<sub>2</sub> от 0.1 до 0.4 мг л<sup>-1</sup>. Для родственного вида, шпрота *Sprattus sprattus* из фьордов Норвегии показано, что рыба выдерживает снижение концентрации кислорода до 0.5 мл л<sup>-1</sup> при +7 °С, что позволяет сталям держаться в сильно гипоксических водах на 150 м [15].

Относительно питания шпрота из Чёрного моря на больших глубинах цитированные выше данные [12] уместно сопоставить с положением глубинных максимумов зоопланктона, в частности, калянуса. Часто «зимующий фонд» калянуса образует скопления на глубинах от 90 до 150 м, при концентрации кислорода 0.3 – 0.5 мл л<sup>-1</sup> [1]. С учётом указанной выше куполовидной структуры всех изолиний в стратифицированном Чёрном море, глубина залегания скоплений зоопланктона максимальна в области контакта слоя с дном [11].

Можно заключить, что для всех обсуждаемых черноморских рыб наиболее вероятной причиной их пребывания у границы между гипоксической и аноксической зонами является наличие там повышенной концентрации пригодной пищи.

**Благодарности.** Авторы выражают искреннюю благодарность проф. А. Voetius, F. Janssen и Jago-Team за плодотворное сотрудничество при проведении экспедиционных исследований; М. Holtappels, F. Wenzhöfer, S. Albrecht и В. А. Тимофееву – за помощь в выполнении подводных наблюдений и гидрохимических измерений; Е. И. Бабич – за помощь в оформлении рукописи. Данная работа осуществлена при поддержке проекта Европейского Сообщества “Нурох-226123”, а также госбюджетной темы ИнБЮМ НАНУ № 1.

1. *Виноградов М. Е., Шушкіна Э. А., Флинт М. В., Туманцева Н. И.* Планктон нижних слоев кислородной зоны Чёрного моря // *Океанология*. - 1986. - **26**, № 2. - С. 300 – 309.
2. *Гетманцев В. А., Лузанов И. И.* Результаты ландшафтного картирования участков Чёрного и Азовского морей с оценкой биомассы водорослей, беспозвоночных и рыб / Севастополь: Научный архив ИНБИОМ, Промежуточный отчёт, 1987.
3. *Еремеев В. Н., Коновалов С. К.* К вопросу о формировании бюджета и закономерности распределения кислорода и сероводорода в водах Чёрного моря // *Морской экологический журнал*. - 2006. - **5**, № 3. - С. 5 – 30.
4. *Заика В. Е., Бондарев И. П.* Донная гипоксия на шельфе и аноксия глубоководной бентали в Чёрном море // *Морской экологический журнал*. - 2010. - **9**, № 2. - С. 58 – 61.
5. *Зернов С. А.* Крючной лов белуги в Чёрном море по южному берегу Крыма. Третий отчёт по исследованию рыболовства Таврической Губернии. - Симферополь: Типография Таврич. Губерн. Земства, 1904. - 29 с.
6. *Зуссер С. Г.* Суточные вертикальные миграции морских планктоноядных рыб. - М.: Пищепромиздат, 1971. - 224 с.
7. *Малытский С. М.* Материалы по экологии белуги Чёрного моря // *Зоологический журнал*. - 1938. - **17**, № 4. - С. 662 – 677.
8. *Иванов Л.С., Костюченко В.А., Каутиш И.* Питание и пищевые взаимоотношения. Миграции / Грезе В. Н. Основы биологической продуктивности Чёрного моря. - Киев: Наукова думка, 1979. - С. 259 – 263.
9. *Световидов А. Н.* Рыбы Чёрного моря. - М.: Наука, 1964. - 551 с.
10. *Стунжас П. А.* О строении зоны взаимодействия аэробных и анаэробных вод Чёрного моря по измерениям безмембранным датчиком кислорода // *Океанология*. - 2000. - **40**, № 4. - С. 539 – 545.
11. *Флинт М. В., Поярков С. Г.* Структура придонных скоплений мезо- и макропланктона над внешней частью шельфа / Виноградов М. Е., Флинт М. В. Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Чёрного моря. - М.: Наука, 1989. - С. 213 – 222.
12. *Чаянова Л. А.* Питание черноморского шпрота // *Тр. ВНИРО*. - 1958. - **36**. - С. 106 – 128.
13. *Gulin M. B.* Dependence of location and intensity of methane cold seeps on geophysical factors: the Black Sea near-shore shallow-water seeps, underwater video-materials // *Geophysical Res. Abstr.* - 2004. - **6**. - EGU 04-A-05394.
14. Hypoxia ([www.esa.org](http://www.esa.org)).
15. *Kaartvedt S., Rostad A., Klevjer Th.* Spat *Sprattus sprattus* can exploit low oxygen waters for overwintering // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* - 2009. - **390**. - P. 237 – 249.
16. *Middelburg J. J., Levin L. A.* Coastal hypoxia and sediment biogeochemistry // *Biogeosciences*. - 2009. - **6**. - P. 1273 – 1293.
17. *Modig H., Olafsson E.* Responses of Baltic benthic invertebrates to hypoxic events // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* - 1998. - **229**. - P. 133 – 148.
18. *Murray J. W., Stewart K., Kassakian S., Krynytzky M., DiJulio D.* Oxic, suboxic and anoxic conditions in the Black Sea / Gilbert A., Yanko-Hombach V., Panin N. The Black Sea flood question: change in coastline, climate and human settlement. - NATO Sci. Series - IV. Kluwer Acad. Press. Springer, 2007. - P. 1 – 21.
19. *Neuenfeldt S., Andersen K. H., Hinrichsen H.* - H. Some Atlantic cod *Gadus morhua* in the Baltic Sea visit hypoxic water briefly but often // *J. Fish Biol.* - 2009. - **75**. - P. 290 – 294.
20. *Rosenberg R.* Effect of oxygen deficiency on benthic macrofauna / Freeland et al. Fjord oceanography. - N.Y.: Plenum Publ., 1980. - P. 499 – 514.
21. *Rosenberg R., Hellman B., Johansson B.* Hypoxic tolerance of marine benthic fauna // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* - 1991. - **79**. - P. 127 – 131.
22. *Wannamaker C. M., Rice J. A.* Effect of hypoxia on movement and behavior of selected estuarine organisms from the southeastern United States // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* - 2000. - **249**, № 2. - P. 145 – 163.

*Поступила 17 ноября 2010 г.  
После доработки 28 января 2011 г.*

**Найбільші глибини перебування риб у Чорному морі та особливості їх харчування біля кордону сірководневої зони.** В. Є. Заика, М. Б. Гулін. Обговорюються дані про скупчення риб у дна в гіпоксичних зонах Чорного моря. Спостереження охоплюють глибоководний гіпоксичний шар, що примикає до перманентно аноксичний сірководневої зоні, а також локальну гіпоксію поблизу метанових газовиділень прибережній акваторії Криму. У місцях височування газів утворюються масивні, до 14 см завтовшки детритно-бактеріальні мати, з вмістом органічної речовини що в 7 – 50 разів перевищує фон. Поблизу сипів виявлено скупчення султанки *Mullus barbatus ponticus*. Риба постійно тримається над мікробним матом і харчується бентосними

організмами що містяться в ньому. Концентрація  $O_2$  на кордоні "вода-сип" складала  $0.0 - 0.6 \text{ mg l}^{-1}$ . На північно-західному шельфі, на глибинах 144 – 145 м на дні були виявлені скупчення двох видів риби – шпрота *Sprattus sprattus phalericus* і мерланга *Merlangius merlangus euxinus*. Вміст кисню при цьому дорівнював  $0.7 - 1.1 \text{ mg l}^{-1}$ . В іншому районі с.-з. частини моря щільна зграя шпрота була знайдена у дна на 163 м, концентрація  $O_2$  не перевищувала  $0.1 - 0.4 \text{ mg l}^{-1}$ . Верхня межа сірководневої зони відрізняється просторово-часової нестабільністю. Сульфідні умови в придонному воді починалися з 146-168 м, тобто виявлені скупчення риби розташовувалися безпосередньо біля кордону  $H_2S$ -зони. У прібосфорском районі було зареєстровано проникнення мерланга на глибину 186 м. Негативні значення Eh відзначені тут, починаючи зі 191 м. Обговорюються питання поведінки та харчування риби у гіпоксичних водах, як можливих біоіндикаторів кордону глибоководної аноксії в Чорному морі.

**Ключові слова:** придонна іктьофауна, гіпоксія, верхня межа сірководню, Чорне море.

**The maximal depths of fish inhabitation in the Black Sea and features of their trophic strategy nearby of oxic/anoxic interface.** V. E. Zaika, M. B. Gulin. Results of underwater visual explorations have been discussed regarding fishes congestions in the near-bottom layer of hypoxic waters of the Black Sea. Observations cover the deep-sea hypoxic layer contacting to the permanent  $H_2S$  anoxic zone, and also small-size hypoxic zones over the shallow seabed sediments with periodic anoxia which is fueled by methane gas seeps located off the NW-Crimea shore. Massive, up to 14 cm thick detritus-microbial mats was formed in sites of gas seepage from the seabed sediments, content of organic matter in these mats was 7-50 times higher in comparison with adjacent reference stations. At one the most active seep, fish-shoal of surmullet *Mullus barbatus ponticus* was found. Fishes not only remain for a long time within the seep area above microbial mats but also consume benthic organisms associated with mat. Concentration of  $O_2$  at the "water-mat" interface has been on the sharp decreasing to  $0.0 - 0.6 \text{ mg L}^{-1}$ . On the northwest shelf, in the near-bottom layer of 144 – 145-m depth, two fish-congestions were detected - sprat *Sprattus sprattus phalericus* and whiting *Merlangius merlangus euxinus*; oxygen content near sea floor was equal to  $0.7 - 1.1 \text{ mg L}^{-1}$ . During survey of another NW-area very dense congestion of sprat has been observed in the near-bottom layer at a depth of 163 m, oxygen concentration didn't exceed  $0.1 - 0.4 \text{ mg L}^{-1}$ . The upper  $H_2S$ -interface has property of spatial-temporal instability. Sulphidic conditions in the near-bottom waters occur within the depth range 146-168 m, i.e. discovered fish congestions are located directly above the  $H_2S$ -zone. In the region adjacent to Bosphorus Straits penetration of *M. merlangus euxinus* was revealed down to 186 m, i.e. quite deeper than for the NW Black Sea. Negative values of Eh-potential in the water column were found in this area beginning with 191-m depth. Location and food resources of fishes in the hypoxic waters as well as their role for chemocline indication are summarized and discussed.

**Key words:** near-bottom fishes, hypoxia, upper bounds of  $H_2S$ , Black Sea